

**Número de hojas y su filocrono
entre distintos órdenes de vástagos
en avena y cebada: impacto sobre el rendimiento**

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

Guillermo Lexow

Ingeniero Agrónomo - Universidad Nacional del Sur - 2000

Lugar de trabajo: EEA INTA Esquel



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

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Leonor Gabriela Abeledo

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Codirector

Ignacio Alzuelta

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Especialista en Cultivos de Granos (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Leonor Gabriela Abeledo

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Pablo Prystupa

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Magister en Producción Vegetal (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Pablo Abbate

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Magister en Producción Vegetal (Universidad de Mar del Plata)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Mar del Plata)

JURADO

Ignacio I. Terrile

Ingeniero Agrónomo (Universidad de La Plata)

Magister en Genética Vegetal (Universidad de Rosario)

Fecha de defensa de la tesis: 19 de Septiembre de 2019

A mi familia, mis padres (Rolando y Sara), mi hija Lucía y Leti.

AGRADECIMIENTOS

En principio, al INTA por la oportunidad que me ofreció para formarme y capacitarme, como así también a todos los compañeros de trabajo de INTA Esquel, en especial al grupo de agricultura (Segundo Bobadilla, Cristina Ugarte y Cristina Dellacanonica) que siempre me apoyaron y aconsejaron en el desarrollo del proyecto de tesis.

A mi directora Gabriela Abeledo por haber aceptado y ayudarme en la escritura de la tesis, teniendo paciencia y gran dedicación de su tiempo para realizar las correcciones y atinadas sugerencias, muchas gracias por todo su apoyo! A mi co-director Ignacio Alzueta por sus revisiones y aportes.

A todo el personal de la EEA INTA Esquel, que constantemente me dieron su apoyo y animaron a comenzar esta etapa de crecimiento profesional.

Por último, a toda mi familia, mis hermanos (Claudio, Erika y Pablo) y amigos que estuvieron presentes alentándome, y en especial a Leticia por apoyarme durante el transcurso de este proyecto.

Muchas gracias a todos!!!

DECLARACIÓN

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

Ing. Agr. Guillermo Lexow

ÍNDICE GENERAL

Contenido	Página
ÍNDICE DE CUADROS	X
ÍNDICE DE FIGURAS	XV
ABREVIATURAS	XX
RESUMEN	XXI
ABSTRACT	XXII
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. ALCANCES DEL TRABAJO	3
1.2. CEBADA Y AVENA COMO CULTIVOS	3
1.2.1. IMPORTANCIA DE LOS CULTIVOS DE CEBADA Y AVENA A NIVEL MUNDIAL, NACIONAL Y REGIONAL	3
1.2.2. COORDINACIÓN ENTRE LA APARICIÓN DE HOJAS Y MACOLLOS Y SU CONVERGENCIA A ANTESIS	5
1.2.3. EL PROCESO DE MACOLLAJE: LA GENERACIÓN DE BIOMASA Y DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO	6
1.2.4. EL ROL DE LA DISPONIBILIDAD DE N COMO CONDICIONANTE DE LA PRODUCCIÓN DE MACOLLOS EN AVENA Y CEBADA.....	7
1.3. OBJETIVOS	8
1.3.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	8
1.4. HIPÓTESIS	9
1.5. ESTRUCTURA DE LA TESIS	9
CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS	10
2.1. ENSAYO I: FECHAS DE SIEMBRA	11
2.2. ENSAYO II: RESPUESTA A LA DISPONIBILIDAD NITROGENADA	11
2.3. DATOS METEOROLÓGICOS	12
2.3.1. DATOS METEOROLÓGICOS HISTÓRICOS.....	12
2.3.2. CONDICIÓN METEOROLÓGICA DURANTE LA EJECUCIÓN DE LOS ENSAYOS.....	13
2.4. MEDICIONES Y ANÁLISIS DE LOS DATOS	15
CAPÍTULO 3: FENOLOGÍA, DINÁMICA DE APARICIÓN DE HOJAS Y MACOLLOS	16
3.1. INTRODUCCIÓN	17
3.1.1. ANTECEDENTES	17
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS	19
3.2.1. SITIO DE ESTUDIO, TRATAMIENTO Y DISEÑO EXPERIMENTAL	19
3.2.2. MEDICIONES	19
3.3. RESULTADOS	23

3.3.1. DINÁMICA DE MACOLLOS	23
3.3.2. DINÁMICA FOLIAR	28
3.3.3. SINCRONÍA ENTRE LA APARICIÓN DE HOJAS Y MACOLLOS	35
3.3.4. PLASTOCRONO.....	36
3.4. DISCUSIÓN	37
3.5. CONCLUSIONES.....	40
CAPÍTULO 4: DINÁMICA DE ACUMULACIÓN DE BIOMASA: EFECTOS DE LAS FECHAS DE SIEMBRA Y DE LA DISPONIBILIDAD DE NITRÓGENO	41
4.1. INTRODUCCIÓN	42
4.1.1. LA FECHA DE SIEMBRA	43
4.1.2. LA DISPONIBILIDAD NITROGENADA COMO CONDICIONANTE DE LA PRODUCCIÓN DE BIOMASA	45
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS	46
4.3. RESULTADOS	48
4.3.1. FECHAS DE SIEMBRA.....	48
4.3.2. FERTILIZACIÓN NITROGENADA	57
4.4. DISCUSIÓN	64
4.5. CONCLUSIÓN	67
CAPÍTULO 5: DEFINICIÓN DE LOS COMPONENTES NUMÉRICOS DEL RENDIMIENTO.....	68
5.1. INTRODUCCIÓN	68
5.1.1. EFECTOS DE LAS FECHAS DE SIEMBRAS SOBRE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO	71
5.1.2. EFECTOS DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA SOBRE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO	72
5.2. MATERIALES Y MÉTODOS	73
5.3. RESULTADOS	74
5.3.1. EFECTOS DE LAS FECHAS DE SIEMBRAS SOBRE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO	74
5.3.2. EFECTOS DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA SOBRE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO	77
5.3.3. DEFINICIÓN DEL RENDIMIENTO EN FUNCIÓN DE SUS COMPONENTES NUMÉRICOS	79
5.4. DISCUSIÓN	82
5.5. CONCLUSIÓN	86
CAPÍTULO 6: DISCUSIÓN GENERAL Y CONSIDERACIONES FINALES	87
6.1. APORTES AL CONOCIMIENTO DERIVADOS DE LA TESIS.....	88
6.1.1. ROL DEL MACOLLAJE COMO DETERMINANTE DE LA FENOLOGÍA Y DEL CRECIMIENTO	88
6.1.2. DETERMINANTES DEL RENDIMIENTO EN LOS CULTIVOS DE AVENA Y CEBADA	89
6.2. CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES SOBRE LAS HIPÓTESIS DE TRABAJO	91

6.2.1. CAPÍTULO 3: FENOLOGÍA, DINÁMICA DE APARICIÓN DE HOJAS Y MACOLLOS.....	91
6.2.2. CAPÍTULO 4: DINÁMICA DE ACUMULACIÓN DE BIOMASA: EFECTOS DE LAS FECHAS DE SIEMBRA Y DE LA DISPONIBILIDAD DE NITRÓGENO	92
6.2.3. CAPÍTULO 5: DEFINICIÓN DE LOS COMPONENTES NUMÉRICOS DEL RENDIMIENTO	93
6.3. INVESTIGACIONES FUTURAS.....	94
BIBLIOGRAFÍA.....	95

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 3.1. Tasa de aparición de macollos ($TAM, 10^{-2} \text{ mac pl}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), “c” momento en el cual se alcanzó el máximo número de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), “d” momento de comienzo de la mortandad de macollos (Cd°), duración del máximo número de macollos ($DMNM, ^{\circ}\text{Cd}$), tasa de mortandad de macollos ($TMM, \text{ mac pl}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), “f” momento en el cual finalizó la mortandad de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), número máximo de macollos ($NMM \text{ mac pl}^{-1}$), número final de macollos por planta ($NFM, \text{ mac pl}^{-1}$), y supervivencia de macollos ($Sup, \%$), en avena (Av) y cebada (Cb) considerando cada una de las 4 fechas de siembra (S). Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores especie (E), fecha de siembra (S) y sus interacciones. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$)..... 25

Cuadro 3.2. Tasa de aparición de macollos ($TAM, 10^{-2} \text{ mac pl}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), “c” momento en el cual se alcanzó el máximo número de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), “d” momento de comienzo de la mortandad de macollos (Cd°), duración del máximo número de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), tasa de mortandad de macollos ($TMM, 10^{-2} \text{ mac pl}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), “f” momento en el que finalizó la mortandad de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), número máximo de macollos ($NMM, \text{ mac pl}^{-1}$), número final de macollos por planta ($NFM, \text{ mac pl}^{-1}$), y supervivencia de macollos ($Sup, \%$), considerando las 4 fechas de siembra y las distintas categorías de vástagos ($M I$: macollos primarios; $M II$: macollos secundarios; $M III$: macollos terciarios y $M IV$: macollos cuaternarios) para avena (Av). Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores categoría de vástago (C), fecha de siembra (S), y sus interacciones. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$). 25

Cuadro 3.3. Tasa de aparición de macollos ($TAM, 10^{-2} \text{ mac pl}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), “c” momento en el cual se alcanzó el máximo número de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), “d” momento de comienzo de la mortandad de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), duración del máximo número de macollos ($DMNM, ^{\circ}\text{Cd}$), tasa de mortandad de macollos ($TMM, 10^{-2} \text{ mac pl}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), “f” momento en el que finalizó la mortandad de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), número máximo de macollos ($NMM \text{ mac pl}^{-1}$), número final de macollos por planta ($NFM, \text{ mac pl}^{-1}$), y supervivencia de macollos ($Sup, \%$), considerando las 4 fechas de siembra y las distintas categorías de vástagos ($M I$: macollos primarios; $M II$: macollos secundarios; $M III$: macollos terciarios y $M IV$: macollos cuaternarios) para cebada (Cb). Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores categoría de vástago (C), fecha de siembra (S), y sus interacciones. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$). 26

Cuadro 3.4. Número final de hojas (NFH), tasa de aparición de hojas ($TAH, \text{ hojas día}^{-1}$ u $\text{ hojas }^{\circ}\text{Cd}^{-1}$) y filocrono ($^{\circ}\text{Cd hoja}^{-1}$) del vástago principal en avena (Av) y cebada (Cb) considerando las 4 fechas de siembra. Se detallan los valores promedio para los efectos principales. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores especie (E), fecha de siembra (S), y sus interacciones. ***, **, *, y ns indican

$p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$).....28

Cuadro 3.5. Número final de hojas (NFH), tasa de aparición de hojas (TAH, hojas día⁻¹ u hojas °Cd⁻¹) y filocrono (°Cd hoja⁻¹) en avena considerando el vástago principal y cada una de las categorías de macollos (primarios, secundarios, terciarios y cuaternarios) en las 4 fechas de siembra. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores fecha de siembra (S) categoría de estructura (C), y su interacción. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$). 30

Cuadro 3.6. Número final de hojas (NFH), tasa de aparición de hojas (TAH, hojas día⁻¹ u hojas °Cd⁻¹) y filocrono (°Cd hoja⁻¹) en cebada considerando el vástago principal y cada una de las categorías de macollos (primarios, secundarios, terciarios y cuaternarios) en las 4 fechas de siembra. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores fecha de siembra (S), categoría de estructura (C), y su interacción. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$). 33

Cuadro 3.7. Tasa de aparición de primordios foliares (TAP, 10⁻² primordios °Cd⁻¹) y plastocrono (°Cd primordio⁻¹), considerando las 4 fechas de siembra, vástagos principales (VP) y macollos primarios (M I.1 y M I.2). Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores especie (E), categoría de vástago (C), fecha de siembra (S), y sus interacciones. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$)...36

Cuadro 4.1. Biomasa total a madurez (g m⁻²), tasa promedio de crecimiento del cultivo (TCCP, g m⁻² d⁻¹) y valor medio de duración del ciclo (V50, días) para avena y cebada (factor especie, E) y en cada una de las tres fechas de siembra (factor siembra, S). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$).....49

Cuadro 4.2. Peso seco (g m⁻²) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para avena en las tres fechas de siembra (factor S). Los valores entre paréntesis indican la proporción de biomasa respecto al peso total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$). 50

Cuadro 4.3. Peso seco (g m⁻²) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para avena en cada orden de vástago (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile, Macollos totales, promedio de las tres fechas de siembra), y proporción de biomasa proveniente de los macollos respecto al total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$). 51

Cuadro 4.4. *Peso seco ($g\ m^{-2}$) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para cebada en las tres fechas de siembra. Los valores entre paréntesis indican la proporción de biomasa respecto al peso total. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor fecha de siembra (S). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$). 53*

Cuadro 4.5. *Peso seco ($g\ m^{-2}$) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para cebada en cada orden de vástago VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile, Macollos totales, promedio de las tres fechas de siembra), y proporción de biomasa proveniente de los macollos respecto al total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$). 53*

Cuadro 4.6. *Biomasa total a madurez ($g\ m^{-2}$), tasa promedio de crecimiento del cultivo (TCCP, $g\ m^{-2}\ d^{-1}$) y valor medio de duración del ciclo (V50, días) para avena y cebada (factor especie, E) en los tratamientos N0 y N1 (factor N). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$). 57*

Cuadro 4.7. *Peso seco ($g\ m^{-2}$) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para avena en los tratamientos N0 y N1. Los valores entre paréntesis indican la proporción de biomasa respecto al peso total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$). 58*

Cuadro 4.8. *Peso seco ($g\ m^{-2}$) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para avena en cada orden de vástago (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, Macollos totales, promedio de los tratamientos N0 y N1), y proporción de biomasa proveniente de los macollos respecto al total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$). 59*

Cuadro 4.9. *Peso seco ($g\ m^{-2}$) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para cebada en los tratamientos N0 y N1. Los valores entre paréntesis indican la proporción de biomasa respecto al peso total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$). 60*

Cuadro 4.10. *Peso seco ($g\ m^{-2}$) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para cebada en cada orden de vástago (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile, Macollos totales, promedio de los tratamientos N0 y N1, y proporción de biomasa proveniente de los macollos respecto al total). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$). 61*

Cuadro 4.11. *Porcentajes de producción de granos y biomasa sin granos (tallos, hojas y granza) del vástago principal (VP) y macollos totales para cebada y avena en los tratamientos N0 y N1. Para cada especie, letras distintas dentro de cada columna indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).* 63

