

Rendimiento potencial en trigo: Identificación de atributos ecofisiológicos favorables en líneas doble haploide

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires,
Área Producción Vegetal*

Guillermo Ariel García

Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires - 2008

Lugar de trabajo: Cátedra de Cerealicultura, Departamento de Producción Vegetal,
Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires



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, Argentina)

Doctor (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Consejero de Estudios

Fernanda Gabriela González

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Doctor (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Consejero de Estudios

Gustavo Ariel Slafer

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de La Plata, Argentina)

Magister (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Philosophy Doctor (University of Melbourne, Australia)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Daniel Julio Miralles

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Doctor (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

JURADO

Héctor Daniel Bertero

Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba, Argentina)

Doctor (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

JURADO

Ariel Julio Castro Tabó

Ingeniero Agrónomo (Universidad de la República, Uruguay)

Philosophy Doctor (Oregon State University, Estados Unidos)

Fecha de defensa de la tesis: 17 de FEBRERO de 2012

A Rena, a mi familia, y a mis amigos.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mi amigo y compañero de oficina Román Serrago, quien siempre estuvo dispuesto, no solo a ayudarme con el análisis de algún resultado, sino para escucharme en esos momentos en los que quería tirar todo y dedicarme a otra cosa. Sus consejos, muy racionales por cierto, han sido una guía para mí. Solo su modestia evitó que sea parte de mi comité. Gracias gringo por aguantarme.

Muchas gracias a mi comité consejero, Daniel Miralles, Fernanda González y Gustavo Slafer. Fer y Gus, gracias por aceptar guiarme en esta etapa de mi formación, la interacción con ustedes enriqueció notablemente este trabajo. Dani, sin palabras, gracias por formarme en todo sentido. Gracias por transmitirme (ya desde la tesis de Grado) todos tus conocimientos y, especialmente, tu generosidad. En tu “grupo” no solo he tenido una excelente formación académica, sino que he aprendido a trabajar y sentirme parte de un equipo.

Gracias a todos los integrantes de la cátedra de Cerealicultura, por su afecto y ayuda durante toda esta etapa. Gracias, también, a los integrantes de las cátedras “vecinas” de Producción Vegetal y de Cultivos Industriales, con quienes he compartido mucho tiempo. Muchas gracias a todos los que día a día me dieron una mano enorme y compartieron conmigo no solo discusiones de resultados, sino mates, asados (y fútbol): Ramiro, Negro, Flaco, Dody, Beto, Pato, Gaby, Walter, Pauli, Magui, Juani, Luis, Joaquín, Rauli, Giga, María; y muy especialmente Nacho, por enseñarme a ser “más práctico”. Además, quiero agradecer a Luis Hercun, Juan Fuentes, Silvina Enciso, y el resto de los técnicos, por su ayuda en los experimentos a campo y en los análisis de laboratorio; y resaltar la colaboración de Andrés Ponce de León, quien durante su tesis de Grado me ayudó en el ensayo de Buenos Aires.

Agradezco al Programa Global de Trigo de CIMMYT, fundamentalmente a Matthew Reynolds, Julián Pietragalla y Araceli Torres. Matthew, gracias por permitirme realizar parte de los experimentos de mi tesis en CIMMYT e intercambiar ideas contigo y otros investigadores, experiencia muy importante para mi formación académica. Julián, gracias por tu hospitalidad y ayuda durante toda mi estadía en México. Araceli, gracias a vos y todo tu equipo por la ayuda en el experimento de Ciudad Obregón.

Gracias Daniel Bertero y Ariel Castro por tomarse el tiempo de evaluar mi tesis y entregarme valiosos aportes. Gracias Laura Puhl, Ignacio Romagosa, Gisela Borràs y Abelardo de la Vega por los consejos y sugerencias en cuanto al análisis estadístico.

Agradezco a la Universidad de Buenos Aires por otorgarme la beca con la cual pude financiar mi Maestría, y a la Facultad de Agronomía por brindarme el espacio físico para su realización. Agradezco también a los proyectos de investigación (UBACyT G076, PICT RAICES 1368, Red METRICE CYTED), a partir de los cuales tuve fondos para realizar experimentos y viajes.

Finalmente quiero agradecer a mis padres, a mis hermanos, a mi tía Pocha, y especialmente a Renata, por apoyarme en todo momento y decisión, aspecto fundamental para mi crecimiento.

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



Ing. Agr. Guillermo A. García

TRABAJOS PUBLICADOS DURANTE LA MAESTRÍA

Publicaciones derivadas de la Tesis de Maestría

García, G.A., González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2011. Identificación de atributos ecofisiológicos favorables para incrementar el rendimiento potencial en trigo utilizando una población de líneas doble haploide. En: Castro, A.J., Hoffman, E., Viega, L. (Eds.), Limitaciones para la productividad de trigo y cebada. Departamento de Publicaciones de la Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay, pp. 117-123 (ISBN 978-9974-0-0723-9).

Otros trabajos publicados durante el transcurso de la Tesis de Maestría

González, F.G., **García, G.A.**, Miralles, D.J., Slafer, G.A., 2010. Bases fisiológicas y genéticas del desarrollo reproductivo en trigo como determinante del número de granos. En: Miralles, D.J., Aguirrezábal, L.N., Otegui, M.E., Kruk, B.C., Izquierdo, N. (Eds.), Avances en ecofisiología de cultivos de granos. Editorial Facultad Agronomía, Buenos Aires, Argentina, pp. 1-21 (ISBN 978-950-29-1215-8).

García, G.A., Serrago, R.A., Appendino, M.L., Lombardo, L.A., Vanzetti, L.S., Helguera, M., Miralles, D.J., 2011. Variability of duration of pre-anthesis phases as a strategy for increasing wheat grain yield. *Field Crops Res.* 124, 408-416.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE TABLAS	ix
ÍNDICE DE FIGURAS	x
ABREVIATURAS	xiv
RESUMEN.....	xvi
Rendimiento potencial en trigo: Identificación de atributos ecofisiológicos favorables en líneas doble haploide.....	xvi
ABSTRACT	xvii
Wheat yield potential: Identification of favourable ecophysiological attributes in double haploid lines	xvii
CAPÍTULO 1	1
Introducción general.....	1
1.1 - Planteo del problema y revisión de antecedentes	3
1.1.1 - Importancia del cultivo de trigo y requerimientos futuros	3
1.1.2 - Aplicación de criterios ecofisiológicos como estrategia para acelerar el progreso del mejoramiento convencional	3
1.1.3 - Generación del rendimiento en trigo, atributos ecofisiológicos asociados.....	4
1.1.3.1 - Tiempo a floración.....	5
1.1.3.2 - Acumulación de materia seca y partición	6
1.1.3.3 - Componentes numéricos del rendimiento.....	7
1.1.3.4 - Relación entre la economía de la acumulación de materia seca y la determinación del número de granos	8
1.2 - Objetivos e hipótesis.....	11
1.2.1 - Objetivo general.....	11
1.2.2 - Objetivos específicos	11
1.2.3 - Hipótesis	11
1.3 - Estructura de la tesis	11
CAPÍTULO 2	13
Materiales y métodos	13
2.1 - Material vegetal	15
2.2 - Ambientes	15
2.3 - Diseño experimental	15
2.4 - Análisis estadístico	16
2.5 - Selección de líneas DH.....	17
CAPÍTULO 3	19
Generación del rendimiento en materiales de trigo con tiempo a floración y altura de planta similar.....	19
3.1 - Introducción	21
3.2 - Materiales y métodos	23
3.2.1 - Condiciones generales	23
3.2.2 - Variables de respuesta	23
3.3 - Resultados.....	25
3.3.1 - Ambientes	25
3.3.2 - Variabilidad poblacional en fenología y altura de planta	26
3.3.3 - Set de líneas DH seleccionados	27
3.3.4 - Rendimiento.....	29
3.3.5 - Acumulación de biomasa y partición.....	30
3.3.6 - Componentes numéricos del rendimiento.....	32

3.3.7 - Relación entre el número y el peso de grano	36
3.4 - Discusión	37
3.4.1 - Tiempo a floración y altura de planta	37
3.4.2 - Generación del rendimiento.....	39
CAPÍTULO 4.....	43
Atributos ecofisiológicos favorables para incrementar el número de granos en trigo....	43
4.1 - Introducción.....	45
4.2 - Materiales y métodos.....	46
4.2.1 - Condiciones generales	46
4.2.2 - Variables de respuesta	46
4.3 - Resultados.....	47
4.3.1 - Determinantes del número de granos	47
4.3.2 - Relación entre el coeficiente de fertilidad de espigas y la acumulación de reservas.....	50
4.3.3 - Atributos ecofisiológicos del número de granos: relación entre las estimaciones en floración y en madurez.....	51
4.4 - Discusión	52
CAPÍTULO 5.....	57
Discusión general y consideraciones finales.....	57
5.1 - Contexto de la problemática abordada	59
5.2 - Atributos claves en la generación del rendimiento de los materiales evaluados....	60
5.3 - Aportes del trabajo e implicancias para futuras investigaciones	63
BIBLIOGRAFÍA	65

ÍNDICE DE TABLAS

<p>Tabla 2.1. Significancia de cada término considerado como efecto fijo en el modelo mixto utilizado para analizar todos los datos en forma conjunta, para cada una de las variables de respuesta (evaluadas de la misma forma en los dos ambientes) más importantes de la tesis.</p>	16
<p>Tabla 3.1. Rendimiento (Rto), biomasa aérea a cosecha (Biom), índice de cosecha (IC), número de granos por unidad de superficie (NG) y peso medio de granos (PG) promedios de los set de líneas doble haploide (DH) seleccionados, y de las líneas parentales (Bacanora y Weebil) en Buenos Aires 2009 (valores sobre fondo sin marcar) y en Ciudad Obregón 2009/10 (valores sobre fondo gris). Entre paréntesis se indica el error estándar del set de líneas DH seleccionado en cada ambiente.</p>	30
<p>Tabla 3.2. Coeficientes de correlación (Pearson) entre el número de granos por unidad de superficie (NG) y sus subcomponentes numéricos, número de espigas por unidad de superficie (NE), número de granos por espiga (NGE), espiguillas fértiles por espiga (eE), y número de granos por espiguilla (NGe), en el set de líneas doble haploide seleccionado en Buenos Aires 2009 (valores sobre fondo sin marcar) o en Ciudad Obregón 2009/10 (valores sobre fondo gris). Los asteriscos indican valores de p menores a 0.05 (**) ó 0.10 (*).</p>	33

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1. Diagrama esquemático del desarrollo y crecimiento de un cultivo de trigo. Se muestran los períodos donde el desarrollo del cultivo responde a la temperatura *per se*, a las temperaturas vernalizantes, y/o al fotoperíodo; la generación de área foliar, las dinámicas de aparición de macollos y flores, y el patrón de crecimiento de tallo, espiga y grano. En la parte intermedia se muestran los períodos de diferenciación y/o crecimiento de algunos órganos dentro de las etapas vegetativas, reproductiva y de llenado de granos; y en la inferior, la determinación de los componentes numéricos del rendimiento (Adaptado de Slafer y Rawson, 1994; Miralles y Slafer, 1999; Slafer y Whitechurch, 2001; Slafer et al., 2003). 5
- Figura 1.2. Diagrama de los atributos ecofisiológicos en los cuales se desglosa la aproximación propuesta por Fischer (1983) para analizar la determinación del número de granos (NG) en trigo. El peso seco (PSE) y el coeficiente de fertilidad de espigas (CFE) son los componentes principales, la duración del período de crecimiento de la espiga (DPCE), las tasa de crecimiento de las espigas (TCE) y del cultivo (TCC_{PCE}) durante dicho período, y la partición de biomasa a espiga (PBE) son los componentes secundarios. 9
- Figura 3.1. Evolución de (a) la temperatura media diaria, (b) el fotoperíodo, (c) la radiación solar media diaria incidente, y (d) el cociente fototermal diario, en función de los días desde la emergencia del cultivo en Buenos Aires 2009 (BA-09, líneas negras) y Ciudad Obregón 2009/10 (CO-09/10, líneas grises). Las barras (negras BA-09 y grises CO-09/10) indican el período durante el cual todos los materiales alcanzaron antesis.. 26
- Figura 3.2. Contraste entre ambientes, Buenos Aires 2009 (BA-09) y Ciudad Obregón 2009/10 (CO-09/10), en (a) la duración del ciclo a antesis (AT) y (b) la altura de planta, de las líneas doble haploide (círculos) y parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados). La línea punteada indica la relación 1:1, y las flechas la media poblacional (negra) y la media ± 1 desvío estándar (grises). 27
- Figura 3.3. Distribución poblacional de (a, c) el ciclo a antesis (AT) y (b, d) la altura de planta de las líneas doble haploide (DH) en Buenos Aires 2009 (BA-09, panel superior) y Ciudad Obregón 2009/10 (CO-09/10, panel inferior). Las flechas indican las líneas parentales (coincidentes en ciclo a AT), y las barras llenas corresponden al rango de variación seleccionado en cada ambiente. 28
- Figura 3.4. Relación entre la altura de planta y el ciclo a antesis (AT) de las líneas doble haploide (círculos) y de las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises), mostrando toda la población (panel izquierdo) y el set de materiales seleccionados (panel derecho) en cada ambiente. 29
- Figura 3.5. Relación entre el rendimiento y (a) la biomasa aérea a cosecha o (b) el índice de cosecha, en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y en Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indica ajuste por regresión lineal y coeficiente de regresión (considerando los dos ambientes, y tanto las líneas doble haploide como las parentales, en forma conjunta). 31

Figura 3.6. Relación entre la biomasa aérea en madurez fisiológica y (a) la radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada y acumulada por el canopeo durante todo el ciclo, o (b) la eficiencia en el uso de esa radiación (EUR), en el set de líneas doble haploide (DH) seleccionado (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009. Se indica ajuste por regresión lineal y coeficiente de regresión (considerando los dos ambientes, y tanto las líneas doble haploide como las parentales, en forma conjunta). En el inserto se muestra la eficiencia de intercepción de radiación diaria (eiD) promedio del set de líneas DH en primer nudo detectable (PND), hoja bandera (HB), antesis (AT), una semana post-AT (AT+7), mitad del llenado de granos (MLL) y madurez fisiológica (MF), indicando el rango de variación total y la eiD de 0.95 (línea punteada). 32

Figura 3.7. Relación entre el rendimiento y (a) el número de granos por unidad de superficie o (b) el peso medio de esos granos, en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y en Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indica ajuste por regresión lineal y coeficiente de regresión (considerando los dos ambientes, y tanto las líneas doble haploide como las parentales, en forma conjunta). 33

Figura 3.8. Relación entre el peso medio de granos y (a) la tasa y (b) la duración del llenado, (c) el número de granos por espiguilla, o (d) la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente por cada grano establecido durante post-antesis (AT), en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indican ajustes por regresión lineal o no lineal, según el caso, y coeficientes de regresión (considerando los dos ambientes, y tanto las líneas doble haploide como las parentales, en forma conjunta). 35

Figura 3.9. Relación entre el peso medio de granos y la cantidad de carbohidratos solubles (CHS) almacenados en (a) antesis (AT) o (b) una semana post-antesis (AT+7) por cada grano establecido, en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indica ajuste por regresión lineal y coeficiente de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta). 36

Figura 3.10. Relación entre el peso medio y el número de granos por unidad de superficie, en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Las curvas punteadas representan curvas de iso-rendimiento. 37

Figura 3.11. Esquema de la duración del ciclo a antesis (AT) en función del fotoperíodo promedio explorado por toda la población de líneas doble haploide (DH) en cada ambiente, Buenos Aires 2009 (BA-09) y Ciudad Obregón 2009/10 (CO-09/10), mostrando la distribución poblacional del ciclo a AT en cada caso. Se indica el rango de variación poblacional en unidades de tiempo térmico y en días. 39

Figura 3.12. Relación entre la eficiencia en el uso de la radiación durante post-antesis (EURpost-AT) y dos estimadores de la relación fuente-destino: la radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante post-AT por (a) cada grano establecido (RFAG) o por (b) cada unidad de rendimiento (RFAR), en el set de líneas doble haploide seleccionado (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009. Se indica ajustes por regresión lineal y coeficientes de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta). 41

Figura 4.1. Relaciones entre los componentes de la ecuación propuesta por Fischer (1983) para analizar la determinación del número de granos, en las líneas doble haploide seleccionadas (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009. Esta aproximación incluye el peso seco (PSEAT) y el coeficiente de fertilidad de espigas en antesis (CFEAT), como componentes principales, y la duración del período de crecimiento de la espiga (DPCE), la tasa de crecimiento de espigas (TCE), la tasa promedio de crecimiento del cultivo durante el período entre emergencia y antesis (TCCpre-AT), y la partición de biomasa a espiga (PBE), como componentes secundarios. Se indican ajustes por regresión lineal y coeficientes de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta). 48

Figura 4.2. Relaciones entre los componentes de la ecuación propuesta por Fischer (1983) para analizar la determinación del número de granos, en las líneas doble haploide seleccionadas (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Ciudad Obregón 2009/10. Esta aproximación incluye el peso seco (PSEAT+7) y el coeficiente de fertilidad de espigas una semana post-antesis (CFEAT+7), como componentes principales, y la duración del período de crecimiento de la espiga (DPCE), la tasa de crecimiento de espigas (TCE), la tasa promedio de crecimiento del cultivo durante el período entre emergencia y una semana post-antesis (TCCpre-AT), y la partición de biomasa a espiga (PBE), como componentes secundarios. Se indican ajustes por regresión lineal y coeficientes de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta). 49

Figura 4.3. Relación entre la cantidad de carbohidratos solubles (CHS) almacenados en tallos en (a) antesis (AT) o (b) una semana post-antesis (AT+7) por cada grano establecido y el coeficiente de fertilidad de espiga (CFE) en AT o AT+7, respectivamente, en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indican ajustes por regresión lineal y coeficientes de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta). 50

Figura 4.4. Relación entre el peso medio de granos y el coeficiente de fertilidad de espiga (CFE) en (a) antesis (AT) o (b) una semana post-antesis (AT+7), en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indican ajustes por regresión lineal y coeficientes de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta). 51

Figura 4.5. Relación entre el peso seco de espigas (PSE) medido a cosecha y el PSE medido en (a) antesis (AT) o en (c) una semana post-antesis (AT+7), y entre el coeficiente de fertilidad de espiga (CFE) medido a cosecha y en (b) AT o (d) AT+7, en las líneas doble haploide seleccionadas (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y en Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Los valores son relativos al promedio de cada atributo en cada ambiente. La línea punteada indica la relación 1:1. 52

Figura 4.6. Relación entre el coeficiente de fertilidad de espiga (CFE) y el peso seco de espiga (PSE), estimados en (a) antesis (AT) o (b) una semana post-antesis (AT+7), en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Las curvas punteadas representan curvas de iso-número de granos, y las líneas continuas el ajuste por regresión lineal (ver coeficientes de regresión en figuras 4.1 y 4.2). 54

Figura 5.1. Esquema ecofisiológico de la generación del rendimiento potencial en trigo, mostrando los atributos (recuadros sombreados) utilizados en la caracterización fenotípica, y las relaciones funcionales analizadas (flechas continuas). CFE: coeficiente de fertilidad de espiga; CHS: carbohidratos solubles; DLL: duración del llenado de granos; DPCE: duración del período de crecimiento de la espiga; ER: eficiencia de removilización; EUR_{LL} : eficiencia en el uso de la radiación durante el llenado de granos; EUR_{PCE} : eficiencia en el uso de la radiación durante el período de crecimiento de la espiga; F/D: relación fuente-destino; NG: número de granos por unidad de superficie; PBE: partición de biomasa a espiga; PG: peso medio de granos; PG_{pot} : peso de grano potencial; PSE: peso seco de espiga; $RFAia_{LL}$: radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante el llenado de granos; $RFAia_{PCE}$: radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante el período de crecimiento de la espiga; TCC_{LL} : tasa de crecimiento del cultivo durante el llenado de granos; TCC_{PCE} : tasa de crecimiento del cultivo durante el período de crecimiento de la espiga; TCE: tasa de crecimiento de la espiga durante el período de crecimiento de la espiga; TLL: tasa de llenado de granos. 62

ABREVIATURAS

AT: antesis
 AT+7: una semana post-antesis
 BA-09: Buenos Aires durante 2009
 Biom: biomasa aérea a cosecha
 BLUE: mejor estimador lineal insesgado
 CFE: coeficiente de fertilidad de espiga
 CFE_{AT}: coeficiente de fertilidad de espiga en antesis
 CFE_{AT+7}: coeficiente de fertilidad de espiga una semana post-antesis
 CFE_{cosecha}: coeficiente de fertilidad de espiga a cosecha
 CHS: carbohidratos solubles
 CIMMYT: Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo
 CO-09/10: Ciudad Obregón durante 2009/10
 DCA: diseño completamente aleatorizado
 DE: desvío estándar
 DH: doble haploide
 DLL: duración del llenado de granos
 DPCE: duración del período de crecimiento de la espiga
 eE: número de espiguillas fértiles por espiga
 ei: eficiencia de intercepción de radiación al mediodía
 ei_D: eficiencia de intercepción de radiación diaria
 Em: emergencia
 ER: eficiencia de removilización
 EUR: eficiencia en el uso de la radiación
 EUR_{post-AT}: eficiencia en el uso de la radiación durante post-antesis
 FET: fase de elongación del tallo
 F/D: relación fuente - destino
 FVE: fases vegetativa y de diferenciación de espiguillas
 HB: hoja bandera
 IC: índice de cosecha
 MF: madurez fisiológica
 MLL: mitad del llenado de granos
 NE: número de espigas por unidad de superficie
 NG: número de granos por unidad de superficie
 NGE: número de granos por espiga
 NGe: número de granos por espiguilla
 PBE: partición de biomasa a espiga
 PG: peso medio de granos
 PG_{pot}: peso de grano potencial
 PND: primer nudo detectable
 PSE: peso seco de espiga
 PSE_{AT}: peso seco de espiga en antesis
 PSE_{AT+7}: peso seco de espiga una semana post-antesis
 PSE_{cosecha}: peso seco de espiga a cosecha
 QTL: *loci* de carácter cuantitativo
 RFA: radiación fotosintéticamente activa
 RFAG: radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante post-antesis por cada grano establecido

RFAia_{LL}: radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante el llenado de granos
RFAia_{PCE}: radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante el período de crecimiento de la espiga
RFAR: radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante post-antesis por cada unidad de rendimiento
Ri: radiación incidente
RIL: línea endocriada recombinante
Rt: radiación transmitida
Rto: rendimiento
TCC_{LL}: tasa de crecimiento del cultivo durante el llenado de granos
TCC_{PCE}: tasa de crecimiento del cultivo durante el período de crecimiento de la espiga
TCC_{pre-AT}: tasa de crecimiento promedio del cultivo durante el período entre emergencia y antesis
TCC_{pre-AT+7}: tasa de crecimiento promedio del cultivo durante el período entre emergencia y una semana post-antesis
TCE_{PCE}: tasa de crecimiento de la espiga
TLL: tasa de llenado de granos
WYC: Wheat Yield Consortium (Consortio de Rendimiento de Trigo)

RESUMEN

Rendimiento potencial en trigo: Identificación de atributos ecofisiológicos favorables en líneas doble haploide

La demanda mundial de trigo crece a tasas mayores que las actuales ganancias genéticas, indicando una pérdida de eficiencia en el mejoramiento tradicional que utiliza como estrategia la selección empírica por rendimiento *per se*. Para complementar dicha estrategia, se ha propuesto la utilización de atributos ecofisiológicos simples ligados funcionalmente al rendimiento como criterio de selección indirecto. Sin embargo, el actual “cuello de botella”, tanto para identificar estos atributos como para comprender sus bases genéticas, es una detallada y correcta caracterización fenotípica de poblaciones de mapeo. Esta información, combinada con las herramientas moleculares disponibles, permitiría establecer un modelo más completo de la relación genotipo-fenotipo y de la interacción genotipo-ambiente. En este contexto, el objetivo de la tesis fue caracterizar fenotípicamente una población de líneas doble haploide de trigo, obtenida a partir de cultivares que generan alto rendimiento potencial a través de una combinación diferente de número y peso de grano, e identificar atributos ecofisiológicos ligados funcionalmente con el rendimiento. La población utilizada se evaluó en dos ambientes contrastantes bajo condiciones potenciales de campo, donde se uniformó el tiempo a floración y la altura de planta, a fin de evitar las posibles confusiones en la identificación de otros atributos claves asociados al rendimiento. Las variaciones en rendimiento fueron explicadas principalmente por cambios en la biomasa acumulada durante todo el ciclo ($r^2 > 0.80$ en cada ambiente), producto de diferencias en la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), manteniéndose el índice de cosecha relativamente constante. El número de granos por unidad de superficie, que tendió a asociarse mejor con el coeficiente de fertilidad de espiga (CFE) que con el peso seco de espigas a floración, fue el principal componente del rendimiento. Mejoras en la EUR durante el período de crecimiento de la espiga (produciría espigas más pesadas) y un mayor CFE (no asociado a reducciones en el peso potencial de grano) serían dos atributos clave para incrementar el rendimiento potencial en trigo.

Palabras clave: *Triticum aestivum*, población de mapeo, fenotipeado, período de crecimiento de la espiga.

ABSTRACT

Wheat yield potential: Identification of favourable ecophysiological attributes in double haploid lines

Wheat global demand is growing at a faster rate than the current genetic gains. This indicates a loss in efficiency in conventional breeding, which uses empirical selection for grain yield *per se* as strategy. To complement this strategy, the use of simple ecophysiological attributes, functionally linked with grain yield, has been proposed as an indirect selection criterion. However, the current “bottleneck” is a detailed and accurate phenotyping of mapping populations not only to identify these attributes but also to understand their genetic basis. This information, combined with the available molecular tools, would provide a more complete model of genotype-phenotype relationship and genotype-environment interaction. In this context, the objective of the thesis was to phenotypically characterize a double haploid population of wheat, which was obtained from cultivars that generate high grain yield potential through a different combination of grain number and weight, and to identify ecophysiological attributes functionally linked with grain yield. The population used was evaluated in two contrasting environments under potential field conditions. In each environment, both flowering time and plant height were uniformed to avoid possible confusion in the identification of fine mechanisms that can be produced by variations in these attributes. Grain yield variations were robustly explained by changes in accumulated biomass ($r^2 > 0.80$ in each environment) due to differences in radiation use efficiency (RUE); harvest index remaining relatively constant. Grain number per unit of area, which tended to be better associated with spike fertility coefficient (SFC) than with spike dry weight at anthesis, was the main grain yield component. RUE improvements during spike growth period (which would produce heavier spikes) and a greater SFC (which should not reduce the potential grain weight) would be two key attributes to increase wheat grain yield potential.

Key words: *Triticum aestivum*, mapping population, phenotyping, spike growth period.

CAPÍTULO 1

Introducción general

1 - Introducción general

1.1 - Planteo del problema y revisión de antecedentes

1.1.1 - Importancia del cultivo de trigo y requerimientos futuros

El trigo pan (*Triticum aestivum* L.) es un componente esencial de la dieta humana, proveyendo alrededor de una quinta parte de las calorías consumidas (FAO, 2011); y su demanda mundial crece a tasas mayores que las actuales ganancias genéticas en rendimiento de los diferentes países (Reynolds et al., 2009b). La producción mundial de trigo aumentó más de seis veces durante el siglo XX a través de incrementos en el área cosechada durante la primera mitad, y de mejoras sustanciales en el rendimiento por unidad de superficie a partir de los '60 (Slafer et al., 1994; Slafer et al., 1996). El mejoramiento ha sido responsable de más de la mitad de esta ganancia (Slafer y Andrade, 1991), atribuyéndose el resto a la aplicación de tecnología, pero fundamentalmente a la interacción entre el mejoramiento y el manejo (Evans y Fischer, 1999). Sin embargo, el análisis de la evolución de los rendimientos medios mundiales muestra que las importantes ganancias obtenidas en las últimas décadas tendieron a reducirse e incluso a estabilizarse durante los últimos años (Calderini y Slafer, 1998; Miralles y Slafer, 2007; Fischer y Edmeades, 2010). Esta tendencia evidencia una pérdida de eficiencia en la mejora del cultivo (Reynolds et al., 2009b), resultado de una disminución en la tasa de progreso por unidad de costo económico en los programas de mejoramiento (Fischer, 2007a). Entonces, dado que la introducción sustentable de nuevas áreas de cultivo en una extensión significativa es poco probable, incrementar la productividad de la superficie ya utilizada parece ser la solución más conveniente para aumentar los niveles de producción mundial de trigo (Evans, 1999; Borlaug, 2007).

El progreso en rendimiento continúa siendo el factor de mayor impacto sobre el crecimiento de la producción, y la ganancia en rendimiento potencial sigue siendo el principal componente de este progreso (Fischer, 2007b), dada la fuerte relación observada con el rendimiento alcanzado por los productores a lo largo de los años (Cassman, 1999; Abeledo et al., 2003; Fischer y Edmeades, 2010). Puede definirse al rendimiento potencial como aquel que es alcanzado por un determinado cultivar en un ambiente (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). Ha sido documentado que la selección por rendimiento potencial trae aparejada una mayor producción no solo en ambientes óptimos, sino también en ambientes sujetos a estreses abióticos (e.g. alta temperatura, déficit hídrico o salinidad), aunque de una intensidad moderada (Slafer et al., 1999; Araus et al., 2002; Acreche et al., 2008). De este modo, una ganancia en rendimiento potencial puede esperarse de que se exprese en un amplio rango de ambientes (Slafer y Araus, 2007; Reynolds et al., 2009b).

1.1.2 - Aplicación de criterios ecofisiológicos como estrategia para acelerar el progreso del mejoramiento convencional

El estudio de la fisiología de la generación del rendimiento potencial provee una estructura sólida de conocimiento que puede servir para complementar al mejoramiento empírico tradicional y, de esta forma, incrementar el rendimiento potencial y, por ende, la producción (Fischer, 2007b; Foulkes et al., 2011). En este marco, la utilización de atributos ecofisiológicos como criterio de selección podría acelerar la tasa de mejora, especialmente en un cultivo como trigo que ya ha sido sujeto a un intenso proceso de selección (Shorter et al., 1991). Por esta razón, se ha tratado de entender la asociación entre las mejoras del rendimiento y los cambios en atributos ecofisiológicos (Calderini

et al., 1995), existiendo en la actualidad numerosas propuestas que sostienen la factibilidad de utilizar atributos más simples que el rendimiento *per se* como criterio de selección indirecto para acelerar el progreso (e.g. Araus et al., 2002; Slafer et al., 2005; Reynolds et al., 2009a; Richards et al., 2010).