Cuadro 5.1. *Rendimiento ($g\ m^{-2}$) para avena y cebada (factor especie, E) en cada una de las tres fechas de siembra (factor siembra, S). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).* 75

Cuadro 5.2. *Número de granos m^{-2} (NG), número de panojas m^{-2} (NP), número de granos panoja⁻¹ (NGP), peso de los granos (PG) (mg) y rendimiento (Rto) ($g\ m^{-2}$) para avena en las distintas fechas de siembra. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor fecha de siembra (S). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).* 75

Cuadro 5.3. *Número de granos m^{-2} (NG), número de panojas m^{-2} (NP), número de granos panoja⁻¹ (NGP), peso de los granos (PG) (mg) y rendimiento (Rto) ($g\ m^{-2}$) para avena en las distintas fechas de siembra y para cada vástago. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor fecha de siembra (S), factor categoría de vástago (C) y su interacción. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).* 76

Cuadro 5.4. *Número de granos m^{-2} (NG), número de espigas m^{-2} (NE), número de granos espiga⁻¹ (NGE), peso de los granos (PG) (mg) y rendimiento (Rto) ($g\ m^{-2}$) para cebada en las distintas fechas de siembra. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor fecha de siembra (S). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).* 76

Cuadro 5.5. *Número de granos m^{-2} (NG), número de espigas m^{-2} (NE), número de granos espiga⁻¹ (NGE), peso de los granos (PG) (mg) y rendimiento (Rto) ($g\ m^{-2}$) para cebada en las distintas fechas de siembra y para cada vástago. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor fecha de siembra (S), factor categoría de vástago (C) y su interacción. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).* 77

Cuadro 5.6. *Rendimiento ($g\ m^{-2}$) para avena y cebada (factor especie, E) en los tratamientos N0 y N1 (factor nitrógeno, N). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).* 77

Cuadro 5.7. *Número de granos m^{-2} (NG), número de panojas m^{-2} (NP), número de granos panoja⁻¹ (NGP), peso de los granos (mg) (PG) y rendimiento en grano (Rto) ($g\ m^{-2}$) para avena para los tratamientos N0 y N1. Al pie se detalla el resultado del*

*análisis de varianza para el factor nitrógeno (N). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).*
 78

Cuadro 5.8. *Número de granos m^{-2} (NG), número de panojas m^{-2} (NP), número de granos panoja⁻¹ (NGP), peso de los granos (mg) (PG) y rendimiento en grano (Rto) (kg ha⁻¹) para avena en los tratamientos N0 y N1 y para cada vástago. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor nitrógeno (N), factor categoría de vástago (C) y su interacción. 78*

Cuadro 5.9. *Número de granos m^{-2} (NG), número de panojas m^{-2} (NP), número de granos espiga⁻¹ (NGP), peso de los granos (mg) (PG) y rendimiento (Rto) ($g m^{-2}$) para cebada para los tratamientos N0 y N1. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor nitrógeno (N). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$). 79*

Cuadro 5.10. *Número de granos m^{-2} (NG), número de espigas m^{-2} (NE), número de granos espiga⁻¹ (NGE), peso de los granos (mg) (PG) y rendimiento (Rto) ($g m^{-2}$) para cebada en los tratamientos N0 y N1 y para cada vástago. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor nitrógeno (N), factor categoría de vástago (C) y su interacción. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$). 79*

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 2.1.** Datos históricos mensuales para el período 1970-2010 del campo experimental INTA Trevelin (a, c, e) y del INTA Bordenave (b, d, f) para temperatura promedio mensual mínima, media y máxima (a, b), precipitaciones acumuladas (c, d), y fotoperíodo (e, f). Elaboración propia en base a <https://inta.gob.ar/documentos/datos-meteorologicos>. 13
- Figura 2.2.** Temperatura mínima, media y máxima (a), y precipitaciones acumuladas (b) mensuales para la temporada 2012-2013, correspondiente al Ensayo I (fechas de siembra). Las flechas sobre el eje indican las fechas de siembra. 14
- Figura 2.3.** Temperatura mínima, media y máxima (a), y precipitaciones acumuladas (b) mensuales para la temporada 2014-2015, correspondiente al Ensayo II (respuestas a la disponibilidad nitrogenada). La flecha sobre el eje indica la fecha de siembra. 14
- Figura 3.1.** Esquema del ciclo ontogénico del cultivo de cebada (adaptado de Slafer y Rawson, 1994). Si=siembra, Em=emergencia, IF=iniciación floral, MNP=máximo número de primordios de espiguillas, HB=hoja bandera, At=antesis, Esp=espigazón, iLl=inicio llenado de granos, MF=madurez fisiológica, Cos=cosecha..... 17
- Figura 3.2.** Esquema de la relación entre el número de hojas y el tiempo térmico desde la emergencia del cultivo. Se detallan los principales parámetros cuantificados al realizar un ajuste utilizando Ec. 2. 21
- Figura 3.3.** Esquema de la relación entre el número de macollos por planta y el tiempo térmico desde la emergencia del cultivo. Se detallan los principales parámetros cuantificados al realizar un ajuste utilizando Ec. 3..... 22
- Figura 3.4.** Esquema de la relación entre el número de macollos por planta y el número de hojas. Se detallan los principales parámetros cuantificados al realizar un ajuste utilizando Ec. 4. 22
- Figura 3.5.** Número de macollos por planta en avena en función del tiempo térmico desde emergencia en la primera (a), segunda (b), tercera (c) y cuarta (d) fecha de siembra (S1 a S4). MT: macollos totales, Mc: macollos del coleoptile, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios. Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 3. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. Las barras representan un error estándar de la media (EEM). 23
- Figura 3.6.** Número de macollos por planta en cebada en función del tiempo térmico desde emergencia en la primera (a), segunda (b), tercera (c) y cuarta (d) fecha de siembra (S1 a S4). MT: macollos totales, Mc: macollos del coleoptile, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios. Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 3. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. Las barras representan un EEM. 24
- Figura 3.7.** Relación entre el número final de macollos totales (MT), del coleoptile (Mc), primarios (M I), secundarios (M II) y terciarios (M III) y el número máximo de

macollos (a) y el porcentaje de su supervivencia. Datos promedio de las repeticiones para el cultivar de avena y de cebada en cuatro fechas de siembra. En (a) la línea de puntos representa la relación 1:1. Las líneas llenas indican los ajustes del análisis de regresión, donde en (a): $y_{MT} = 1,47x - 7,07$ $r^2 = 0,91$ $p \leq 0,001$, $y_{Mc} = 0,91x - 0,65$ $r^2 = 0,66$ $p \leq 0,01$, $y_{MI} = 0,99x - 1,29$ $r^2 = 0,74$ $p \leq 0,01$, $y_{MII} = 1,19x - 1,09$ $r^2 = 0,89$ $p \leq 0,001$, $y_{MIII} = 1,14x - 0,88$ $r^2 = 0,71$ $p \leq 0,01$, y en (b): $y_{MT} = 11,23x - 1,60$ $r^2 = 0,94$ $p \leq 0,001$; $y_{Mc} = 1,88x - 0,06$ $r^2 = 0,79$ $p \leq 0,01$, $y_{MI} = 4,62x - 0,81$ $r^2 = 0,82$ $p \leq 0,001$, $y_{MII} = 3,99x - 1,17$ $r^2 = 0,88$ $p \leq 0,001$, $y_{MIII} = 1,44x - 0,05$ $r^2 = 0,86$ $p \leq 0,001$ 27

Figura 3.8. Número de hojas en el vástago principal (VP, a-d) y en los macollos del coleoptile (Mc, e-h), primarios (M I.x, i-l), secundarios (M II.x, m-p) y terciarios (M III.x, q-t) (dentro de cada orden de macollo el segundo dígito indica el número de suborden) en función del tiempo térmico desde la emergencia del cultivo de avena en la primera (S1, a, e, i, m, q), segunda (S2, b, f, j, n, r), tercera (S3, c, g, h, o, s) y cuarta (S4, d, h, l, p, t) fecha de siembra. Ejemplo considerando la planta 1 de la repetición 4. Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 2. Los parámetros de los ajustes de regresión promedio de las repeticiones se resumen en el Cuadro 3.5. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$ 29

Figura 3.9. Número de hojas en el vástago principal (VP, a-d) y en los macollos del coleoptile (Mc, e-h), primarios (M I.x, i-l), secundarios (M II.x, m-p) y terciarios (M III.x, q-t) (dentro de cada orden de macollo el segundo dígito indica el número de suborden) en función del tiempo térmico desde la emergencia del cultivo de cebada en la primera (S1, a, e, i, m, q), segunda (S2, b, f, j, n, r), tercera (S3, c, g, h, o, s) y cuarta (S4, d, h, l, p, t) fecha de siembra. Ejemplo considerando la planta 1 de la repetición 4. Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 2. Los parámetros de los ajustes de regresión promedio de las repeticiones se resumen en el Cuadro 3.6. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$ 32

Figura 3.10. Relación entre el filocrono y el número final de hojas (a, b), entre el tiempo térmico hasta aparición de la última hoja y el número final de hojas (c, d), y el filocrono (e, f) en avena (a, c, e) y cebada (b, d, f) para las 4 fechas de siembra en el vástago principal y los distintos órdenes de macollos (consideraron aquellos vástagos con un número final de hojas >5 - i.e. vástagos potencialmente fértiles-): macollos del coleoptile (Mc), primarios (M I), secundarios (M II) y terciarios (M III). 35

Figura 3.11. Sincronía entre la aparición de macollos totales y del número de hojas del tallo principal (macollos hojas^{-1}), para las 4 fechas de siembra (S1: 19/9, S2: 10/10, S3: 1/11 y S4: 20/11) en avena (a) y cebada (b). Dentro de cada especie, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas diferentes (test de Tukey, $p \leq 0,05$). 36

Figura 4.1. Dinámica de acumulación de materia seca (símbolos negros) y tasa de crecimiento del cultivo (TCC, símbolos blancos) para avena y cebada en tres fechas de siembra: S1 (19/09), S2 (10/10) y S3 (01/11). Las líneas llenas indican el ajuste de regresión para biomasa utilizando Ec. 7, y las líneas punteadas indican el ajuste de regresión para la TCC utilizando Ec. 9. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,01$. La línea vertical indica el día de antesis. Las barras indican un EEM.50

Figura 4.2. Dinámica de acumulación de materia seca (g m^{-2}) en función de los días desde emergencia para avena en tres fechas de siembra: S1 (19/09), S2 (10/10) y S3 (01/11). En (a), (c) y (e) se detalla la distribución de biomasa entre órganos (hojas verdes, hojas senescentes, tallos, granza, granos) y en (b), (d) y (f) entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile). Dentro de cada panel, la línea llena superior indica el ajuste de regresión utilizando Ec. 7. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de antesis. Las barras indican un EEM. 52

Figura 4.3. Dinámica de acumulación de materia seca (g m^{-2}) en función de los días desde emergencia para cebada en tres fechas de siembra: S1 (19/09), S2 (10/10) y S3 (01/11). En (a), (c) y (e) se detalla la distribución de biomasa entre órganos (hojas verdes, hojas senescentes, tallos, granza, granos) y en (b), (d) y (f) entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile). Dentro de cada panel, la línea llena superior indica el ajuste de regresión utilizando Ec. 7. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de antesis. Las barras indican un EEM. 54

Figura 4.4. Eficiencia de intercepción de radiación para avena y cebada en las tres fechas de siembra: S1 (19/09), S2 (10/10) y S3 (01/11). Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 6. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de antesis. Las barras indican un EEM. 55

Figura 4.5. Índice de área foliar (IAF, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) en función de los días desde emergencia para avena y cebada en las tres fechas de siembra: S1 (19/09), S2 (10/10) y S3 (1/11). Se detalla la distribución de IAF entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile). La línea vertical indica el día de antesis. 56

Figura 4.6. Dinámica de acumulación de materia seca (g m^{-2} , línea llena) y tasa de crecimiento del cultivo (TCC, símbolos blancos) para avena y cebada en dos condiciones de disponibilidad de N a la siembra (N0, N1). Las líneas llenas indican el ajuste de regresión para biomasa utilizando Ec. 7, y las líneas punteadas indican el ajuste de regresión para la TCC utilizando Ec. 9. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,01$. La línea vertical indica el día de antesis. Las barras indican un EEM. 58

Figura 4.7. Dinámica de acumulación de materia seca (g m^{-2}) en función de los días desde emergencia para avena en respuesta a la fertilización nitrogenada: N0 testigo sin agregado de nitrógeno y N1 fertilizado con nitrógeno. En (a) y (c) se detalla la distribución de biomasa entre órganos (hojas verdes, hojas senescentes, tallos, granza, granos) y en (b), y (d) entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios,

M II: macollos secundarios). Dentro de cada panel, la línea llena superior indica el ajuste de regresión utilizando Ec. 7. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de antesis. Las barras indican un EEM. 60

Figura 4.8. *Dinámica de acumulación de materia seca (g m^{-2}) en función de los días desde emergencia para cebada en respuesta a la fertilización nitrogenada: N0 testigo sin agregado de nitrógeno y N1 fertilizado con nitrógeno. En (a) y (c) se detalla la distribución de biomasa entre órganos (hojas verdes, hojas senescentes, tallos, granza, granos) y en (b), y (d) entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios). Dentro de cada panel, la línea llena superior indica el ajuste de regresión utilizando Ec. 7. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de antesis. Las barras indican un EEM. 62*

Figura 4.9. *Eficiencia de interceptación de radiación para avena y cebada en respuesta a la fertilización nitrogenada: N0 testigo sin agregado de nitrógeno y N1 fertilizado con nitrógeno. Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 6. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de antesis. Las barras indican un EEM. 63*

Figura 4.10. *Índice de área foliar (IAF, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) en función de los días desde emergencia para avena y cebada N0: testigo sin agregado de y nitrógeno y N1: fertilizado con nitrógeno. Se detalla la distribución de IAF entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile). La línea vertical indica el día de antesis. 64*

Figura 4.11. *Índice de área foliar (IAF, $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) del vástago principal (VP) o de los macollos (Mac) en función del IAF total para avena (Av) y cebada (Cb) en el conjunto de datos explorados. 66*

Figura 4.12. *Eficiencia de interceptación de radiación en función del índice de área foliar (IAF) en avena y cebada para el conjunto de datos explorados (promedio de repeticiones). La línea de puntos vertical indica el valor de IAF del vástago principal en el momento de máximo IAF. 66*