El proceso para incorporar criterios ecofisiológicos en un programa de mejora tiene dos etapas: i) identificar atributos ecofisiológicos simples, relacionados funcionalmente con el rendimiento, y ii) comprender las bases genéticas que los gobiernan a fin de poder facilitar su manipulación y/o predecir su respuesta a la selección (Reynolds et al., 2001; Slafer, 2003). En relación al primer punto, varios atributos han sido identificados en trigo, pero 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). En el segundo punto, la biología molecular ha tenido importantes avances en los últimos años, desarrollando el potencial para identificar y mapear varios genes mayores o QTL (*loci* de carácter cuantitativo) asociados a caracteres relativamente complejos (Snape et al., 2007). Sin embargo, es importante reconocer la importancia de las interacciones del genotipo con el ambiente en la expresión de los QTLs, y de éstos en diferentes fondos génicos (Yin et al., 1999; Thomas, 2003; Collard et al., 2005). La combinación de la información ecofisiológica con la molecular permitiría establecer un modelo más completo de la relación genotipo-fenotipo y de la interacción genotipo-ambiente (Edmeades et al., 2004).

Una evaluación fenotípica correcta y detallada es en la actualidad un factor más limitante que la disponibilidad de herramientas moleculares, a la hora de incrementar nuestro conocimiento (Snape y Moore, 2007; Richards et al., 2010). Si la medición de un determinado atributo es laboriosa y consume demasiado tiempo, es poco probable su adopción como criterio de mejora en un programa de mejoramiento (Austin, 1993). En este contexto, la evaluación fenotípica detallada de poblaciones de mapeo (e.g. líneas endocriadas recombinantes (RIL), líneas doble haploide (DH), etc.) es indispensable como base para identificar, tanto QTLs vinculados con atributos ecofisiológicos claves como marcadores moleculares precisos para los mismos (Collard et al., 2005), de modo que pueda ser adoptado por un programa de mejora de una forma relativamente fácil y económica. En este sentido, la complejidad genética, la importancia de la interacción genotipo-ambiente, y el costo del muestreo de cada una de las líneas experimentales determina el gran valor de la caracterización fenotípica sobre los métodos posteriores de selección basados en marcadores moleculares (Richards et al., 2010). Por lo tanto, resulta de interés estudiar en una población de mapeo atributos asociados funcionalmente al rendimiento potencial.

1.1.3 - Generación del rendimiento en trigo, atributos ecofisiológicos asociados

El rendimiento, en trigo así como en otros cultivos, está determinado por la interacción entre el genotipo y el ambiente (Fischer, 2001), cuyo resultado final es el producto de interacciones entre procesos de desarrollo y crecimiento que ocurren durante todo el ciclo del cultivo (Figura 1.1; Evans, 1993; Richards, 1996). Esta complejidad ha llevado a que los mejoradores generalmente se focalicen en el rendimiento *per se*, ya que es de fácil medición e integra toda la expresión génica que gobierna estos procesos, la mayoría de carácter cuantitativo (Richards et al., 2010). Sin embargo, una aproximación que considere al rendimiento como el resultado de la acción e interacción de diferentes atributos más que un atributo en sí (Slafer, 2003), combinado con las herramientas moleculares disponibles actualmente, ayudaría a comprender mejor estas interacciones complejas (Fischer, 2007b). Si bien muchos atributos tienen beneficio potencial sobre el rendimiento, la evaluación de cuáles deben ser priorizados

en un programa de mejora debe sustentarse en el testeo empírico de hipótesis basadas en modelos conceptuales que incorporen el actual conocimiento ecofisiológico (Reynolds et al., 2001). En trigo, como en cualquier otro cultivo de grano, la generación del rendimiento puede analizarse a través de: i) la economía de acumulación y partición de materia seca, siendo también necesario considerar la fenología del cultivo, y de ii) los principales componentes numéricos (Slafer et al., 1994).

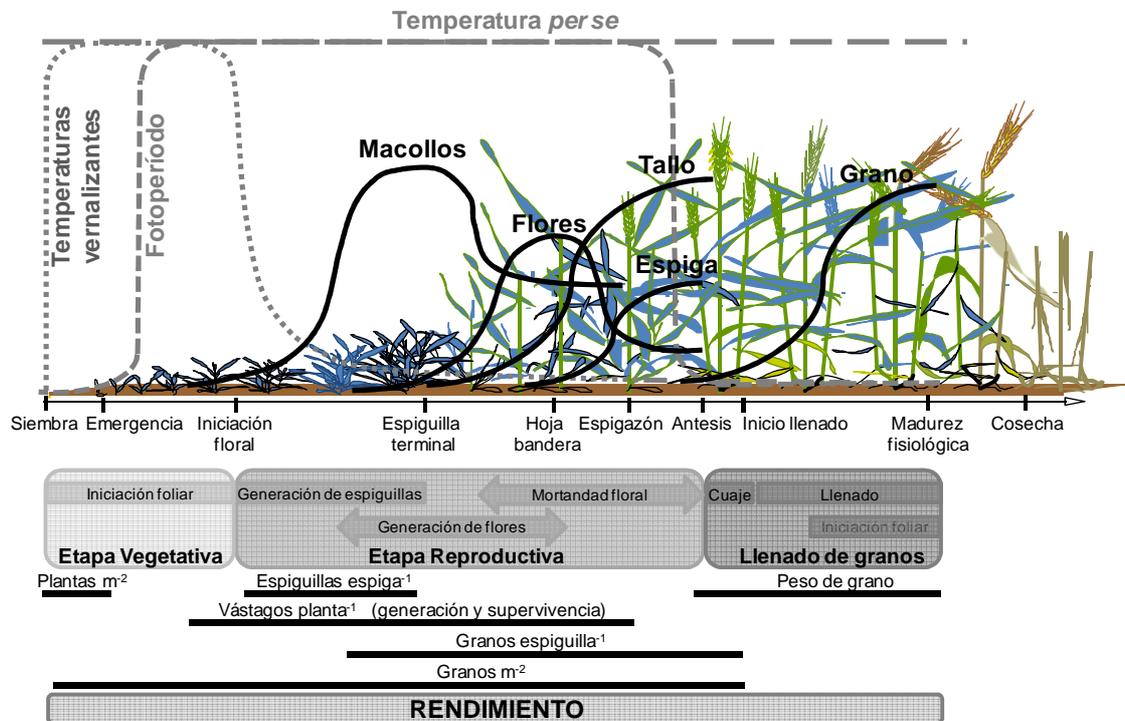


Figura 1.1. Diagrama esquemático del desarrollo y crecimiento de un cultivo de trigo. Se muestran los períodos donde el desarrollo del cultivo responde a la temperatura *per se*, a las temperaturas vernalizantes, y/o al fotoperíodo; la generación de área foliar, las dinámicas de aparición de macollos y flores, y el patrón de crecimiento de tallo, espiga y grano. En la parte intermedia se muestran los períodos de diferenciación y/o crecimiento de algunos órganos dentro de las etapas vegetativas, reproductiva y de llenado de granos; y en la inferior, la determinación de los componentes numéricos del rendimiento (Adaptado de Slafer y Rawson, 1994; Miralles y Slafer, 1999; Slafer y Whitechurch, 2001; Slafer et al., 2003).

1.1.3.1 - Tiempo a floración

El patrón fenológico de un cultivo determina la capacidad de adaptación del mismo a una determinada zona, afectando directamente el rendimiento, ya sea por el uso de más recursos o por la exposición o escape a un determinado estrés ambiental (Slafer et al., 1994). En este sentido, sobresale el ajuste del tiempo a floración en diferentes áreas por parte del mejoramiento, dada la importancia que tiene para el cultivo de trigo la fecha de ocurrencia de antesis (AT), asociado al riesgo de heladas y al agua disponible para el llenado de granos (Slafer y Whitechurch, 2001). El tiempo a floración en trigo está gobernado principalmente por genes mayores que confieren sensibilidad al fotoperíodo (*Ppd*) (Scarath y Law, 1984; Worland, 1996; Stelmakh, 1998), y requerimientos de vernalización (*Vrn*) (Snape, 1996), pero también por genes menores como los *Eps* de precocidad intrínseca (Bullrich et al., 2002; Appendino y Slafer, 2003). En este aspecto, fundamentalmente en lo que respecta a los dos primeros grupos de genes, es donde la biología molecular ha tenido mayor impacto sobre el

conocimiento del cultivo de trigo en los últimos años (Fischer, 2011). Por lo tanto, la identificación de atributos ligados funcionalmente con el rendimiento debe realizarse en materiales de similar ciclo a AT, a fin de poder identificar atributos relacionados con la potencialidad del rendimiento más que con la adaptación.

1.1.3.2 - Acumulación de materia seca y partición

Durante el siglo XX los programas de mejoramiento incrementaron exitosamente el rendimiento, a través de un mayor índice de cosecha (IC), sin una modificación sustancial de la biomasa total producida (Siddique et al., 1989a; Slafer y Andrade, 1991; Calderini et al., 1999b). Las variedades semienanas desarrolladas para reducir el vuelco, resultado de la introgresión de genes mayores de altura (genes *Rht*), presentaron una mayor partición al órgano cosechable por reducción de la competencia por asimilados entre el tallo y la espiga (Siddique et al., 1989b; Slafer et al., 1990; Calderini et al., 1999b). Posteriores mejoras en el IC (i.e. luego del período llamado “Revolución Verde”) fueron producto de la selección por rendimiento *per se* (Calderini et al., 1995; Sayre et al., 1997; Calderini et al., 1999b). Si se considera el límite teórico de 0.62 calculado para el IC (Austin et al., 1980a), los mayores IC registrados actualmente en trigos invernales (ca. 0.50) y primaverales (ca. 0.45) plantean la posibilidad de alguna mejora en este atributo (Fischer, 2007b). Sin embargo, incrementos futuros en el IC a través de la reducción de altura de planta son poco probables dado que la misma se relaciona parabólicamente con el rendimiento, encontrándose la mayoría de los cultivares modernos (i.e. de uso actual) en el rango óptimo (ca. entre 0.7 y 1 m; Richards, 1992; Miralles y Slafer, 1995).

De acuerdo a lo expuesto anteriormente, las aproximaciones más viables para incrementar el rendimiento potencial en trigo deberían trabajar en obtener incrementos en la producción de biomasa y, eventualmente, aumentos paralelos en el IC. Si bien varias investigaciones sobre progreso genético durante el siglo pasado han manifestado una falta de correlación entre la biomasa producida y el rendimiento (Slafer et al., 1994 y trabajos allí citados), otras evidencias han mostrado que la biomasa se asoció positivamente con la mejora en rendimiento, fundamentalmente a partir de los '90 (Reynolds et al., 1999; Donmez et al., 2001; Shearman et al., 2005; Foulkes et al., 2007). Considerando que la producción de biomasa por parte del cultivo depende de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada y de la eficiencia en el uso de esa radiación (EUR) para la fijación de carbono (Evans, 1978; Gardner et al., 1985), un objetivo central para los ecofisiólogos debería ser identificar atributos relacionados con estos dos procesos (Richards, 1996; Araus et al., 2008; Reynolds et al., 2009b).

Bajo condiciones favorables, la cantidad de radiación interceptada depende fuertemente del manejo del cultivo (fecha y densidad de siembra, y fertilización), mientras que la EUR, si bien puede ser influida por la disponibilidad de nitrógeno, es afectada fundamentalmente por factores genéticos (Slafer et al., 1994). Además de las medidas de manejo mencionadas, la RFA interceptada y acumulada puede ser incrementada por una mejora en la tasa de establecimiento del cultivo (Richards, 2000), lo cual puede resultar de valor en ambientes donde la estación de crecimiento es acotada (Richards et al., 2010). Una mayor duración del área foliar (con valores por encima del índice de área foliar crítico; Gardner et al., 1985) durante el llenado de granos (Fischer y Kohn, 1966) promovería la intercepción de RFA, siendo especialmente importante en ambientes donde la radiación incidente en dicho período es reducida (e.g. alta nubosidad). Numerosos atributos relacionados con el rápido establecimiento del canopeo y/o el retraso de la senescencia muestran una importante variación genética y son muy sencillos de seleccionar visualmente, por lo que no parecen ser un obstáculo

para incrementar el rendimiento potencial (Reynolds et al., 2009b). Por lo tanto, el foco debe ser puesto en incrementar la EUR, existiendo varios análisis de las limitaciones y de las vías potenciales para incrementarla (e.g. Reynolds et al., 2000; Long et al., 2006; Zhu et al., 2008; Murchie et al., 2009). Entre las propuestas, se destacan: i) incrementos de la tasa fotosintética foliar, ii) aumentos en el intercambio neto de carbono por parte del canopeo mediante una distribución más uniforme de la radiación incidente, y iii) reducciones de la tasa respiratoria (Foulkes et al., 2009; Parry et al., 2011).

1.1.3.3 - Componentes numéricos del rendimiento

Numerosas evidencias en la literatura han demostrado que las variaciones registradas en el rendimiento son mejor explicadas por cambios en el número de granos por unidad de superficie (NG), más que por cambios en el peso medio de granos (PG), debido no solo a efectos ambientales (Fischer, 1993; Magrin et al., 1993; Frederick y Bauer, 1999) sino también a ganancias genéticas (Calderini et al., 1999b y trabajos allí citados). Si bien existe variación genética en PG, este componente no ha contribuido notoriamente a incrementar el rendimiento potencial en trigo (Fischer, 2011), aunque los progresos recientes del CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo) en trigos primaverales parecen estar más asociados con mejoras en el PG que con incrementos en el NG (Aisawi et al., 2010). Igualmente, a pesar de que algunos trabajos hayan planteado que un aumento del NG es simplemente una consecuencia de un mayor rendimiento (Sinclair y Jamieson, 2006; 2008), numerosas evidencias sostienen que el NG es el atributo causal de los cambios en el rendimiento (Fischer, 2008), siendo por lo tanto un rasgo crítico a considerar para lograr incrementos del rendimiento potencial en trigo (Miralles y Slafer, 2007).

Estudios sobre cultivares liberados en diferentes épocas muestran una relación negativa entre el NG y PG, contrabalanceando los aumentos en el rendimiento debido a un mayor NG (Slafer y Andrade, 1989; Feil, 1992; Slafer y Andrade, 1993). Distintas evidencias han mostrado que esta compensación se debió a efectos no competitivos, ya que la mejora en NG se asocia con el establecimiento de granos en posiciones distales de la espiguilla, cuyo menor peso potencial conduce a un PG promedio menor (Miralles y Slafer, 1996; Acreche y Slafer, 2006). Así, las mejoras del rendimiento potencial podrían también estar orientadas a aumentar el peso potencial de granos distales, para mantener el PG frente a nuevos incrementos del NG. En este sentido, la falta de correlación entre NG y PG en la población de mapeo Seri-Babax proveniente del CIMMYT, la cual fue intensamente evaluada en la región triguera del Noreste Australiano (Rathey et al., 2009), es un ejemplo del posible incremento en NG sin compensaciones competitivas en PG (i.e. se pudieron identificar líneas de alto NG y PG). Igualmente, aún se desconoce si esta tendencia es el comienzo de una nueva regla para el progreso en rendimiento potencial, o simplemente una excepción (Fischer, 2011).

Numerosas evidencias en la literatura han mostrado que el rendimiento potencial en trigo está limitado principalmente por destinos (i.e. NG y peso potencial de éstos), aunque los materiales modernos pueden presentar algún grado de co-limitación por fuente (i.e. menor disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado) y destino (Slafer y Savin, 1994; Borrás et al., 2004 y trabajos allí citados). Entonces, incrementar la capacidad del destino (ya sea por un mayor establecimiento de granos o por un mayor peso potencial), parece ser imprescindible para lograr mejoras del rendimiento potencial. Sin embargo, a medida que se produce este incremento, la cantidad de asimilados disponible para completar el llenado de los granos podría volverse menos excesiva y llegar a resultar limitante, al menos en parte (Reynolds et al., 1999). En este

sentido, bajo condiciones potenciales, una moderada limitación por fuente podría revertirse a través de: i) un incremento en la capacidad y eficiencia fotosintética post-AT (Richards, 1996; Reynolds et al., 2005), y/o ii) el incremento de las reservas acumuladas en tallo a floración para sostener el llenado de un mayor NG de mayor peso potencial (Borrás et al., 2004).

Si bien cada una de estas estrategias involucra diferentes procesos, aún muy poco comprendidos, un mayor contenido de carbohidratos solubles (CHS) en tallo a floración podría ser un atributo favorable para incrementar el rendimiento potencial en algunos ambientes (Reynolds et al., 2009b). Los asimilados disponibles para el crecimiento de los granos son provistos por la fotosíntesis real entre floración y madurez y, en caso que estos fotoasimilados no sean suficientes, el cultivo puede remobilizar las reservas acumuladas en tallos (Austin et al., 1980b; Schnyder, 1993). Así, la contribución de las reservas acumuladas al llenado de los granos es mayor cuando la asimilación por fotosíntesis se ve limitada (Asseng y van Herwaarden, 2003; Ruuska et al., 2006), lo que puede suceder aun bajo condiciones post-AT (por manejo o ambiente) favorables (Gebbing et al., 1999; Fischer, 2007b) cuando la demanda del destino es alta. En el Reino Unido, se observó una relación positiva entre el año de liberación de cultivares de trigos invernales y los CHS almacenados en tallos a floración, lo que fue vinculado positivamente con el progreso en rendimiento (Shearman et al., 2005). Estas evidencias, sumado a la existencia de variabilidad genética (Foulkes et al., 2002; Ruuska et al., 2006) y alta heredabilidad (Ruuska et al., 2006) del atributo (contenido de CHS en tallos a floración) promocionan el uso de este atributo como criterio indirecto de mejora (Rebetzke et al., 2008). Sin embargo, esta estrategia podría no ser eficiente a la hora de maximizar el destino del cultivo ya que estos asimilados podrían destinarse a producir más y/o mayores flores (Fischer, 2007b). En este sentido, Dreccer et al. (2009) realizaron una evaluación de cuatro RILs contrastantes en la acumulación de CHS en tallos a floración, demostrando que las líneas con mayor cantidad de reservas tuvieron un PG mayor, lo que compensó (i.e. rendimiento similar o superior) el menor NG establecido. Es necesario, entonces, comprender mejor el impacto de la acumulación de reservas sobre el rendimiento potencial en trigo, focalizándose en las compensaciones que podrían establecerse tanto sobre la determinación del NG como del PG.

1.1.3.4 - Relación entre la economía de la acumulación de materia seca y la determinación del número de granos

La generación del NG debe ser analizada en términos de la economía de materia seca durante el período crítico, más que en términos de subcomponentes numéricos (e.g. espigas por unidad de superficie, granos por espiga), con el fin de identificar atributos factibles de ser manipulados (Fischer, 1983; Slafer, 2003). El periodo crítico más aceptado y validado en la actualidad para la determinación del NG en trigo comprende unas pocas semanas previas a floración (Fischer, 1985). Durante esta etapa, la competencia que se genera entre tallos y espigas por los asimilados disponibles determinaría que gran parte de las flores en desarrollo no alcancen el estado de flor fértil en AT (Kirby, 1988). La fuerte respuesta del NG a cambios en el crecimiento del cultivo y la partición se evidencia en la relación positiva entre el peso seco de espigas (PSE) a floración y el número de flores fértiles (e.g. Stockman et al., 1983; Miralles et al., 1998; Miralles et al., 2000; González et al., 2005c; Serrago et al., 2008) y/o el NG (e.g. Siddique et al., 1989b; Slafer y Andrade, 1993; Abbate et al., 1997; Demotes-Mainard et al., 1999; González et al., 2003). En línea con ello, Fischer (1983) propuso analizar la determinación del NG mediante una aproximación basada en la acumulación, partición y eficiencia de utilización de asimilados durante el período crítico, y cuyos

componentes principales son el PSE a floración y el coeficiente de fertilidad de espigas (CFE), i.e. número de granos establecidos por unidad de PSE (Figura 1.2). El PSE, a su vez, es producto de la duración del período (DPCE) y de la tasa de crecimiento de las espigas (TCE), siendo esta última función de la tasa de crecimiento del cultivo en dicho período (TCC_{PCE}) y de la partición de biomasa a las espigas (PBE). Para que esta estructura de análisis resulte útil desde el punto de vista ecofisiológico, pensando en una futura mejora, los atributos involucrados deben ser relativamente independientes (Fischer, 2008). Entonces, es necesario evaluar no solo el impacto de cada atributo sobre la determinación del NG, sino también las relaciones establecidas entre los mismos.

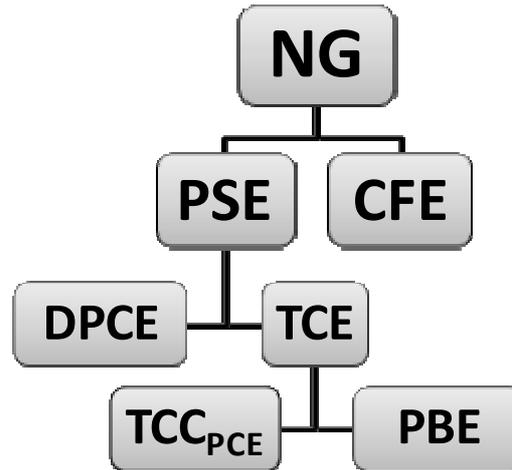


Figura 1.2. Diagrama de los atributos ecofisiológicos en los cuales se desglosa la aproximación propuesta por Fischer (1983) para analizar la determinación del número de granos (NG) en trigo. El peso seco (PSE) y el coeficiente de fertilidad de espigas (CFE) son los componentes principales, la duración del período de crecimiento de la espiga (DPCE), las tasa de crecimiento de las espigas (TCE) y del cultivo (TCC_{PCE}) durante dicho período, y la partición de biomasa a espiga (PBE) son los componentes secundarios.

Una de las vías propuestas para incrementar el PSE a floración es el aumento de la DPCE relativo al ciclo a AT, mediante la manipulación del desarrollo (Halloran y Pennell, 1982; Slafer et al., 1996; Miralles et al., 2000; Slafer et al., 2001; Slafer, 2003; Miralles y Slafer, 2007), aunque las bases genéticas de este atributo permanecen aún poco comprendidas. Siguiendo esta hipótesis, se demostró: i) la existencia de variabilidad en la duración de la fase de elongación del tallo, dentro de la cual crece la espiga, en materiales comerciales de trigo con tiempo similar a floración (Whitechurch et al., 2007a; 2007b; González et al., 2011); ii) que la sensibilidad fotoperiódica durante la DPCE es independiente de la respuesta en etapas previas del desarrollo, tanto en estudios bajo condiciones controladas (Miralles y Richards, 2000) como a campo (González et al., 2003; 2005c; Serrago et al., 2008); y iii) que las modificaciones de la DPCE, por alteraciones del ambiente fotoperiódico (Miralles et al., 2000; González et al., 2003; Serrago et al., 2008) o del estado alélico de genes *Ppd* (González et al., 2005a), modificaron el número de flores fértiles en una proporción similar al PSE. El incremento en NG, frente a un alargamiento de la DPCE, fue mediado por una mayor acumulación de asimilados en las espigas, permitiendo que los primordios florales previamente iniciados continúen su progreso hacia el estado de flor fértil (González et al., 2005b; Ghiglione et al., 2008). Estos resultados permiten pensar en una manipulación independiente de las etapas pre-AT (Halloran y Pennell, 1982), utilizando

la sensibilidad fotoperiódica como vía para incrementar la DPCE sin modificar el tiempo a floración (Slafer et al., 2001). Para ello, es necesario evaluar el impacto de este atributo sobre la determinación del NG bajo condiciones naturales (i.e. sin modificaciones artificiales del fotoperíodo) en poblaciones segregantes diseñadas para tal fin, con el objetivo de intentar establecer la factibilidad de selección. En este sentido, un estudio reciente mostró que, si bien una mayor DPCE aumentó el NG, la respuesta a la selección por este atributo fue nula al comparar grupos de individuos F4 con su progenie (i.e. F5) y sus medio hermanos (i.e. F4), indicando una importante influencia del ambiente sobre la expresión de la variabilidad genética en DPCE (García et al., 2011).

Las propuestas para incrementar la TCC_{PCE} se focalizan en mejoras de la EUR pre-AT, tanto por modificaciones a nivel de canopeo como a nivel de hoja (Reynolds et al., 2005; 2009b). Si bien algunos estudios no encontraron diferencias genéticas en la TCC_{PCE} (Sayre et al., 1997; Abbate et al., 1998), otros trabajos demostraron en forma directa (Shearman et al., 2005), o con evidencias indirectas (Fischer et al., 1998), una asociación positiva entre la mejora de la EUR pre-AT y el progreso genético en rendimiento. Estos resultados sugieren que el NG podría ser incrementado por mejoras en la TCC_{PCE} , lo que ha sido corroborado en cultivares modernos de arroz (Takai et al., 2006; Katsura et al., 2007; Ohsumi et al., 2007). Por lo tanto, si bien las condiciones ambientales (principalmente la radiación solar) tienen una influencia marcada sobre la TCC_{PCE} (Fischer, 2011), podría existir variabilidad genotípica, fundamentalmente en los procesos fotosintéticos, factible de ser utilizada para mejorar el NG y el rendimiento potencial en trigo.

Tanto la propuesta de incrementar la DPCE como la TCC_{PCE} consideran necesario al menos mantener la PBE, la que podría aun incrementarse al manipular uno o ambos atributos. En el pasado, la introgresión de genes de enanismo (*Rht*) modificó sustancialmente la PBE debido a una reducción en la competencia entre el tallo y la espiga (ver arriba). Incrementos en la PBE sin mayores reducciones en altura podrían lograrse a expensas de otros órganos de la planta (i.e. láminas, tallos y vainas, etc.), aunque la estrategia más viable, considerando las posibles penalidades en el sistema radical, el mayor riesgo de vuelco, y la importancia de los CHS para el llenado de granos (ver arriba), sería reducir la partición a carbohidratos estructurales en tallos (Foulkes et al., 2011 y trabajos allí citados). Es necesario, entonces, evaluar el impacto sobre la determinación del NG de cada uno de los atributos de la aproximación planteada por Fischer (1983), así como las relaciones funcionales entre ellos, en materiales de altura de planta similar.

El CFE ha sido el atributo ecofisiológico menos estudiado de la estructura de análisis propuesta, pero no por ello menos importante para la determinación del NG, puesto que integra procesos como la partición de asimilados dentro de la espiga en crecimiento, la supervivencia floral, y el cuaje de los granos (Fischer, 2001). Incrementos en el CFE explicaron gran parte de la mejora en el NG en cultivares argentinos liberados en los `80s y principios de los `90s (Abbate et al., 1998) y en los nuevos cultivares europeos (Acreche et al., 2008). Además, una evaluación reciente de 39 cultivares comerciales argentinos mostró que los cambios en el NG fueron mejor explicados por variaciones en el CFE que en el PSE a floración, sin correlacionen entre estos dos atributos (González et al., 2011), lo cual permitiría manipular ambos independientemente (Fischer, 1983). Sin embargo, es necesario considerar las posibles penalidades que puede arrastrar la selección por un mayor CFE. En este aspecto, podría establecerse una relación negativa entre el CFE y el PG potencial (Fischer, 2008 y trabajos allí citados), si el mayor número de flores fértiles por unidad de PSE a floración

resultara en una menor cantidad de materia seca por flor en crecimiento que reduzca el tamaño de los carpelos (Calderini et al., 2001), lo cual podría reducir el PG logrado (Fischer y HilleRisLambers, 1978). Por otro lado, mejoras en el NG debidas fundamentalmente a la fertilidad de las espigas (i.e. mayor CFE), sin un mayor crecimiento del cultivo durante el período crítico que permita incrementar la cantidad de reservas, podrían determinar una menor disponibilidad de asimilados para cada grano durante el llenado, si la EUR post-floración no se incrementa. En este sentido, sería importante determinar la relación entre el CFE y tanto el PG como la cantidad de CHS almacenados en tallos a floración por cada grano establecido.

1.2 - Objetivos e hipótesis

1.2.1 - Objetivo general

Caracterizar fenotípicamente una población de líneas DH de trigo, obtenida a partir de cultivares que generan alto rendimiento potencial a través de una combinación diferente de NG y PG, e identificar atributos ecofisiológicos ligados funcionalmente con el rendimiento.

1.2.2 - Objetivos específicos

i) Evaluar la variabilidad fenotípica en tiempo a floración y altura de planta de la población de líneas DH.

ii) Analizar la generación del rendimiento en un set de materiales de tiempo a floración y altura de planta similar (seleccionados a partir del objetivo i) mediante dos aproximaciones sencillas (i.e. $\text{rendimiento} = \text{biomasa} \times \text{IC}$ y $\text{rendimiento} = \text{NG} \times \text{PG}$).

iii) Analizar, en el mismo set de materiales utilizado en el objetivo ii, la variabilidad fenotípica de atributos ecofisiológicos vinculados con la determinación del NG, de acuerdo a la aproximación propuesta por Fischer (1983) (Figura 1.2), e identificar aquel o aquellos de mayor impacto, considerando las posibles compensaciones, tanto entre atributos como con el PG.

1.2.3 - Hipótesis

Dado que el primer objetivo específico se focaliza en una caracterización fenotípica de la población, las hipótesis detalladas a continuación se vinculan a los objetivos específicos ii y iii. Del segundo y tercer objetivo se desprenden las hipótesis i y ii, respectivamente, mientras que la hipótesis iii se vincula a ambos.

i) Bajo condiciones potenciales, el IC se mantiene relativamente estable y las variaciones en rendimiento dependen de los cambios en la biomasa producida durante el ciclo del cultivo, los cuales son el resultado de diferencias en la EUR más que en la captura de este recurso.

ii) El PSE y el CFE son atributos relativamente independientes, por lo tanto un mayor NG puede ser alcanzado explotando cualquiera de estos atributos sin que existan compensaciones competitivas entre ambos.

iii) Los materiales con un mayor NG asociado a mejoras en el CFE cuentan con menos reservas disponibles para el llenado de cada grano, reduciéndose el PG logrado aun bajo condiciones potenciales, aunque la caída en este componente es menos que proporcional al aumento en el NG.

1.3 - Estructura de la tesis

Para cumplir con los objetivos y poner a prueba las hipótesis planteadas, una población de líneas DH de trigo se evaluó en dos ambientes diferentes bajo condiciones

potenciales de campo. La presente tesis está organizada en 5 capítulos. En el capítulo 1 (**Introducción general**) se expusieron los antecedentes sobre el tema, los cuales dan sustento a las hipótesis. En el capítulo 2 (**Materiales y métodos**) se realiza una descripción general de los experimentos y los análisis realizados. En los capítulos 3 (**Generación del rendimiento en materiales de trigo con tiempo a floración y altura de planta similar**) y 4 (**Atributos ecofisiológicos favorables para incrementar el número de granos**) se exponen los resultados experimentales del trabajo, incorporando una breve introducción, el detalle de las variables de respuesta utilizadas, y la discusión de los mismos. Por último, en el capítulo 5 (**Discusión general y consideraciones finales**) se presenta un modelo de la generación del rendimiento potencial en los materiales evaluados, se contrastan las hipótesis, y se consideran las implicancias para futuras investigaciones y aplicaciones prácticas de los resultados obtenidos.