Figura 5.1. *Relación entre el rendimiento y el número de granos por m^2 (a), entre el número de granos por espiga y el número de espigas por m^2 (b), entre el rendimiento y el peso del grano (c), y entre el peso del grano y el número de granos por m^2 (d) para avena (Av) y cebada (Cb) en tres fechas de siembra y dos disponibilidades de N. En (a), las líneas llenas indican el ajuste de regresión ($y_{Av} = 0,033x - 39$, $r^2 = 0,98$ $p \leq 0,001$; $y_{Cb} = 0,041x - 102$, $r^2 = 0,94$ $p \leq 0,001$). Las líneas punteadas representan en (b) líneas de iso-número de granos por m^2 (desde 6000 granos m^{-2} a 30000 g m^{-2} , con rangos de 3000 granos m^{-2}), y en (c) líneas de iso-rendimiento (desde 200 g m^{-2} a 1200 g m^{-2} , con rangos de 200 g m^{-2}). 80*

Figura 5.2. Aporte relativo al número de granos por m^2 de granos provenientes del vástago principal (VP), macollos del coleoptile (Mc), primarios (M I), secundarios (M II), y terciarios (M III) para avena (Av) y cebada (Cb) en tres fechas de siembra (S1 a S3 del ensayo 1, E1) y dos disponibilidades de N (N0 y N1 del ensayo 2, E2). Las barras indican un EEM. 81

Figura 5.3. Coeficiente de Pearson r (correspondiente a la relación entre la tasa de crecimiento del cultivo por día, $g\ m^{-2}\ día^{-1}$, y el número de granos por m^2 a madurez) en función de los días desde antesis (DDA) (a, c) y número de granos por m^2 en función de la tasa de crecimiento del cultivo para el período con mayor coeficiente de Pearson (b) para avena (Av) y cebada (Cb) en tres fechas de siembra (S1 a S3 del ensayo 1, E1) y dos disponibilidades de N (N0 y N1 del ensayo 2, E2). En (a) y (c) las líneas punteadas identifican un nivel de probabilidad $p \leq 0,05$ (línea inferior), $p \leq 0,01$ (línea intermedia) y $p \leq 0,001$ (línea superior), y el rectángulo sombreado señala el período identificado como de mayor coeficiente de Pearson. En (b) y (d) la línea llena representa el ajuste de una función polinómica de segundo grado: $y_{avena} = -11,1x^2 + 887x + 5228$, $r = 0,85$ $p \leq 0,001$; $y_{cebada} = -14,0x^2 + 1067x + 7229$ $r = 0,73$ $p \leq 0,001$). 82

Figura 6.1. Esquema de generación del rendimiento en términos de biomasa y de sus componentes numéricos en función del análisis realizado en la tesis a lo largo de los diferentes capítulos (CAP.) de resultados. VP: vástago principal. M: macollos. M I: macollos primarios. M II: macollos secundarios. IAF: índice de área foliar. ei: eficiencia de intercepción de radiación. TCC: tasa de crecimiento del cultivo. TCC-PC: tasa de crecimiento del cultivo en el período crítico. 91

ABREVIATURAS

DDE: días desde emergencia
EEM: error estándar de la media
M I: macollos primarios
M II: macollos secundarios
M III: macollos terciarios
M IV: macollos cuaternarios
Mc: macollos del coleoptile
MT: macollos totales
NE: número de espigas por unidad de superficie
NFM: número final de macollos por planta
NG: número de granos por unidad de superficie
NGE: número de granos por espiga
NMMN: número máximo de macollos
NP: número de panojas
NGP: número de granos por panoja
PMG: peso de mil granos
Rto: rendimiento
Sup: supervivencia de macollos
TAM: tasa de aparición de macollos
TAP: tasa de aparición de primordios
TMM: tasa de mortandad de macollos

RESUMEN

La relación entre el número de hojas y su filocrono determina el momento de antesis en cultivos de avena y cebada. Diversas publicaciones han analizado la dinámica de la aparición de hojas y macollos totales; sin embargo, son escasos los trabajos en los que dichas variables hayan sido evaluadas entre diferentes órdenes de macollos. El objetivo general del presente trabajo fue evaluar el proceso de aparición de hojas y macollos en avena y cebada como condicionante del desarrollo, en términos de convergencia en el momento de antesis entre los distintos órdenes de vástagos, y su rol como determinante de la productividad del cultivo. Se evaluaron un cultivar de avena y otro de cebada expuestos a condiciones contrastantes de fecha de siembra y disponibilidad nitrogenada en suelo en un sitio de alta latitud (Trevelin, Argentina; 43° 07' S, 71° 32' O). La tasa de aparición de hojas (TAH) fue significativamente diferente entre especies y vástagos, siendo mayor en cebada que en avena y en el vástago principal que en los sucesivos órdenes de macollos (TAH en vástago principal > macollo primario > macollo secundario). El número final de hojas, por el contrario, fue menor en avena y en los órdenes avanzados de macollos. De esta manera la convergencia en fenología (*i.e.* tiempo a antesis) entre los distintos órdenes no solo dependió de las diferencias en cantidad de hojas, sino además de las diferencias en la TAH. Avena se destacó en la generación de biomasa total, en tanto cebada se destacó en producción de grano (por un mayor índice de cosecha). El macollaje determinó el establecimiento de altos índices de área foliar y, por consiguiente, altos valores de interceptación de radiación en la etapa inicio-intermedia del ciclo del cultivo. El NG fue el principal componente numérico que explicó las variaciones en rendimiento pero la estrategia de establecimiento del NG difirió entre especies (basada principalmente en el número de granos por panoja en avena y en el número de espigas por planta en cebada). La información presentada es relevante para ajustar el manejo de los cultivos, como así también contribuir con la ecofisiología de generación de biomasa y rendimiento en ambas especies.

Palabras claves: número de grano, período crítico, plastocrono, tasa de aparición de hojas, tasa de crecimiento del cultivo.

ABSTRACT

The number of leaves and its phyllochron define the day of anthesis in oat and barley crops. Many studies have analyzed the dynamics of leaf and tillering appearance on the main stem; however, few works have analyzed the dynamic of leaf appearance of the different categories of tillers. This thesis aimed at evaluating the processes of leaf and tillering appearance among the different tillering categories as determinant of the convergence to anthesis and its role as determinant of the productivity of the crop in a high latitude location (Trevelin, Argentine; 43° 07' S, 71° 32' W). In order to accomplish the objective, one oat cultivar and one barley cultivar were exposed to contrasting sowing dates and soil nitrogen availabilities. Leaf appearance rate (TAH, in Spanish) was significantly different between species and tillering order. TAH was higher in barley than in oat and in high tillering orders (TAH in main stem > primary tillers > secondary tillers). On the contrary, the final leaf number was lower in oat and in high tillering orders. Thus, convergence to anthesis between main stem and the different tillering orders depended on the final leaf number of each tiller category but, also, on its differences in TAH. Oat produced higher total aboveground biomass than barley, but barley reached higher grain yield than oat (due to its high harvest index). The tillering process conditioned the establishment of green leaf area index and, in consequence, the efficiency of radiation interception, during the first stages of the crop cycle. NG was the main numerical component that explained variations in grain yield, but the strategy was different between species where in oat was mostly dependent on the number of grains per panicle and in barley on the number of spikes per plant. The present results are useful for adjusting crop management strategies, as well as for contributing with advances in the ecophysiological basis of biomass production and grain yield definition in both crops.

Keywords: grain number, critical period, plastochron, leaf rate appearance, crop growth rate.

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. ALCANCES DEL TRABAJO

Avena y cebada son los principales cultivos extensivos anuales dentro de la región del noroeste de la provincia de Chubut, en donde la producción de ambos tiene como destino la alimentación animal. A lo largo de la presente tesis se evalúa el proceso de aparición de hojas y macollos en avena y cebada cervecera como condicionante del desarrollo y de la productividad del cultivo, en términos de convergencia en el momento de antesis entre los distintos órdenes de vástagos, y su rol como determinantes de la productividad del cultivo (*i.e.* generación de biomasa y rendimiento). Para lo cual se utilizaron un cultivar de avena y otro de cebada en dos grupos de ensayos, el primero de fechas de siembra, y por otro lado uno de respuesta a la disponibilidad nitrogenada, con objeto de exponer al cultivo a condiciones ambientales contrastantes. Las principales mediciones que se realizaron fueron: fenología, aparición de hojas y macollos diferenciando entre órdenes de vástagos, eficiencia de intercepción de radiación por el cultivo, biomasa aérea y su partición a

grano. La información generada se espera sirva como base a futuro para diseñar diferentes estrategias de manejo agronómico tendientes a optimizar el rendimiento y la producción de biomasa en sistemas agrícolas o pecuarios.

1.2. CEBADA Y AVENA COMO CULTIVOS

1.2.1. Importancia de los cultivos de cebada y avena a nivel mundial, nacional y regional

A nivel mundial, en 2013, la producción de cereales superó las 2400 millones de toneladas de granos, en donde el cultivo de maíz fue el principal cultivo con un aporte aproximado del 40%, seguido por el trigo, arroz, cebada y sorgo con un aporte del 30%, 20%, 6% y 2,5%, respectivamente (FAO, 2013). La producción mundial de cebada en 2013 fue de *ca.* 145 millones de toneladas, ocupando el cuarto lugar a nivel internacional dentro de los cultivos de cereales. Su principal productor es la Unión Europea con aproximadamente el 41% del total, a continuación Rusia (10%), Canadá (7%), Australia (6,5%), Ucrania (5,2%), Turquía (5%) y Argentina (3,3%) con 4,7 millones de toneladas (FAO, 2013). El uso principal de la cebada a nivel mundial es como forrajera (Cattaneo, 2011), en tanto en Argentina el principal destino del cultivo ha sido históricamente la industria maltera. La superficie sembrada de cebada cervecera en la campaña 2014-15 fue de más 1 millón de ha, siendo la provincia de Buenos Aires la de mayor superficie cosechada (87%), seguida por La Pampa (6%), Santa Fe y Córdoba (3%). En tanto, la cebada forrajera registró para el mismo período una superficie sembrada de 76.000 ha aproximadamente (SIIA, 2015).

Los registros de producción de grano de avena la ubican como el séptimo cereal cosechado en el mundo con cerca de 24 millones de toneladas. Entre los principales productores se encuentra la Unión Europea con el 37%, Rusia con el 21% y Canadá con el 16%, en tanto la Argentina produce alrededor de medio millón de toneladas de grano que equivale al 2% de la producción mundial (FAO, 2013). Este cereal se utiliza principalmente para la alimentación del ganado, como planta forrajera y en menor medida para alimentación humana. El destino fundamental del cultivo de avena en Argentina es como verdeo para pastoreo con una superficie de algo más 1,34 millones

de ha (SIIA, 2015), siendo la provincia de Buenos Aires la que cuenta con la mayor superficie sembrada (56%), posteriormente La Pampa (15%), Córdoba (13%), y resto del país (16%).

Cebada y avena son los principales cultivos extensivos anuales que se realizan en el área de influencia de la EEA INTA Esquel. La región presenta una marcada variación en cuanto a precipitaciones, disminuyendo drásticamente desde el oeste hacia este. El campo experimental de INTA, ubicado en el valle 16 de octubre (Aldea Escolar), presenta una temperatura promedio anual de 10°C, la ausencia de un período libre de heladas, y una precipitación cercana a los 1000 mm anuales concentrada en el período otoño-primavera (Amico *et al.*, 2001). La importancia de ambas especies como cultivos radica en su amplia adaptabilidad ecológica y en la diversidad de usos que poseen. Los establecimientos agropecuarios de la zona se dedican principalmente a la producción bovina y ovina, siendo los valles zonas de producción de forraje. Dentro de los cereales de invierno, avena es destinada a la producción de grano o heno y cebada a la producción de grano como insumo para la producción intensiva a corral de carne vacuna (Guitart *et al.*, 2004). Pese a la relevancia de cebada y avena como cultivos, los estudios realizados en ambas especies son limitados, sea a nivel nacional o internacional, asumiéndose inexactamente su semejanza con trigo.

Conocer el desarrollo de los cultivos posee un impacto directo sobre la implementación de diversas prácticas de manejo (Perry *et al.*, 1987, Ludlow y Muchow, 1989). Por ejemplo, el momento de pastoreo de un lote se encuentra asociado a su dinámica de macollaje, cuándo aplicar insumos tales como herbicidas puede depender del estado ontogénico del cultivo (*i.e.* desarrollo de los ápices), la definición de cuando aplicar un fertilizante nitrogenada se asocia a la demanda del nutriente a lo largo del ciclo del cultivo. Por consiguiente, conocer el estado de desarrollo del cultivo es una estrategia importante en la producción integrada de los mismos (Peltonen, 1992). Otro ejemplo de la importancia de predecir el estado de desarrollo se presenta en los cultivos doble propósito (pastoreo y grano), en los que resulta vital el conocimiento del momento relativo de iniciación del estado reproductivo y elongación del tallo.

Son escasos los trabajos en la literatura en los que se haya analizado la generación del rendimiento en grano en forma comparada entre avena y cebada. Uno de los trabajos iniciales corresponde al de Nass *et al.* (1975), quienes mostraron la relevancia de la fecha de siembra y del manejo de enfermedades como estrategia para lograr altos rendimiento en avena y en cebada, independientemente de la especie. Para Australia, López-Castañeda y Richards (1994) encontraron que floreció más temprano que avena (y que trigo), lo cual le permitió lograr mayor biomasa total y mayor rendimiento por escapar a las sequías terminales propias de los ambientes mediterráneos. Resultados análogos fueron obtenidos para Italia (Francia *et al.*, 2006). Peltonen-Sainio *et al.* (2007) encontraron que en condiciones de alta latitud (Finlandia), los aumentos de rendimiento en avena se debieron a un aumento en el número de granos por m², mientras que en cebada también se debieron a aumentos en el peso de los granos, con una tendencia a presentar avena mayores rendimientos que cebada (pese a los mayores índices de cosecha de avena, Peltonen-Sainio *et al.*; 2008). Pese a la relevancia del análisis comparativo entre especies como estrategia para analizar la generación del rendimiento, son acotados los estudios sobre el tema.

1.2.2. Coordinación entre la aparición de hojas y macollos y su convergencia a antesis

La adaptación de un cultivo a una zona es un fenómeno complejo que resulta de la acción de un número elevado de caracteres fisiológicos, siendo el ajuste de la fenología dentro de la estación uno de los principales aspectos a considerar. La aparición de hojas es uno de los principales eventos de desarrollo fenológico que tiene lugar en los cultivos de avena y cebada, aspecto que se encuentra regulado por la respuesta de la planta al régimen térmico y fotoperiódico del ambiente (Halloran, 1977). Las hojas aparecen secuencialmente, una a continuación de otra, la punta de una hoja aparece aproximadamente en el momento en que la anterior ha terminado su expansión. La aparición de las hojas se produce siguiendo dicho proceso, hasta que aparece la última hoja, denominada hoja bandera.

Diversos estudios han demostrado que la tasa de aparición de hojas es constante cuantificada en unidades térmicas (hojas °Cd⁻¹) (Baker *et al.*, 1980; Kirby *et al.*, 1985; Cao y Moss, 1989). Por consiguiente, ante variaciones en la temperatura el tiempo transcurrido entre la aparición de una hoja y la siguiente, cuantificado en unidades térmicas (filocrono; °Cd hoja⁻¹), es constante (para el rango de temperaturas comprendidas entre la temperatura base y la temperatura óptima).

Avena y cebada poseen durante la fase de emergencia a iniciación floral respuesta fotoperiódica cuantitativa de día largo, de forma tal que el número de hojas desarrolladas en el tallo principal disminuye con aumentos en el fotoperíodo medio al que es expuesto el cultivo durante la fase de diferenciación de hojas (Ellis y Russell, 1984; Sonogo *et al.*, 2000). El efecto del fotoperíodo sobre la tasa de aparición foliar no es concluyente, mientras algunos trabajos muestran que la cantidad de grados día necesarios para la emergencia de una hoja fue menor con fotoperíodos altos (Kirby y Ellis, 1980, Baker y Gallagher, 1983, Kirby *et al.*, 1985, Hay y Delecolle, 1989; González *et al.*, 2003), otros trabajos no evidenciaron cambios en el filocrono ante variaciones en el fotoperíodo (Miralles y Richards, 2000). Por consiguiente, el efecto del fotoperíodo determina principalmente la cantidad de hojas diferenciadas mientras que la temperatura regula la tasa de aparición de esas hojas (hojas día⁻¹). Otros autores, en trigo, han registrados cambios en el filocrono de las hojas del vástago principal a lo largo del ciclo del cultivo pero sin que esos cambios se hayan podido asociar con un número de hoja en particular o estadio del ápice (Stapper y Fischer, 1990; Jamienson *et al.*, 1995; Calderini *et al.*, 1996; González *et al.*, 2002). Por ejemplo, Cao y Moss (1991) propusieron que el punto de quiebre en los valores de filocrono coincide con la formación de doble lomo (alrededor de los 600 °Cd); sin embargo, otros trabajos no coinciden con dicho resultado y sin que hayan podido asociar los cambios en filocrono con la ontogenia con algún estado del ápice en particular (González *et al.*, 2002). Para las condiciones evaluadas en la presente tesis, el filocrono expresado en tiempo térmico (hojas °Cd⁻¹) fue prácticamente constante a lo largo de la ontogenia para una categoría dada de vástago.

El producto entre el número de hojas y su filocrono determina el momento de antesis, dado que, para que esta ocurra, deben aparecer previamente todas las hojas que fueron diferenciadas en el ápice. Avena y cebada, al igual que trigo, se caracterizan por iniciar el proceso de macollaje a una edad fisiológica de aproximadamente de tres a cinco filocronos y continúan apareciendo nuevos macollos hasta un momento cercano al comienzo de la encañazón (Evers *et al.*, 2006; Alzueta *et al.*, 2012). Pese a que los macollos aparecen en forma escalonada, convergen entre sí y con el vástago principal

en el momento en el cual alcanzan antesis (Hay y Kirby, 1991). La convergencia a antesis entre los distintos órdenes de vástagos no solo depende de las diferencias entre ellos en cantidad de hojas diferenciadas, sino también de las diferencias en la tasa de aparición de esas hojas. Numerosos trabajos muestran que cuanto mayor el orden de vástago menor su número de hojas, ello explica por qué pese a aparecer los vástagos de órdenes mayores tardíamente respecto al vástago principal alcanzan antesis en un momento cercano.

Distintos trabajos evaluaron la aparición de macollos totales y hojas en el vástago principal (Casal, 1998; Miralles y Richards, 2000; Alzueta *et al.*, 2012), pero son escasos los trabajos en los cuales se hayan analizado las diferencias en número de hojas y filocrono entre los distintos órdenes de macollos como factor explicativo de la convergencia a antesis entre sí y respecto al vástago principal. Los escasos trabajos sobre el tema mostraron, para festuca (Skinner y Nelson, 1994) y trigo (Bos y Neuteboom, 1998), que cuanto mayor el orden de vástago, mayor su filocrono. Pese a su relevancia, la tasa de aparición de hojas entre los distintos órganos ha sido una temática escasamente estudiada en el campo de la ecofisiología.

1.2.3. El proceso de macollaje: la generación de biomasa y determinación del rendimiento

El proceso de macollaje no solo determina la fenología del cultivo sino que también condiciona la generación de área verde y define por consiguiente la interceptación de radiación y acumulación de biomasa por parte del cultivo (Abeledo *et al.*, 2004; Alzueta *et al.*, 2012). Iniciada la aparición de los primeros macollos, se mantiene su aparición hasta un momento dado en el que se alcanza el máximo número de macollos. Los macollos que crecen desde el vástago principal son llamados macollos primarios, y los que crecen a partir de estos, son macollos secundarios, y así sucesivamente pueden los macollos caracterizarse en terciarios, cuaternarios, etc. (Kirby y Riggs, 1978). Esos macollos persisten por un tiempo dado y comienzan luego a morir, en orden inverso al que aparecieron, hasta el momento en el que se alcanza el número final de macollos (equivalente al número final de panojas de avena o espigas de cebada a madurez). Una gran proporción de los macollos aparecidos no alcanzan el estado de vástagos fértiles y mueren (Berry *et al.*, 2003; Alzueta *et al.*, 2012). La dinámica del macollaje regula la interceptación de la radiación y en estados avanzados del ciclo del cultivo interviene en removilización de recursos internos dentro de la planta. Sin embargo, no todo el carbono proveniente de los macollos que senescen es translocado hacia los vástagos fértiles, de forma tal que una proporción de esa biomasa generada no implica ganancia directa de rendimiento (Thorne y Wood, 1988; Berry *et al.*, 2003).

El comienzo de la elongación del tallo determina el inicio de la senescencia de los macollos (Alzueta *et al.*, 2012), el cual es un proceso natural en el desarrollo de los cereales. Evers *et al.* (2006) concluyeron que, en trigo, el momento de mayor número de macollos resultó con similar radiación interceptada y relación rojo: rojo lejano (R:RL), independientemente de la densidad poblacional. Sin embargo, Alzueta *et al.* (2012) indicaron que no hubo una relación directa entre el inicio de la mortandad de macollos y la eficiencia de radiación interceptada al momento de máximo número de macollos. La relación entre la dinámica de macollaje y la radiación interceptada es uno de los aspectos adicionales a ser abordados en la presente tesis.

En la mayoría de las condiciones de cultivo de los cereales de invierno en el mundo, la dinámica de generación y mortandad de macollos establece, posiblemente, el proceso más importante en la determinación del rendimiento. Esto lo demuestran varios estudios en cebada (García del Moral *et al.*, 1984, García del Moral y García del Moral, 1995; Dofing y Knight, 1992). La proporción de macollos que senescen sin contribuir al rendimiento en grano varía con el cultivar (Thorne, 1962; Kirby y Riggs, 1978) y con las condiciones ambientales, dándose que con incrementos en la disponibilidad de recursos disminuye la mortandad de macollos (Alzueta *et al.*, 2012). Asimismo, Davidson y Chevalier (1990) detectaron que el momento en que emergen los macollos afecta la supervivencia de los mismos, siendo más propensos a una senescencia prematura los que emergieron más tardíamente.

Existen varios modelos simples para expresar el rendimiento, por ejemplo, durante mucho tiempo se ha propuesto que el rendimiento de trigo puede ser analizado en función de sus componentes numéricos: (i) espigas por m², (ii) granos por espigas y (iii) peso de los granos (Engledow y Wadham, 1923). Estudios posteriores determinaron que en trigo se explica el rendimiento principalmente por el número de granos establecidos por espiga (Fischer, 1983; Slafer *et al.*, 1994), mientras que en cebada de dos hileras se manifiesta esencialmente por variaciones en el número de espigas establecidas por metro cuadrado (Abeledo *et al.*, 2003; Arisnabarreta y Miralles, 2004). A diferencia del número de granos, el peso final de los granos se define en una etapa acotada del ciclo del cultivo, comprendida desde floración hasta madurez fisiológica. El peso de los granos depende principalmente de la cantidad de asimilados disponibles (sea por fotosíntesis actual o removilización), para ser transportados hacia la espiga durante su formación. El peso del grano está determinado por la tasa de acumulación de materia seca y la duración del período de llenado del grano, siendo la primera la que mejor explica el peso final alcanzado por el grano (Simmons *et al.*, 1982). El crecimiento de los granos depende por lo tanto de los fotoasimilados provistos por la fotosíntesis actual entre floración y madurez, y en caso que estos no sean suficientes, el cultivo puede removilizar las reservas acumuladas en tallos (Austin *et al.*, 1980; Schnyder, 1993). Para el caso de la cebada cervecera, el peso de los granos es un componente importante, ya que por razones industriales requiere un calibre mínimo para ser procesada y así poder lograr un malteado de calidad.

1.2.4. El rol de la disponibilidad de N como condicionante de la producción de macollos en avena y cebada

Uno de los principales factores que afectan la aparición y supervivencia de los macollos en gramíneas es la disponibilidad de nutrientes (Davies, 1971). Las deficiencias de nitrógeno limitan notoriamente el macollaje en cebada (Baethgen *et al.*, 1995). Asimismo, Prystupa *et al.* (2004) observaron en cebada que al incrementar la disponibilidad de nitrógeno aumentó la tasa de aparición de macollos, generando por lo tanto un mayor número máximo de macollos por planta, con lo cual se modificó la coordinación entre la aparición de macollos y hojas. Longnecker *et al.* (1993), en trigo, detectaron que bajos niveles de nitrógeno restringieron el crecimiento de los macollos, además afectó la coordinación de aparición de hojas y macollos ya que la restricción nitrogenada tuvo menor efecto sobre el número final de hojas. Por otra parte, Salvagiotti y Miralles (2007), trabajando en trigo, observaron que el agregado de azufre incrementó la tasa de aparición de macollos, especialmente bajo condiciones no limitantes de nitrógeno, evidenciando una fuerte interacción entre nitrógeno y azufre.

Varias publicaciones han demostrado que el rendimiento de cebada ha sido significativamente aumentado por la fertilización nitrogenada (Michiels y Degenhart, 2004; Lázzari *et al.*, 2005; Landriscini *et al.*, 2010; Fontanetto *et al.*, 2011). Ross *et al.* (2011) concluyeron que el rendimiento de cebada fue incrementado por la fertilización nitrogenada, pero la respuesta difirió entre años y sitios evaluados. La profundidad de suelo, que afecta el nivel de reserva de agua a la siembra, fue otro factor de importancia definiendo el nivel de producción. Posteriormente, Prystupa *et al.* (2016) del mismo modo, analizando varias series de trabajos y temporadas en la provincia de Buenos Aires, concluyeron que la respuesta del rendimiento a la fertilización nitrogenada está condicionada por la disponibilidad hídrica, en tanto que las fertilizaciones iniciales aumentaron los rindes en la mayoría de los ensayos, mientras que las realizadas al momento de espigazón no los afectaron significativamente.

En otro trabajo, Rodríguez *et al.* (1999) determinaron que deficiencias en fósforo limitaron el rendimiento en trigo, al afectar el número de espigas m^{-2} debido a una menor emergencia de macollos. Prystupa y Ferraris (2011), igualmente, demostraron que la acumulación de fósforo afectó la cantidad de macollos formados, y por ende el número de espigas, factores estrechamente asociados al número de granos y el rendimiento.

Dentro de esta tesis se analiza en forma comparada el proceso de aparición de hojas y macollos en avena y cebada cervecera, centrandó el estudio en el análisis de las diferencias en acumulación de biomasa y de rendimiento que posee cada cultivo en condiciones ambientales contrastantes de fechas de siembra y disponibilidad nitrogenada como variables moduladoras del proceso de macollaje. Estos aspectos tienen gran relevancia ya que no hay estudios sobre el tema realizados bajo condiciones de campo en forma comparada entre avena y cebada.

1.3. OBJETIVOS

El objetivo general de la presente tesis fue evaluar el proceso de aparición de hojas y macollos en avena y cebada cervecera como condicionante del desarrollo y de la productividad del cultivo.

1.3.1. Objetivos específicos

Analizar comparativamente en cultivos de avena y cebada expuestos a condiciones ambientales contrastantes, cambios:

1.3.1.1. En la dinámica de macollaje, caracterizando la aparición y mortandad de los diferentes órdenes de macollos a lo largo del ciclo del cultivo.

1.3.1.2. En la tasa de aparición de hojas en el vástago principal y entre órdenes de macollos.

1.3.1.3. En el rendimiento, considerado en términos de crecimiento (establecimiento de biomasa total en función de la eficiencia de intercepción de radiación, partición de biomasa entre órdenes de macollos y órganos) y de sus componentes numéricos.

1.4. HIPÓTESIS

i) *El filocrono no presenta diferencias significativas entre el vástago principal y los macollos (i.e. el tiempo a aparición de la última hoja entre el vástago principal y los distintos órdenes de macollos depende del número de hojas pero sin cambios significativos en la tasa de aparición de hojas).*

ii) *En avena y cebada los vástagos principales son los que generan la mayor parte del área foliar del cultivo y por lo tanto dominan la captación de radiación por parte del cultivo.*

iii) *El rendimiento logrado para ambos cultivos, independientemente de la condición ambiental, depende positivamente del número de granos logrado por unidad de superficie, pero con una reducción en el peso de los granos cuanto mayor es la proporción de granos generados por macollos.*

1.5. ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente tesis analiza diferentes aspectos en el proceso de aparición de hojas y macollos en avena y cebada cervecera como condicionante del desarrollo y de la productividad de ambos cultivos. Para cumplir tal evaluación, se realizaron experimentos bajo riego durante dos temporadas, donde se utilizaron un cultivar de cebada y avena de amplia difusión entre los productores de la región del noroeste de Chubut en distintas fechas de siembra, y por otro lado con dosis de fertilización nitrogenada contrastantes.