CAPÍTULO 2

Materiales y métodos

2 - Materiales y métodos

2.1 - Material vegetal

Se utilizó una población de líneas DH de trigo y sus respectivas líneas parentales. Esta población de mapeo, compuesta por 105 líneas, ha sido obtenida en el CIMMYT por cruzamiento de dos cultivares comerciales mexicanos (materiales primaverales) de alto rendimiento potencial (Reynolds et al., 2009b) y caracterizada molecularmente en el John Innes Centre (Griffiths, comunicación personal). Los cultivares parentales son “Bacanora”, que presenta un elevado rendimiento a través de un alto NG pero bajo PG, y “Weebil” que también muestra un elevado rendimiento pero, contrariamente, caracterizado por un bajo NG y un alto PG. En el primer ensayo (Buenos Aires 2009) se utilizaron 99 líneas DH por no contar con semilla de las otras 6 líneas de la población.

2.2 - Ambientes

Se realizaron dos experimentos a campo en ambientes diferentes. El primer ensayo se llevó a cabo en el Campo Experimental del Departamento de Producción Vegetal de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34° 35'S, 58° 29'O, 26 msnm), Buenos Aires (Argentina), durante 2009 (BA-09); mientras que el segundo ensayo se llevó a cabo en el Campo Experimental Norman E. Borlaug del CIMMYT (27°25'N, 109°54'O, 38 msnm), Ciudad Obregón (México), durante 2009/10 (CO-09/10). Los ensayos fueron conducidos sin limitaciones hídrico-nutricionales, aunque bajo diferente sistema de cultivo en cada ambiente. En BA-09, el cultivo se implantó en plano, de forma similar a lo realizado en toda la Región Pampeana Argentina. En CO-09/10, en cambio, en el cultivo se implantó sobre “camellones” que permiten realizar riego por surco, lo que es habitual en todo el Valle del río Yaqui (Sayre et al., 1998). En ambos casos, se realizó labranza convencional y se utilizó una sembradora experimental con cono dosificador. Las fechas de siembra fueron el 5 de Julio en BA-09 y el 2 de Diciembre en CO-09/10, que corresponden a fechas consideradas óptimas para trigos primaverales en cada una de las zonas. En BA-09, la densidad de siembra objetivo fue de 200 plantas m⁻²; mientras que en CO-09/10 varió entre 170 y 190 plantas m⁻², debido a que (por razones logísticas del Campo Experimental) se utilizaron los mismos gramos de semilla en todas las parcelas, aún cuando existía variación en el PG de los materiales. De cualquier modo, las densidades utilizadas se encontraron dentro del rango agronómico en ambos ambientes. Las precipitaciones ocurridas durante el ciclo del cultivo se complementaron con riego (por aspersión en BA-09 y por surco en CO-09/10) para mantener el suelo a capacidad de campo. La fertilización fue ajustada, de acuerdo a los análisis de suelo realizados previo a la siembra, para llegar a ca. 180 kg de nitrógeno por ha (0-60 cm de profundidad) y 20 ppm de fósforo (0-20 cm) en ambos ambientes, de forma tal que el cultivo no presente limitaciones de ninguno de estos dos macronutrientes. Las malezas fueron controladas mediante la aplicación de herbicidas post-emergentes, y las plagas y enfermedades mediante aplicaciones periódicas de insecticidas y fungicidas.

2.3 - Diseño experimental

Los ensayos tuvieron diseños y unidades experimentales diferentes en cada ambiente. En BA-09 el diseño del ensayo fue completamente aleatorizado (DCA) con 3 repeticiones de cada línea DH o parental, siendo la unidad experimental una parcela de ca. 1.8m² (5 surcos de 2.1m de largo, distanciados entre sí a 17.5cm). En CO-09/10 el diseño experimental fue un alfa lattice (Mead, 1997) con 2 repeticiones de cada línea DH o parental, siendo la unidad experimental una parcela de ca. 2m². Esta parcela fue

de 2.5m x 0.8m, siendo esta última medida el ancho del camellón (incluyendo los surcos para riego a ambos lados), y en la que se sembraron dos surcos centrados a 25 cm entre sí.

2.4 - Análisis estadístico

Los datos fueron analizados en dos etapas. En primer lugar, se realizó un análisis preliminar de los dos ambientes en forma conjunta, a través de un modelo mixto, con el fin de evaluar la importancia relativa de los términos del modelo: genotipo, ambiente e interacción genotipo x ambiente. Dado que los diseños experimentales fueron diferentes entre ambientes (i.e. DCA con 3 repeticiones en BA-09 y alfa lattice con 2 repeticiones en CO-09/10), se decidió utilizar una aproximación espacial posterior, i.e. se asignó un número de fila y de columna a cada unidad experimental en cada ensayo, las que se consideraron como factores aleatorios jerarquizados dentro del ambiente (Romagosa, comunicación personal). Los genotipos se asumieron como efectos fijos, ya que el objetivo fue analizar su comportamiento y no fueron seleccionados al azar, sino que se eligió esta población por las características de los padres (Piepho et al., 2003). El ambiente, y por ende la interacción genotipo x ambiente, también fueron considerados efectos fijos, ya que no fueron seleccionados aleatoriamente, sino que se aprovecharon las facilidades experimentales disponibles (Piepho et al., 2003). Posteriormente, se analizó cada ensayo por separado, de acuerdo a su diseño experimental, obteniendo para cada variable de respuesta la media de cada genotipo en BA-09 y el BLUE (mejor estimador lineal insesgado) de cada genotipo en CO-09/10, ya que el alfa lattice es un modelo mixto (Mead, 1997). Debido a que el ambiente tuvo un efecto significativo ($p < 0.01$) sobre todas las variables (Tabla 2.1), y el testeo de los genotipos en solo dos ambientes no es suficiente para predecir su comportamiento relativo en ambientes futuros, i.e. heredabilidad en sentido estricto (de la Vega, comunicación personal), no se justificó utilizar una media conjunta de los dos ambientes para cada genotipo (Borràs et al., 2009).

Tabla 2.1. Significancia de cada término considerado como efecto fijo en el modelo mixto utilizado para analizar todos los datos en forma conjunta, para cada una de las variables de respuesta (evaluadas de la misma forma en los dos ambientes) más importantes de la tesis.

Variable de respuesta	Términos del modelo (valor de p)		
	Ambiente	Genotipo	Genotipo x ambiente
Ciclo a antesis	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
Altura de planta	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001
Rendimiento	< 0.0001	0.0002	0.0004
Biomasa aérea	< 0.0001	0.0031	0.0154
Índice de cosecha	< 0.0001	< 0.0001	0.1667
Número de granos	< 0.0001	< 0.0001	0.6423
Peso de grano	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001

Para el análisis estadístico de los datos se utilizaron dos softwares. Los modelos mixtos (i.e. aproximación de filas y columnas, y el alfa lattice) se analizaron mediante el PROC MIXED de SAS (SAS-Institute, 1999), mientras que el DCA se analizó con InfoStat (Di Rienzo et al., 2010). Con este segundo software también se realizó la estadística descriptiva de la población en cada ambiente, i.e. se estimó la media

poblacional y el desvío estándar (DE), información que se utilizó para seleccionar materiales, y los análisis de regresión lineal y correlación (coeficiente de Pearson) para establecer relaciones funcionales entre atributos.

2.5 - Selección de líneas DH

Un set de líneas DH fue seleccionado en cada uno de los ambientes, considerando ciclo a AT y altura de planta similar (ver Resultados del capítulo 3). El rango de selección establecido tuvo un criterio diferente en cada una de estas variables. En el caso del ciclo a AT, se seleccionaron aquellas líneas DH cuyo tiempo a floración (i.e. días entre emergencia (Em) y AT) se encontró en el rango comprendido entre la media poblacional $\pm 0.5DE$. En el caso de altura de planta, el rango de selección fue el establecido entre la media poblacional $\pm 1DE$. Estos criterios respondieron al compromiso entre un rango acotado de la variable y el mayor número de líneas DH selectas posibles. De esta forma, los set seleccionados incluyeron más del 40% de las líneas evaluadas en cada uno de los ambientes (i.e. 42 líneas DH tanto en BA-09 como en CO-09/10). Las líneas parentales (i.e. los cultivares Bacanora y Weebil) también se incluyeron en estos set.

CAPÍTULO 3

Generación del rendimiento en materiales de trigo con tiempo a floración y altura de planta similar

3 - Generación del rendimiento en materiales de trigo con tiempo a floración y altura de planta similar

3.1 - Introducción

Una correcta evaluación fenotípica, además de basarse en modelos ecofisiológicos, debe considerar aquellos atributos que promuevan variabilidad y/o confusión en la identificación de atributos finos ligados funcionalmente al rendimiento (Reynolds et al., 2001). Si bien el rendimiento es generado a lo largo de todo el ciclo del cultivo (Figura 1.1), unas pocas semanas alrededor de floración resultan claves para la definición del mismo, ya que el NG (principal componente del rendimiento en trigo) queda establecido en dicho período (Fischer, 1985), y además se define el peso potencial de esos granos (Calderini et al., 2001). Diferencias en la temperatura media y la radiación solar explorada por los materiales durante este período pueden afectar la expresión del rendimiento potencial (Magrin et al., 1993; Fischer, 2011). 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). Por otra parte, variaciones en la altura de planta pueden llevar a asociar atributos favorables erróneamente. Así, materiales con altura de planta fuera del rango considerado óptimo (ca. entre 0.7 y 1 m; Richards, 1992; Miralles y Slafer, 1995) pueden confundir los datos al modificar patrones de crecimiento y partición que no benefician al rendimiento (Miralles y Slafer, 1995). Entonces, uniformar el tiempo a floración y la altura de planta debe ser el primer paso para comenzar con la identificación de otros atributos favorables para incrementar el rendimiento potencial (Reynolds et al., 2001; Reynolds et al., 2009b).

Un fenotipado incorrecto, no solo falla en la identificación de atributos funcionalmente ligados al rendimiento, sino que entrega datos sesgados, lo que limita el desarrollo de marcadores asociados a QTLs de atributos clave (Reynolds et al., 2009a; Reynolds et al., 2009b). Es frecuente encontrar en la literatura trabajos donde se omiten las diferencias en tiempo a floración si el ciclo promedio de la población se ajusta al ambiente objetivo (e.g. Forster et al., 2004; Blake et al., 2009; Bogard et al., 2011), razón principal por la cual en estudios de QTLs comúnmente se identifican *loci* de *Ppd* (i.e. genes de respuesta fotoperiódica) y *Eps* (i.e. genes de precocidad intrínseca) como los de mayor asociación con el rendimiento. Por lo tanto, si bien son componentes importantes del rendimiento potencial en trigo, las expresiones fenotípicas de genes mayores, como por ejemplo la altura de planta (Siddique et al., 1989b; Calderini et al., 1999b) o la sensibilidad fotoperiódica (Slafer et al., 2001), deben ser similares cuando el objetivo es identificar la influencia de genes menores sobre algún atributo ecofisiológico determinante del rendimiento (Reynolds y Tuberosa, 2008). Una estrategia, para evitar estas confusiones, consiste en utilizar sets de líneas de poblaciones ya existentes, con un rango de variación en tiempo a floración y altura de planta lo más estrecho posible en el ambiente objetivo (Reynolds et al., 2009b).

El segundo paso de una correcta caracterización fenotípica es comprender las estrategias de generación de rendimiento en los materiales evaluados. Este paso previo ayuda a focalizar la identificación posterior de atributos clave ligados al rendimiento. Como se mencionó en el capítulo 1, dos aproximaciones son comúnmente utilizadas, debido a su simplicidad y a la fácil determinación de sus componentes, para analizar el rendimiento potencial del cultivo, el producto de: i) la biomasa producida y el IC, o ii) el NG y el PG (Slafer et al., 1994). Si bien cada uno de estos componentes involucra, en mayor o menor medida, diferentes procesos fisiológicos, su análisis permite comprender

qué característica del cultivo podría ser manipulada con el objetivo de incrementar el rendimiento potencial.

Considerando la primera de estas aproximaciones, las ganancias genéticas en rendimiento en trigo en el pasado fueron explicadas por incrementos en el IC, pero en el futuro deberían estar relacionadas con una mejora en la biomasa producida (Miralles y Slafer, 2007). Diferentes estudios demuestran que el IC en materiales de altos rendimiento no ha progresado genéticamente desde los '90s (Sayre et al., 1997; Reynolds et al., 1999). Además, particiones a granos en madurez mayores a 0.5 aumentarían el riesgo de vuelco del cultivo (Berry et al., 2007). Entonces, progresos futuros en el rendimiento potencial deberían provenir fundamentalmente de incrementos en la biomasa producida, dentro de la altura de planta óptima establecida y sin que esto provoque penalidades en los elevados IC alcanzados actualmente (Miralles y Slafer, 2007; Fischer, 2011). Considerando los componentes fisiológicos, la mejora en la eficiencia de uso de la radiación (EUR) parece ser el actual "cuello de botella" para incrementar la producción de biomasa en trigo (Reynolds et al., 2009b), ya que el mejoramiento convencional, combinado con las prácticas de manejo actuales, permiten que los cultivos maximicen la intercepción de RFA durante el período crítico, bajo condiciones potenciales en regiones trigueras templadas (Slafer et al., 1994). Por lo tanto, los esfuerzos futuros deben centrarse en mejorar la capacidad y eficiencia fotosintética del cultivo (Parry et al., 2011).

En lo que respecta a la segunda aproximación (i.e. modelo de componentes numéricos del rendimiento), dado que el NG tiene una mayor importancia relativa sobre la generación del rendimiento en trigo que el PG (Fischer, 1993; Magrin et al., 1993; Calderini et al., 1999b; Frederick y Bauer, 1999) y, por lo general, se asocia negativamente con este último (Slafer y Andrade, 1989; Feil, 1992; Slafer y Andrade, 1993), resulta necesario mantener el PG frente a mejoras en el NG. Igualmente, considerando el impacto que tiene el PG en los nuevos materiales primaverales de CIMMYT (Aisawi et al., 2010), la estrategia de mejora podría ser más ambiciosa tratando de aumentar no solo el NG sino también el PG. Para ello deberían establecerse un mayor número de flores de mayor tamaño (i.e. más granos de mayor peso potencial), lo cual puede requerir romper alguna compensación evolutiva (Sadras y Denison, 2009).

Cualquier estrategia que logre incrementar el destino del cultivo (i.e. NG y/o peso potencial) debe considerar la disponibilidad de asimilados por grano aún bajo condiciones potenciales de crecimiento (Reynolds et al., 2009b). En este aspecto, se ha propuesto seleccionar indirectamente por contenido de reservas en floración como estrategia que permita sostener el crecimiento de los granos (Shearman et al., 2005). Sin embargo, la relación entre la acumulación de CHS en tallo a floración y el rendimiento potencial depende del ambiente, ya que la limitación de este último por radiación post-AT varía entre regiones (Reynolds et al., 2009b y trabajos allí citados). Por otro lado, los asimilados que no son almacenados como reservas (i.e. bajo contenido de CHS en tallos) podrían invertirse en más o mayores flores para incrementar el destino post-AT (Fischer, 2007b), lo que es objetivo principal para la mejora. Es necesario, entonces, determinar el impacto sobre cada uno de los componentes principales del rendimiento que podría arrastrar la selección por mayor contenido de CHS en tallo a floración (Dreccer et al., 2009).

Este capítulo responderá a los objetivos específicos i y ii de esta tesis (ver capítulo 1). Así, una vez determinada la variabilidad fenotípica en tiempo a floración y altura de planta de la población de líneas DH (objetivo i), se seleccionaron materiales que presentaron una estrecha variabilidad en estos atributos para, luego, analizar la generación del rendimiento en un set de materiales de tiempo a floración y altura de

planta similar, mediante dos aproximaciones sencillas, i.e. rendimiento = biomasa x IC, y rendimiento = NG x PG (objetivo ii). De esta forma, el presente capítulo pone a prueba la primera hipótesis planteada en la tesis, y entrega evidencias para, junto con los resultados del capítulo siguiente, poner a prueba la última hipótesis.

3.2 - Materiales y métodos

3.2.1 - Condiciones generales

Las condiciones generales y el diseño experimental de cada uno de los dos ambientes utilizados (BA-09 y CO-09/10), así como el análisis estadístico realizado, fueron descritos en el capítulo anterior. Por lo tanto, en esta sección solo se detallan las variables de respuesta utilizadas en este capítulo.

3.2.2 - Variables de respuesta

Se realizaron observaciones periódicas del cultivo (ca. 3 veces por semana), con el objetivo de determinar las fechas de Em, de primer nudo detectable (PND), de hoja bandera (HB) y de AT, de acuerdo a la escala de Zadoks et al. (1974). Se consideró Em cuando se observó la primera hoja emergida (Z1.1), PND fue caracterizado mediante determinaciones no destructivas cuando se detectó el primer nudo por encima (ca. 1-2 cm) de la base de la planta (Z3.1), HB cuando se visualizó la lígula de la última hoja (Z3.9), y AT cuando las anteras de la espiga estuvieron abiertas, presentando coloración amarilla (Z6.5). Todas las evaluaciones se realizaron en el vástago principal, considerándose que un determinado estado fenológico fue alcanzado cuando el 50% de las plantas de la parcela lo presentó. En el caso de PND se evaluaron ca. 20 plantas por parcela. Por su parte, el momento correspondiente a madurez fisiológica (MF) se determinó a partir del seguimiento periódico (dos veces por semana desde 10 días post-AT) de la dinámica de acumulación de materia seca en los granos basales (1 y 2) de las dos espiguillas centrales. La fecha de MF fue considerada como el momento en que finalizó la acumulación de materia seca en dichos granos.

El ciclo total del cultivo se dividió en pre y post-AT, y a su vez, el ciclo a AT (i.e. desde Em a AT) se dividió en dos etapas. La primera, comprendida entre Em y PND, incluyó las fases vegetativa (i.e. diferenciación de hojas) y de diferenciación de espiguillas (FVE), dado que PND coincide, bajo la mayoría de las condiciones agronómicas, con la diferenciación de la espiguilla terminal (Slafer y Rawson, 1994; Kirby et al., 1999). La segunda etapa pre-AT fue la fase de elongación del tallo (FET), comprendida entre PND y AT, la que incluye el período de crecimiento de la espiga (Kirby, 1988). La duración de todas estas etapas fenológicas se calculó en unidades de tiempo térmico ($^{\circ}\text{Cd}$), utilizando la temperatura registrada por centrales meteorológicas instaladas en el campo experimental (ca. 20 m del experimento en BA-09) o cercanas al mismo (ca. 1500 m del experimento en CO-09/10). En el caso del ciclo a AT y las etapas pre-AT se consideró una temperatura base de 0°C (Kirby et al., 1985; Hay y Kirby, 1991), mientras que para la etapa post-AT, desde AT a MF, la temperatura base utilizada fue de 8.2°C (Slafer y Savin, 1991).

El ciclo a AT y la altura de planta fueron los criterios utilizados para seleccionar un set de líneas DH en cada ambiente. Debido a ello, el ciclo a AT, además de calcularse en unidades de tiempo térmico, se calculó en días calendarios desde Em. Por su parte, la altura de planta fue registrada una semana previa a la cosecha. Para ello se realizaron 5 mediciones en diferentes lugares de cada parcela, considerando solo los tallos (i.e. altura del tallo elegido desde el suelo a la base de la espiga).

Se estimó la acumulación de biomasa durante el ciclo del cultivo, discriminando entre la acumulación pre y post-AT, el contenido de CHS en tallos a floración, y el IC

luego de alcanzada MF. Para estimar la acumulación de biomasa pre-AT, en BA-09 se cosecharon 30cm del surco central de cada parcela (ca. 0.05m^2) en AT, mientras que en CO-09/10 se cosecharon 50cm de los dos surcos de cada parcela (0.4m^2) una semana post-AT (AT+7). Las plantas de toda la muestra en BA-09, y de una submuestra (ca. 30%) en CO-09/10, fueron separadas en 3 categorías: espigas, hojas verdes y tallos (esta última categoría incluyó las vainas). Las muestras fueron secadas en estufa (ca. 72hs a 60°C) y pesadas. Posteriormente, se molieron los tallos (incluyendo las vainas) y se determinó el contenido de CHS por extracción secuencial en etanol y agua, utilizando el método de determinación de antrona (Yemm y Willis, 1954). El contenido de CHS en tallos por unidad de superficie se estimó como el producto entre el porcentaje de CHS obtenido y materia seca de tallos y vainas. Para estimar la biomasa acumulada durante todo el ciclo, y durante post-AT (i.e. diferencia entre biomasa total y biomasa pre-AT), en BA-09 se cosecharon 30cm de dos surcos centrales de cada parcela (ca. 0.1m^2) una semana después de MF, mientras que en CO-09/10 se estimó en forma indirecta mediante el rendimiento (ver más adelante) y el IC (Hobbs y Sayre, 2001). En BA-09, el IC se estimó como el cociente entre el rendimiento obtenido y la biomasa aérea total acumulada a MF (ver más adelante). En CO-09/10, el IC se estimó de forma similar, pero en este caso se utilizó una muestra de 25 vástagos cosechados en cada parcela una semana después de MF, los que se trillaron para conocer el peso seco de sus granos y, por ende, la partición de biomasa.

A la cosecha del cultivo, se estimó el rendimiento y sus componentes numéricos principales. En BA-09/10, se utilizó el muestreo de biomasa aérea realizado una semana después de MF para estimar, luego de trillar las espigas, el rendimiento en base seca (i.e. se secaron los granos en estufa antes de pesar). El PG se calculó a través del promedio de dos submuestras de 100 granos cada una, y el NG se estimó como el cociente entre el rendimiento y el PG estimado. En CO-09/10, las parcelas (ca. 1.6m^2 de superficie remanente) se cosecharon mecánicamente aproximadamente dos semanas después de MF. Una submuestra (ca. 5%) se secó y pesó para posteriormente corregir el rendimiento por contenido de humedad. El PG y el NG se estimaron de forma similar al ensayo BA-09. Posteriormente, en los dos ambientes se estimó la tasa (TLL) y duración del llenado de granos (DLL), componentes en los que habitualmente se disgrega el PG (Egli, 1981; Egli, 2006). La DLL se consideró como el tiempo térmico transcurrido entre AT y MF, y la TLL se asumió lineal durante todo el período, estimándose como el cociente entre el PG y la DLL. En lo que respecta a los subcomponentes del NG, el número de espigas por unidad de superficie (NE) se estimó en forma directa en BA-09, contándolas en la muestra cosechada para estimar el rendimiento, y en forma indirecta en CO-09/10 (ver Hobbs y Sayre, 2001). En este último caso, la submuestra utilizada para estimar el IC también se utilizó para estimar la PBE a cosecha, pesando las espigas secas antes de trillarlas. Así, el NE resultó del cociente entre el PSE por unidad de superficie y el peso de cada espiga individual (estimado en la submuestra). El número de granos por espiga (NGE) se estimó en ambos ensayos como el cociente entre el NG y el NE. Además, se registró el número de espiguillas fértiles en 5 espigas representativas, de la muestra cosechada en BA-09 o de la parcela una semana previa a la cosecha en CO-09/10, con lo que se pudo estimar tanto el número de espiguillas fértiles por espiga (eE) como el número de granos por espiguilla (NGe).

En BA-09 se estimó la cantidad de RFA interceptada acumulada y la EUR a lo largo del ciclo del cultivo, y discriminada entre pre y post-AT. Para ello, desde comienzos de macollaje hasta MF se tomaron mediciones periódicas (ca. dos veces por semana), entre las 12 y 14 horas en días despejados (ver Calderini et al., 1997), de la radiación incidente (R_i) y la transmitida (R_t), utilizando un radiómetro lineal (BAR-RAD

100; Cavadevices.com, Buenos Aires, Argentina). La R_i se estimó colocando el sensor sobre el canopeo, mientras que la R_t se obtuvo del promedio de tres mediciones (izquierda, centro y derecha) en el entresurco central de cada parcela, siguiendo el perfil verde del canopeo (i.e. inmediatamente encima del perfil de senescencia). Con estos valores se estimó la eficiencia de intercepción de radiación al mediodía (e_i) como $(R_i - R_t) / R_i$, para posteriormente estimar la eficiencia de intercepción de radiación diaria (e_{iD}) de acuerdo a la ecuación propuesta por Charles-Edwards y Lawn (1984):

$$e_{iD} = 2e_i / (1 + e_i)$$

La evolución de la e_{iD} a lo largo del ciclo del cultivo se estimó mediante un modelo de optimización que fijó los valores experimentales, por medio de un software de ajuste de curvas (Radushev et al., 2007). Los modelos utilizados fueron:

$$i) e_{iD} = A / (1 + e^{-B*(t-C)})$$

donde A es la máxima e_{iD} , B es el cambio relativo en la e_{iD} , C es el tiempo al cual ocurre el punto de inflexión, y t es el tiempo (i.e. días desde emergencia), y

$$ii) e_{iD} = A + B*t + C*t^2$$

donde A es la e_{iD} cuando t (tiempo desde emergencia) = 0, B es el t cuando la e_{iD} comienza a decrecer, y C (siempre negativo en este modelo) es el cambio relativo en la e_{iD} . Los parámetros A , B y C son estimados por el modelo a partir de los datos experimentales, en el caso del modelo ii), el parámetro A careció de sentido biológico dado que se utilizó solo la parte decreciente de la parábola. La curva sigmoidea (modelo i) se utilizó para modelar la e_{iD} desde emergencia a AT, mientras que con la parte decreciente de la parábola (modelo ii) se modeló la e_{iD} desde AT hasta la total senescencia del canopeo. La radiación solar interceptada cada día se estimó como el producto entre la e_{iD} modelada para ese día y la radiación solar incidente, registrada en la estación meteorológica ubicada a ca. 20m del ensayo, de la cual se consideró que el 48% corresponde a la RFA (Demotes-Mainard y Jeuffroy, 2004). Se asumió que toda la RFA interceptada por el canopeo fue absorbida. Finalmente, se estimó la EUR como el cociente entre la biomasa acumulada y la RFA interceptada acumulada (i.e. sumatoria de RFA interceptada diaria) para el período considerado (i.e. desde Em a AT, desde AT a MF, y todo el ciclo).

3.3 - Resultados

3.3.1 - Ambientes

Los factores ambientales que influyen sobre el desarrollo y crecimiento de los cultivos de trigo fueron diferentes entre ambientes (Figura 3.1). Debido a la ubicación latitudinal, el fotoperíodo explorado por cultivos invernales fue más largo en BA-09 durante la mayor parte de la estación de crecimiento. A su vez, tanto la temperatura como la radiación solar incidente fueron más variables en este ambiente respecto de CO-09/10. En promedio, la temperatura media fue menor en BA-09 que en CO-09/10 hasta floración, ocurriendo lo contrario durante el llenado de granos; mientras que la radiación incidente fue siempre mayor en CO-09/10. El cociente fototermal diario, estimado como el cociente entre radiación solar media diaria y la temperatura media diaria menos 4.5°C (Fischer, 1985), respondió a las variaciones en éstas variables.

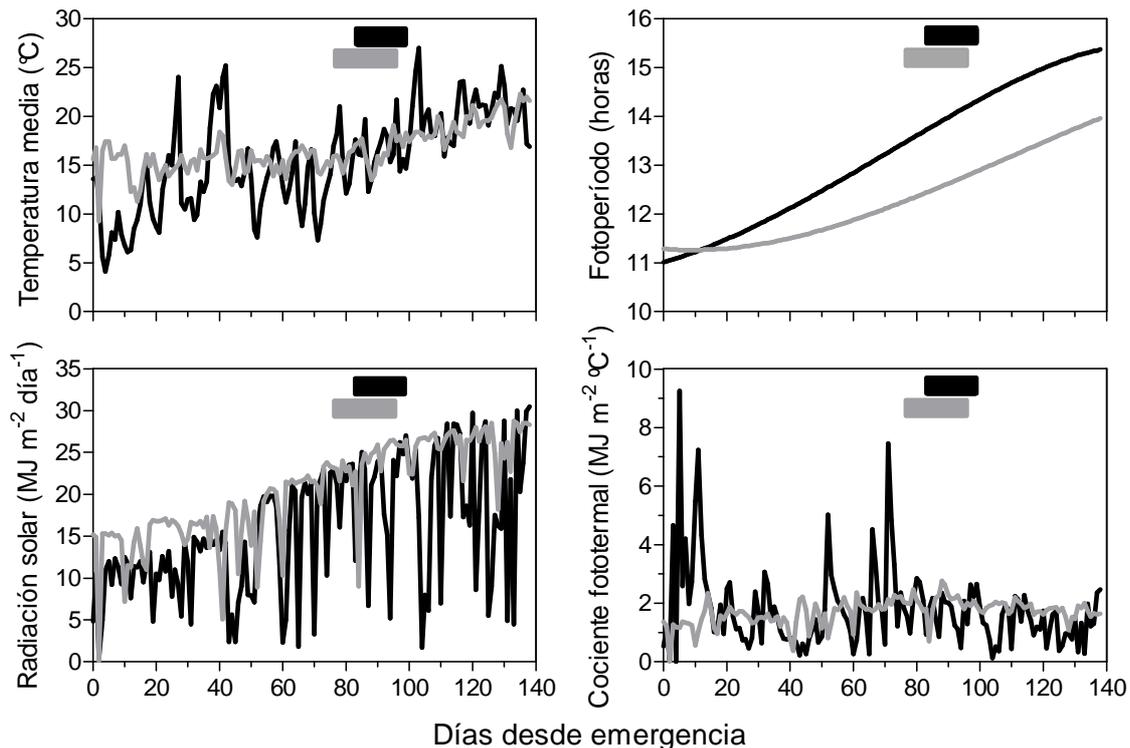


Figura 3.1. Evolución de (a) la temperatura media diaria, (b) el fotoperíodo, (c) la radiación solar media diaria incidente, y (d) el cociente fototermal diario, en función de los días desde la emergencia del cultivo en Buenos Aires 2009 (BA-09, líneas negras) y Ciudad Obregón 2009/10 (CO-09/10, líneas grises). Las barras (negras BA-09 y grises CO-09/10) indican el período durante el cual todos los materiales alcanzaron anthesis.

3.3.2 - Variabilidad poblacional en fenología y altura de planta

La población presentó segregación transgresiva (i.e. algunas líneas DH tuvieron valores superiores y otras inferiores a los de las líneas parentales) en ciclo a AT y, en menor medida, en altura de planta, en los dos ambientes explorados (Figura 3.2). El ciclo a AT de Bacanora y Weebil fue similar dentro de cada ambiente con diferencias menores a 5°Cd (i.e. diferencias menores a 0.1DE), y a su vez cercano a la media poblacional (1183 y 1335°Cd en BA-09 y CO-09/10, respectivamente) cada caso. En lo que respecta a la altura de planta, donde el grueso de la población estuvo dentro del rango considerado óptimo para rendimiento (ca. entre 0.7 y 1m; Richards, 1992; Miralles y Slafer, 1995), la diferencia entre líneas parentales fue de ca. 2DE (i.e. 12 y 9cm en BA-09 y CO-09/10, respectivamente) en cualquiera de los dos ambientes (Weebil fue siempre más alto que Bacanora), y los valores se alejaron de las medias poblacionales (76 y 84cm en BA-09 y CO-09/10, respectivamente). En lo que respecta a la población de líneas DH, el rango de variación en altura de planta fue mayor en BA-09 (30cm vs. 25cm en CO-09/10), mientras que el de ciclo a AT fue mayor en CO-09/10 (322°Cd vs. 279°Cd en BA-09). En los dos atributos y en los dos ambientes, se observó una variabilidad entre líneas DH de ca. 5DE.

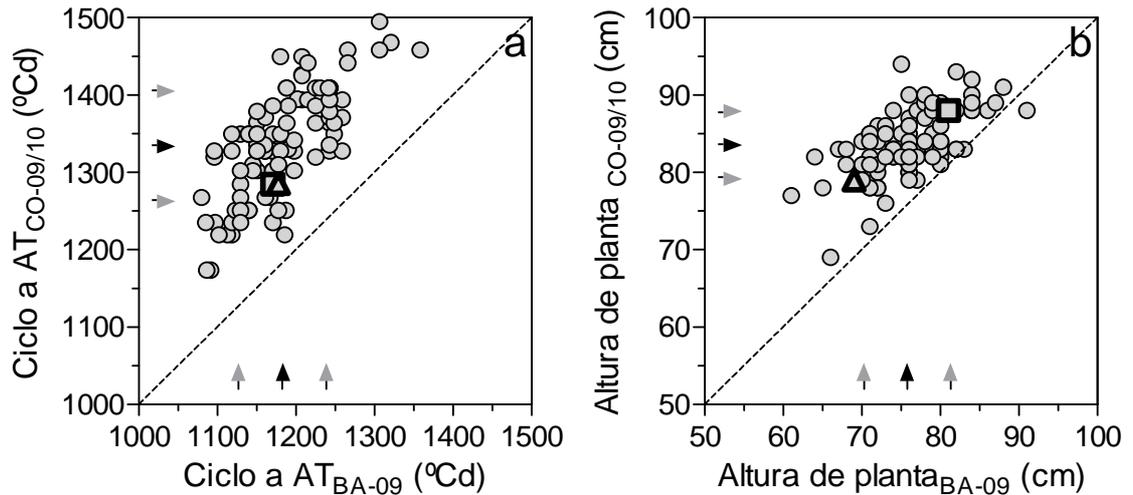


Figura 3.2. Contraste entre ambientes, Buenos Aires 2009 (BA-09) y Ciudad Obregón 2009/10 (CO-09/10), en (a) la duración del ciclo a antesis (AT) y (b) la altura de planta, de las líneas doble haploide (círculos) y parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados). La línea punteada indica la relación 1:1, y las flechas la media poblacional (negra) y la media \pm 1 desvío estándar (grises).

En promedio, la población presentó un mayor tiempo a floración y altura de planta en CO-09/10 (Figura 3.2). El ciclo a AT fue ca. 150°Cd más prolongado en CO-09/10 (1335°Cd) respecto de BA-09 (1183°Cd), y las plantas fueron ca. 8 cm más altas en CO-09/10 (84cm) que en BA-09 (76cm). Esta mayor duración del ciclo a AT fue debida, fundamentalmente, a una mayor duración promedio de la FVE (644°Cd en BA-09 y 776°Cd en CO-09/10), ya que la duración promedio de la FET fue similar entre ambientes (539°Cd en BA-09 y 558°Cd en CO-09/10). Dado que las duraciones de las etapas se consideran en unidades de tiempo térmico, las diferencias entre ambientes pueden explicarse a través de cambios en el fotoperíodo explorado a lo largo del ciclo a AT del cultivo (Slafer y Rawson, 1994), el cual fue mayor en BA-09 respecto de CO-09/10 (Figura 3.1). Por otra parte, el ranking poblacional, tanto en ciclo a AT como en altura de planta, varió entre ambientes. En otras palabras, dos líneas DH similares en un ambiente fueron diferentes en el otro, o si se comparan dos líneas DH, la de mayor tiempo a floración o altura de planta en un ambiente tardó menos en florecer y fue más baja en el otro.

3.3.3 - Set de líneas DH seleccionados

Los set de líneas DH seleccionados (más del 40% de la población en cada ambiente) tuvieron una variabilidad de no más de 4 días en ciclo a AT y las diferencias no fueron mayores a 12cm en altura de planta (Figura 3.3). Estos dos atributos no se relacionaron entre ellos en ninguno de los ambientes (Figura 3.4). En BA-09, el ciclo a AT del set (42 líneas DH), tomado desde la Em del cultivo, varió entre 86 y 90 días, mientras que la altura de planta varió entre 70 y 82cm. En CO-09/10, por su parte, los rangos de variación del set seleccionado (también 42 líneas DH) fueron de entre 84 y 88 días en ciclo a AT, y de entre 78 y 89cm de altura de planta. Del total de líneas DH seleccionadas (por tiempo a floración y altura), 22 de ellas (más del 50% de las líneas DH) se repitieron en los dos ambientes. Los ciclos a AT de Bacanora y Weebil estuvieron dentro del rango seleccionado en BA-09 (coincidió con la media de 88 días). Sin embargo, en CO-09/10 las líneas parentales estuvieron fuera del rango seleccionado,

aunque la diferencia con el límite inferior de éste fue de solo un día (83 vs 84 días), lo que es despreciable en términos agronómicos. En ambos casos, las líneas parentales tuvieron alturas de planta similares a la de los extremos del set seleccionado (Bacanora 69 y 79cm y Weebil 81 y 88cm, en BA-09 y CO-09/10, respectivamente).

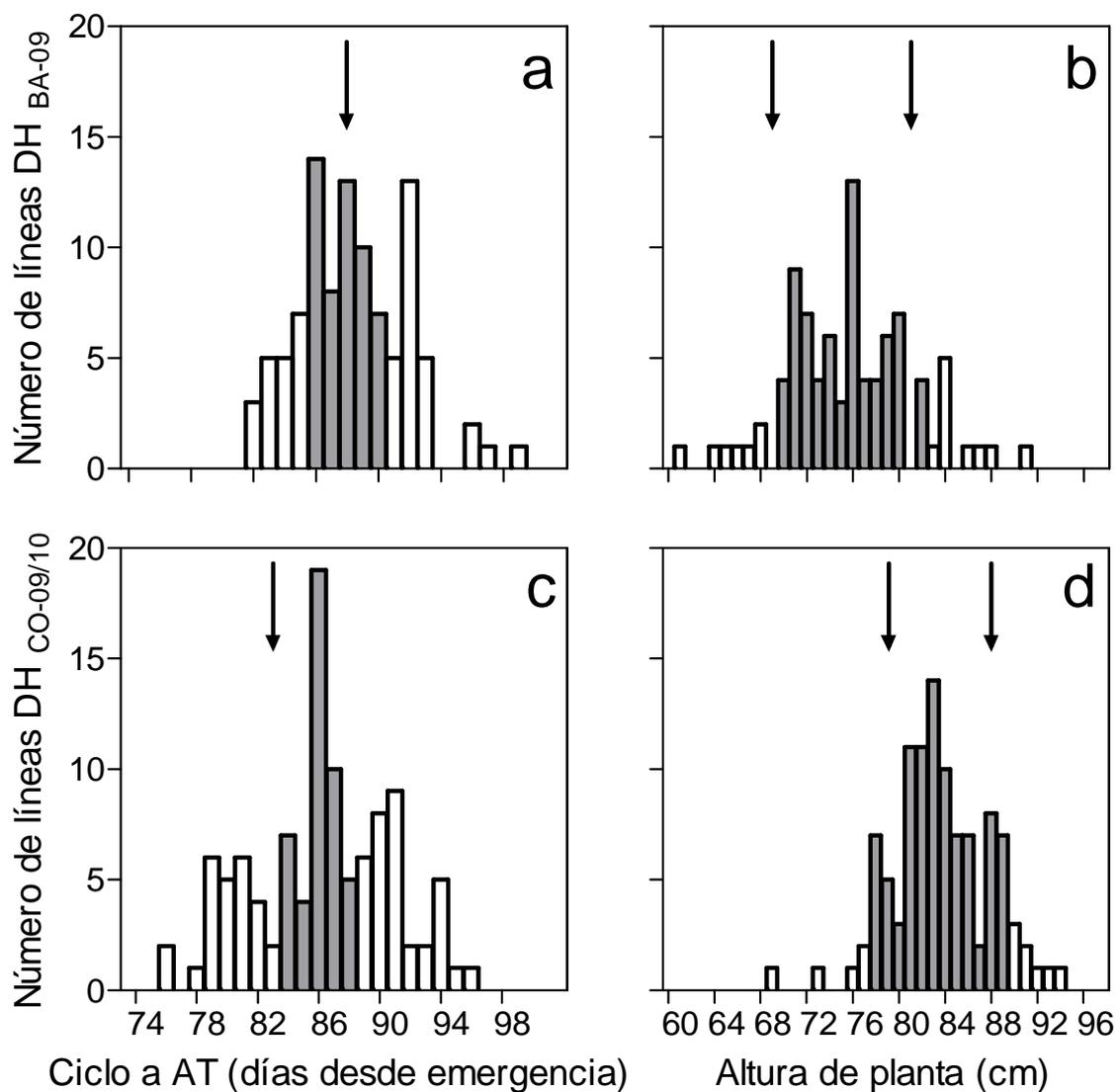


Figura 3.3. Distribución poblacional de (a, c) el ciclo a antesis (AT) y (b, d) la altura de planta de las líneas doble haploide (DH) en Buenos Aires 2009 (BA-09, panel superior) y Ciudad Obregón 2009/10 (CO-09/10, panel inferior). Las flechas indican las líneas parentales (coincidentes en ciclo a AT), y las barras llenas corresponden al rango de variación seleccionado en cada ambiente.

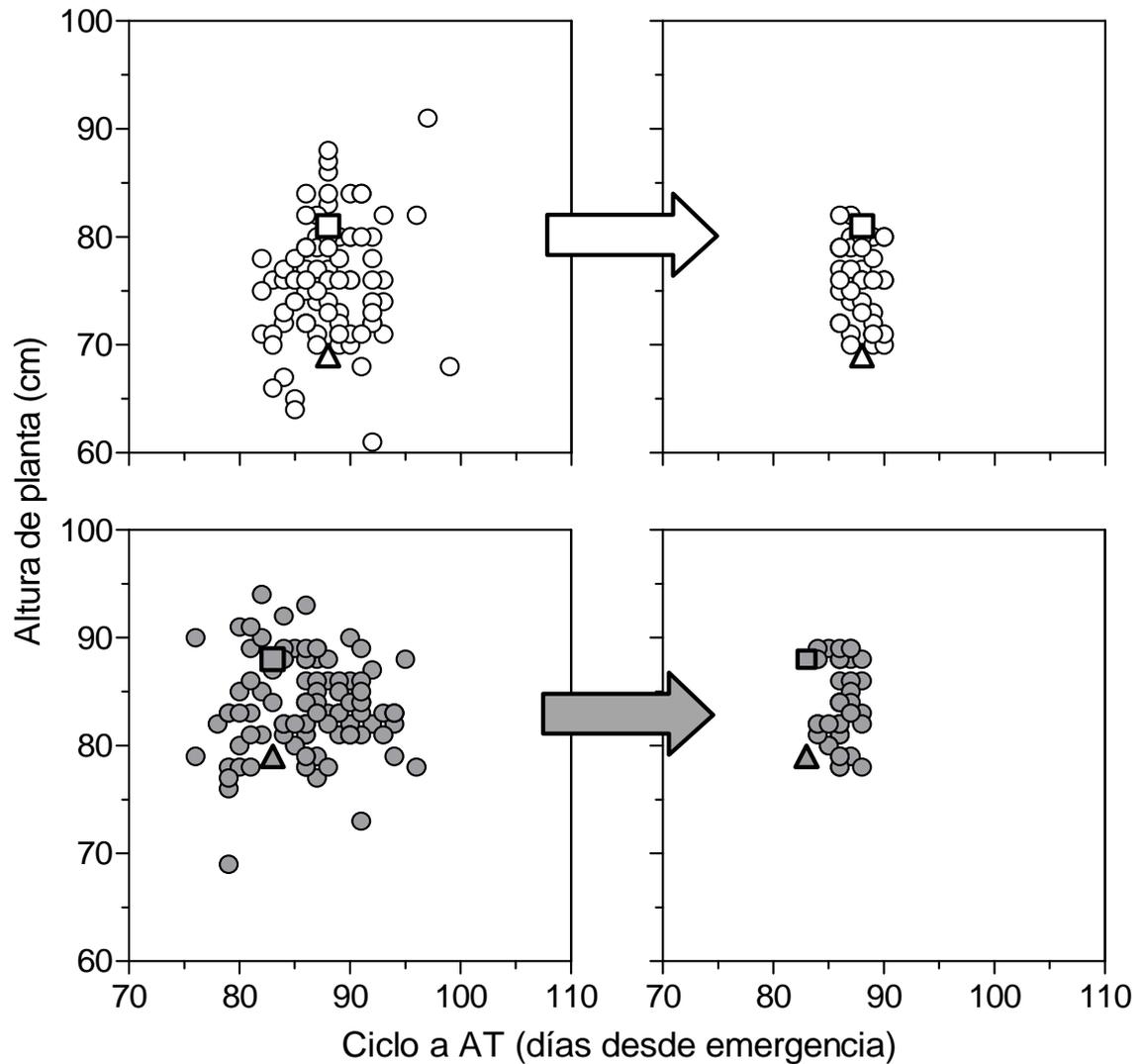


Figura 3.4. Relación entre la altura de planta y el ciclo a antesis (AT) de las líneas doble haploide (círculos) y de las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises), mostrando toda la población (panel izquierdo) y el set de materiales seleccionados (panel derecho) en cada ambiente.

3.3.4 - Rendimiento

El nivel de rendimiento fue mayor en BA-09 respecto de CO-09/10, tanto en el promedio del set de líneas DH seleccionadas, como en las líneas parentales (Tabla 3.1). Si se consideran las dos aproximaciones que se abordan en este capítulo, el mayor rendimiento registrado en BA-09 fue producto de una mayor producción de biomasa durante el ciclo y de un mayor establecimiento de granos por unidad de superficie. Si bien no es el objetivo del trabajo comparar la potencialidad de cada ambiente, las diferencias se muestran solo a modo informativo. En este aspecto, es importante resaltar que la distribución espacial del cultivo dentro de la unidad experimental fue más heterogénea en CO-09/10 que en BA-09, debido a las características del sistema de siembra utilizado (ver descripción en el capítulo 2). Esta heterogeneidad espacial pudo haber reducido la producción de biomasa y el rendimiento (Auld et al., 1983; Satorre,

1999) en CO-09/10, a pesar de que el cultivo exploró condiciones potenciales para ese ambiente. El sistema de siembra usado en CO-09/10 (camellones con surcos de riego) es el comúnmente utilizado por el CIMMYT, tanto para caracterizar fenotípicamente poblaciones de mapeo de trigo (e.g. Olivares-Villegas et al., 2007; Lopes y Reynolds, 2010), como para analizar el progreso genético en rendimiento (e.g. Sayre et al., 1998).

Tabla 3.1. Rendimiento (Rto), biomasa aérea a cosecha (Biom), índice de cosecha (IC), número de granos por unidad de superficie (NG) y peso medio de granos (PG) promedios de los set de líneas doble haploide (DH) seleccionados, y de las líneas parentales (Bacanora y Weebil) en Buenos Aires 2009 (valores sobre fondo sin marcar) y en Ciudad Obregón 2009/10 (valores sobre fondo gris). Entre paréntesis se indica el error estándar del set de líneas DH seleccionado en cada ambiente.

	Rto (g m ⁻²)	Biom (g m ⁻²)	IC	NG (10 ³ m ⁻²)	PG (mg)
Set líneas DH	680 (14.6)	1597 (28.7)	0.43 (0.003)	22.0 (0.44)	31 (0.5)
Bacanora	715	1679	0.42	25.0	29
Weebil	657	1541	0.43	17.3	38
Set líneas DH	588 (8.0)	1238 (17.6)	0.48 (0.002)	15.0 (0.31)	40 (0.5)
Bacanora	575	1175	0.49	14.8	39
Weebil	596	1255	0.48	13.0	46

3.3.5 - Acumulación de biomasa y partición

Considerando ambos ambientes, las variaciones en rendimiento fueron mejor explicadas por cambios en la biomasa aérea producida durante todo el ciclo, más que por modificaciones en el IC (Figura 3.5). La relación positiva entre la biomasa aérea a cosecha y el rendimiento fue robusta y consistente en cada uno de los ambientes ($r^2=0.86$, $p<0.01$ y $r^2=0.89$, $p<0.01$, en BA-09 y CO-09/10, respectivamente), mientras que el IC solo tendió a explicar el rendimiento en BA-09 ($r^2=0.23$, $p<0.01$). Las líneas parentales mostraron un comportamiento similar a las líneas DH dentro de cada ambiente. Si bien en ambos casos los rendimientos de éstos cultivares fueron cercanos a la media del set seleccionado, en BA-09 Bacanora rindió ca. 9% más que Weebil, producto de una mayor producción de biomasa (ca. 9% más); mientras que en CO-09/10, este último material fue el que mostró una mayor cantidad de biomasa acumulada (ca. 7% más), y por lo tanto un mayor rendimiento (ca. un 4% más). El rango de variación en rendimiento y biomasa fue superior al registrado en IC, siendo este siempre mayor en BA-09 (coeficientes de variación de 14 y 9% en rendimiento, de 12 y 9% en biomasa, y de 5 y 3% en IC, en BA-09 y CO-09/10, respectivamente).

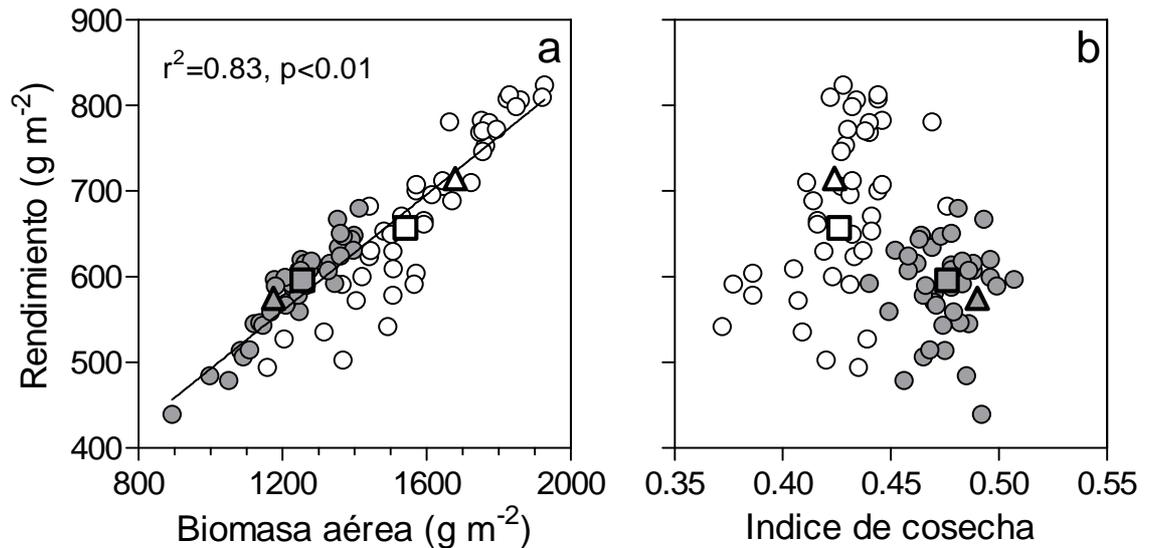


Figura 3.5. Relación entre el rendimiento y (a) la biomasa aérea a cosecha o (b) el índice de cosecha, en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y en Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indica ajuste por regresión lineal y coeficiente de regresión (considerando los dos ambientes, y tanto las líneas doble haploide como las parentales, en forma conjunta).

En BA-09 (único ambiente donde se estimaron los determinantes fisiológicos de la producción de biomasa), las variaciones en acumulación de materia seca fueron mejor explicadas por cambios en la EUR, más que por las diferencias en la cantidad de RFA interceptada (Figura 3.6). En promedio, las líneas DH seleccionadas tuvieron una e_{iD} cercana al 95% alrededor de floración (Inserto figura 3.6a). Las líneas parentales mostraron valores similares de e_{iD} , siendo levemente superior la de Weebil. La EUR también fue el parámetro que mejor explicó las diferencias en producción de biomasa tanto en pre ($r^2=0.79$, $p<0.01$) como en post-AT ($r^2=0.85$, $p<0.01$). El comportamiento observado en el set de líneas DH (i.e. asociación positiva entre biomasa y EUR, y falta de asociación entre biomasa y RFAi) se mantuvo en toda la población y no solo en este set particular de materiales (datos no mostrados). Por lo tanto, la selección de líneas DH con ciclo a AT y altura de planta similar no condicionó el resultado observado para estos atributos.

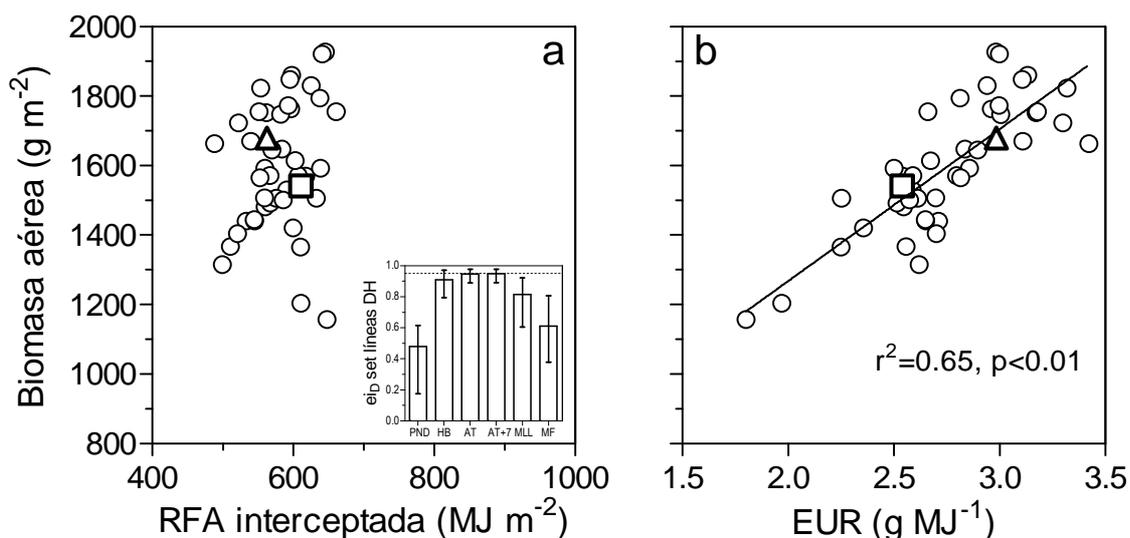


Figura 3.6. Relación entre la biomasa aérea en madurez fisiológica y (a) la radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada y acumulada por el canopeo durante todo el ciclo, o (b) la eficiencia en el uso de esa radiación (EUR), en el set de líneas doble haploide (DH) seleccionado (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009. Se indica ajuste por regresión lineal y coeficiente de regresión (considerando los dos ambientes, y tanto las líneas doble haploide como las parentales, en forma conjunta). En el inserto se muestra la eficiencia de intercepción de radiación diaria (eiD) promedio del set de líneas DH en primer nudo detectable (PND), hoja bandera (HB), anthesis (AT), una semana post-AT (AT+7), mitad del llenado de granos (MLL) y madurez fisiológica (MF), indicando el rango de variación total y la eiD de 0.95 (línea punteada).

3.3.6 - Componentes numéricos del rendimiento

Considerando la segunda aproximación propuesta en este capítulo, el NG fue el componente que mejor explicó las variaciones en el rendimiento (Figura 3.7). Este componente se asoció positivamente con el rendimiento, tanto en CO-09/10 ($r^2=0.70$, $p<0.01$) como en BA-09 ($r^2=0.39$, $p<0.01$). El PG, por su parte, se asoció positivamente con el rendimiento en BA-09 ($r^2=0.20$, $p<0.01$), pero negativamente en CO-09/10 ($r^2=0.15$, $p=0.01$). Las líneas parentales mantuvieron diferencias en componentes numéricos proporcionalmente mayores a las diferencias en rendimiento (una de las características por las cuales se los eligió). En ambos ambientes, Bacanora mostró un mayor NG (45% y 14% más en BA-09 y CO-09/10, respectivamente) que Weebil, mientras que este último presentó un mayor PG (31% y 18% más en BA-09 y CO-09/10, respectivamente) que Bacanora. De este modo, el mayor rendimiento de Bacanora en BA-09 se debió a un mayor NG; mientras que en CO-09/10, el mayor rendimiento de Weebil fue producto de un mayor PG.

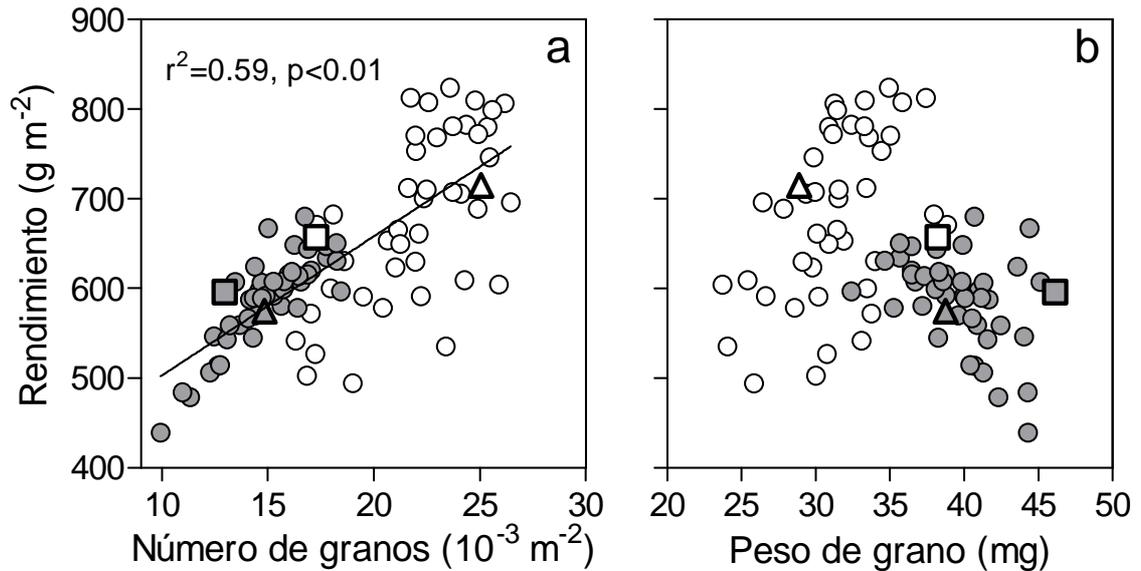


Figura 3.7. Relación entre el rendimiento y (a) el número de granos por unidad de superficie o (b) el peso medio de esos granos, en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y en Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indica ajuste por regresión lineal y coeficiente de regresión (considerando los dos ambientes, y tanto las líneas doble haploide como las parentales, en forma conjunta).

En términos generales, las variaciones en el NG dependieron más del NE que del NGE (Tabla 3.2). Igualmente, ambos subcomponentes numéricos se correlacionaron positivamente con el NG, pero tendieron a estar negativamente relacionados entre ellos. En el caso de las líneas parentales, en los dos ambientes, el mayor NG de Bacanora con respecto a Weebil se debió tanto a un mayor NE (33% y 5% más en BA-09 y CO-09/10, respectivamente) como a un mayor NGE (11% y 7% más en BA-09 y CO-09/10, respectivamente). En ambos ambientes, el NGE se asoció positivamente tanto con el eE como con el NGe, subcomponentes que se correlacionaron positivamente entre ellos. Sin embargo, el NGe mostró un coeficiente de correlación mayor que el eE con el NGE, y al igual que éste último se asoció negativamente con el NE.

Tabla 3.2. Coeficientes de correlación (Pearson) entre el número de granos por unidad de superficie (NG) y sus subcomponentes numéricos, número de espigas por unidad de superficie (NE), número de granos por espiga (NGE), espiguillas fértiles por espiga (eE), y número de granos por espiguilla (NGe), en el set de líneas doble haploide seleccionado en Buenos Aires 2009 (valores sobre fondo sin marcar) o en Ciudad Obregón 2009/10 (valores sobre fondo gris). Los asteriscos indican valores de p menores a 0.05 (**) ó 0.10 (*).

	NG	NE	NGE	eE	NGe
NG		0.71**	0.49**	0.47**	0.27*
NE	0.76**		-0.27*	0.09	-0.38**
NGE	0.42**	-0.26*		0.57**	0.82**
eE	0.24	-0.06	0.47**		0.98**
NGe	0.35**	-0.25*	0.88**	0.93**	

Para analizar las diferencias en PG se analizó su relación con: i) los dos atributos de la aproximación tradicional, TLL y DLL (Egli, 1981; Egli, 2006), ii) el NGe, como un indicador de una posible reducción del PG producto del establecimiento de granos de menor peso potencial (Miralles y Slafer, 1996; Acreche y Slafer, 2006), iii) la RFA incidente acumulada durante post-AT por cada grano establecido (dado que la ei_D solo se midió en BA-09), como un indicador de la capacidad fotosintética durante el llenado, y iv) con los CHS almacenados a floración por cada grano establecido, como un indicador de las reservas disponibles para el llenado. Teniendo en cuenta estas aproximaciones, la variable que mejor explicó las variaciones de PG en BA-09 fue la TLL ($r^2=0.34$, $p<0.01$) (Figura 3.8), mientras que en CO-09/10 fueron la cantidad de RFA incidente por grano durante el llenado ($r^2=0.61$, $p<0.01$) (Figura 3.8) y los CHS almacenados por grano en AT+7 ($r^2=0.28$, $p<0.01$) (Figura 3.9). En los otros casos, las variables elegidas no se asociaron significativamente con el PG, o explicaron menos del 20% de las diferencias registradas en este componente. En el caso particular de BA-09 el límite inferior de PG alcanzado (i.e. menor PG para una determinada cantidad de CHS por grano) fue mayor a medida que el contenido de reservas por grano se incrementó (Figura 3.9a). Por otra parte, cuando se analizó en forma conjunta los dos set de líneas DH seleccionados, las variaciones en PG fueron mejor explicadas por cambios en la TLL (relación lineal), y en la cantidad de RFA incidente por grano durante post-AT (relación curvilínea). En los dos ambientes, las diferencias en esta última variable se debieron más a cambios en el NG establecido ($r^2=0.71$, $p<0.01$ y $r^2=0.81$, $p<0.01$, en BA-09 y CO-09/10, respectivamente), que a variaciones en la DLL ($r^2=0.31$, $p<0.01$ y $r^2=0.38$, $p<0.01$, en BA-09 y CO-09/10, respectivamente).