La estructura de la tesis ha sido dividida en 6 capítulos. En el **Capítulo 1**, se detalla el alcance del trabajo, la importancia de ambos cultivos a nivel local, nacional y mundial, detallando posteriormente las evidencias en la literatura sobre la aparición de hojas y macollos, y de la disponibilidad de nitrógeno como condicionante de ambos procesos. Finalmente se detallaron los objetivos generales, específicos y las hipótesis a evaluar. En el **Capítulo 2** se detallan los Materiales y Métodos de los ensayos realizados. En el **Capítulo 3** se evalúa la dinámica de macollaje exponiendo a los cultivos a diferentes fechas de siembra, caracterizando la aparición y mortandad de los diferentes órdenes de macollos y la tasa de aparición de hojas de los mismos. En el **Capítulo 4**, se analizaron bajo condiciones contrastantes ambientales (diferentes fechas de siembra y disponibilidades de nitrógeno) el rol de los macollos como condicionante de la acumulación de biomasa. En el **Capítulo 5** se evaluaron los efectos de las fechas de siembra y la adición de nitrógeno en el rendimiento a través de los componentes numéricos (número de granos por unidad de superficie -NG-, número de espigas por unidad de superficie -NE-, número de granos por espiga -NGE- y peso de los granos -PG-). Finaliza la tesis en el **Capítulo 6**, en el cual con el objetivo de analizar integralmente los contenidos de los capítulos desarrollados anteriormente, se incluye una discusión general de los principales resultados obtenidos y consideraciones sobre los objetivos e hipótesis de trabajo, finalmente con comentarios y sugerencias para futuras líneas de investigación sobre la temática.

CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS

Para llevar a cabo los objetivos propuestos se llevaron a cabo con las especies avena y cebada dos grupos de ensayos: (I) ensayos de fechas de siembra, y (II) ensayos de variaciones en la disponibilidad de nitrógeno en suelo. Ambos grupos de ensayos se realizaron con objeto de exponer a los cultivos a condiciones ambientales contrastantes.

2.1. Ensayo I: fechas de siembra

Se realizó un ensayo en el Campo Experimental de la EEA INTA Esquel (43° 07' S, 71° 32' O) combinando cuatro fechas de siembra (18/09/12, 10/10/12, 01/11/12, 21/11/12) y dos cultivares, uno de avena "Carlota INTA" (*Avena sativa* L.) y otro de cebada cervecera "Scarlett" (*Hordeum vulgare ssp. distichum* L.). El diseño experimental fue en bloques completamente al azar con un arreglo factorial (factor especie, factor fecha de siembra) con 4 repeticiones. Los tratamientos surgieron de la combinación de un cultivar de cebada y avena con las distintas fechas de siembra.

Previo a sembrar se roturó el suelo mediante motocultivador, precedentemente se había pulverizado para el control de malezas presentes con herbicida total (glifosato) a razón de 3 l ha⁻¹. La siembra se realizó a mano y luego de la emergencia se ralearon plantas, para lograr una densidad final de emergencia de 250 pl m⁻² en todas las fechas de siembra, con un distanciamiento entre hileras de 0,15 m. Cada parcela consistió de un tamaño de 2,5 x 4,0 m. Se realizó previo a la siembra un análisis de suelo, para posteriormente ajustar la dosis del fertilizante nitrogenado y/o fosforado. A partir de dicho análisis, se fertilizó a la siembra a razón de 30 kg ha⁻¹ de P y 27 kg N ha⁻¹, posteriormente a emergencia 50 kg N ha⁻¹ y al macollaje 50 kg N ha⁻¹. Se utilizó riego por goteo, con una frecuencia diaria de riego, manteniendo el suelo cercano a capacidad de campo, con aproximadamente 6 mm día⁻¹ durante el período de máximo requerimiento hídrico. Durante el ciclo del cultivo, el control de malezas se realizó con metsulfuron-metil 7 g ha⁻¹ + 0,10 l ha⁻¹ dicamba aplicado en estado de 4-5 hojas del cultivo. Se mantuvo durante todo el ciclo del cultivo el monitoreo de plagas y enfermedades, sin necesidad de control químico.

2.2. Ensayo II: respuesta a la disponibilidad nitrogenada

Se realizó un ensayo en el Campo Experimental de la EEA INTA Esquel (43° 07' S, 71° 32' O) combinando los cultivares de avena "Carlota INTA" y cebada cervecera "Scarlett" con dos disponibilidades contrastantes de contenido de nitrógeno en suelo a siembra. Previo a la siembra se realizó un muestreo de suelo (hasta 60 cm) y se midió contenido de nitratos. Los niveles de N fueron: (i) nivel de N bajo equivalente al N-NO₃⁻ base del suelo (N0, 63 kg N ha⁻¹), y (ii) nivel de N alto dado por el agregado a emergencia de 50 kg N ha⁻¹ y de 50 kg N ha⁻¹ al macollaje (N1). En (i) y (ii) se realizó una fertilización adicional en presiembrar con fósforo a razón de 30 kg P ha⁻¹.

El diseño experimental fue en bloques completamente al azar con un arreglo factorial (factor especie, factor disponibilidad de nitrógeno) con 4 repeticiones. Los tratamientos surgieron de la combinación de un cultivar de cebada y avena con dos niveles de disponibilidad nitrogenada. La siembra se realizó a mano el 01/10/14 con una densidad objetivo de 250 pl m⁻². Cada unidad experimental estuvo conformada por 8 surcos (distanciados 0,15 cm entre sí) de una longitud de 2,0 m. El ensayo se llevó a

cabo sin limitaciones hídricas (riego por goteo) y con control de plagas, malezas y enfermedades mediante la aplicación de agroquímicos, tal lo descripto para Ensayo I.

2.3. Datos meteorológicos

2.3.1. Datos meteorológicos históricos

Los datos meteorológicos históricos del campo experimental INTA Trevelin ($71^{\circ} 33' \text{ O}$, $43^{\circ} 07' \text{ S}$, 450 m.s.n.m.) para el período 1970-2010 indican que, a lo largo del año, la temperatura media mensual alcanza valores entre 3° C (julio) y 16° C (enero y febrero), dándose las mayores temperaturas máximas promedios en enero y febrero (24° C) y las menores temperaturas mínimas promedios en julio (-1° C) (Figura 2.1). Las precipitaciones acumuladas mensuales presentan un pico durante los meses de mayo a agosto (invierno) y los menores valores en verano (Figura 2.1). El fotoperíodo promedio mensual fluctúa entre 10,1 horas y 16,5 horas (Figura 2.1).

Para contextualizar la condición meteorológica típica de la zona en estudio con las condiciones de la zona núcleo de producción del cultivo de cebada en Argentina, se procedió a comparar los datos meteorológicos históricos del INTA Trevelin con los del INTA Bordenave ($63^{\circ} 01' \text{ O}$, $37^{\circ} 50' \text{ S}$, 212 m.s.n.m., provincia de Buenos Aires), para el período 1970-2010. Durante la estación de crecimiento del cultivo (asumiendo una estación de crecimiento de julio a diciembre en Bordenave, y de septiembre a febrero en Trevelin), la temperatura media es de $12,7^{\circ} \text{ C}$ en Trevelin contra $13,7^{\circ} \text{ C}$ en Bordenave (Figura 2.1). Las precipitaciones totales anuales son superiores en Trevelin (1032 mm) que en Bordenave (672 mm), con valores semejantes durante la estación de crecimiento del cultivo en cada sitio (314 mm en Trevelin y 321 mm en Bordenave) (Figura 2.1). El fotoperíodo medio durante la estación de crecimiento en cada sitio es de 15,1 horas en Trevelin y de 13,4 horas en Bordenave (Figura 2.1).

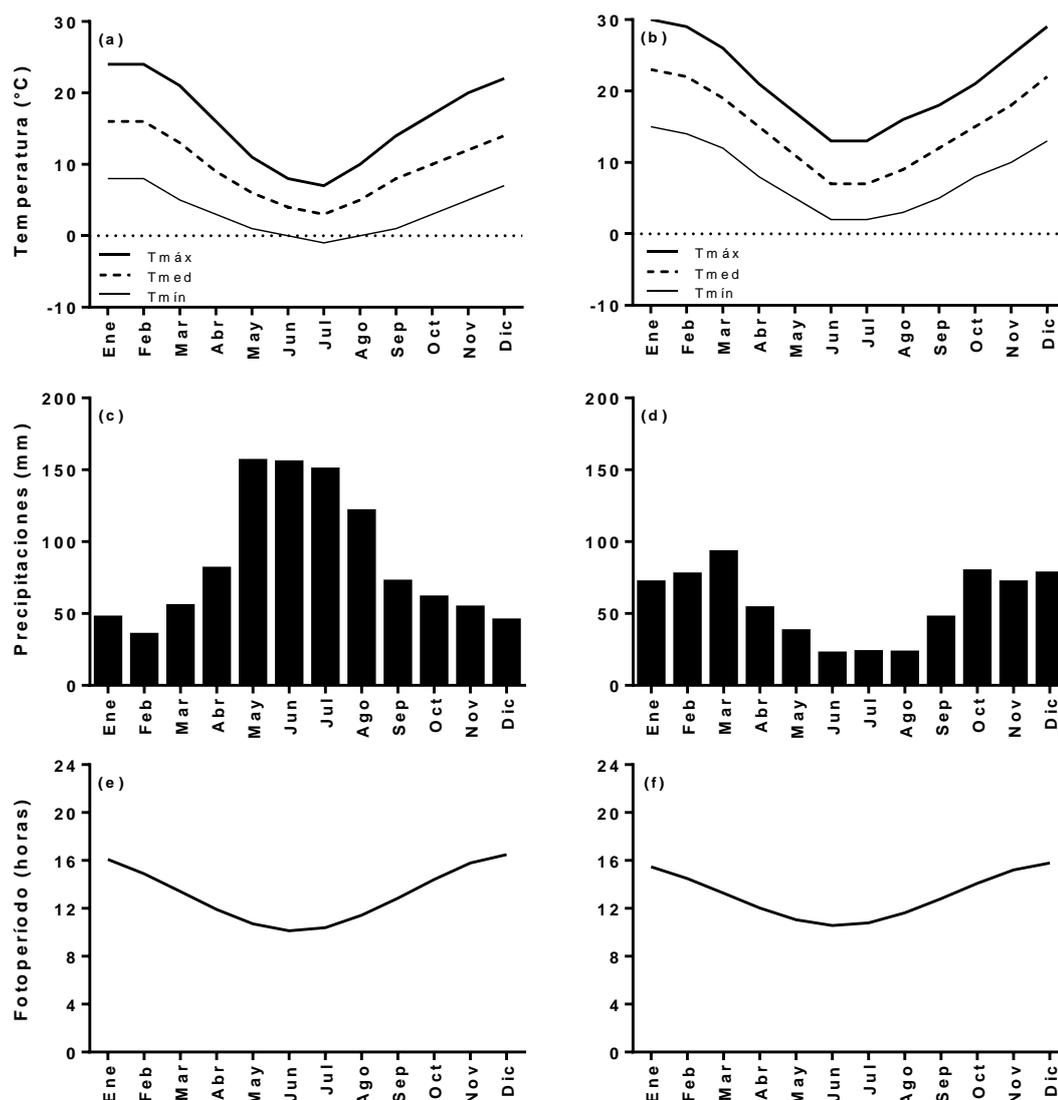


Figura 2.1. Datos históricos mensuales para el período 1970-2010 del campo experimental INTA Trevelin (a, c, e) y del INTA Bordenave (b, d, f) para la temperatura promedio mensual mínima, media y máxima (a, b), precipitaciones acumuladas (c, d), y fotoperíodo (e, f). Elaboración propia en base a <https://inta.gob.ar/documentos/datos-meteorologicos>.

2.3.2. Condición meteorológica durante la ejecución de los ensayos

Durante la ejecución de los ensayos, los datos meteorológicos se registraron por medio de una central meteorológica modelo Pegasus (Tecmes) ubicada en proximidades del ensayo. A lo largo del ensayo I de fechas de siembra, la característica meteorológica más destacada fue la amplia brecha entre la temperatura máxima y la temperatura mínima, con una amplitud térmica promedio de 26,8 °C, mientras que la amplitud térmica promedio histórica para igual período fue de 14,8 °C. La amplitud térmica se debió a variaciones tanto en la temperatura máxima como en la temperatura mínima respecto a la condición histórica (Figura 2.2), de forma tal que la temperatura

media durante el ensayo de fechas de siembra fue superior en solo 1,6 °C respecto a la temperatura media histórica. Durante el ensayo de fechas de siembra las precipitaciones fueron inferiores a la media para la zona, con excepción de diciembre 2012 que se caracterizó por sus altas lluvias (113 mm en el mes).

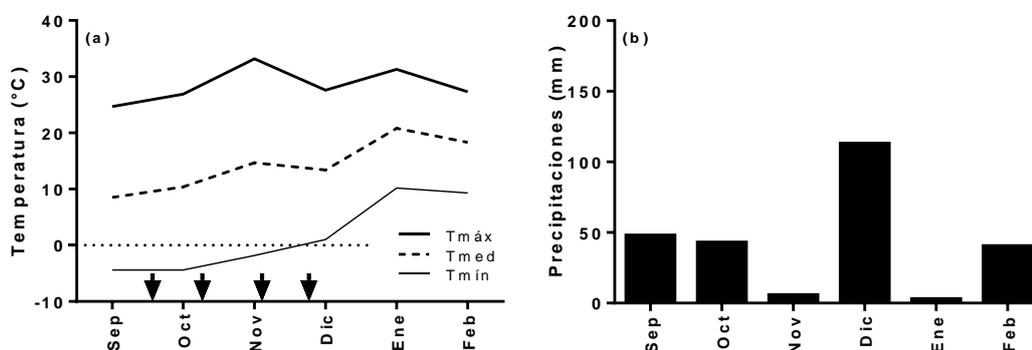


Figura 2.2. Temperatura mínima, media y máxima (a), y precipitaciones acumuladas (b) mensuales para la temporada 2012-2013, correspondiente al Ensayo I (fechas de siembra). Las flechas sobre el eje indican las fechas de siembra.