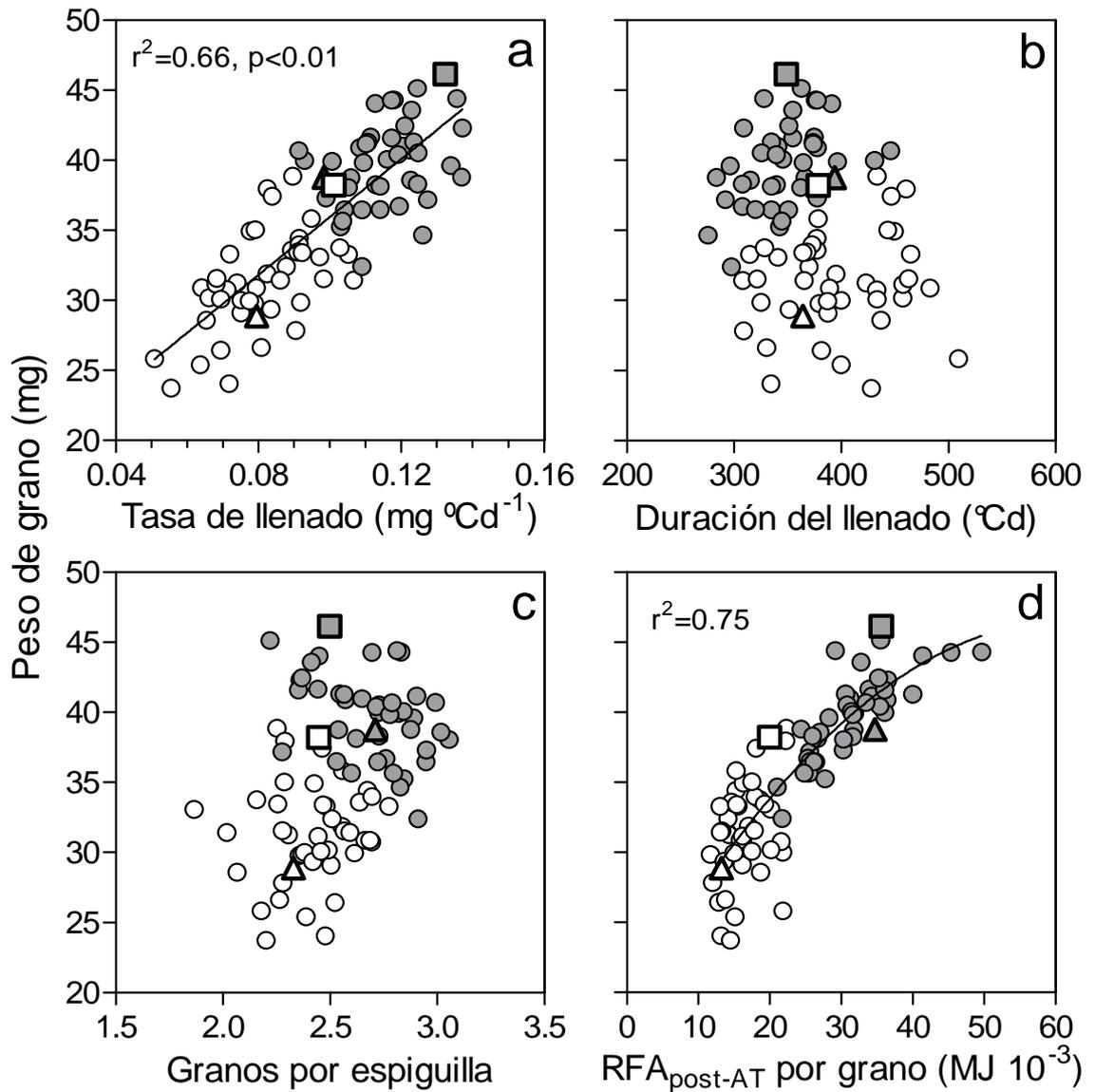


Figura 3.8. Relación entre el peso medio de granos y (a) la tasa y (b) la duración del llenado, (c) el número de granos por espiguilla, o (d) la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente por cada grano establecido durante post-antesis (AT), en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indican ajustes por regresión lineal o no lineal, según el caso, y coeficientes de regresión (considerando los dos ambientes, y tanto las líneas doble haploide como las parentales, en forma conjunta).

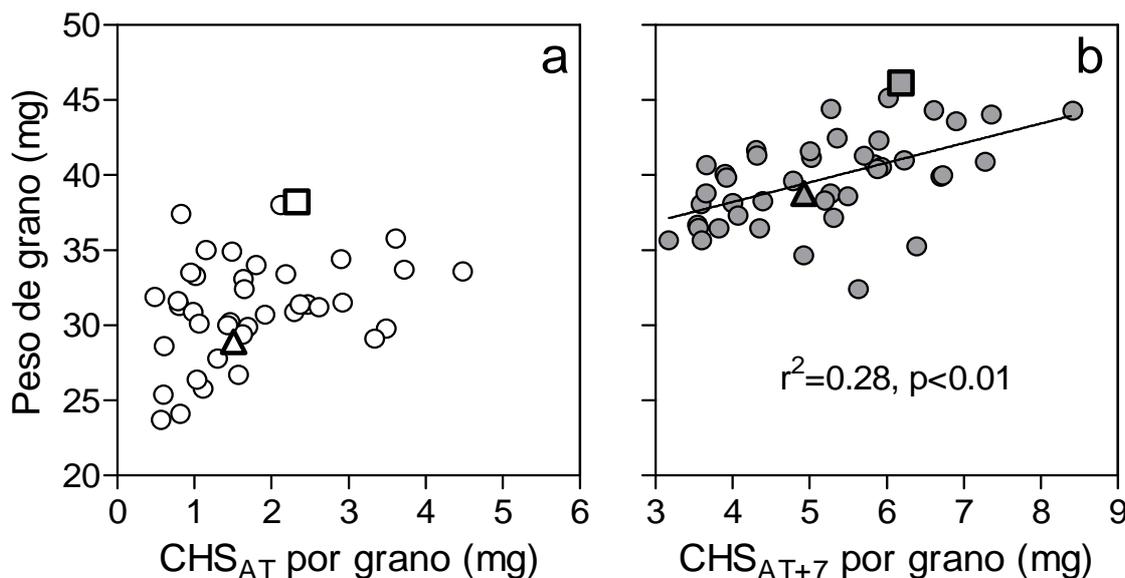


Figura 3.9. Relación entre el peso medio de granos y la cantidad de carbohidratos solubles (CHS) almacenados en (a) antesis (AT) o (b) una semana post-antesis (AT+7) por cada grano establecido, en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indica ajuste por regresión lineal y coeficiente de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta).

3.3.7 - Relación entre el número y el peso de grano

Los dos componentes numéricos principales del rendimiento (NG y PG) se asociaron negativamente en el set de líneas DH seleccionado en CO-09/10 ($r^2=0.68$, $p<0.001$), pero no se observó patrón alguno en BA-09 (Figura 3.10). En este último ambiente el rendimiento mostró mayor variabilidad que en CO-09/10. Si se analizan los percentiles en lugar de los extremos, el 70% de los valores del set difirieron en menos de 1Mg ha^{-1} en CO-09/10, mientras que en BA-09 difirieron en más de 2Mg ha^{-1} . Entonces, considerando los dos componentes numéricos principales, las diferentes estrategias de generación del rendimiento (principal característica de las líneas parentales) fueron más marcadas en BA-09. El rango de variación en NG y PG fue similar al de rendimiento en el set de BA-09 (coeficientes de variación de 14, 13 y 11% para rendimiento, NG y PG, respectivamente). En el set de CO-09/10, en cambio, el rango de variación del NG fue mayor al de rendimiento, mientras que el del PG fue menor (coeficientes de variación de 9, 14 y 7% para rendimiento, NG y PG, respectivamente).

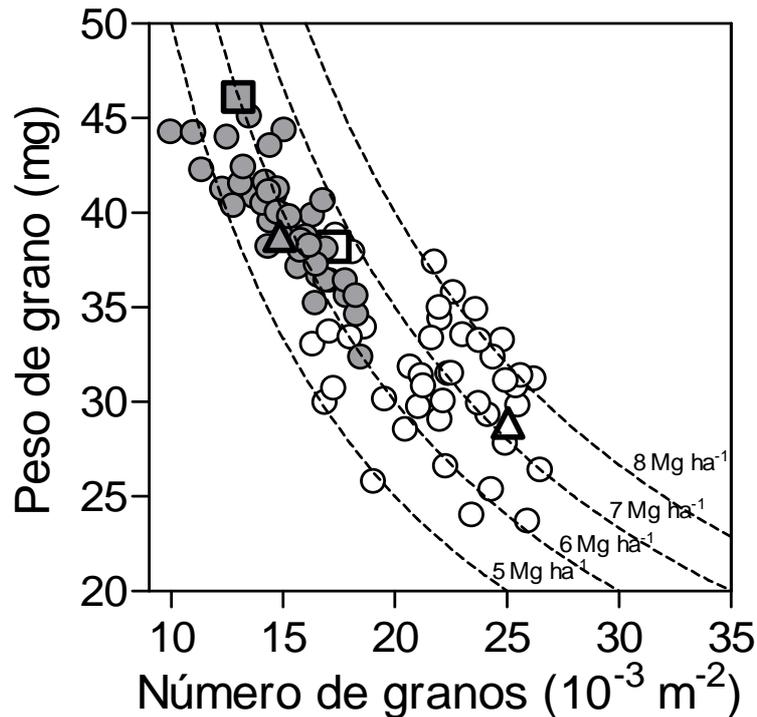


Figura 3.10. Relación entre el peso medio y el número de granos por unidad de superficie, en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Las curvas punteadas representan curvas de iso-rendimiento.

3.4 - Discusión

3.4.1 - Tiempo a floración y altura de planta

La segregación transgresiva resultó ser una fuente cuantitativamente importante de variabilidad, fundamentalmente en fenología. Si bien las líneas parentales son cultivares elite, adaptados a los ambientes evaluados y con similar tiempo a floración, la población tuvo un rango de variación de más de dos semanas en el ciclo a AT. Resultados similares han sido mostrados en poblaciones de mapeo, tanto de trigo primaveral (Borràs-Gelonch et al., 2012) como de cebada (Borràs et al., 2009) y de arroz (Zhou et al., 2001). El rango de variación en días hasta AT fue similar al observado en poblaciones segregantes de trigo primaveral evaluadas en latitudes similares a BA-09 (García et al., 2011) y CO-09/10 (McIntyre et al., 2009), donde las líneas parentales también fueron cultivares adaptados al ambiente. En latitudes mayores, donde el fotoperíodo explorado es más inductivo, el rango de variación, como era de esperar, fue menor (Blake et al., 2009). Si bien el conocimiento de las bases genéticas que gobiernan la duración del ciclo a AT se ha incrementado notablemente (Fischer, 2011), aún resta identificar mucho alelos, no solo del grupo de genes *Eps* sino también de los genes *Ppd* y *Vrn*, los cuales podrían estar presentes en el genoma de trigo (Snape et al., 2001). Entonces, la base genética de los cultivares comerciales utilizados como líneas parentales difícilmente sea isoalélica, determinando segregación transgresiva en la población.

La variabilidad en ciclo a AT y altura de planta mostrada por la población fue reducida mediante la selección de líneas DH, obteniéndose materiales relativamente homogéneos (menos de 4 días de diferencia en tiempo a floración, y menos de 12cm de

diferencia en altura), lo que otorga un germoplasma interesante para evaluar atributos ecofisiológicos vinculados funcionalmente con el rendimiento potencial, más allá de aquellos que ya han sido probablemente optimizados por el mejoramiento (Reynolds et al., 2001; Reynolds et al., 2009b). Los sets seleccionados en cada ambiente compartieron solo la mitad de las líneas DH, lo que demuestra el importante impacto de la interacción genotipo x ambiente sobre el ciclo a AT (Slafer y Rawson, 1994). Diferencias entre líneas en sensibilidad fotoperiódica (i.e. modificación de la duración de una determinada etapa fenológica en unidades de tiempo térmico frente a cambios en el fotoperíodo explorado) podrían explicar este comportamiento, reflejándose en el cambio de ranking poblacional en tiempo a floración observado entre ambientes. Por ejemplo, una línea DH cuyo ciclo a AT fue cercano a la media poblacional en BA-09 pudo haber estado muy por encima de la media en CO-09/10 si tiene alta sensibilidad fotoperiódica, o muy por debajo si su sensibilidad es muy baja, no siendo seleccionado en este segundo ambiente en ninguno de los casos.

La disminución del rango de variación en la duración del ciclo a AT (junto a la media poblacional) a medida que el fotoperíodo explorado fue mayor (i.e. más inductivo) sostiene la propuesta de una sensibilidad fotoperiódica diferente entre las líneas DH (Figura 3.11). El fotoperíodo medio explorado en cada uno de los ambientes evaluados estuvo por debajo de los valores comúnmente descritos en la literatura como fotoperíodo óptimo (i.e. fotoperíodo por encima del cual no hay respuesta) en trigos primaverales (ca. 14 horas; Slafer y Rawson, 1996; Miralles et al., 2007). De este modo, si las líneas DH presentan diferente sensibilidad fotoperiódica, a medida que el fotoperíodo es menos inductivo (el caso de CO-09/10 con respecto a BA-09), la diferencia en ciclo a AT entre las líneas debería incrementarse, traduciéndose en mayores rangos de variación. En línea con esta especulación, esta misma población de mapeo (Bacanora-Weebil) presentó una reducción en el tiempo medio a floración (tanto en días como en tiempo térmico), así como una menor variación poblacional de este atributo, cuando se la evaluó en un ambiente de mayor latitud (fotoperíodo más inductivo) como Valdivia en el sur de Chile (Calderini, comunicación personal). Igualmente, es necesario evaluar más en detalle el desarrollo de las líneas para conocer que peso tienen los requerimientos de vernalización (Appendino et al., 2003) y la precocidad intrínseca (Slafer y Rawson, 1995; Appendino y Slafer, 2003) en la variabilidad fenológica de la población.

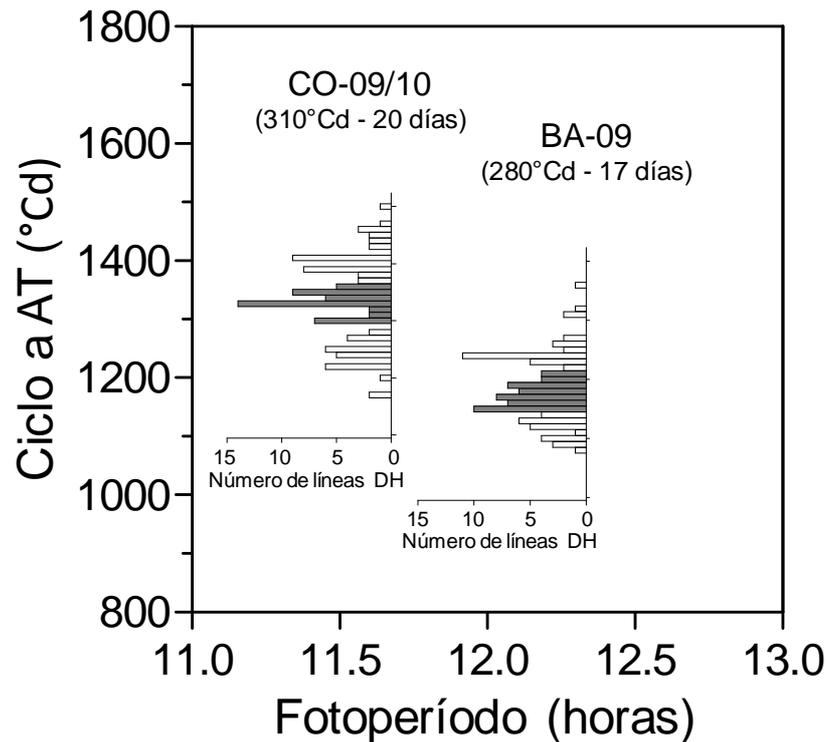


Figura 3.11. Esquema de la duración del ciclo a antesis (AT) en función del fotoperíodo promedio explorado por toda la población de líneas doble haploide (DH) en cada ambiente, Buenos Aires 2009 (BA-09) y Ciudad Obregón 2009/10 (CO-09/10), mostrando la distribución poblacional del ciclo a AT en cada caso. Se indica el rango de variación poblacional en unidades de tiempo térmico y en días.

3.4.2 - Generación del rendimiento

En línea con la propuesta de obtener ganancias genéticas en producción de biomasa como vía para incrementar el rendimiento potencial en trigo (e.g. Slafer y Andrade, 1991; Foulkes et al., 2007; Reynolds et al., 2009b), los resultados de este capítulo mostraron una relación robusta y positiva entre la biomasa producida durante el ciclo y el rendimiento en grano. Una condición necesaria en esta alternativa de mejora es mantener los niveles actuales de partición de biomasa a grano (Austin et al., 1980a; Miralles y Slafer, 2007). En este sentido, los valores de IC estimados en cada ambiente fueron cercanos a los máximos valores documentados en variedades modernas de trigo primaveral (ca. 0.45; Fischer, 2007b). Si bien es posible lograr alguna mejora en este atributo como estrategia para aumentar el rendimiento, difícilmente pueda superarse el 50% de partición a grano (Fischer, 2011). Si se considera la variabilidad fenotípica, el IC fue menos variable que la producción de biomasa, componente que, además de asociarse positivamente con el rendimiento, tuvo un grado de variación similar a este último (ca. de la mitad de la media). Al igual que en fenología, la segregación transgresiva observada en acumulación de biomasa mostró ser una fuente importante de variabilidad en la población de mapeo utilizada.

El primer requerimiento para intentar obtener genotipos con una mayor capacidad de producir biomasa es encontrar variabilidad en los determinantes fisiológicos de la acumulación de materia seca (Slafer y Andrade, 1991). En este sentido, la EUR fue el atributo que, con un importante rango de variación (ca. 1.6 g MJ^{-1}), mejor explicó las diferencias en acumulación de biomasa. Si bien no todas las líneas DH alcanzaron el

índice de área foliar crítico (i.e. ei_D superior al 95%; Gardner et al., 1985), la captura de radiación no limitó la producción de biomasa, lo que es esperable en cultivos sin limitaciones hídrico-nutricionales, cuya densidad y fecha de siembra han sido manejadas adecuadamente (Slafer et al., 1994; Richards, 2000). Estos resultados refuerzan la propuesta de diferentes trabajos en la literatura de focalizarse en mejorar la EUR como vía para incrementar el rendimiento potencial en trigo (Reynolds et al., 2000; Parry et al., 2011). Si bien las líneas parentales de la población utilizada (Bacanora y Weebil) son consideradas, además de con alto rendimiento potencial, cultivares de alta EUR (Reynolds et al., 2009b), se registraron diferencias entre éstos y varias líneas DH los superaron, presentando valores cercanos al límite teórico (ca. 3.8 g MJ^{-1} ; Loomis y Amthor, 1996).

Entre las diferentes aproximaciones para mejorar la EUR, las principales propuestas a nivel de canopeo (escala de este trabajo) son: i) modificaciones en la arquitectura foliar que permitan una mejor distribución de luz (Duncan, 1971) y de nitrógeno (Dreccer et al., 1998) dentro del canopeo, y ii) un mejor balance de la relación fuente-destino (Richards, 1996; Kruk et al., 1997). En el primer caso, las diferencias en EUR podría deberse al ángulo de inserción y/o al tamaño (superficie y grosor) de las hojas (Miralles y Slafer, 1997), ya que los materiales tuvieron similar altura de planta y canopeos de hojas más erectas son característicos de muchos cultivares modernos del CIMMYT (Fischer, 1996), entre ellos Bacanora (Reynolds et al., 2000). En lo que respecta al impacto de la relación fuente-destino, la EUR post-AT tendió a aumentar cuando esta relación fue menor (Figura 3.12). Por lo tanto, la EUR podría ser incrementada indirectamente a través de una mayor fuerza del destino (Reynolds et al., 2005; Acreche y Slafer, 2009), debido a incrementos tanto en el NG como en el PG potencial (Gambín y Borrás, 2010; Foulkes et al., 2011).

Como era esperable, el NG explicó mejor que el PG las variaciones en rendimiento, coincidiendo con lo ampliamente demostrado en la literatura (e.g. Calderini et al., 1999b; Fischer, 2008), lo que remarca su importancia en la generación del rendimiento potencial en trigo. Sin embargo, el PG fue más plástico de lo comúnmente descrito en la literatura (Sadras, 2007), incluso con un rango de variación proporcionalmente similar al del NG en BA-09. Como se mencionó anteriormente, unas de las características sobresalientes de las líneas parentales fue su gran contraste en componentes numéricos para un rendimiento similar, lo que puede explicar la variabilidad observada. Si se consideran los dos set de materiales analizados, el NG fue siempre el componente más importante, pero la contribución del PG al rendimiento (i.e. asociación positiva) aumentó a medida que el rendimiento (y el NG) fue mayor (i.e. BA-09). Estos resultados coinciden con lo descrito por Calderini et al. (1995), quienes evaluaron cultivares de trigo liberados al mercado argentino desde las décadas del `20s a los `90s, y por Peltonen-Sainio et al. (2007), quienes analizaron 30 años de una red de ensayos de cereales de invierno en Finlandia (mayor latitud que los ambientes explorados en este estudio).

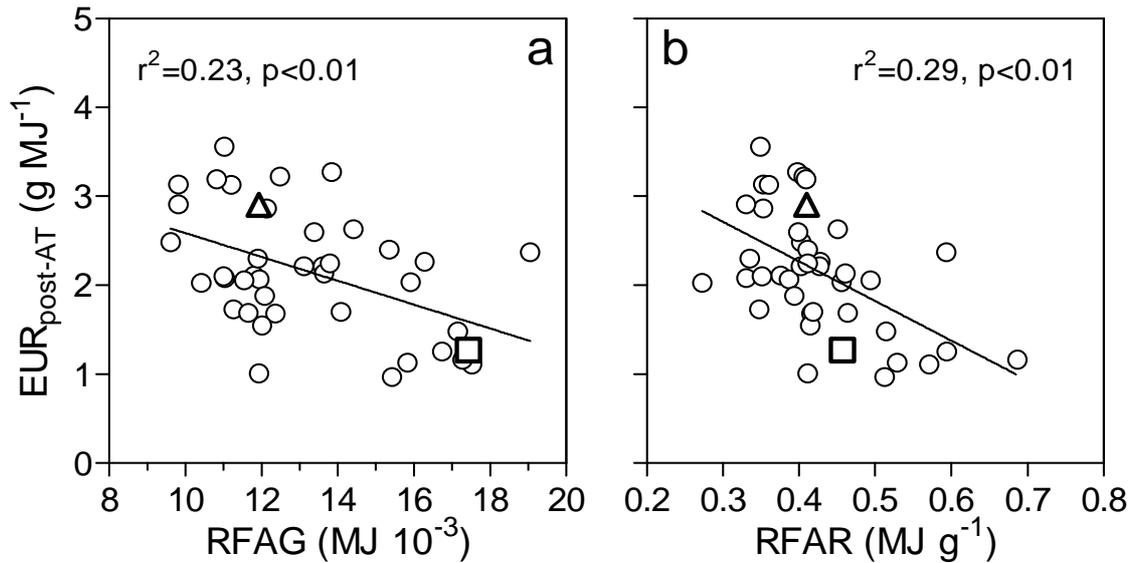


Figura 3.12. Relación entre la eficiencia en el uso de la radiación durante post-antesis ($EUR_{\text{post-AT}}$) y dos estimadores de la relación fuente-destino: la radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante post-AT por (a) cada grano establecido (RFAG) o por (b) cada unidad de rendimiento (RFAR), en el set de líneas doble haploide seleccionado (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009. Se indica ajustes por regresión lineal y coeficientes de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta).

El NGE suele ser el subcomponente que mejor explica las diferencias en NG (Slafer y Andrade, 1993; Calderini et al., 1999b). En este trabajo, en cambio, si bien el NGE se asoció positivamente con el NG, el impacto del NE fue mayor, en línea con algunas evidencias recientes en el Reino Unido (Shearman et al., 2005) y en Argentina (González et al., 2011). Una mejora en la eficiencia de captura y/o uso de los recursos suficiente como para aumentar la supervivencia de macollos podría ser la causa del incremento en NG (Slafer et al., 2010). Sin embargo, una mejora en la disponibilidad de recursos para sostener un mayor NE redujo la fertilidad de cada espiga (relación negativa entre el NE y el NGE), lo que podría deberse a una menor supervivencia floral en cada espiguilla (relación negativa entre NE y NGe). Por lo tanto, la selección por uno de estos subcomponentes conduciría a una compensación en el otro cuando algún factor, como la acumulación de materia seca, es lo que finalmente limita el NG (Fischer, 2001).

En general, si se consideran los dos ambientes en forma conjunta, el PG se relacionó positivamente mejor con las variaciones en la TLL más que con cambios en la DLL, avalando lo que ha sido comúnmente descripto en la literatura (Egli, 1981; Sadras y Egli, 2008), y con la cantidad de RFA incidente por grano durante el llenado. Si se considera que i) la TLL está fuertemente relacionada con la capacidad de almacenaje del grano establecida tempranamente durante su desarrollo (Brocklehurst, 1977; Egli, 1981), lo que podría reflejar diferencias en PG potencial, y que ii) existe un compromiso entre los granos establecidos y el peso potencial de los mismos, dada la superposición temporal (ca. 10 días post-AT) en su determinación (Gambín and Borrás, 2010 y trabajos allí citados), en promedio, el mayor NG establecido en BA-09 podría haber sido acompañado por un menor PG potencial (determinando un menor PG) con respecto a CO-09/10. De existir estas diferencias, las mismas no serían producto únicamente del establecimiento de granos con menor tamaño potencial en posiciones distales de las

espiguillas (Miralles y Slafer, 1996; Acreche y Slafer, 2006), ya que el PG no se asoció con el NGe.

Las diferencias en el PG logrado no fueron explicadas por las mismas variables en cada ambiente por separado, e incluso la relación entre el NG y el PG tampoco fue similar. Distintas evidencias en la literatura han mostrado una relación negativa entre estos componentes (Slafer y Andrade, 1989; Feil, 1992; Slafer y Andrade, 1993), pero en el presente trabajo esta asociación solo se observó en el set de materiales seleccionados en CO-09/10. En este ambiente, aumentos en el NG estuvieron acompañados por reducciones en el PG, las que podrían ser el resultado de una menor disponibilidad de asimilados durante el llenado para el muy alto, en promedio, peso potencial establecido, dado la relación positiva entre el PG y tanto la RFA incidente por grano durante el llenado como la cantidad de CHS por grano establecido. En otras palabras, en CO-09/10, el llenado de granos estuvo limitado por la fuente de asimilados actual y el cultivo recurrió en mayor medida a las reservas acumuladas previamente. En BA-09, en cambio, la demanda del destino, la cual debió ser alta por el NG establecido (a pesar de que el PG potencial haya sido menor que en CO-09/10) pudo ser mayormente cubierta por la fuente de asimilados, no observándose una asociación clara entre el NG y el PG. Si el resultado observado en este último ambiente, que coincide con lo descrito por Rattey et al. (2009) al evaluar la población Seri-Babax, población del CIMMYT derivada de líneas de alto rendimiento potencial con diferente performance bajo sequía (Olivares-Villegas et al., 2007), fuese estable, podrían identificarse líneas de alto rendimiento que combinen un alto NG y PG.

En resumen, considerando las dos aproximaciones abarcadas en este capítulo, la generación del rendimiento en los set de materiales seleccionados dependió fuertemente de la producción de biomasa, dado que el IC se mantuvo en un rango cercano al óptimo. Mejorar la EUR se presenta como una alternativa viable para incrementar la producción de materia seca. Por otra parte, si bien es necesario y posible mejorar el PG como estrategia para seguir aumentando el rendimiento potencial, el NG continúa siendo el componente que parece limitar el rendimiento en trigo, tanto por la relación positiva entre NG y rendimiento, como por las evidencias de que una mayor “fuerza del destino” determina un incremento en la EUR post-AT. Entonces, la identificación de atributos ecofisiológicos funcionalmente ligados al rendimiento (capítulo 4) se centrará fundamentalmente en la determinación del NG.

CAPÍTULO 4

Atributos ecofisiológicos favorables para incrementar el número de granos en trigo

4 - Atributos ecofisiológicos favorables para incrementar el número de granos en trigo

4.1 - Introducción

Una vez uniformados el tiempo a floración y la altura de planta, y comprendida la generación del rendimiento mediante aproximaciones simples (capítulo 3), es posible explorar atributos ecofisiológicos más finos que puedan vincularse favorablemente con el rendimiento potencial. Reconocida la importancia del NG sobre el rendimiento en trigo (e.g. Calderini et al., 1999b; Peltonen-Sainio et al., 2007; Fischer, 2008), una aproximación basada en la disponibilidad de asimilados como la propuesta por Fischer (1983) es necesaria a la hora de intentar identificar atributos clave en la determinación de este componente. Expresar el rendimiento como el producto de componentes numéricos, tal como fue descrito en el capítulo 3, es una aproximación útil para analizar estrategias de generación de rendimiento. Sin embargo, desde el punto de vista ecofisiológico, esta aproximación numérica resulta poco eficiente para predecir el efecto de la manipulación de un componente simple sobre el NG, ya que podrían existir mecanismos de retroalimentación entre subcomponentes (capítulo 3; Fischer, 1983; Slafer, 2003). En cambio, la caracterización fenotípica basada en un modelo que integra procesos de desarrollo (DPCE), crecimiento (TCC_{PCE}), partición (PBE), y eficiencia de utilización (CFE) durante el período crítico, entrega información robusta para entender la determinación del NG e identificar atributos factibles de ser mejorados, siempre y cuando los atributos sean relativamente independientes (Fischer, 2008).

El PSE a floración ha sido, y es, reconocido como un buen indicador del NG en un cultivo de trigo (Fischer, 2011), y la mayoría de los trabajos se focalizan en mejorar alguno de sus determinantes. Numerosas evidencias sostienen la factibilidad de manipular, por medio de la sensibilidad fotoperiódica, la DPCE relativa a AT para incrementar el PSE (Slafer et al., 2001; Miralles y Slafer, 2007). Si bien el impacto positivo de alargamientos de la DPCE sobre el PSE y el NG ha sido demostrado en forma experimental (e.g. González et al., 2003; González et al., 2005c), podría existir un fuerte efecto ambiental sobre la expresión fenotípica de este atributo que dificulte su manipulación (García et al., 2011). Actualmente, varios grupos de trabajo están abocados a mejorar la EUR, fundamentalmente durante pre-AT, como vía para incrementar la TCC_{PCE} (Parry et al., 2011), y por lo tanto la acumulación de materia seca del cultivo en dicho período, dada su importancia sobre la producción de biomasa bajo condiciones potenciales (capítulo 3; Reynolds et al., 2009b). La PBE, atributo clave durante la revolución verde, tendría poco margen de mejora sin comprometer la funcionalidad del sistema radical o aumentar el riesgo de vuelco (Foulkes et al., 2011 y trabajos allí citados). Por lo tanto, los esfuerzos deberían centrarse en incrementar la DPCE y la TCC_{PCE} en materiales adaptados a cada ambiente (i.e. fecha de floración ajustada), manteniendo (y eventualmente mejorando) los actuales niveles de PBE.

Si bien se reconoce la importancia del CFE, y la aproximación propuesta en este trabajo los identifica como atributos razonablemente independientes (Fischer, 1983; Fischer, 2008), su asociación con el PSE a floración ha sido poco estudiada. Trabajos que evalúan el progreso genético o cultivares modernos encontraron una asociación positiva de este atributo (CFE) con el NG (Abbate et al., 1998; Acreche et al., 2008; González et al., 2011). Esto, sumado a las evidencias de variabilidad genotípica (Abbate et al., 1998; Shearman et al., 2005; Serrago et al., 2008; González et al., 2011), lo postulan como un atributo de relevancia para lograr aumentos en el NG. Sin embargo, considerando las evidencias de asociaciones negativas entre el CFE y el PSE a floración (Dreccer et al., 2009) y/o el PG potencial (Fischer, 2008 y trabajos allí citados), es

necesario analizar las posibles compensaciones entre dichos atributos.

El objetivo de este capítulo es analizar la variabilidad fenotípica de atributos ecofisiológicos relacionados funcionalmente con la determinación del NG, de acuerdo a la aproximación propuesta por Fischer (1983), e identificar aquel o aquellos de mayor impacto, considerando las posibles compensaciones, tanto entre atributos como con el PG. A través de este objetivo, el presente capítulo pone a prueba la segunda hipótesis planteada en la tesis, y entrega evidencias para, junto con los resultados del capítulo 3, poner a prueba la última hipótesis.

4.2 - Materiales y métodos

4.2.1 - Condiciones generales

En este capítulo solo se consideran los sets de líneas DH seleccionadas en el capítulo 3, donde se unificó ciclo a AT y altura de planta, junto con las líneas parentales (Bacanora y Weebil). Las condiciones generales y diseño experimental de cada uno de los dos ambientes utilizados (BA-09 y CO-09/10), así como el análisis estadístico realizado, fueron descriptos en el capítulo 2. Por lo tanto, en esta sección solo se detallan las variables de respuesta particulares del presente capítulo.

4.2.2 - Variables de respuesta

Los atributos de la ecuación propuesta por Fischer (1983) fueron estimados en los dos ambientes, utilizándose además determinaciones de fenología y la estimación del NG descriptas en el capítulo anterior. Dado que resultó imposible disectar la cantidad de plantas necesarias para caracterizar la acumulación de materia seca en espigas y determinar, a través de un modelo bilineal, el momento exacto de inicio del crecimiento activo de la misma (González et al., 2005b), el período de crecimiento de la espiga se estimó como la FET en BA-09 (i.e. PND-AT) y como la etapa comprendida desde PND hasta AT+7 en CO-09/10. Se utilizó el modelo de tiempo térmico para calcular la DPCE, considerando una temperatura base de 0°C (ver capítulo 3). A partir del muestreo de biomasa alrededor de floración (ver capítulo 3) se estimó el PSE y la PBE, dado que las plantas se separaron en espigas, láminas y tallos más vainas. La TCC_{PCE} no pudo ser estimada dado que no se realizó ningún muestreo previo a floración. Entonces, se utilizó la tasa de crecimiento promedio del cultivo previo a floración (TCC_{pre-AT} o $TCC_{pre-AT+7}$, en BA-09 o CO-09/10, respectivamente), estimándose como el cociente entre la biomasa alrededor de floración y el período entre emergencia y antesis o una semana post-antesis, en cada ambiente, respectivamente. La TCE se estimó mediante el cociente entre el PSE y la DPCE en los dos ambientes. El $CFE_{AT\text{ a }AT+7}$ se calculó mediante el cociente entre el NG (estimado a cosecha) y el $PSE_{AT\text{ a }AT+7}$. Finalmente, los dos atributos principales de la aproximación (i.e. PSE y CFE) también fueron estimados a cosecha para poder evaluar si el ranking de materiales establecido en floración se mantuvo. En este caso, el $CFE_{cosecha}$ resultó del cociente entre el NG (estimado a cosecha) y el chaff (i.e. componentes de la espiga que no son grano como aristas, glumas, lemas, paleas, raquis), que fue estimado como la diferencia entre el $PSE_{cosecha}$ y el rendimiento en grano (ver capítulo 3). Además de estas variables, se utilizaron las estimaciones de PG y contenido de CHS en tallo a floración descriptas en el capítulo anterior.

4.3 - Resultados

4.3.1 - Determinantes del número de granos

Las variaciones en el establecimiento del NG fueron explicadas mejor por cambios en el $CFE_{AToAT+7}$ que por diferencias en el $PSE_{AToAT+7}$, aunque los cambios en este primer componente explicaron menos del 30% de las variaciones en el NG (Figuras 4.1 y 4.2). Aunque hubo diferencias entre ambientes en el momento de realizar las mediciones (AT en BA-09 y una semana post-AT en CO-09/10), las relaciones establecidas entre los diferentes componentes de la ecuación propuesta por Fischer (1983) fueron similares. El $PSE_{AToAT+7}$ y el $CFE_{AToAT+7}$ tendieron a asociarse negativamente, principalmente en BA-09. Igualmente, existió variación en el $CFE_{AToAT+7}$ para un similar $PSE_{AToAT+7}$ (e.g. entre 101 y 149 granos g^{-1} con un PSE_{AT} de 194 $g\ m^{-2}$, o entre 50 y 79 granos g^{-1} con un PSE_{AT+7} de 210 $g\ m^{-2}$, en BA-09 y CO-09/10, respectivamente), y viceversa (e.g. entre 171 y 246 $g\ m^{-2}$ con un CFE_{AT} de 103 granos g^{-1} , o entre 196 y 287 $g\ m^{-2}$ con un CFE_{AT+7} de 64 granos g^{-1} , en BA-09 y CO-09/10, respectivamente). Las tendencias observadas en todo el set también se manifestaron en las líneas parentales. Así, el mayor NG establecido en Bacanora que en Weebil se debió a un mayor $CFE_{AToAT+7}$ en los dos ambientes (ca. 100% y 18% más en BA-09 y CO-09/10, respectivamente), mientras que el $PSE_{AToAT+7}$ fue similar en CO-09/10 y mayor (en forma menos que proporcional) en Weebil en BA-09.

Las diferencias en $PSE_{AToAT+7}$ fueron explicadas por los cambios en la TCE (Figuras 4.1 y 4.2). La DPCE, por su parte, solo tendió a explicar parte de la variación del PSE en BA-09. En el caso de la TCE, las diferencias en este atributo se debieron a modificaciones en la TCC previo a floración, sin influencia de la PBE. Cada par de subcomponentes, tanto la DPCE y la TCE, como la $TCC_{pre-AToAT+7}$ y la PBE, no presentaron relación alguna en ninguno de los set de materiales, existiendo variabilidad en un atributo para un valor fijo del otro. El $CFE_{AToAT+7}$ no se asoció con los subcomponentes del $PSE_{AToAT+7}$, excepto con las tasas de crecimiento, con las cuales tendió a relacionarse negativamente, fundamentalmente en BA-09 ($r^2=0.32$, $p<0.01$ vs. $r^2=0.23$, $p<0.01$ para TCC previo a floración, y $r^2=0.37$, $p<0.01$ vs. $r^2=0.18$, $p<0.01$ para TCE, en BA-09 y CO-09/10, respectivamente).

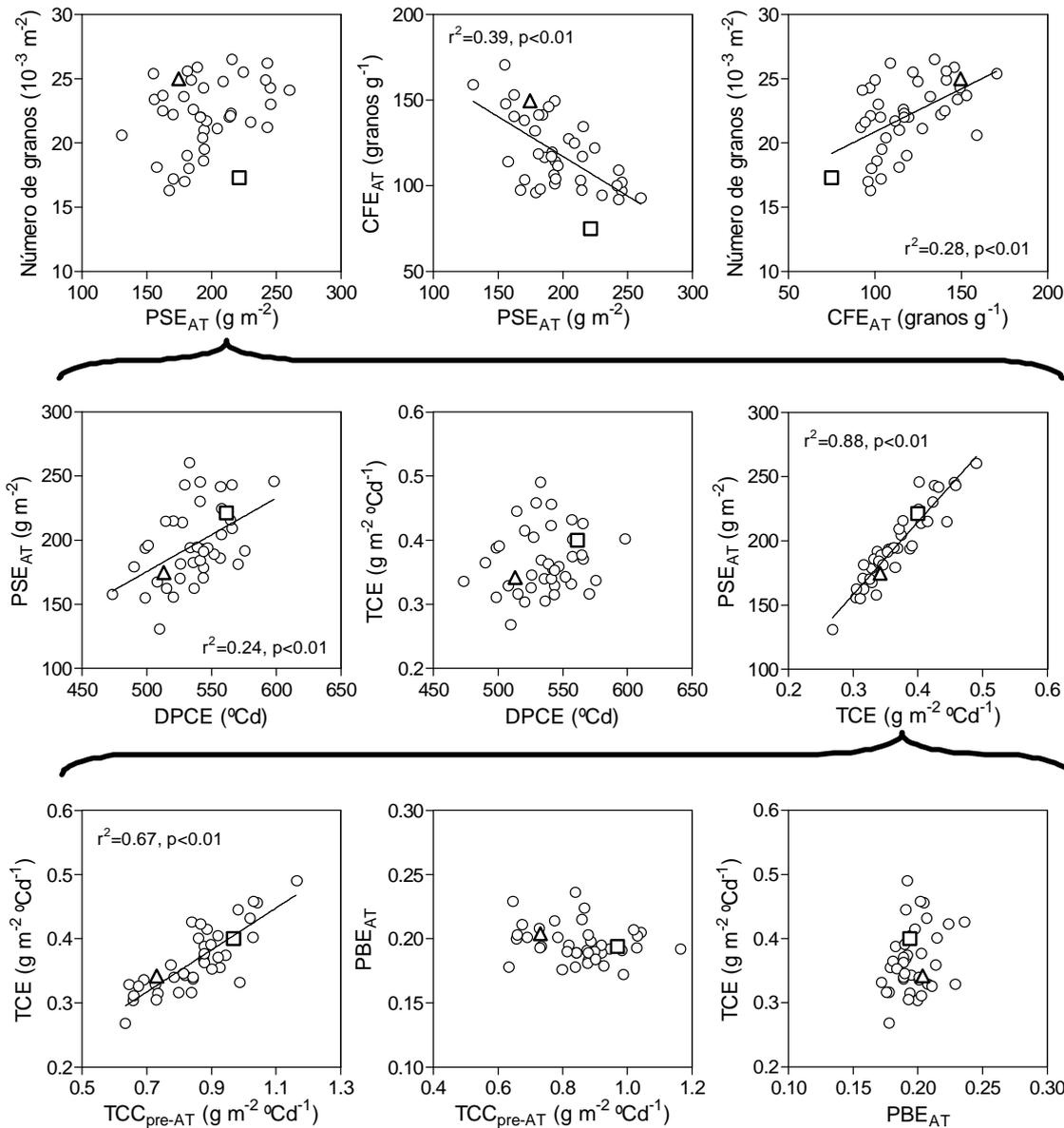


Figura 4.1. Relaciones entre los componentes de la ecuación propuesta por Fischer (1983) para analizar la determinación del número de granos, en las líneas doble haploide seleccionadas (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009. Esta aproximación incluye el peso seco (PSE_{AT}) y el coeficiente de fertilidad de espigas en antesis (CFE_{AT}), como componentes principales, y la duración del período de crecimiento de la espiga (DPCE), la tasa de crecimiento de espigas (TCE), la tasa promedio de crecimiento del cultivo durante el período entre emergencia y antesis ($\text{TCC}_{\text{pre-AT}}$), y la partición de biomasa a espiga (PBE_{AT}), como componentes secundarios. Se indican ajustes por regresión lineal y coeficientes de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta).

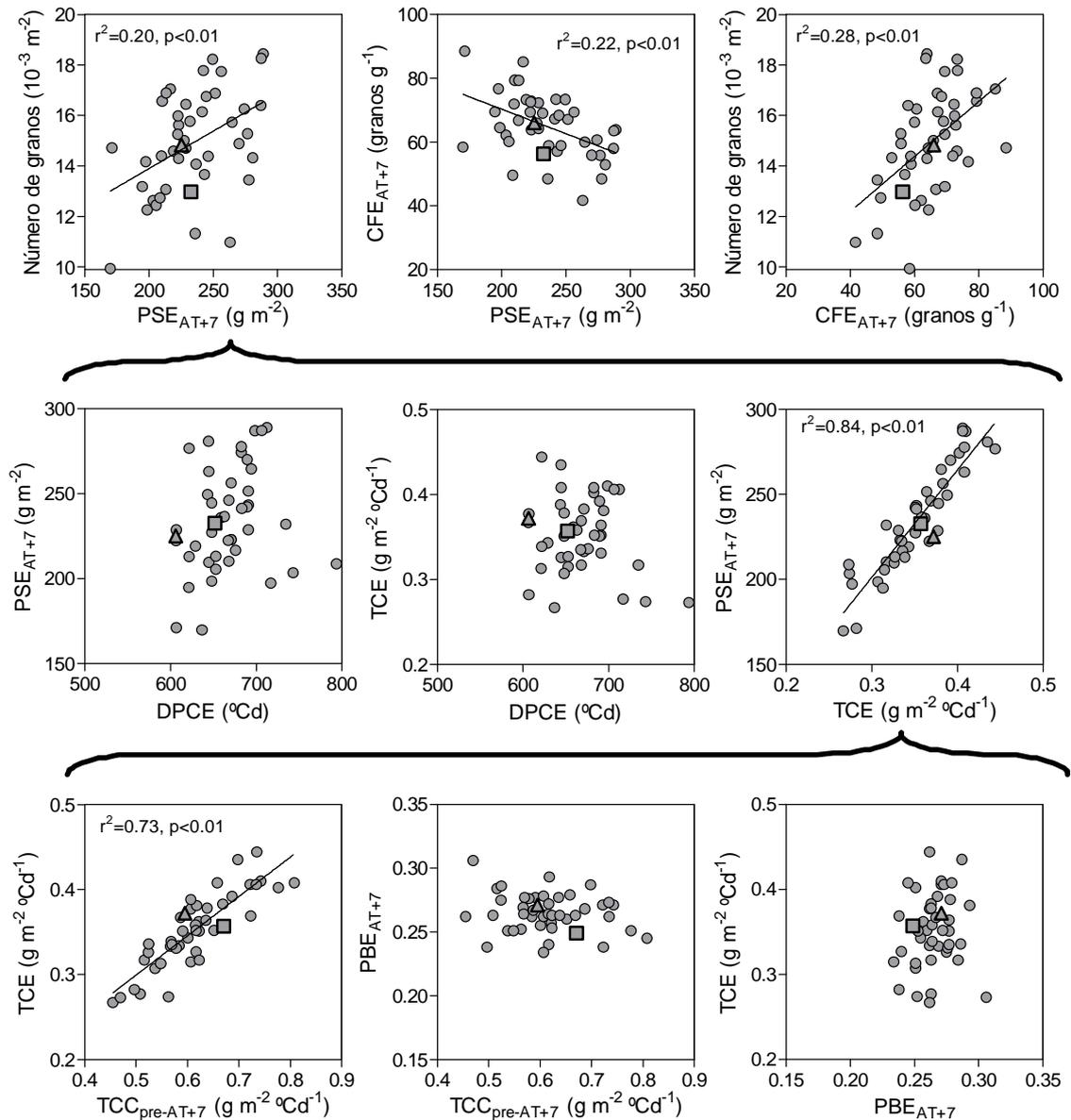


Figura 4.2. Relaciones entre los componentes de la ecuación propuesta por Fischer (1983) para analizar la determinación del número de granos, en las líneas doble haploide seleccionadas (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Ciudad Obregón 2009/10. Esta aproximación incluye el peso seco ($\text{PSE}_{\text{AT}+7}$) y el coeficiente de fertilidad de espigas una semana post-antesis ($\text{CFE}_{\text{AT}+7}$), como componentes principales, y la duración del período de crecimiento de la espiga (DPCE), la tasa de crecimiento de espigas (TCE), la tasa promedio de crecimiento del cultivo durante el período entre emergencia y una semana post-antesis ($\text{TCC}_{\text{pre-AT}}$), y la partición de biomasa a espiga (PBE), como componentes secundarios. Se indican ajustes por regresión lineal y coeficientes de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta).

4.3.2 - Relación entre el coeficiente de fertilidad de espigas y la acumulación de reservas

El $CFE_{AToAT+7}$ se relacionó negativamente, fundamentalmente en CO-09/10, con la disponibilidad de reservas en floración por cada grano establecido (Figura 4.3). La cantidad de CHS por unidad de superficie almacenados en tallos a floración solo se relacionó con el PSE a floración en CO-09/10, donde mostró una asociación positiva ($r^2=0.28$, $p<0.01$) y no se relacionó con el $CFE_{AToAT+7}$. Sin embargo, cuando se tiene en cuenta la cantidad de CHS por cada grano, este atributo solo se relacionó negativamente con el $CFE_{AToAT+7}$. Si bien esta relación fue más clara en CO-09/10, la tendencia se mantuvo en el set de materiales seleccionado en BA-09, donde el límite superior de la dispersión de datos (i.e. mayor contenido de CHS por grano para un determinado CFE_{AT}) disminuyó a medida que el CFE_{AT} fue mayor. Por último, en los dos ambientes, el $CFE_{AToAT+7}$ tendió a asociarse negativamente con el PG (Figura 4.4). Sin embargo, las variaciones en el $CFE_{AToAT+7}$ solo explicaron una quinta parte de la variación total en PG en cualquiera de los dos set de materiales evaluados; y en el caso particular de BA-09, si se omiten los valores de las líneas parentales, la tendencia es aún más débil ($r^2=0.14$, $p=0.02$).

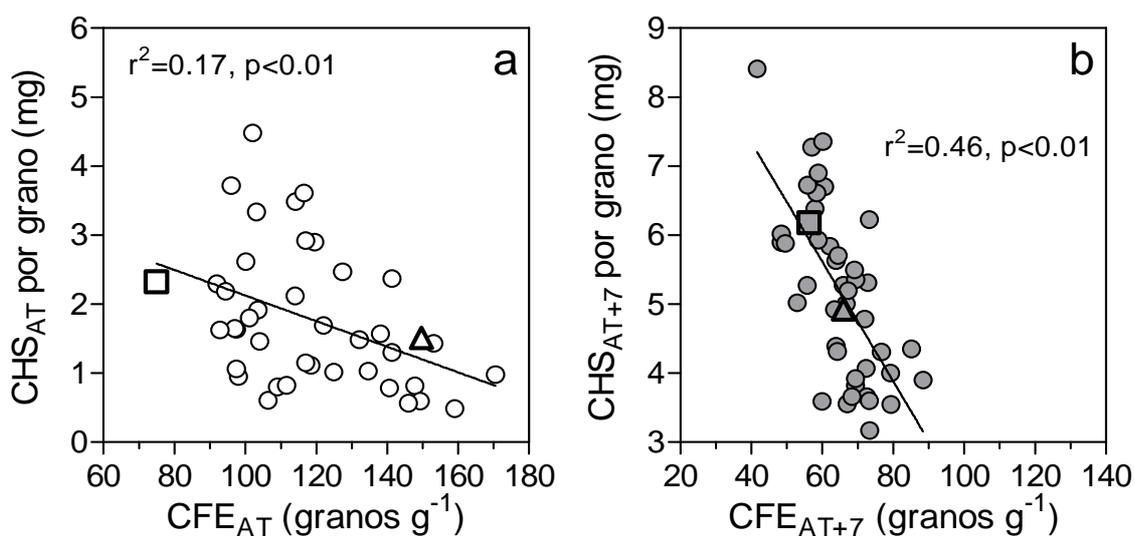


Figura 4.3. Relación entre la cantidad de carbohidratos solubles (CHS) almacenados en tallos en (a) antesis (AT) o (b) una semana post-antesis (AT+7) por cada grano establecido y el coeficiente de fertilidad de espiga (CFE) en AT o AT+7, respectivamente, en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indican ajustes por regresión lineal y coeficientes de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta).

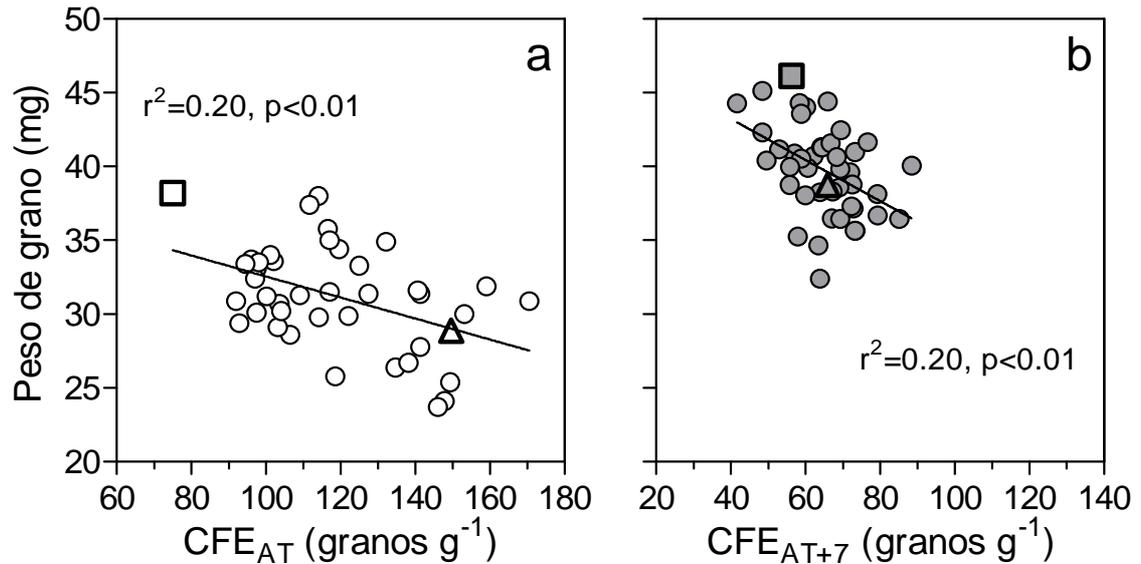


Figura 4.4. Relación entre el peso medio de granos y el coeficiente de fertilidad de espiga (CFE) en (a) antesis (AT) o (b) una semana post-antesis (AT+7), en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Se indican ajustes por regresión lineal y coeficientes de regresión (considerando las líneas doble haploide y las parentales en forma conjunta).

4.3.3 - Atributos ecofisiológicos del número de granos: relación entre las estimaciones en floración y en madurez

En términos generales, la correlación entre las estimaciones en floración y en madurez de los dos componentes principales de la ecuación ecofisiológica abordada (i.e. PSE y CFE) fue baja en los dos ambientes (Figura 4.5). Se contrastaron los valores relativos al promedio del set de materiales (incluidos las líneas parentales) dentro de cada ambiente, tanto del PSE como del CFE estimados en floración (AT en BA-09 y AT+7 en CO-09/10) y en cosecha, y solo en el caso del CFE en CO-09/10 los materiales tendieron a mantener en cosecha el ranking establecido en floración (i.e. la mayoría de los materiales estuvieron dispersos a lo largo de la relación 1:1). Este comportamiento se mantuvo si solamente se consideran las líneas DH seleccionadas en ambos ambientes y los parentales (datos no mostrados), por lo que el efecto del ambiente sobre la falta de correlación entre estimaciones fue importante. El contraste en términos relativos también permitió observar la magnitud de la variación de cada atributo. En general, dos patrones se repiten entre ambientes: i) la dispersión tendió a reducirse cuando los atributos se registraron en cosecha, y ii) en floración el CFE varió más que el PSE, mientras que en cosecha la dispersión registrada en ambos atributos fue similar.

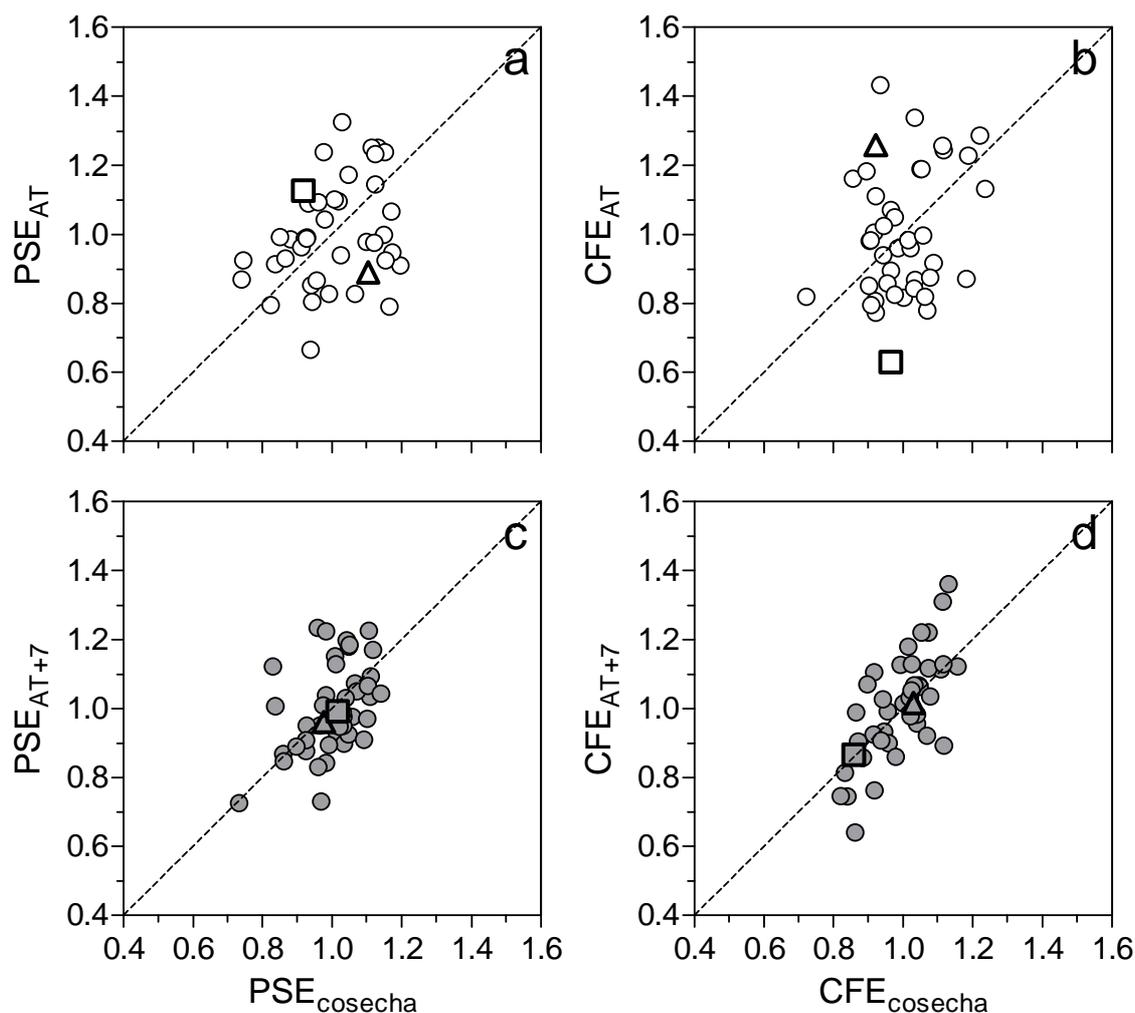


Figura 4.5. Relación entre el peso seco de espigas (PSE) medido a cosecha y el PSE medido en (a) antesis (AT) o en (c) una semana post-antesis (AT+7), y entre el coeficiente de fertilidad de espiga (CFE) medido a cosecha y en (b) AT o (d) AT+7, en las líneas doble haploide seleccionadas (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y en Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Los valores son relativos al promedio de cada atributo en cada ambiente. La línea punteada indica la relación 1:1.

4.4 - Discusión

El establecimiento del NG no pudo ser explicado en forma robusta por ninguno de los dos principales atributos ecofisiológicos (i.e. PSE y CFE a floración) considerados en forma individual. A pesar de que numerosos trabajos sostienen que el PSE a floración es el atributo que mejor explica las diferencias en el NG establecido (e.g. Siddique et al., 1989b; Slafer y Andrade, 1993; Abbate et al., 1997; Demotes-Mainard et al., 1999; González et al., 2003), en el presente trabajo el $CFE_{AT\text{to}AT+7}$ explicó en mayor medida que el $PSE_{AT\text{to}AT+7}$ los cambios en el NG. Este resultado coincide con lo descrito en evaluaciones de cultivares comerciales argentinos liberados al mercado entre fines de los '80s y principios de los '90s (Abbate et al., 1998), o durante la última década (González et al., 2011). Frente a la controversia de una mayor o menor importancia de estos atributos, es necesario considerar el material utilizado y la manipulación realizada en los distintos tratamientos descriptos en la literatura. En

general, cuando a un determinado cultivar se le modifican las condiciones de crecimiento y/o desarrollo, mediante sombreos (Thorne y Wood, 1987; Abbate et al., 1997), distintos niveles de nitrógeno (Demotes-Mainard et al., 1999), cambios en fotoperíodo y vernalización (González et al., 2003), o la combinación de alguno de estos factores (Abbate et al., 1995; Demotes-Mainard y Jeuffroy, 2004; González et al., 2005c), el PSE a floración es el principal atributo que explica las diferencias en NG. Este comportamiento también es común en comparaciones de materiales liberados en distintas épocas, especialmente cuando la altura de planta de los mismos es diferente (Siddique et al., 1989b; Slafer y Andrade, 1993). Sin embargo, cuando se evalúan materiales relativamente modernos bajo condiciones potenciales, el CFE parecería ser un atributo de mayor importancia para explicar los cambios en el NG (Abbate et al., 1998; González et al., 2011). El presente trabajo se encuadra en el segundo caso, ya que se evaluaron materiales de similar fondo génico (líneas DH), provenientes del cruzamiento de cultivares modernos del mismo programa de mejora (CIMMYT), y expuestos a similares condiciones de crecimiento y desarrollo en cada ambiente (fueron seleccionados por tener ciclo a AT similar). De cualquier manera es importante resaltar que la variación en el $CFE_{AToAT+7}$ explicó menos del 30% de los cambios en el NG en los dos ambientes, por lo que cambios tanto el $CFE_{AToAT+7}$ como el $PSE_{AToAT+7}$ contribuyeron a explicar las diferencias en el NG establecido.