El período en el que se ejecutó el ensayo de disponibilidad de nitrógeno, en la campaña 2014/15, se caracterizó por presentar temperaturas medias levemente superiores a la media (13,7 °C) para la zona (12,7 °C), explicado por las altas temperaturas medias mínimas observadas (+4,4 °C) (Figura 2.2) en comparación con el promedio histórico. A su vez, las precipitaciones fueron inferiores a la media para el sitio (con un total de 251 mm, en comparación con los 314 mm correspondientes al promedio histórico del sitio en el período en el que tuvo lugar el crecimiento del cultivo).

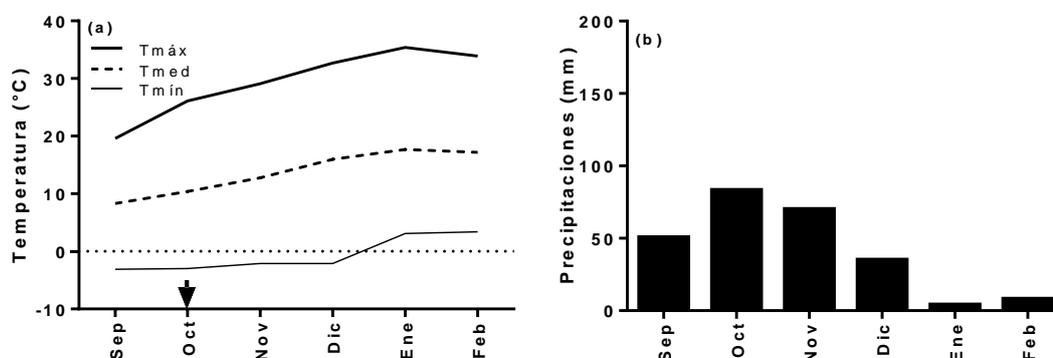


Figura 2.3. Temperatura mínima, media y máxima (a), y precipitaciones acumuladas (b) mensuales para la temporada 2014-2015, correspondiente al Ensayo II (respuestas a la disponibilidad nitrogenada). La flecha sobre el eje indica la fecha de siembra.

2.4. Mediciones y análisis de los datos

Las mediciones realizadas y descripción del análisis de los datos se detallan en la sección Materiales y Métodos de los Capítulos 3 a 5 de Resultados.

**CAPÍTULO 3: FENOLOGÍA, DINÁMICA DE APARICIÓN DE HOJAS Y
MACOLLOS**

3.1. INTRODUCCIÓN

3.1.1. Antecedentes

La fenología estudia la sucesión (secuencia de aparición) de los estados de desarrollo de los seres vivos y sus relaciones con las condiciones ambientales tales como temperatura y fotoperíodo (De Fina y Ravelo, 1979). Las observaciones fenológicas en la agricultura proporcionan información básica para los productores, ya que ayuda a la toma de decisiones de manejo del cultivo, tales como la siembra, fertilización, riego, control de malezas y aplicación de herbicidas o insecticidas (Shaykewich, 1995). Existen sistemas de escalas numéricas creados para describir el desarrollo de los cereales de grano pequeño, tales como cebada (Jackson y Williams, 2006; Anderson *et al.*, 2008). Las escalas fenológicas más comúnmente usadas son la de Zadoks *et al.* (1974), Feekes (Large, 1954), y Haun (1973). La escala de Haun se basa principalmente en la dinámica de aparición de hojas, en la cual la longitud de cada hoja emergida es expresada como una fracción de la hoja anterior (Jackson y Williams, 2006; Anderson *et al.*, 2008).

Los ciclos de avena y cebada pueden dividirse en tres grandes etapas: (i) vegetativa, (ii) reproductiva y (iii) llenado de granos (Figura 3.1.):

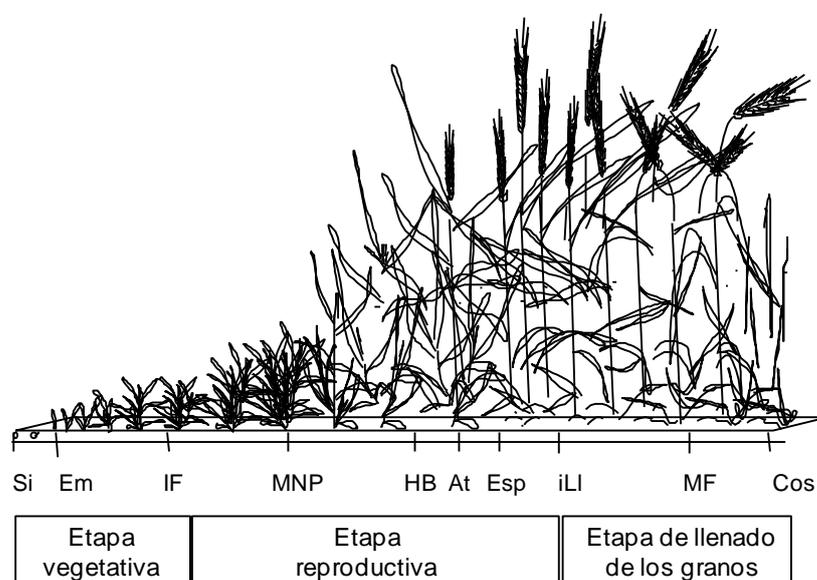


Figura 3. 1. Esquema del ciclo ontogénico del cultivo de cebada (adaptado de Slafer y Rawson, 1994). Si=siembra, Em=emergencia, IF=iniciación floral, MNP=máximo número de primordios de espiguillas, HB=hoja bandera, At=antesis, Esp=espigazón, iLl=inicio llenado de granos, MF=madurez fisiológica, Cos=cosecha.

La duración de las distintas etapas fenológicas de los cultivos de cebada y avena está reguladas por 3 factores determinantes: i) la temperatura, ii) el fotoperíodo (o duración del día) y iii) la vernalización (requerimientos de horas de frío). De los 3 factores citados, la temperatura es un factor universal que afecta la duración en días de todas las etapas fenológicas del cultivo desde la emergencia hasta la madurez fisiológica. Temperaturas más altas (dentro del rango comprendido entre la temperatura base y la temperatura óptima; Trudgill *et al.*, 2005) aceleran la tasa de desarrollo del cultivo y ocasionan una floración más temprana contrastada con la ocurrencia de

temperaturas más bajas en el mismo período (para materiales sin requerimientos de vernalización). La duración del ciclo, y de las subetapas que lo componen, de cebada y avena puede analizarse en días. Y, dada la relevancia de la temperatura como factor regulador del desarrollo, un método extendido para estimar o predecir el desarrollo de los cultivos es el sistema de grados día (Bauer *et al.*, 1984; Shaykewich, 1995), expresándose el avance del tiempo en unidades de tiempo térmico ($^{\circ}\text{Cd}$) de acuerdo a:

$$TT (^{\circ}\text{Cd}) = (Tm - Tb) \times D \quad \text{Ec. 1}$$

Donde TT es el tiempo térmico ($^{\circ}\text{Cd}$) de la etapa bajo análisis, Tm la temperatura media diaria, Tb la temperatura base (0°C ; Cao y Moss, 1989) y D la duración de la etapa.

La adaptación de un cultivo a una zona es un fenómeno complejo que resulta de la acción de un número elevado de caracteres fisiológicos, siendo el ajuste de la fenología dentro de la estación uno de los principales aspectos a considerar. Avena y cebada poseen durante la fase de emergencia a iniciación floral respuesta fotoperiódica cuantitativa de día largo, de forma tal que el número de hojas desarrollado en el tallo principal disminuye con aumentos en el fotoperíodo medio al que es expuesto el cultivo (Ellis y Russell, 1984; Sonogo *et al.*, 2000). Hasta iniciación floral el ápice diferencia hojas a intervalo de un plastocrono (*i.e.* tiempo térmico entre la aparición de un primordio foliar y el siguiente). Queda así en iniciación floral definido el número final de hojas del vástago principal.

Desde la emergencia de los cultivos, éstos emiten hojas a una determinada tasa de aparición de hojas, cuya inversa es denominada filocrono (período en tiempo térmico entre la aparición de una hoja y la siguiente). El tiempo desde emergencia a antesis de un vástago depende del momento de emergencia de dicho vástago, su número final de hojas y el filocrono de esas hojas. Avena y cebada, al igual que trigo, se caracterizan por iniciar el proceso de macollaje a una edad fisiológica de aproximadamente de tres a cinco filocronos y continúan apareciendo nuevos macollos hasta un momento cercano al comienzo de la encañazón (Evers *et al.*, 2006; Alzueta *et al.*, 2012). El proceso de macollaje comienza con la aparición de la primera hoja del primer macollo desde la yema de la hoja más vieja (primera hoja emergida) del vástago principal. En condiciones sin limitaciones marcadas bióticas y/o abióticas ello ocurre cuando el cultivo presenta tres o cuatro hojas. Cada hoja del vástago principal y, a su vez, cada hoja de macollo tiene la capacidad de generar un nuevo macollo. Los macollos provenientes de yemas de hojas del vástago principal se denominan macollos primarios, mientras que los macollos provenientes de hojas de un macollo primario se conocen como macollos secundarios, y estos pueden producir macollos terciarios, y así sucesivamente, etc.

Tanto avena como cebada poseen una capacidad teórica de generar macollos de forma exponencial (serie de Fibonacci). Sin embargo, se alcanza un momento dado a partir del cual la aparición de macollos concluye y luego una proporción variable de los macollos aparecidos mueren. En general, el inicio de crecimiento del tallo, que se denomina encañazón, desencadena el comienzo de la mortandad de macollos. La mortandad de macollos finaliza cuando se alcanza la espigazón (Davidson *et al.*, 1990; Sparkes *et al.*, 2006; Borràs-Gelonch *et al.*, 2012). Existen al menos dos mecanismos conocidos que generan la interrupción de aparición de los macollos en condiciones potenciales de crecimiento (*i.e.* cultivo creciendo sin limitaciones hídrico-nutricionales ni presencia de adversidades bióticas): a) cambio de partición de los asimilados hacia los tallos en crecimiento, y b) modificaciones en la calidad de luz asociadas a la relación R:RL ya que el sombreado de los macollos en crecimiento reduce la relación

R:RL inhibiendo la aparición de nuevos macollos desde las yemas basales de los tallos. Evers *et al.* (2006), trabajando con trigo, registraron que el fin de la aparición de macollos sucedió cuando la eficiencia de radiación interceptada por la canopia excedió un umbral (40 %- 45 %) y la relación R:RL descendió debajo de 0,35- 0,40. La mortandad de macollos está asociada a procesos de competencia por fotoasimilados entre y dentro de las plantas, y ocurre aún en condiciones potenciales de crecimiento. La muerte de los macollos podría ser causada por una redirección de fotoasimilados desde los macollos jóvenes hacia los entrenudos de los vástagos principales y ápices en desarrollo (Bingham, 1972). La misma es inversa al orden de aparición, por lo cual, los macollos que sobreviven son aquellos que aparecieron primero.

Cada macollo está compuesto por una serie de fitómeros, y cada fitómero está formado por un nudo y sus derivaciones, lámina foliar, vaina foliar, yema axilar, y en algunos casos raíces (Wilhelm y McMaster, 1995). En trigo, se ha determinado que los macollos de distintos órdenes convergen en su fenología al momento de antesis de forma tal que los macollos alcanzan antesis en forma sincrónica entre sí y con el vástago principal (Hay y Kirby, 1991). Dado que un macollo de un orden superior aparece con posterioridad al vástago principal y al macollo de un orden previo, la convergencia a antesis entre el vástago principal y los macollos se sustenta en el menor número de hojas que presentan los macollos, sin que se encuentre definido si los distintos vástagos presentan entre sí distinto valor de filocrono. Son acotados los trabajos en los que se ha analizado la dinámica de aparición de hojas del vástago principal y de los diferentes órdenes de macollos (Skinner y Nelson, 1994; Bos y Neuteboom, 1998).

La dinámica de aparición de macollos posee una estrecha relación con la dinámica de aparición de hojas del vástago del cual proceden, determinándose que aparecido el primer macollo, el segundo macollo aparece siguiendo el intervalo de aparición entre una hoja y la siguiente (Hay y Kirby, 1991; Abeledo *et al.*, 2004; Salvagiotti y Miralles, 2007; Alzueta *et al.*, 2012). La determinación de la sincronía entre la aparición de hojas y macollos ha sido determinada considerando la dinámica de hojas en el vástago principal y la aparición de macollos totales por planta, sin discriminar entre categorías de macollos ni considerar la dinámica de aparición de hojas entre distintos macollos. Son también reducidos los trabajos comparativos entre especies en lo que ha dinámica foliar y de macollos se refiere (Kirby *et al.*, 1985; Miralles y Richards, 2000). Aspectos referidos a la dinámica de macollaje y de aparición de hojas en el vástago principal y entre órdenes de macollos en avena y cebada son abordados en este capítulo.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Sitio de estudio, tratamiento y diseño experimental

El sitio de estudio, tratamientos y diseño experimental corresponde al descripto como Ensayo I de fechas de siembras en el Capítulo 2 (sección 2.1 y 2.3).

3.2.2. Mediciones

1. Fenología: se registraron las fechas de ocurrencia de los diferentes momentos fenológicos durante el ciclo del cultivo, desde emergencia (50 % de plantas emergidas) hasta madurez. Los eventos fenológicos identificados fueron: emergencia, inicio de macollaje, y antesis de acuerdo con la escala de Zadoks *et al.* (1974). La antesis (i.e. liberación del polen de las anteras sobre el estigma del ovario) en cebada se produce cuando la espiga se encuentra dentro de la vaina de la hoja bandera y fue determinada como el momento en el que las aristas se encontraban 3-5 cm por encima de la hoja bandera (Fernández Gómez y Wilson, 2012). La duración del tiempo transcurrido entre dos estados fenológicos dados fue cuantificada en días y en unidades de tiempo térmico, el cual se calculó de acuerdo a *Ec. 1*. Tanto el tiempo en días como en unidades térmicas se contabilizó desde la emergencia del cultivo.