Un mayor NG podría ser el resultado de mejoras tanto en el PSE como en el CFE en floración. El hecho de que i) en casi todo el gradiente se observó un importante rango de variabilidad en $CFE_{AToAT+7}$ para un $PSE_{AToAT+7}$ dado, y viceversa; y ii) la relación establecida entre estos atributos, tanto en BA-09 (-0.46gm^{-2} cada 1 grano g^{-1}) como en CO-09/10 (-0.15gm^{-2} cada 1 grano g^{-1}), fue menos negativa que lo requerido para que exista una compensación completa del NG (Figura 4.6) sugieren que, a pesar de que existió una relación negativa entre el PSE y CFE a floración, es posible incrementar el NG a través de estos dos atributos en forma conjunta. En términos prácticos, entonces, podría seleccionarse por un mayor CFE sin que esto reduzca de manera competitiva el PSE a floración.

Factores no necesariamente ambientales, como pueden ser los problemas de medición, complicarían el estudio más detallado del CFE (Fischer, 2011). En la literatura pueden encontrarse diferentes formas de estimar el CFE, modificándose principalmente el denominador, que arrojan resultados heterogéneos. En estimaciones donde se utiliza el PSE a floración como denominador la tendencia, obviamente, es a encontrar una relación negativa entre el PSE y el CFE. En este sentido, en trabajos donde se estimó el CFE de forma similar a las evaluaciones realizadas en BA-09 (Shearman et al., 2005) y CO-09 (Dreccer et al., 2009), la relación negativa fue más marcada. Sin embargo, en trabajos donde el denominador del CFE fue el PSE a floración pero sin los granos en crecimiento y/o el raquis (Abbate et al., 1998), o directamente el chaff a cosecha (González et al., 2011), la tendencia fue menos pronunciada o incluso inexistente. En línea con este último caso, en el presente trabajo, el $PSE_{AToAT+7}$ no se relacionó con el CFE_{cosecha} en ningún ambiente. Si bien no es el objetivo de la tesis determinar cómo y cuándo medir el CFE, los resultados demostraron que el uso del chaff a cosecha como denominador no es una estimación confiable del CFE de interés (i.e. CFE en floración). A pesar de que los materiales modernos tengan un alto porcentaje de cuaje bajo condiciones potenciales (ca. > a 90%; Fischer, 2008), este proceso es parte de la determinación del NG, por lo que la estimación de una semana post-AT (similar a la realizada en CO-09/10) sería recomendable desde el punto de vista ecofisiológico.

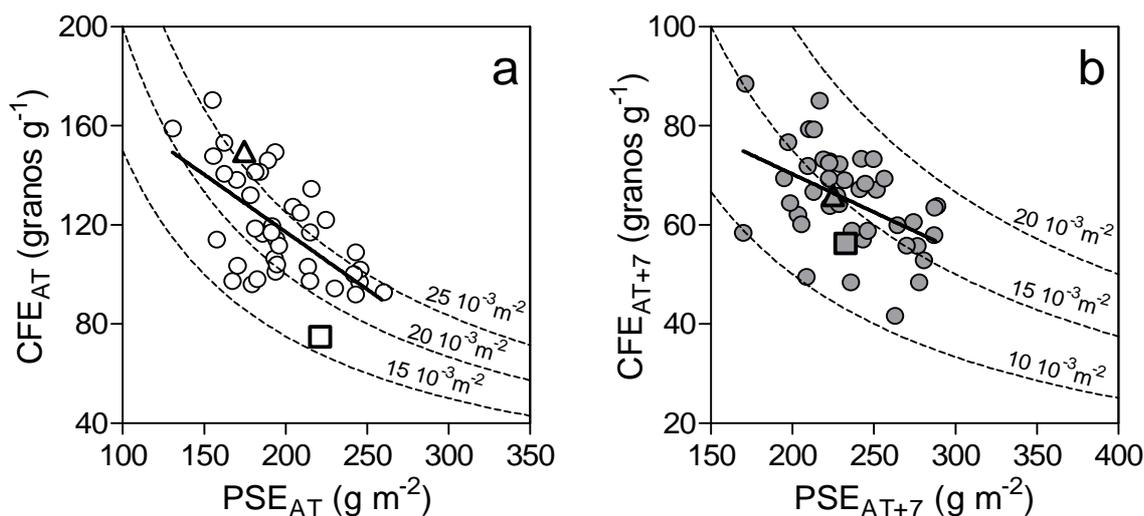


Figura 4.6. Relación entre el coeficiente de fertilidad de espiga (CFE) y el peso seco de espiga (PSE), estimados en (a) antesis (AT) o (b) una semana post-antesis (AT+7), en los set de líneas doble haploide seleccionados (círculos) y en las líneas parentales (Bacanora, triángulos, y Weebil, cuadrados), en Buenos Aires 2009 (símbolos blancos) y Ciudad Obregón 2009/10 (símbolos grises). Las curvas punteadas representan curvas de iso-número de granos, y las líneas continuas el ajuste por regresión lineal (ver coeficientes de regresión en figuras 4.1 y 4.2).

En los materiales evaluados, el $PSE_{AToAT+7}$ dependió de la tasa de crecimiento, más que de la fenología o partición. Si bien en el presente trabajo el $PSE_{AToAT+7}$ no explicó en forma robusta los cambios en el NG, resulta clara la importancia de mejorar la capacidad de crecimiento del cultivo durante el período crítico (Fischer, 1985). Dado que el crecimiento del cultivo dependió principalmente de la EUR (capítulo 3), los resultados de este trabajo sostienen la propuesta de incrementar el PSE a floración mediante mejoras en la EUR pre-AT (Reynolds et al., 2005; 2009b). Si bien existió una tendencia a mejorar el $PSE_{AToAT+7}$ a medida que la DPCE fue mayor, en los materiales evaluados este atributo no mostró el impacto sobre la acumulación de materia seca en espigas que habitualmente se encuentra cuando se lo modifica artificialmente (González et al., 2003; González et al., 2005a; Serrago et al., 2008), a pesar de que el rango de variación fue cuantitativamente importante (entre 5 y 7 días de acuerdo con la temperatura media explorada en cada ambiente). Esto sugiere que, probablemente, una mayor DPCE es una alternativa muy “sutil” para incrementar el PSE, resultando en efectos poco claros cuando la variación en DPCE está mezclada con diferencias en los demás atributos (García et al., 2011). Por su parte, la PBE, como era de esperar al considerar materiales de altura de planta similar, prácticamente no influyó sobre el $PSE_{AToAT+7}$. Si bien la variabilidad fenotípica fue reducida (coeficientes de variación de 7 y 6%, en BA-09 y CO-09/10, respectivamente), la PBE no se relacionó con los CHS almacenados en tallos a floración, apoyando la propuesta de mejorar (aunque levemente) este atributo mediante la reducción de la partición a carbohidratos estructurales (Foulkes et al., 2011).

Los resultados obtenidos, principalmente en el set de materiales evaluados en CO-09/10, sugieren una posible relación negativa entre el $CFE_{AToAT+7}$ y el contenido de CHS almacenados en tallos a floración por cada grano establecido. Entonces, mejoras en el NG debidas fundamentalmente a la fertilidad de las espigas (i.e. mayor CFE) y no a su crecimiento (i.e. mayor PSE a floración), podrían contar con menos reservas disponibles por cada grano durante el llenado, por lo que sería necesario mejorar en

forma conjunta por CFE y contenido de CHS en tallos a floración para evitar estas posibles limitaciones por fuente. Igualmente, para que esta limitación afecte el PG final deberían combinarse un alto PG potencial con condiciones de crecimiento post-AT desfavorables (Fischer, 2007b; Reynolds et al., 2009b). El incremento en el CFE podría estar asociado a: i) una mejora en la partición dentro de la espiga a favor de los primordios florales en desarrollo, en lugar de los componentes estructurales de la espiga (Slafer y Andrade, 1993), y/o ii) un mayor número de flores de menor tamaño (Dreccer et al., 2009). Si el mecanismo subyacente es el primero, el PG potencial no se vería afectado (Acreche et al., 2008), pero en el segundo caso el menor tamaño de carpelos florales podría reducir el peso potencial de cada grano y, en la mayoría de los casos, el peso final de los mismos (Calderini et al., 1999a; Calderini et al., 2001). Si bien no se analizaron en detalle, los dos mecanismos podrían estar actuando en los materiales evaluados, resultando en una relación negativa entre el CFE y PG, aunque dicha compensación no fue competitiva como sugieren otros trabajos de la literatura (Fischer y HilleRisLambers, 1978; Dreccer et al., 2009).

CAPÍTULO 5

Discusión general y consideraciones finales

5 - Discusión general y consideraciones finales

5.1 - Contexto de la problemática abordada

Si bien el rendimiento potencial en trigo ha sido exitosamente incrementado en el pasado mediante la selección empírica por rendimiento *per se*, la reducción o disminución de la tasa de mejora que se evidencia en la actualidad muestra como insuficientes a las estrategias de mejoramiento convencional (Miralles y Slafer, 2007). Una vía para incrementar la eficiencia de mejora es, mediante un enfoque multidisciplinario, complementar las estrategias empíricas del mejoramiento convencional con aproximaciones ecofisiológicas y moleculares (Slafer, 2003; Edmeades et al., 2004; Sinclair et al., 2004). En este sentido, expertos de diferentes países han conformado desde el año 2009 un Consorcio de Rendimiento en Trigo (WYC), el cual pretende interrelacionar las actuales plataformas de investigación para alcanzar sinergia en términos de mejorar el rendimiento potencial en trigo, y establecer una agenda de actividades comunes que maximicen la probabilidad de impactar a nivel del productor (Reynolds et al., 2011). Como ha sido mencionado, la utilización de atributos ecofisiológicos como criterio de selección indirecta tiene que atravesar dos etapas fundamentales para su posterior adopción en un programa de mejora: i) la identificación de dichos atributos, los cuales deben resultar simples y estar asociados funcionalmente con el rendimiento, y ii) la comprensión de sus bases genéticas a fin de poder manipularlos y/o predecir su respuesta a la selección, validándolo en diferentes fondos genéticos (Reynolds et al., 2001; Slafer, 2003). El actual “cuello de botella” para llevar adelante estas etapas es la caracterización fenotípica de poblaciones genéticas (Snape y Moore, 2007; Richards et al., 2010), que, al combinarse con las herramientas moleculares disponibles actualmente, permitiría establecer un modelo más completo de la relación genotipo-fenotipo y de la interacción genotipo-ambiente (Edmeades et al., 2004).

En base a lo expuesto, el objetivo general de la tesis fue: *caracterizar fenotípicamente una población de líneas DH de trigo, obtenida a partir de cultivares que generan alto rendimiento potencial a través de una combinación diferente de NG y PG, e identificar atributos ecofisiológicos ligados funcionalmente con el rendimiento.* Una correcta caracterización fenotípica debe basarse en modelos ecofisiológicos, lo que sirve como base para identificar cuál o cuáles de los atributos con beneficio potencial sobre el rendimiento deben ser priorizados en un programa de mejora (Reynolds et al., 2001). Por lo tanto, para decidir qué atributos del cultivo evaluar, en esta tesis se consideraron aproximaciones ecofisiológicas propuestas en la literatura para analizar la generación del rendimiento y la determinación del NG en trigo. Se utilizó esta población de líneas DH por considerarla con genuinas posibilidades de ofrecer evidencias de valor real para la mejora ya que las líneas parentales difieren en características tan relevantes como los dos principales componentes del rendimiento. Debido a la variabilidad transgresiva detectada, se decidió realizar un paso previo que consistió en uniformar el tiempo a floración y la altura de planta de los materiales evaluados, seleccionando líneas DH similares en estos atributos dentro de cada ambiente (capítulo 3), lo que permitió ganar en significancia biológica de los resultados. De esta forma, se trató de evitar confusiones frecuentes en la literatura en la identificación de mecanismos finos ligados al rendimiento, cuando se genera variación al explorar diferentes condiciones ambientales durante el período crítico o por medio de un patrón diferente de partición de asimilados debido a diferencias en altura de planta, lo cual resulta inútil en términos de transferencia a programas que intentan mejorar los materiales de alto rendimiento potencial ya existentes (Reynolds et al., 2001; Reynolds et al., 2009b).

5.2 - Atributos claves en la generación del rendimiento de los materiales evaluados

La caracterización fenotípica consideró: i) dos aproximaciones comúnmente utilizadas (i.e. rendimiento = biomasa x IC, y rendimiento = NG x PG), las que permiten, de una manera sencilla, tener una primera impresión de qué características del cultivo se deberían intentar manipular para incrementar el rendimiento (Slafer et al., 1994), ii) una aproximación más completa desde el punto de vista ecofisiológico, como la propuesta por Fischer (1983) para analizar la determinación del NG, y iii) el impacto de la acumulación de reservas para sostener, aún bajo condiciones potenciales, el llenado de un mayor destino (Reynolds et al., 2009b). Todas estas aproximaciones fueron incluidas en el modelo conceptual descrito en la Figura 5.1, el cual considera las principales propuestas del WYC, como son: i) incrementar la capacidad y eficiencia fotosintética del cultivo (Parry et al., 2011), y ii) optimizar la partición a grano mientras se mantiene la resistencia a vuelco (Foulkes et al., 2011).

Una de las principales vías para mejorar el rendimiento potencial en trigo es incrementar la producción de biomasa del cultivo, manteniendo los actuales IC (Foulkes et al., 2007; Miralles y Slafer, 2007; Reynolds et al., 2009b). En línea con esto, los resultados del capítulo 3 mostraron una relación robusta entre la producción de biomasa durante el ciclo y el rendimiento en los dos set de materiales evaluados ($r^2 > 0.80$). El IC, por su parte, fue un atributo más conservado, con valores entre 0.40 y 0.50. Si bien el límite teórico propuesto es un 20% superior (Austin et al., 1980a), los cultivares modernos de trigo primaverales difícilmente superan estos valores (Fischer, 2007b). La EUR resultó ser un atributo clave sobre la generación del rendimiento en los materiales evaluados, dado que explicó mejor que la captura de RFA las diferencias en producción de biomasa, ya sea durante pre-AT o post-AT. Si bien no se analizaron aspectos más finos de este complejo atributo (Sinclair y Muchow, 1999), se justifican los intentos de mejorar la eficiencia fotosintética a nivel de cultivo (Reynolds et al., 2000; Parry et al., 2011). Por lo tanto, en base a estos resultados, la primera hipótesis planteada en la presente tesis: *“Bajo condiciones potenciales, el IC se mantiene relativamente estable y las variaciones en rendimiento dependen de los cambios en la biomasa producida durante el ciclo del cultivo, los cuales son el resultado de diferencias en la EUR más que en la captura de este recurso”*, fue **aceptada**.

La segunda propuesta del consorcio internacional considera que, para que las mejoras en la EUR resulten en incrementos del rendimiento, es necesario destinar a grano los asimilados extra, ya sea a través de un mayor NG y/o un mayor PG potencial (Foulkes et al., 2011), como se indica en la Figura 5.1. Así, los asimilados deben depositarse en las espigas en crecimiento de modo de poder incrementar el PSE en floración (Miralles y Slafer, 2007). De acuerdo a los resultados del capítulo 4, las diferencias en PSE a floración entre los materiales evaluados se debieron fundamentalmente a cambios en la TCC previo a floración y, en consecuencia, a la TCE, dado que la PBE fue relativamente estable, lo que era de esperar al seleccionar materiales de altura similar. La DPCE no tuvo el impacto sobre el $PSE_{AToAT+7}$ que habitualmente se encuentra cuando este período se alarga artificialmente (González et al., 2003; González et al., 2005a; Serrago et al., 2008). El débil rol de la DPCE observado en esta tesis, está aún más exacerbado ya que aparentemente dicho atributo presentaría una muy baja heredabilidad producto de la fuerte influencia del ambiente (García et al., 2011). La TCC previo a floración dependió fuertemente de la EUR pre-AT (datos no mostrados). Entonces, estos resultados, junto a los descriptos anteriormente, remarcan la importancia de obtener mejoras en la EUR durante el período de crecimiento de la espiga como vía para incrementar el PSE a floración (Reynolds et al., 2005; 2009b).

A diferencia de lo comúnmente descrito en la literatura (e.g. Siddique et al., 1989b; Abbate et al., 1997; González et al., 2003), las diferencias en PSE a floración explicaron solo en parte los cambios en el NG en los materiales evaluados. En este caso, el CFE en floración, el otro atributo principal para la determinación del NG (Figura 5.1) de acuerdo a la aproximación propuesta por Fischer (1983), tuvo un rol más importante que el PSE, aunque tampoco explicó en forma robusta las variaciones en el NG. De acuerdo a lo discutido en el capítulo 4, si se considera el material utilizado y las condiciones de crecimiento impuestas, el mayor impacto del CFE con respecto al PSE sobre la determinación del NG resulta común. En los dos sets de materiales evaluados, estos atributos tendieron a relacionarse negativamente (principalmente en BA-09). Sin embargo, la dispersión establecida puede ser útil en términos prácticos, permitiendo seleccionar por un mayor CFE sin que esto reduzca de manera competitiva el PSE a floración, ya que: i) existió variabilidad suficiente como para identificar materiales con diferente CFE para un PSE a floración similar, y viceversa, y ii) la relación establecida entre estos atributos fue menos negativa que lo requerido para que exista una compensación completa del NG. De acuerdo a estos resultados, la segunda hipótesis planteada: *“El PSE y el CFE son atributos relativamente independientes, por lo tanto un mayor NG puede ser alcanzado explotando cualquiera de estos atributos sin que existan compensaciones competitivas entre ambos”*, fue **aceptada**.

Si bien el NG tiene un mayor impacto sobre la generación del rendimiento (Fischer, 1993; Magrin et al., 1993; Calderini et al., 1999b; Frederick y Bauer, 1999), lo que ha sido demostrado en los materiales evaluados, el PG tendió a asociarse positivamente con el rendimiento a medida que éste último (y el NG) fue mayor. Entonces, incrementos en el NG tendientes a mejorar el rendimiento potencial en trigo podría estar acompañadas de granos más pesados, lo cual podría alcanzarse mediante un mayor peso potencial de éstos (Fischer, 2011; Foulkes et al., 2011). El CFE es un atributo complejo que incluye: i) la partición de asimilados dentro de la espiga (i.e. partición hacia grano o hacia otras estructuras como por ejemplo el raquis), ii) el desarrollo y la supervivencia floral, y iii) el cuaje de los granos (González et al., 2011). Entonces, este atributo puede influir no solo sobre la determinación del NG, sino también en la definición del PG potencial (Figura 5.1), ya que son atributos que superponen temporalmente su determinación (Calderini et al., 2001), y que conforman de esta manera el “destino” potencial que genera el cultivo (Borrás et al., 2004).

Al quedar establecido el NG, el rendimiento alcanzado pasa a depender de cuánto del PG potencial es cubierto por la disponibilidad de asimilados durante el llenado, i.e. la “fuente” (Figura 5.1). Estos asimilados provienen fundamentalmente de la fotosíntesis real del cultivo durante post-AT y, en caso de ser necesario, de la removilización de reservas almacenadas en tallos, i.e. CHS (Austin et al., 1980b; Schnyder, 1993). La relación fuente-destino establecida puede ejercer un retrocontrol de la producción de asimilados durante el llenado al afectar la EUR (Richards, 1996; Reynolds et al., 2005), tendencia observada en BA-09. Igualmente, una mayor cantidad de CHS para removilizar (y/o una mayor eficiencia de removilización), podrían ser necesarios aún bajo condiciones potenciales si el “destino” logra incrementarse en forma proporcionalmente mayor que la “fuente” (Reynolds et al., 2009b), lo cual parece haber ocurrido principalmente en CO-09/10, donde la relación positiva entre el PG y tanto la RFA incidente por grano durante el llenado como la cantidad de CHS por grano establecido fue más clara. En este sentido, la relación negativa establecida entre el CFE y la disponibilidad de CHS por grano (fundamentalmente en CO-09/10) sugiere que un mayor NG debido a una mejora en la eficiencia reproductiva, no acompañado por un mayor crecimiento pre-floración, puede estar limitado durante el llenado. Una cantidad

significativa de CHS se acumulan en tallos fuera del período de rápido crecimiento de la espiga (Beed et al., 2007), por lo que una menor partición a carbohidratos estructurales podría beneficiar tanto la acumulación de CHS en tallo como el PSE a floración (Foulkes et al., 2011).

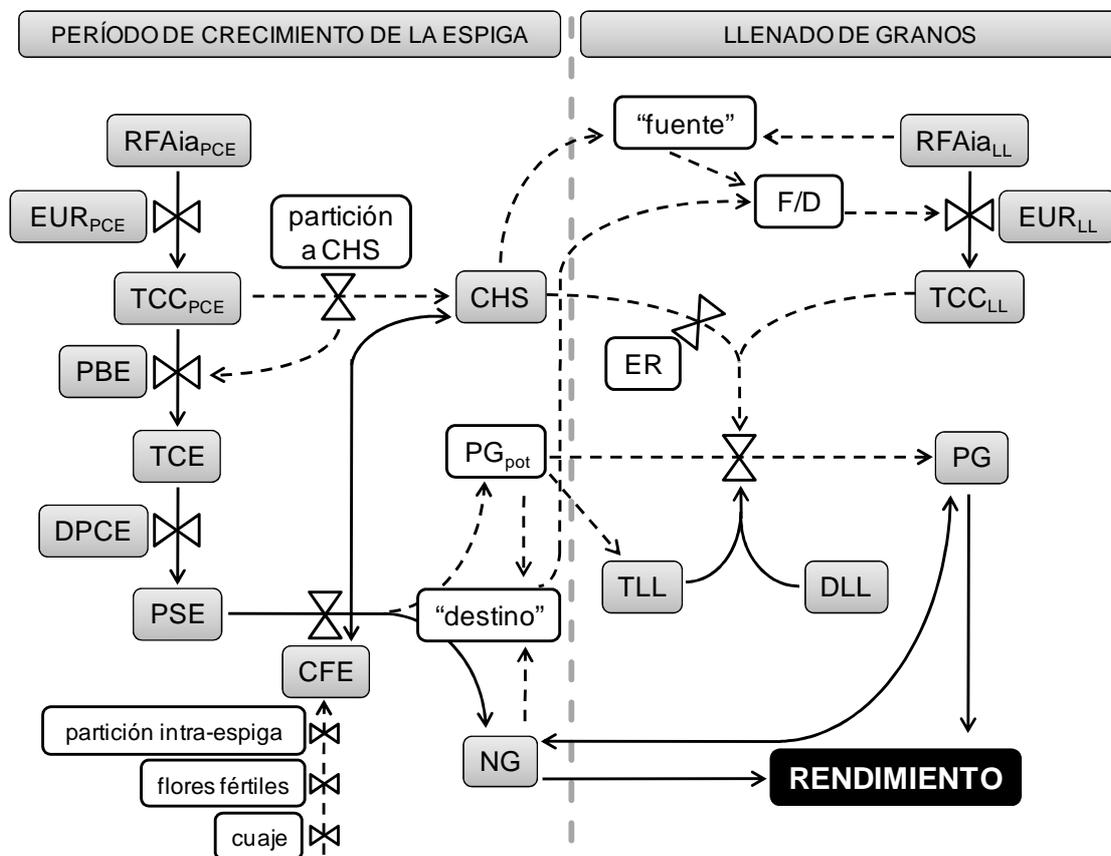


Figura 5.1. Esquema ecofisiológico de la generación del rendimiento potencial en trigo, mostrando los atributos (recuadros sombreados) utilizados en la caracterización fenotípica, y las relaciones funcionales analizadas (flechas continuas). CFE: coeficiente de fertilidad de espiga; CHS: carbohidratos solubles; DLL: duración del llenado de granos; DPCE: duración del período de crecimiento de la espiga; ER: eficiencia de removilización; EUR_{LL}: eficiencia en el uso de la radiación durante el llenado de granos; EUR_{PCE}: eficiencia en el uso de la radiación durante el período de crecimiento de la espiga; F/D: relación fuente-destino; NG: número de granos por unidad de superficie; PBE: partición de biomasa a espiga; PG: peso medio de granos; PG_{pot}: peso de grano potencial; PSE: peso seco de espiga; RFAia_{LL}: radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante el llenado de granos; RFAia_{PCE}: radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante el período de crecimiento de la espiga; TCC_{LL}: tasa de crecimiento del cultivo durante el llenado de granos; TCC_{PCE}: tasa de crecimiento del cultivo durante el período de crecimiento de la espiga; TCE: tasa de crecimiento de la espiga durante el período de crecimiento de la espiga; TLL: tasa de llenado de granos.

Un gran número de factores podrían influir sobre la relación finalmente establecida entre el NG y el PG (Figura 5.1), incluso en dicha relación podría estar actuando un control evolutivo interno (Sadras, 2007). En CO-09/10, estos dos componentes se asociaron negativamente, en línea con lo comúnmente descrito en la literatura (Slafer y Andrade, 1989; Feil, 1992; Slafer y Andrade, 1993), y los materiales de mayor rendimiento mostraron reducciones en el PG menos que proporcionales a los

aumentos en el NG. En BA-09, en cambio, no se observó ninguna asociación entre estos componentes, pudiendo encontrarse una importante variación en PG para un NG similar, y viceversa. De acuerdo a lo descrito anteriormente, el incremento del destino en CO-09/10, dado seguramente por un mayor PG potencial, pudo no haber estado acompañado de un incremento proporcional en la fuente; mientras que en BA-09, el mayor NG establecido contó con asimilados suficientes para el llenado. Por lo tanto, considerando los resultados descritos, la última hipótesis planteada en esta tesis: *“Los materiales con un mayor NG asociado a mejoras en el CFE cuentan con menos reservas disponibles para el llenado de cada grano, reduciéndose el PG logrado aun bajo condiciones potenciales, aunque la caída en este componente es menos que proporcional al aumento en el NG”*, fue **aceptada parcialmente**. Las relaciones funcionales que se desprenden de esta hipótesis fueron más claras en el set de materiales evaluados en CO-09/10. En BA-09, en cambio, fueron solo tendencias o directamente no se evidenciaron como en el caso de la ausencia de relación entre el NG y el PG. En este ambiente, la mayor demanda del destino pudo haber sido cubierta por un incremento en la EUR post-AT (Richards, 1996; Reynolds et al., 2005). Por otra parte, si bien no se analizaron en detalle los mecanismos intervinientes, de existir, el impacto del CFE sobre el PG final podría ser no solo a través de la disponibilidad de reservas, sino por medio del PG potencial (Fischer y HilleRisLambers, 1978; Dreccer et al., 2009).

5.3 - Aportes del trabajo e implicancias para futuras investigaciones

Como se ha mencionado y discutido a lo largo de la tesis, una correcta caracterización fenotípica resulta ser un factor limitante a la hora de intentar comprender las complejas relaciones fenotipo-genotipo y genotipo-ambiente (Snape y Moore, 2007; Richards et al., 2010). El éxito que pueda llegar a tener cada una de las diferentes propuestas que actualmente se manejan para incrementar la tasa de mejora en trigo depende, en gran parte, del conocimiento adquirido en estos aspectos. En este sentido, el presente trabajo generó información fenotípica detallada cuyo principal aporte fue jerarquizar la importancia de los diferentes atributos ecofisiológicos vinculados con el rendimiento potencial. Los puntos relevantes de la caracterización realizada fueron: i) la utilización de materiales (i.e. población de líneas DH) provenientes de germoplasma elite, Bacanora y Weebil son materiales comerciales de CIMMYT de alto rendimiento potencial (Reynolds et al., 2009b); ii) la uniformidad en tiempo a floración y altura de planta para minimizar factores que puedan confundir los datos obtenidos (Reynolds et al., 2001; Reynolds et al., 2009b); y iii) el testeado empírico de hipótesis basadas en modelos conceptuales que incorporan el actual conocimiento ecofisiológico (Reynolds et al., 2001).

Si bien las conclusiones se han basado en la experimentación en dos ambientes contrastantes, haciendo necesaria la evaluación de los materiales utilizados en un mayor cantidad de ambientes, dos aspectos relevantes emergen de la presente tesis. En primer lugar, se ha demostrado que es posible incrementar la capacidad de producción de biomasa en el cultivo de trigo (Reynolds et al., 1999; Donmez et al., 2001; Shearman et al., 2005; Foulkes et al., 2007). Los resultados apoyan esta propuesta de mejora, ya que la biomasa acumulada a cosecha fue el atributo que mostró mayor correlación positiva con las variaciones en el rendimiento. Si bien la producción de biomasa podría considerarse como una “caja negra” (al igual que el rendimiento), la variabilidad encontrada en EUR (y su correlación positiva con la biomasa) impulsa la propuesta de incrementar la capacidad y eficiencia fotosintética del cultivo como vía para mejorar el rendimiento (Parry et al., 2011). En segundo lugar, mejoras en el NG podrían ser

acompañadas de un mayor PG, de modo que incrementos en el rendimiento potencial a través de un mayor NG no se verían sustancialmente compensados por reducciones en el PG. Si bien el conocimiento actual es limitado, reducciones del fuerte control materno sobre el PG potencial (Sadras y Denison, 2009) permitirían romper la relación inversa entre NG y PG, depositándose los asimilados extras producidos en más granos de un mayor tamaño potencial (Foulkes et al., 2011). El CFE podría jugar un rol clave en este aspecto, siendo la llave que regula el destino de los asimilados que llegan a la espiga (Figura 5.1), actuando tanto sobre la determinación del NG como del peso potencial de los mismos. Por ende, es necesario continuar estudiando en detalle los diferentes procesos y mecanismos que encierra este atributo (González et al., 2011), el cual, sin embargo, aún está lejos de ser útil como criterio de selección. La mejora en la capacidad del destino podría representar frecuentes co-limitaciones por fuente y destino en el cultivo de trigo (Fischer, 2011). En este sentido, si bien la disponibilidad de reservas podría ser importante para sostener el rendimiento potencial en determinados ambientes (Reynolds et al., 2009b), aún resta comprender mejor los mecanismos que regulan la oferta de asimilados durante el llenado de granos (e.g. eficiencia de removilización de reservas y retrocontrol del destino sobre la EUR post-AT).