2. Aparición de hojas y macollos: se marcaron 2 plantas por parcela en donde se realizaron mediciones de (i) aparición de hojas en el vástago principal y en los macollos, mediante la escala de Haun (Haun, 1973), y (ii) de macollos totales por planta y discriminando entre órdenes de macollos. Las mediciones se realizaron dos a tres veces por semana desde la emergencia del cultivo hasta la aparición de la espiga en cebada o de la panoja en avena, y desde aparición de la espiga o panoja y hasta madurez una vez por semana. Las distintas categorías de macollos se identificaron mediante dos dígitos (M x.y), donde el primer dígito se identificó con números romanos y correspondió al orden de aparición (x) del macollo de la categoría mientras que el segundo dígito (y) correspondió al número de macollo aparecido dentro de ese orden; por ejemplo, el primer macollo primario aparecido se identificó como M I.1 y el segundo macollo primario como M I.2, mientras que el primer macollo secundario se identificó como M II.1 y el segundo macollo secundario como M II.2; por otro lado, el primer macollo terciario se identificó como M III.1 y así sucesivamente con los diferentes macollos. Macollos aparecidos del coleoptile se identificaron como M c.y.

Se procedió luego a caracterizar la dinámica de aparición de hojas y la dinámica de macollaje mediante métodos de optimización (Motulsky y Christopoulos, 2003). La aparición de hojas en el vástago principal y en los distintos macollos se caracterizó siguiendo una función lineal:

$$NH = a + b T$$

Ec. 2

Donde NH es el número de hojas, a la ordenada al origen, b representa la tasa de aparición de hojas (hojas día⁻¹ o hojas °Cd⁻¹, según corresponda) y T el tiempo cuantificado en días o unidades térmicas (°Cd) desde la emergencia del cultivo. El filocrono (°Cd hoja⁻¹) fue calculado como la inversa de la tasa de aparición de hojas en unidades térmicas (Figura 3.2.).

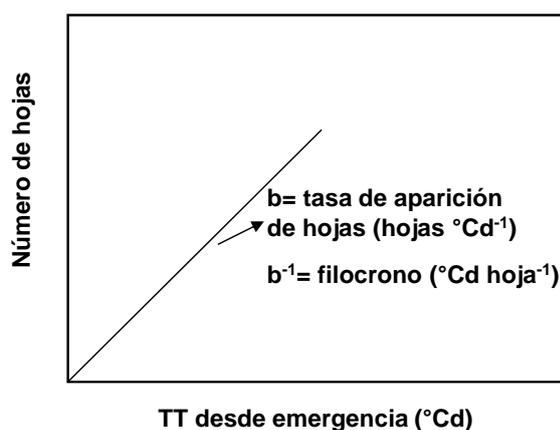


Figura 3.2. Esquema de la relación entre el número de hojas y el tiempo térmico desde la emergencia del cultivo. Se detallan los principales parámetros cuantificados al realizar un ajuste utilizando Ec. 2.

La dinámica de macollaje, tanto para el número total de macollos por planta como para los distintos órdenes de macollos (macollos primarios, secundarios, etc.), se caracterizó siguiendo una función tetra-lineal (Figura 2.3):

$$NM = a + b TT (TT \leq c) + b c (TT > c) + e (TT - d) (TT \geq d) + e (f - TT) (TT \geq f)$$

Ec. 3

donde NM es el número de macollos por planta (mac pl^{-1}), a la ordenada al origen, b representa la tasa de aparición de macollos por planta (TAM, $\text{mac pl}^{-1} \text{°Cd}^{-1}$), c el momento en el que se alcanza el máximo número de macollos (°Cd), d el momento en el que comienza la muerte de macollos (°Cd), e la tasa de mortandad de macollos (TMM, $\text{mac pl}^{-1} \text{°Cd}^{-1}$), f el momento en el que cesa la muerte de macollos (°Cd) y queda establecido el número final de macollos por planta, y TT el tiempo térmico desde la emergencia del cultivo (°Cd). La supervivencia de macollos se calculó como el cociente porcentual entre el número final de macollos (NFM) y el número máximo de macollos (NMM).

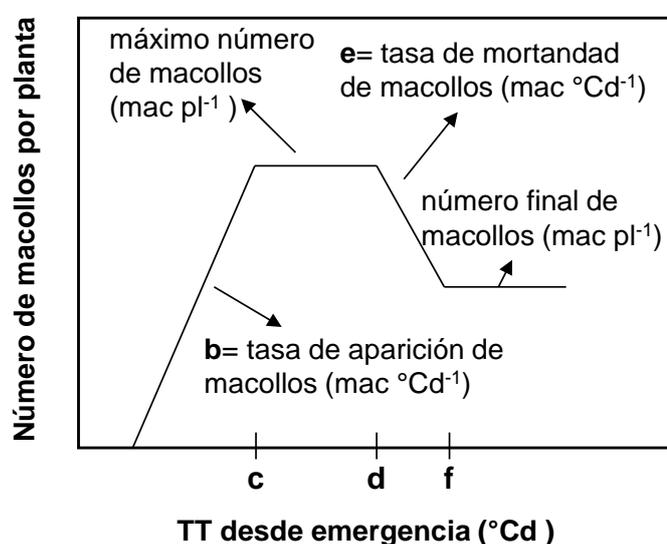


Figura 3.3. Esquema de la relación entre el número de macollos por planta y el tiempo térmico desde la emergencia del cultivo. Se detallan los principales parámetros cuantificados al realizar un ajuste utilizando Ec. 3.

3. Sincronía entre la aparición de macollos y de hojas: la sincronía entre la aparición de macollos y de hojas se cuantificó relacionando la dinámica de aparición de macollos totales y de hojas en el vástago principal (Figura 3.4):

$$NM = a + b NH (NH \leq c) + b c (NH > c) \quad \text{Ec. 4}$$

donde: NM es el número de macollos totales por planta (mac pl^{-1}), a la ordenada al origen, b representa la sincronía entre la aparición de un orden de macollos dado y la aparición de las hojas en la vástago de orden anterior ($\text{macollos hoja}^{-1}$), c el número de hoja en el que se alcanzó el máximo número de macollos y NH el número de hojas. Los ajustes se realizaron considerando sólo aquellos macollos aparecidos hasta el momento en el que se alcanzó el máximo número de macollos (punto “ c ” de Ec. 3).

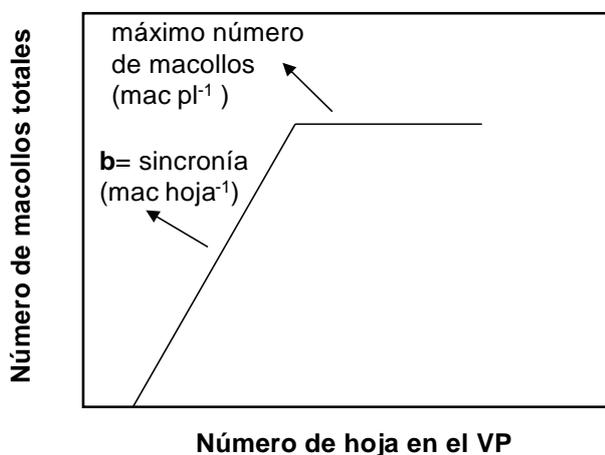


Figura 3.4. Esquema de la relación entre el número de macollos por planta y el número de hojas. Se detallan los principales parámetros cuantificados al realizar un ajuste utilizando Ec. 4.

4. Desarrollo del ápice: desde emergencia y hasta inicio de encañazón se muestrearon tres plantas por parcela dos veces por semana. Las plantas se colocaron en alcohol 70% para su conservación y fueron observadas posteriormente bajo lupa (Leica S4E). El valor de plastocrono ($^{\circ}\text{Cd primordio}^{-1}$) se estimó como la inversa de la pendiente de la dinámica de diferenciación de primordios foliares en función del tiempo térmico desde emergencia utilizando Ec. 2.

5. Análisis estadístico: Las diferencias estadísticas para las variables analizadas entre los tratamientos fueron testeadas mediante un análisis de varianza estándar para el diseño estadístico utilizado (factorial en DBCA), considerando los factores simples y con sus interacciones. Cuando el análisis de varianza resultó con diferencias significativas, los valores medios de cada tratamiento fueron comparados mediante el

test de Tukey en un nivel de significancia de $\alpha < 0,05$. Para el análisis estadístico se utilizó el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2011).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Dinámica de macollos

En avena y en cebada la dinámica de macollos, independientemente de la fecha de siembra, presentó cuatro etapas: (i) una etapa inicial caracterizada por la aparición de macollos, (ii) una segunda etapa en la que se alcanzó el máximo número de macollos, hasta que (iii) una proporción de esos macollos comenzaron a morir y quedó definido (iv) el número final de macollos (Figura 3.5, Figura 3.6). Sin embargo, las variables que definieron dicha dinámica de macollaje presentaron marcadas diferencias de magnitud entre las especies, siendo superior en cebada que en avena tanto la tasa de aparición de macollos ($p \leq 0,001$) como el NFM ($p \leq 0,001$) (6,3 mac pl^{-1} en cebada y 2,2 mac pl^{-1} en avena, promedio de las fechas de siembra; Cuadro 3.1). Además, se evidenciaron diferencias en el momento que comenzó la mortandad de los macollos, registrándose en cebada 125 °Cd más tardíamente que en avena, por lo cual el cultivo de cebada produjo macollos por un período mayor. El momento donde finalizó la muerte de los macollos fue a los 773 vs 646 °Cd en cebada y avena respectivamente. Se presentaron diferencias significativas entre especies ($p \leq 0,001$) en el número de macollos, ya sea el número máximo como el número final alcanzado, siendo aproximadamente tres veces superior en cebada. Asimismo la supervivencia de los macollos en cebada fue superior al 200% respecto a avena (Cuadro 3.1).

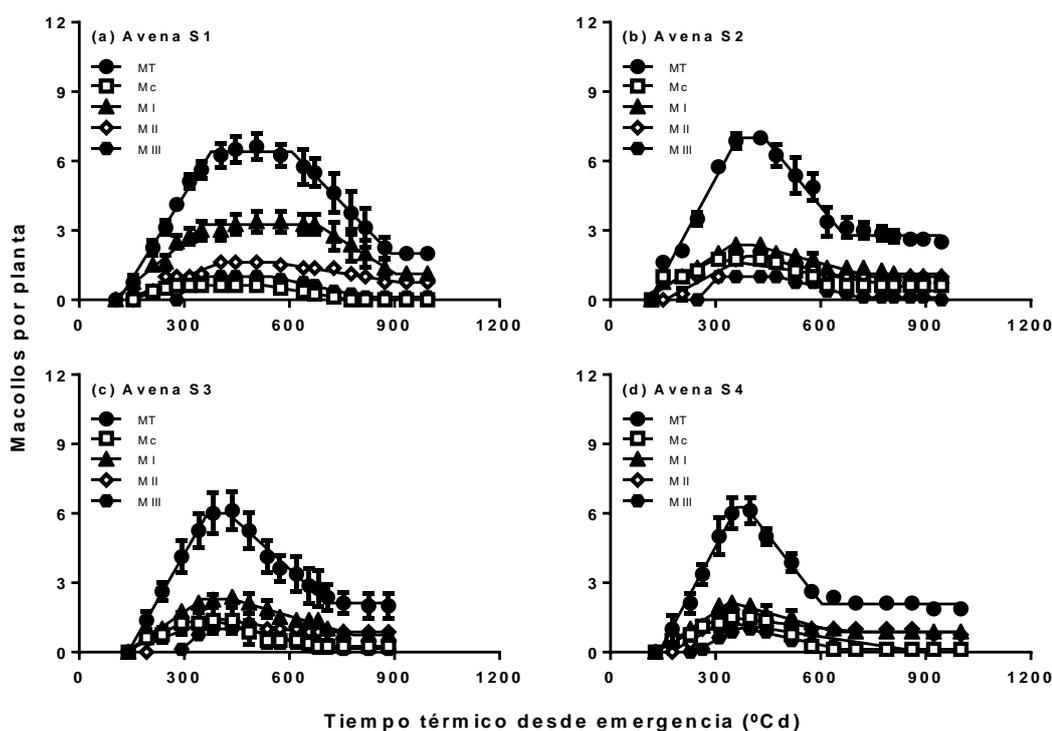


Figura 3.5. Número de macollos por planta en avena en función del tiempo térmico desde emergencia en la primera (a), segunda (b), tercera (c) y cuarta (d) fecha de

siembra (S1 a S4). MT: macollos totales, Mc: macollos del coleoptile, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios. Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 3. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. Las barras representan un error estándar de la media (EEM).

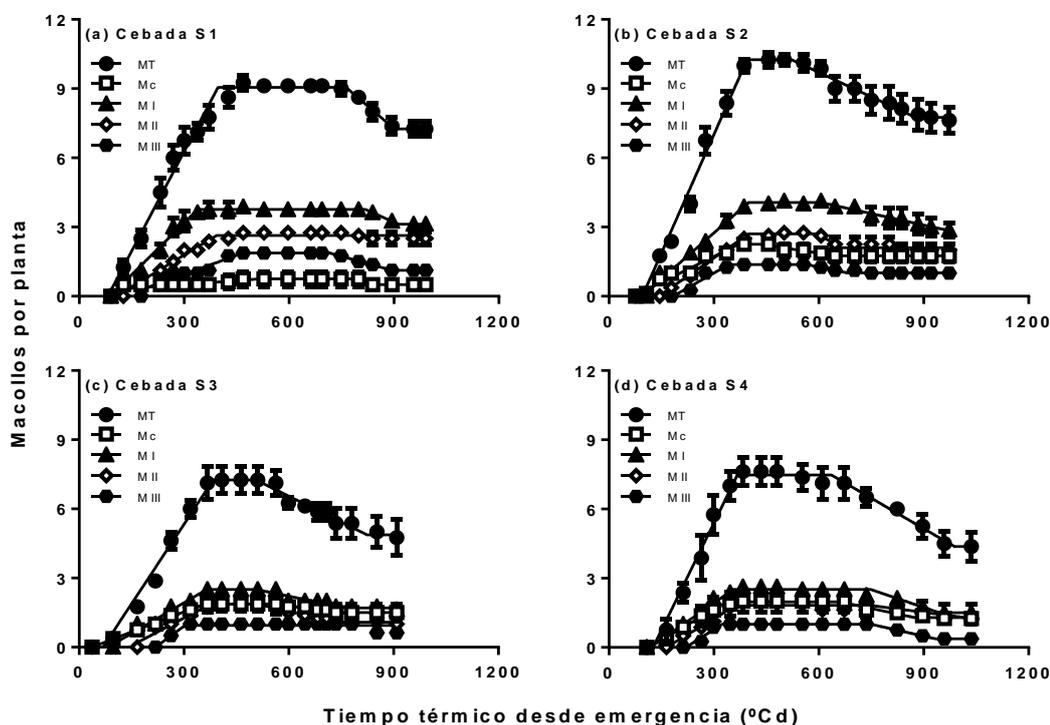


Figura 3.6. Número de macollos por planta en cebada en función del tiempo térmico desde emergencia en la primera (a), segunda (b), tercera (c) y cuarta (d) fecha de siembra (S1 a S4). MT: macollos totales, Mc: macollos del coleoptile, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios. Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 3. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. Las barras representan un EEM.