BIBLIOGRAFÍA

1. Abbate, P.E., Andrade, F.H., Culot, J.P., 1995. The effects of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. *J. Agric. Sci.* 124, 351-360.
2. Abbate, P.E., Andrade, F.H., Culot, J.P., Bindraban, P.S., 1997. Grain yield in wheat: effects of radiation during spike growth period *Field Crops Res.* 54, 245-257.
3. Abbate, P.E., Andrade, F.H., Lázaro, L., Bariffi, J.H., Berardocco, H.G., Inza, V.H., Marturano, F., 1998. Grain yield increase in recent argentine wheat cultivars. *Crop Sci.* 38, 1203-1209.
4. Abeledo, L.G., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 2003. Genetic improvement of barley yield potential and its physiological determinants in Argentina (1944–1998). *Euphytica* 130, 325-334.
5. 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.
6. Acreche, M.M., Slafer, G.A., 2006. Grain weight response to increases in number of grains in wheat in a Mediterranean area. *Field Crops Res.* 98, 52-59.
7. Acreche, M.M., Slafer, G.A., 2009. Grain weight, radiation interception and use efficiency as affected by sink-strength in Mediterranean wheats released from 1940 to 2005. *Field Crops Res.* 110, 98-105.
8. Aisawi, K., Foulkes, M.J., Reynolds, M.P., Mayes, S., 2010. The physiological basis of the genetic progress in yield potential of CIMMYT wheat varieties from 1966 to 2009. En: Dzyubenko, N.I. (Ed.), 8th International Wheat Conference. TopPrint printing house, St. Petersburg (Russia), p. 349.
9. Appendino, M., Bartoloni, N., Slafer, G., 2003. Vernalization response and earliness per se in cultivars representing different eras of wheat breeding in Argentina. *Euphytica* 130, 61-69.
10. Appendino, M.L., Slafer, G.A., 2003. Earliness per se and its dependence upon temperature in diploid wheat lines differing in the major gene *Eps-A^m1* alleles. *J. Agric. Sci.* 141, 149-159.
11. Araus, J.L., Slafer, G.A., Reynolds, M.P., Royo, C., 2002. Plant breeding and drought in C3 cereals: what should we breed for? *Ann. Bot.* 89, 925-940.
12. Araus, J.L., Slafer, G.A., Royo, C., Serret, M.D., 2008. Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *Crit. Rev. Plant Sci.* 27, 377 - 412.
13. Asseng, S., van Herwaarden, A.F., 2003. Analysis of the benefits to wheat yield from assimilates stored prior to grain filling in a range of environments. *Plant Soil* 256, 217-229.
14. Auld, B., Kemp, D., Medd, R., 1983. The influence of spatial arrangement on grain yield of wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 34, 99-108.
15. Austin, R.B., 1993. Augmenting yield-based selection. En: Hayward, M.D., Bosemark, N.O., Romagosa, I. (Eds.), *Plant breeding: principles and prospects*. Chapman & Hall, London, England, pp. 391-405.
16. Austin, R.B., Bingham, J., Blackwell, R.D., Evans, L.T., Ford, M.A., Morgana, C.L., Taylora, M., 1980a. Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *The Journal of Agricultural Science* 94, 675-689.
17. Austin, R.B., Morgan, C.L., Ford, M.A., Blackwell, R.D., 1980b. Contributions to grain yield from pre-anthesis assimilation in tall and dwarf barley phenotypes in two contrasting seasons. *Ann. Bot.* 45, 309-319.
18. Beed, F.D., Paveley, N.D., Sylvester-Bradley, R., 2007. Predictability of wheat growth and yield in light-limited conditions. *The Journal of Agricultural Science* 145, 63-79.
19. Berry, P., Sylvester-Bradley, R., Berry, S., 2007. Ideotype design for lodging-resistant wheat. *Euphytica* 154, 165-179.
20. Blake, N.K., Lanning, S.P., Martin, J.M., Doyle, M., Sherman, J.D., Naruoka, Y., Talbert, L.E., 2009. Effect of variation for major growth habit genes on maturity and yield in five spring wheat populations. *Crop Sci.* 49, 1211-1220.

21. Bogard, M., Jourdan, M., Allard, V., Martre, P., Perretant, M.R., Ravel, C., Heumez, E., Orford, S., Snape, J., Griffiths, S., Gaju, O., Foulkes, J., Le Gouis, J., 2011. Anthesis date mainly explained correlations between post-anthesis leaf senescence, grain yield, and grain protein concentration in a winter wheat population segregating for flowering time QTLs. *J. Exp. Bot.* 62, 3621-3636.
22. Borlaug, N., 2007. Sixty-two years of fighting hunger: personal recollections. *Euphytica* 157, 287-297.
23. Borràs-Gelonch, G., Rebetzke, G.J., Richards, R.A., 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.
24. Borràs, G., Romagosa, I., van Eeuwijk, F., Slafer, G.A., 2009. Genetic variability in duration of pre-heading phases and relationships with leaf appearance and tillering dynamics in a barley population. *Field Crops Res.* 113, 95-104.
25. Borràs, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E., 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86, 131-146.
26. Brocklehurst, P.A., 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* 266, 348-349.
27. Bullrich, L., Appendino, M.L., Tranquilli, G., Lewis, S., Dubcovsky, J., 2002. Mapping of a thermo-sensitive earliness per se gene on *Triticum monococcum* chromosome 1A^m. *Theor. Appl. Genet.* 105, 585-593.
28. Calderini, D.F., Abeledo, L.G., Savin, R., Slafer, G.A., 1999a. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *J. Agric. Sci.* 132, 453-459.
29. 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.
30. Calderini, D.F., Dreccer, M.F., Slafer, G.A., 1997. Consequences of breeding on biomass, radiation interception and radiation-use efficiency in wheat. *Field Crops Res.* 52, 271-281.
31. Calderini, D.F., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., 1999b. Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. En: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: ecology and physiology of yield determination*. Food Products Press, New York, USA, pp. 351-377.
32. Calderini, D.F., Savin, R., Abeledo, L.G., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., 2001. The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat. *Euphytica* 119, 199-204.
33. Calderini, D.F., Slafer, G.A., 1998. Changes in yield and yield stability in wheat during the 20th century. *Field Crops Res.* 57.
34. Cassman, K.G., 1999. Ecological intensification of cereal production systems: Yield potential, soil quality, and precision agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, 5952-5959.
35. Collard, B.C.Y., Jahufer, M.Z.Z., Brouwer, J.B., Pang, E.C.K., 2005. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts. *Euphytica* 142, 169-196.
36. Charles-Edwards, D.A., Lawn, R.J., 1984. Light interception by grain legume row crops. *Plant, Cell & Environment* 7, 247-251.
37. Demotes-Mainard, S., Jeuffroy, M.-H., 2004. Effects of nitrogen and radiation on dry matter and nitrogen accumulation in the spike of winter wheat. *Field Crops Res.* 87, 221-233.
38. Demotes-Mainard, S., Jeuffroy, M.-H., Robin, S., 1999. Spike dry matter and nitrogen accumulation before anthesis in wheat as affected by nitrogen fertilizer: relationship to kernels per spike. *Field Crops Res.* 64, 249-259.
39. Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2010. *InfoStat Profesional*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

40. 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.
41. Dreccer, M.F., Slafer, G.A., Rabbinge, R., 1998. Optimization of Vertical Distribution of Canopy Nitrogen -- An Alternative Trait to Increase Yield Potential in Winter Cereals. *Journal of Crop Production* 1, 47-77.
42. Dreccer, M.F., van Herwaarden, A.F., Chapman, S.C., 2009. Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Res.* 112, 43-54.
43. Duncan, W.G., 1971. Leaf angles, leaf area, and canopy photosynthesis. *Crop Sci.* 11, 482-485.
44. Edmeades, G.O., McMaster, G.S., White, J.W., Campos, H., 2004. Genomics and the physiologist: bridging the gap between genes and crop response. *Field Crops Res.* 90, 5-18.
45. Egli, D.B., 1981. Species differences in seed growth characteristics. *Field Crops Res.* 4, 1-12.
46. Egli, D.B., 2006. The role of seed in the determination of yield of grain crops. *Aust. J. Agric. Res.* 57, 1237-1247.
47. Evans, L.T., 1978. The influence of irradiance before and after anthesis on grain yield and its components in microcrops of wheat grown in a constant daylength and temperature regime. *Field Crops Res.* 1, 5-19.
48. Evans, L.T., 1993. Physiological aspects of crop improvement. En: Evans, L.T. (Ed.), *Crop evolution, adaptation and yield.* Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 169-268.
49. Evans, L.T., 1999. Steps towards feeding the ten billion: a crop physiologists view. *Plant Prod. Sci.* 2, 3-9.
50. Evans, L.T., Fischer, R.A., 1999. Yield potential: its definition, measurement, and significance. *Crop Sci.* 39, 1544-1551.
51. FAO, 2011. FAOSTAT Food balance sheets www.faostat.fao.org
52. Feil, B., 1992. Breeding Progress in Small Grain Cereals — A Comparison of Old and Modern Cultivars. *Plant Breed.* 108, 1-11.
53. Fischer, R., HilleRisLambers, D., 1978. Effect of environment and cultivar on source limitation to grain weight in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 29, 443-458.
54. Fischer, R.A., 1983. Wheat. En: Smith, W.H., J., B.S. (Eds.), *Symposium on potential productivity of field crops under different environments* IRRI, Los Baños, Philippines, pp. 129-154.
55. Fischer, R.A., 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci.* 105, 447-461.
56. Fischer, R.A., 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. II. Physiology of grain yield response. *Field Crops Res.* 33, 57-80.
57. Fischer, R.A., 1996. Wheat physiology at CIMMYT and raising the yield plateau. En: Reynolds, M.P., Rajaram, S., McNab, A. (Eds.), *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers.* CIMMYT, Ciudad Obregón (Mexico), pp. 195-202.
58. Fischer, R.A., 2001. Selection traits for improving yield potential. En: Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (Eds.), *Application of physiology in wheat breeding.* CIMMYT, Mexico DF, pp. 148-159.
59. Fischer, R.A., 2007a. Ideas sobre características morfológicas en el mejoramiento del trigo. *Workshop Internacional: Ecofisiología Vegetal Aplicada al Estudio de la Determinación del Rendimiento y la Calidad de los Cultivos de Granos, Mar del Plata (Argentina)*, pp. LXXI-LXXIV.
60. Fischer, R.A., 2007b. Understanding the physiological basis of yield potential in wheat. *J. Agric. Sci.* 145, 99-113.
61. Fischer, R.A., 2008. The importance of grain or kernel number in wheat: a reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Res.* 105, 15-21.
62. Fischer, R.A., 2011. Wheat physiology: a review of recent developments. *Crop and Pasture Science* 62, 95-114.
63. Fischer, R.A., Edmeades, G.O., 2010. Breeding and cereal yield progress. *Crop Sci.* 50, S-85-98.

64. Fischer, R.A., Kohn, G.D., 1966. The relationship of grain yield to vegetative growth and post-flowering leaf area in the wheat crop under conditions of limited soil moisture. *Aust. J. Agric. Res.* 17 281-295.
65. Fischer, R.A., Rees, D., Sayre, K.D., Lu, Z.M., Condon, A.G., Saavedra, A.L., 1998. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. *Crop Sci.* 38, 1467-1475.
66. Forster, B.P., Ellis, R.P., Moir, J., TalamÈ, V., Sanguineti, M.C., Tuberosa, R., This, D., Teulat-Merah, B., Ahmed, I., Mariy, S.A.E.E., Bahri, H., El Ouahabi, M., Zoumarou-Wallis, N., El-Fellah, M., Ben Salem, M., 2004. Genotype and phenotype associations with drought tolerance in barley tested in North Africa. *Ann. Appl. Biol.* 144, 157-168.
67. Foulkes, J., Reynolds, M., Sylvester-Bradley, R., 2009. Genetic improvement of grain crops: yield potential. En: Sadras, V., Calderini, D. (Eds.), *Crop physiology, applications for genetic improvement and agronomy*. Elsevier Inc., Amsterdam
68. Foulkes, M.J., Scott, R.K., Sylvester-Bradley, R., 2002. The ability of wheat cultivars to withstand drought in UK conditions: formation of grain yield. *J. Agric. Sci.* 138, 153-169.
69. Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Davies, W.J., Berry, P.M., Sylvester-Bradley, R., Martre, P., Calderini, D.F., Griffiths, S., Reynolds, M.P., 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.* 62, 469-486.
70. Foulkes, M.J., Snape, J.W., Shearman, V.J., Reynolds, M.P., Gaju, O., Sylvester-Bradley, R., 2007. Genetic progress in yield potential in wheat: recent advances and future prospects. *J. Agric. Sci.* 145, 17-29.
71. Frederick, J.R., Bauer, P.J., 1999. Physiological and numerical components of wheat yield. En: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: Ecology and physiology of yield determination*. Food Products Press, New York, USA, pp. 45-65.
72. Gambín, B.L., Borrás, L., 2010. Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: a comparison across crop species. *Ann. Appl. Biol.* 156, 91-102.
73. García, G.A., Serrago, R.A., Appendino, M.L., Lombardo, L.A., Vanzetti, L.S., Helguera, M., Miralles, D.J., 2011. Variability of duration of pre-anthesis phases as a strategy for increasing wheat grain yield. *Field Crops Res.* 124, 408-416.
74. Gardner, F.P., Pearce, R.B., Mitchel, R.L., 1985. *Physiology of crop plants*. Iowa State University Press, USA.
75. Gebbing, T., Schnyder, H., Kühbauch, W., 1999. The utilization of pre-anthesis reserves in grain filling of wheat. Assessment by steady-state $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ labelling. *Plant Cell Environ.* 22, 851-858.
76. Ghiglione, H.O., Gonzalez, F.G., Serrago, R.A., Maldonado, S.B., Chilcott, C., Curá, J.A., Miralles, D.J., Zhu, T., Casal, J.J., 2008. Autophagy regulated by day length determines the number of fertile florets in wheat. *Plant J.* 55, 1010-1024.
77. González, F., Slafer, G., Miralles, D., 2005a. Pre-anthesis development and number of fertile florets in wheat as affected by photoperiod sensitivity genes Ppd-D1 and Ppd-B1. *Euphytica* 146, 253-269.
78. González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2003. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *Field Crops Res.* 81, 17-27.
79. González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2005b. Floret development and survival in wheat plants exposed to contrasting photoperiod and radiation environments during stem elongation. *Funct. Plant Biol.* 32, 189-197.
80. González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2005c. Photoperiod during stem elongation in wheat: is its impact on fertile floret and grain number determination similar to that of radiation? *Funct. Plant Biol.* 32, 181-188.
81. 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.
82. Halloran, G.M., Pennell, A.L., 1982. Duration and rate of development phases in wheat in two environments. *Ann. Bot.* 49, 115-121.

83. Hay, R.K.M., Kirby, E.J.M., 1991. Convergence and synchrony-a review of the coordination of development in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 42, 661-700.
84. Hobbs, P.R., Sayre, K.D., 2001. Managing experimental breeding trials. En: Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (Eds.), *Application of physiology in wheat breeding*. CIMMYT, Mexico, D.F., pp. 48-58.
85. Katsura, K., Maeda, S., Horie, T., Shiraiwa, T., 2007. Analysis of yield attributes and crop physiological traits of Liangyoupeijiu, a hybrid rice recently bred in China. *Field Crops Res.* 103, 170-177.
86. Kirby, E.J.M., 1988. Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crops Res.* 18, 127-140.
87. Kirby, E.J.M., Appleyard, M., Fellowes, G., 1985. Variation in development of wheat and barley in response to sowing date and variety. *J. Agric. Sci.* 104, 383-396.
88. Kirby, E.J.M., Spink, J.H., Frost, D.L., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K., Foulkes, M.J., Clare, R.W., Evans, E.J., 1999. A study of wheat development in the field: analysis by phases. *Eur. J. Agron.* 11, 63-82.
89. Kruk, B.C., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 1997. Grain weight in wheat cultivars released from 1920 to 1990 as affected by post-anthesis defoliation. *The Journal of Agricultural Science* 128, 273-281.
90. Long, S.P., Zhu, X.-G., Naidu, S.L., Ort, D.R., 2006. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant, Cell & Environment* 29, 315-330.
91. Loomis, R.S., Amthor, J.S., 1996. Limits to yield revisited. En: Reynolds, M.P., Rajaram, S., McNab, A. (Eds.), *Increasing yield potential in wheat: Breaking the barriers*. CIMMYT, Ciudad Obregón (México), pp. 76-89.
92. Lopes, M.S., Reynolds, M.P., 2010. Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Funct. Plant Biol.* 37, 147-156.
93. Magrin, G.O., Hall, A.J., Baldy, C., Grondona, M.O., 1993. Spatial and interannual variations in the photothermal quotient: implications for the potential kernel number of wheat crops in Argentina. *Agric. For. Meteorol.* 67, 29-41.
94. McIntyre, C.L., Mathews, K.L., Rattey, A., Chapman, S.C., Drenth, J., Ghaderi, M., Reynolds, M., Shorter, R., 2009. Molecular detection of genomic regions associated with grain yield and yield-related components in an elite bread wheat cross evaluated under irrigated and rainfed conditions. *Theor. Appl. Genet.* Published online 29 October 2009.
95. Mead, R., 1997. Design of plant breeding trials. En: Kempton, R.A., Fox, P.N. (Eds.), *Statistical methods for plant variety evaluation*. Chapman & Hall, London (UK), pp. 40-67.
96. Miralles, D., Slafer, G., 1997. Radiation interception and radiation use efficiency of near-isogenic wheat lines with different height. *Euphytica* 97, 201-208.
97. Miralles, D.J., Katz, S.D., Colloca, A., Slafer, G.A., 1998. Floret development in near isogenic wheat lines differing in plant height. *Field Crops Res.* 59, 21-30.
98. Miralles, D.J., Richards, R.A., 2000. Responses of leaf and tiller emergence and primordium initiation in wheat and barley to interchanged photoperiod. *Ann. Bot.* 85, 655-663.
99. Miralles, D.J., Richards, R.A., Slafer, G.A., 2000. Duration of the stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley. *Aust. J. Plant Physiol.* 27, 931-940.
100. Miralles, D.J., Slafer, G.A., 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.
101. Miralles, D.J., Slafer, G.A., 1996. Grain weight reductions in wheat associated with semidwarfism: an analysis of grain weight at different positions within the spike of near-isogenic lines. *J. Agron. Crop Sci.* 177, 9-16.
102. Miralles, D.J., Slafer, G.A., 1999. Wheat development. En: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: ecology and physiology of yield determination*. Food Product Press, New York, USA, pp. 13-43.

103. Miralles, D.J., Slafer, G.A., 2007. Sink limitations to yield in wheat: how could it be reduced? *J. Agric. Sci.* 145, 139-149.
104. Miralles, D.J., Spinedi, M.V., Abeledo, L.G., Abelleira, D., 2007. Variability on photoperiod responses in Argentinean wheat cultivars differing in length of crop cycle. 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. 599-609.
105. Murchie, E.H., Pinto, M., Horton, P., 2009. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research. *New Phytol.* 181, 532-552.
106. Ohsumi, A., Hamasaki, A., Nakagawa, H., Yoshida, H., Shiraiwa, T., Horie, T., 2007. A Model Explaining Genotypic and Ontogenetic Variation of Leaf Photosynthetic Rate in Rice (*Oryza sativa*) Based on Leaf Nitrogen Content and Stomatal Conductance. *Ann. Bot.* 99, 265-273.
107. Olivares-Villegas, J.J., Reynolds, M.P., McDonald, G.K., 2007. Drought-adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population. *Funct. Plant Biol.* 34, 189-203.
108. Parry, M.A.J., Reynolds, M., Salvucci, M.E., Raines, C., Andralojc, P.J., Zhu, X.-G., Price, G.D., Condon, A.G., Furbank, R.T., 2011. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. *J. Exp. Bot.* 62, 453-467.
109. Peltonen-Sainio, P., Kangas, A., Salo, Y., Jauhiainen, L., 2007. Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: Evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Res.* 100, 179-188.
110. Piepho, H.P., Büchse, A., Emrich, K., 2003. A Hitchhiker's Guide to Mixed Models for Randomized Experiments. *J. Agron. Crop Sci.* 189, 310-322.
111. Radushev, D., Muzyka, A., Tarkany, O., Novikov, A., Moskalenko, E., Vysotsky, A., Volokh, V., 2007. Nonlinear regression (curve fit). *GraphPad Prism 5 for Windows*. GraphPad Software, San Diego, USA.
112. Rattey, A., Shorter, R., Chapman, S., Dreccer, F., Herwaarden, A.v., 2009. Variation for and relationships among biomass and grain yield component traits conferring improved yield and grain weight in an elite wheat population grown in variable yield environments. *Crop and Pasture Science* 60, 717-729.
113. Rebetzke, G.J., van Herwaarden, A.F., Jenkins, C., Weiss, M., Lewis, D., Ruuska, S., Tabe, L., Fettell, N.A., Richards, R.A., 2008. Quantitative trait loci for water-soluble carbohydrates and associations with agronomic traits in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 59, 891-905.
114. Reynolds, M., Bonnett, D., Chapman, S.C., Furbank, R.T., Manès, Y., Mather, D.E., Parry, M.A.J., 2011. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies. *J. Exp. Bot.* 62, 439-452.
115. Reynolds, M., Manes, Y., Izanloo, A., Langridge, P., 2009a. Phenotyping approaches for physiological breeding and gene discovery in wheat. *Ann. Appl. Biol.* 155, 309-320.
116. Reynolds, M., Tuberosa, R., 2008. Translational research impacting on crop productivity in drought-prone environments. *Curr. Opin. Plant Biol.* 11, 171-179.
117. Reynolds, M.P., Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Berry, P., Parry, M.A.J., Snape, J.W., Angus, W.J., 2009b. Raising yield potential in wheat. *J. Exp. Bot.* 60, 1899-1918.
118. Reynolds, M.P., Pellegrineschi, A., Skovmand, B., 2005. Sink-limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat. *Ann. Appl. Biol.* 146, 39-49.
119. 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.
120. Reynolds, M.P., Trethowan, R.M., van Ginkel, M., Rajaram, S., 2001. Application of physiology in wheat breeding. En: Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (Eds.), *Application of physiology in wheat breeding*. CIMMYT, Mexico, D.F.
121. Reynolds, M.P., van Ginkel, M., Ribaut, J.M., 2000. Avenues for genetic modification of radiation use efficiency in wheat. *J. Exp. Bot.* 51, 459-473.
122. Richards, R.A., 1992. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. I. Agronomic characteristics. *Aust. J. Agric. Res.* 43, 517-527.

123. Richards, R.A., 1996. Increasing the yield potential of wheat: manipulating sources and sinks. En: Reynolds, M.P., Rajaram, S., McNab, A. (Eds.), *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers*. CIMMYT, Ciudad Obregón (Mexico), pp. 134-149.
124. Richards, R.A., 2000. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *J. Exp. Bot.* 51, 447-458.
125. Richards, R.A., Rebetzke, G.J., Watt, M., Condon, A.G., 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.
126. Ruuska, S.A., Rebetzke, G.J., van Herwaarden, A.F., Richards, R.A., Fettell, N.A., Tabe, L., Jenkins, C.L.D., 2006. Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Funct. Plant Biol.* 33, 799-809
127. Sadras, V.O., 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Res.* 100, 125-138.
128. Sadras, V.O., Denison, R.F., 2009. Do plant parts compete for resources? An evolutionary viewpoint. *New Phytol.* 183, 565-574.
129. Sadras, V.O., Egli, D.B., 2008. Seed size variation in grain crops: allometric relationships between rate and duration of seed growth. *Crop Sci.* 48, 408-416.
130. SAS-Institute, 1999. *SAS/IML User's Guide*, version 8. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
131. Satorre, E.H., 1999. Plant density and distribution as modifiers of growth and yield. En: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: ecology and physiology of yield determination*. The Haworth Press, Inc., New York (USA), pp. 141-159.
132. Sayre, K.D., Rajaram, S., Fischer, R.A., 1997. Yield potential progress in short bread wheats in Northwest Mexico. *Crop Sci.* 37, 36-42.
133. Sayre, K.D., Singh, R.P., Huerta-Espino, J., Rajaram, S., 1998. Genetic progress in reducing losses to leaf rust in CIMMYT-derived Mexican spring wheat cultivars. *Crop Sci.* 38, 654-659.
134. Scarth, R., Law, C.N., 1984. The control of the day-length response in wheat by the group 2 chromosomes. *Z. Pflanzenzüchtg* 92, 140-150.
135. Schnyder, H., 1993. The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling - a review. *New Phytol.* 123, 233-245.
136. Serrago, R.A., Miralles, D.J., Slafer, G.A., 2008. Floret fertility in wheat as affected by photoperiod during stem elongation and removal of spikelets at booting. *Eur. J. Agron.* 28, 301-308.
137. 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.
138. Shorter, R., Lawn, R.J., Hammer, G.L., 1991. Improving Genotypic Adaptation in Crops ? a Role for Breeders, Physiologists and Modellers. *Exp. Agric.* 27, 155-175.
139. Siddique, K., Belford, R., Perry, M., 1989a. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Aust. J. Agric. Res.* 40, 473-487.
140. 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. *Field Crops Res.* 21, 59-78.
141. Sinclair, T.R., Jamieson, P.D., 2006. Grain number, wheat yield, and bottling beer: An analysis. *Field Crops Res.* 98, 60-67.
142. Sinclair, T.R., Jamieson, P.D., 2008. Yield and grain number of wheat: A correlation or causal relationship?: Authors' response to "The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson" by R.A. Fischer. *Field Crops Res.* 105, 22-26.
143. Sinclair, T.R., Muchow, R.C., 1999. Radiation Use Efficiency. En: Donald, L.S. (Ed.), *Adv. Agron.* Academic Press, pp. 215-265.
144. Sinclair, T.R., Purcell, L.C., Sneller, C.H., 2004. Crop transformation and the challenge to increase yield potential. *Trends Plant Sci.* 9, 70-75.
145. Slafer, G., Rawson, H.M., 1996. Responses to photoperiod change with phenophase and temperature during wheat development *Field Crops Res.* 46, 1-13.

146. Slafer, G.A., 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Ann. Appl. Biol.* 142, 117-128.
147. 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.
148. Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1989. Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum*) yield in Argentina. *Field Crops Res.* 21, 289-296.
149. Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum*) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. *Euphytica* 58, 37-49.
150. Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crops Res.* 31, 351-367.
151. Slafer, G.A., Andrade, F.H., Satorre, E.H., 1990. Genetic-improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain-yield. *Field Crops Res.* 23, 255-263.
152. Slafer, G.A., Araus, J.L., 2007. Physiological traits for improving wheat yield under a wide range of conditions. En: Spiertz, J.H.J., Struik, P.C., Laar, H.H.v. (Eds.), *Scale and complexity in plant systems research: gene-plant-crop relations*. Springer, Wageningen, Netherlands, p. 332.
153. Slafer, G.A., Araus, J.L., Richards, R.A., 1999. Physiological traits that increase the yield potential of wheat. En: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: ecology and physiology of yield determination*. Food Products Press, New York, USA, pp. 379-415.
154. Slafer, G.A., Araus, J.L., Royo, C., Moral, L.F.G., 2005. Promising eco-physiological traits for genetic improvement of cereal yields in Mediterranean environments. *Ann. Appl. Biol.* 146, 61-70.
155. Slafer, G.A., Calderini, D.F., Miralles, D.J., 1996. Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential. En: Reynolds, M.P., Rajaram, S., McNab, A. (Eds.), *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers*. CIMMYT, Ciudad Obregón, Mexico, pp. 101-133.
156. Slafer, G.A., Miralles, D.J., Savin, R., Whitechurch, E.M., González, F.G., 2003. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad en trigo. En: Satorre, E.H., Benech Arnold, R.L., Slafer, G.A., de la Fuente, E.B., Miralles, D.J., Otegui, M.E., Savin, R. (Eds.), *Producción de granos. Bases funcionales para su manejo*. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires, pp. 99-132.
157. Slafer, G.A., Rawson, H.M., 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Aust. J. Plant Physiol.* 21, 393-426.
158. Slafer, G.A., Rawson, H.M., 1995. Intrinsic earliness and basic development rate assessed for their response to temperature in wheat. *Euphytica* 83, 175-183.
159. Slafer, G.A., Sadras, V.O., Savin, R., 2010. Retroalimentación entre componentes del rendimiento en trigo. En: Miralles, D.J., Aguirrezábal, L.N., Otegui, M.E., Kruk, B.C., Izquierdo, N. (Eds.), *Avances en ecofisiología de cultivos de granos*. Editorial Facultad Agronomía, Buenos Aires (Argentina), pp. 277-285.
160. Slafer, G.A., Satorre, E.H., Andrade, F.H., 1994. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. En: Slafer, G.A. (Ed.), *Genetic improvement of field crops*. Marcel Dekker, Inc., New York, USA, pp. 1-68.
161. Slafer, G.A., Savin, R., 1991. Developmental Base Temperature in Different Phenological Phases of Wheat (*Triticum aestivum*). *J. Exp. Bot.* 42, 1077-1082.
162. Slafer, G.A., Savin, R., 1994. Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Res.* 37, 39-49.
163. Slafer, G.A., Whitechurch, E.M., 2001. Manipulating wheat development to improve adaptation. En: Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (Eds.), *Application of physiology in wheat breeding*. CIMMYT, Mexico, DF., pp. 160-170.
164. Snape, J., Foulkes, M., Simmonds, J., Leverington, M., Fish, L., Wang, Y., Ciavarrella, M., 2007. Dissecting gene x environmental effects on wheat yields via QTL and physiological analysis. *Euphytica* 154, 401-408.

165. 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.
166. Snape, J.W., 1996. The contribution of new biotechnologies to wheat breeding. En: Reynolds, M.P., Rajaram, S., McNab, A. (Eds.), *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers*. CIMMYT, Mexico, DF., pp. 167-180.
167. Snape, J.W., Butterworth, K., Whitechurch, E., Worland, A.J., 2001. Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat. *Euphytica* 119, 185-190.
168. Stelmakh, A.F., 1998. Genetic systems regulating flowering response in wheat. *Euphytica* 100, 359-369.
169. Stockman, Y.M., Fischer, R.A., Brittain, E.G., 1983. Assimilate supply and floret development within the spike of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Aust. J. Plant Physiol.* 10, 585-594.
170. Takai, T., Matsuura, S., Nishio, T., Ohsumi, A., Shiraiwa, T., Horie, T., 2006. Rice yield potential is closely related to crop growth rate during late reproductive period. *Field Crops Res.* 96, 328-335.
171. Thomas, W.T.B., 2003. Prospects for molecular breeding of barley. *Ann. Appl. Biol.* 142, 1-12.
172. Thorne, G.N., Wood, D.W., 1987. Effects of radiation and temperature on tiller survival, grain number and grain yield in winter wheat. *Ann. Bot.* 59, 413-426.
173. Whitechurch, E.M., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2007a. Variability in the duration of stem elongation in wheat and barley genotypes. *J. Agron. Crop Sci.* 193, 138-145.
174. Whitechurch, E.M., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2007b. Variability in the duration of stem elongation in wheat genotypes and sensitivity to photoperiod and vernalization. *J. Agron. Crop Sci.* 193, 131-137.
175. Worland, A.J., 1996. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica* 89, 49-57.
176. Yemm, E.W., Willis, A.J., 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem. J.* 57, 508-514.
177. Yin, X., Stam, P., Dourleijn, C.J., Kropff, M.J., 1999. AFLP mapping of quantitative trait loci for yield-determining physiological characters in spring barley. *Theor. Appl. Genet.* 99, 244-253.
178. Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res. (Oxf.)* 14, 415-421.
179. Zhou, Y., Li, W., Wu, W., Chen, Q., Mao, D., Worland, A.J., 2001. Genetic dissection of heading time and its components in rice. *Theor. Appl. Genet.* 102, 1236-1242.
180. Zhu, X.-G., Long, S.P., Ort, D.R., 2008. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Curr. Opin. Biotechnol.* 19, 153-159.