Cuadro 3.1. Tasa de aparición de macollos ($TAM, 10^{-2} \text{ mac pl}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), “c” momento en el cual se alcanzó el máximo número de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), “d” momento de comienzo de la mortandad de macollos (Cd°), duración del máximo número de macollos ($DMNM, ^{\circ}\text{Cd}$), tasa de mortandad de macollos ($TMM, 10^{-2} \text{ mac pl}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), “f” momento en el cual finalizó la mortandad de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), número máximo de macollos ($NMM \text{ mac pl}^{-1}$), número final de macollos por planta ($NFM, \text{ mac pl}^{-1}$), y supervivencia de macollos ($Sup, \%$), en avena (Av) y cebada (Cb) considerando cada una de las 4 fechas de siembra (S). Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores especie (E), fecha de siembra (S) y sus interacciones. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$).

	TAM	c	D	DMNM	TMM	f	NMM	NFM	Sup
Av	2,13 a	397 a	465 a	68 a	-3,31 a	646 a	6,6 a	2,2 a	33 a
Cb	2,96 b	405 a	590 b	185 b	-3,20 a	773 b	9,1 b	6,3 b	69 b
S1	2,42 ab	413 b	566 a	153 a	-3,71 a	742 a	8,1 ab	4,4 ab	50 a
S2	2,65 bc	402 ab	519 a	116 a	-2,34 a	710 a	8,8 b	5,2 b	56 b
S3	2,14 a	412 b	499 a	87 a	-2,74 a	679 a	7,2 a	3,8 a	49 a
S4	2,96 c	374 a	525 a	150 a	-4,23 a	706 a	7,4 a	3,8 a	49 a
E	***	ns	***	***	ns	***	***	***	***
S	**	*	ns	ns	ns	ns	**	**	ns
E*S	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns

El análisis de la dinámica de macollaje para los distintos órdenes de macollos se realizó por especie debido a la existencia diferencial de diferentes órdenes de macollos en avena y en cebada. Considerando para cada especie, observamos en el caso de avena que la TAM presentó diferencias ($p \leq 0,001$) entre los distintos órdenes de macollos (Cuadro 3.2), siendo los primarios los que aparecieron más rápidamente. Por otro lado, el momento en el que se alcanzó el número máximo de macollos fue significativamente más rápido en los primarios (345 $^{\circ}\text{Cd}$) que en las restantes categorías, además de mantenerse por más tiempo (185 $^{\circ}\text{Cd}$). El número máximo de macollos formados fue superior en los primarios ($p \leq 0,001$), alcanzando una considerable producción y contribución de macollos al final del ciclo del cultivo con un 55% de supervivencia. Las restantes categorías no alcanzaron a llegar al final del ciclo del cultivo (Figura 3.6).

Cuadro 3.2. Tasa de aparición de macollos ($TAM, 10^{-2} \text{ mac pl}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), “c” momento en el cual se alcanzó el máximo número de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), “d” momento de comienzo de la mortandad de macollos (Cd°), duración del máximo número de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), tasa de mortandad de macollos ($TMM, 10^{-2} \text{ mac pl}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), “f” momento en el que finalizó la mortandad de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$), número máximo de macollos ($NMM, \text{ mac pl}^{-1}$), número final de macollos por planta ($NFM, \text{ mac pl}^{-1}$), y supervivencia de macollos ($Sup, \%$), considerando las 4 fechas de siembra y las distintas categorías de vástagos (M I: macollos primarios; M II: macollos secundarios; M III: macollos terciarios y M IV: macollos cuaternarios) para avena (Av). Al pie se

detalla el resultado del análisis de varianza para los factores categoría de vástago (C), fecha de siembra (S), y sus interacciones. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$).

Av	TAM	c	d	DMNM	TMM	f	NMM	NFM	Sup.
M I	1,45 c	345 a	530 a	185 b	-1,87 ab	661 a	3,9 c	2,2 b	55 b
M II	0,66 b	427 b	503 a	76 a	-2,50 a	595 a	2,1 b	0,1 a	3 a
M III	0,42 ab	454 b	512 a	58 a	-1,87 ab	575 a	1,1 a	0 a	0 a
M IV	0,28 a	463 b	547 a	84 a	-1,49 b	615 a	1,0 a	0 a	0 a
S1	0,72 a	414 a	556 b	142 b	-1,97 a	646 b	1,9 a	0,5 a	14 a
S2	0,83 a	409 a	533 b	124 ab	-2,26 a	613 ab	2,5 b	0,9 a	22 a
S3	0,72 a	431 a	512 ab	81 ab	-2,16 a	615 ab	2,3 ab	0,7 a	18 a
S4	0,97 a	397 a	457 a	60 a	-1,78 a	557 a	2,3 ab	0,7 a	18 a
C	***	***	ns	***	*	ns	***	***	***
S	ns	ns	**	*	ns	*	***	ns	ns
C*S	ns	**	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns

La dinámica de macollos en cebada se manifestó diferente en relación a avena, presentando las categorías de los macollos diferencias significativas ($p \leq 0,001$) en los momentos que alcanzaron el máximo número de macollos (Cuadro 3.3). Al igual que avena, no existieron diferencias estadísticas ($p > 0,10$) entre los órdenes de los macollos para el comienzo de la mortalidad de los mismos. La duración del número máximo de macollos fue mayor en los primarios ($p \leq 0,001$), como en el caso de la avena. Otra variable evaluada fue la tasa de mortalidad de macollos, siendo notorio la baja mortandad en los macollos primarios en relación al resto de los macollos. No existieron diferencias entre categorías de macollos en el período de finalización de la muerte de macollos ($p > 0,10$). Es de destacar las diferencias en el número máximo de macollos primarios (3,8 mac pl^{-1}), y la gran cantidad de los mismos que alcanzaron ser fértiles al final del cultivo con un 98% de supervivencia. No existieron diferencias de supervivencia entre los secundarios y terciarios con aproximadamente un 50% de mortandad, en contraste con avena en donde la mayoría no sobrevivieron.

Cuadro 3.3. Tasa de aparición de macollos (TAM, 10^{-2} mac pl^{-1} $^{\circ}Cd^{-1}$), “c” momento en el cual se alcanzó el máximo número de macollos ($^{\circ}Cd$), “d” momento de comienzo de la mortandad de macollos ($^{\circ}Cd$), duración del máximo número de macollos (DMNM, $^{\circ}Cd$), tasa de mortandad de macollos (TMM, 10^{-2} mac pl^{-1} $^{\circ}Cd^{-1}$), “f” momento en el que finalizó la mortandad de macollos ($^{\circ}Cd$), número máximo de macollos (NMM mac pl^{-1}), número final de macollos por planta (NFM, mac pl^{-1}), y supervivencia de macollos (Sup, %), considerando las 4 fechas de siembra y las distintas categorías de vástagos (M I: macollos primarios; M II: macollos secundarios; M III: macollos terciarios y M IV: macollos cuaternarios) para cebada (Cb). Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores categoría de vástago (C), fecha de siembra (S), y sus interacciones. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna,

letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$).

Cb	TAM	c	d	DMNM	TMM	f	NMM	NFM	Sup.
M I	2 d	274 a	640 a	366 c	-0,09 b	721 a	3,78 d	3,72 d	98 c
M II	0,98 c	431 b	639 a	208 b	-2,07 a	751 a	2,97 c	1,63 c	54 b
M III	0,53 b	465 b	633 a	167 b	-1,42 a	720 a	1,71 b	0,89 b	51 b
M IV	0,3 ab	512 c	639 a	127 b	-2,27 a	683 a	1,03 a	0,09 a	9 a
S1	0,95 ab	399 a	638 ab	239 b	-1,37 a	717 a	2,34 a	1,66 ab	59 ab
S2	0,97 ab	432 ab	655 ab	223 ab	-1,62 a	724 a	2,56 a	1,91 b	68 b
S3	0,79 a	446 b	588 a	142 a	-1,61 a	677 a	2,3 a	1,36 a	42 a
S4	1,09 b	406 ab	670 b	264 b	-1,26 a	754 a	2,31 a	1,38 a	42 a
C	***	***	ns	***	***	ns	***	***	***
S	**	*	*	*	ns	ns	ns	**	**
C*S	ns	*	ns	ns	*	ns	*	*	**

El número final de macollos presentó un alto grado de correlación con el número máximo de macollos logrado, sea para el número total de macollos como para el conjunto de categorías (Figura 3.7a). Sin embargo, la relación entre ambas variables se posicionó por debajo de la relación 1:1 (Figura 3.7a), indicando la relevancia de la mortalidad de macollos como variable moduladora del número final de macollos establecidos. De hecho, el porcentaje de supervivencia de macollos fue un determinante del número de macollos finales (Figura 3.7b).

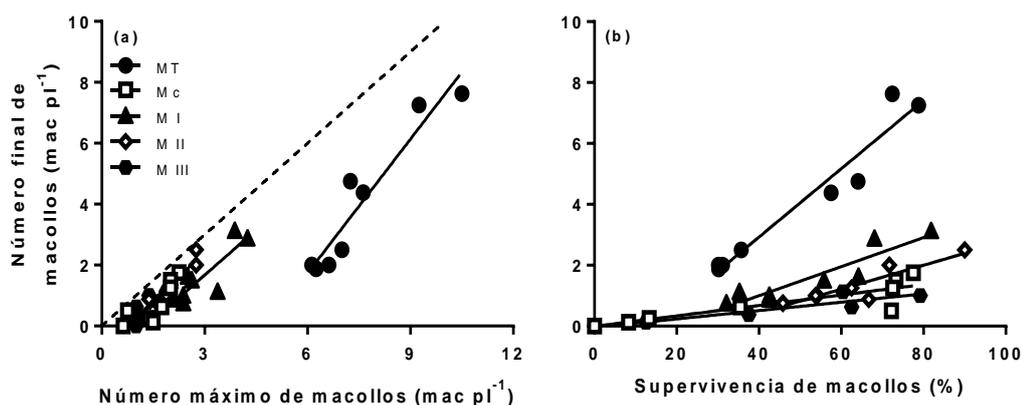


Figura 3.7. Relación entre el número final de macollos totales (MT), del coleoptile (Mc), primarios (M I), secundarios (M II) y terciarios (M III) y el número máximo de macollos (a) y el porcentaje de su supervivencia. Datos promedio de las repeticiones para el cultivar de avena y de cebada en cuatro fechas de siembra. En (a) la línea de puntos representa la relación 1:1. La líneas llenas indican los ajustes del análisis de regresión, donde en (a): $y_{MT} = 1,47x - 7,07$ $r^2 = 0,91$ $p \leq 0,001$, $y_{Mc} = 0,91x - 0,65$ $r^2 = 0,66$ $p \leq 0,01$, $y_{M I} = 0,99x - 1,29$ $r^2 = 0,74$ $p \leq 0,01$, $y_{M II} = 1,19x - 1,09$ $r^2 = 0,89$ $p \leq 0,001$, $y_{M III} = 1,14x - 0,88$ $r^2 = 0,71$ $p \leq 0,01$, y en (b): $y_{MT} = 11,23x - 1,60$ $r^2 = 0,94$ $p \leq 0,001$; $y_{Mc} = 1,88x - 0,06$ $r^2 = 0,79$ $p \leq 0,01$, $y_{M I} = 4,62x - 0,81$ $r^2 = 0,82$ $p \leq 0,001$, $y_{M II} = 3,99x - 1,17$ $r^2 = 0,88$ $p \leq 0,001$, $y_{M III} = 1,44x - 0,05$ $r^2 = 0,86$ $p \leq 0,001$.

3.3.2. Dinámica foliar

El número de hojas en el vástago principal presentó diferencias estadísticas entre ambas especies respecto al número final de hojas del vástago principal, siendo cebada la que produjo mayor cantidad de hojas (11,3 vs 10,5). La tasa de aparición de hojas del vástago principal (hojas día⁻¹ y hojas °Cd⁻¹) resultó ser inferior en avena respecto a cebada (Cuadro 3.4), con diferencias estadísticamente significativas entre ellas ($p \leq 0,001$). En consecuencia, cebada presentó un filocrono promedio menor que avena considerando el vástago principal ($p \leq 0,01$) (68 vs 74 °Cd). Evaluando las fechas de siembra, el NFH fue superior en la fecha 2 con 11,6 hojas. La TAH (hojas día⁻¹) resultó más alta en las fechas 2 y 4, a su vez la fecha 1 registró el menor valor generando 0,178 hojas día⁻¹.

Cuadro 3.4. Número final de hojas (NFH), tasa de aparición de hojas (TAH, hojas día⁻¹ u hojas °Cd⁻¹) y filocrono (°Cd hoja⁻¹) del vástago principal en avena (Av) y cebada (Cb) considerando las 4 fechas de siembra. Se detallan los valores promedio para los efectos principales. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores especie (E), fecha de siembra (S), y sus interacciones. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$).

	NFH	TAH (hojas día ⁻¹)	TAH (hojas °Cd ⁻¹)	Filocrono
Av	10,5 a	0,1881 ^a	0,0136 a	73,8 b
Cb	11,3 b	0,2018 b	0,0147 b	68,4 a
S1	10,5 a	0,1786 a	0,0139 ab	72,4 ab
S2	11,6 b	0,2023 c	0,0145 b	69,5 a
S3	10,9 a	0,1900 b	0,0138 a	72,7 b
S4	10,7 a	0,2090 c	0,0144 b	69,7 ab
E	***	***	***	***
S	***	***	**	*
E*S	***	**	**	**

Debido a que los órdenes de macollos difirieron entre especies (Figura 3.5, 3.6), el análisis de la aparición de hojas en cada categoría de macollos se analizó en avena y cebada por separado. La aparición de hojas presentó una dinámica lineal en avena y en cebada en todas las categorías de macollos evaluadas (Figuras 3.8 y 3.9). Para el caso de avena, el NFH presentó diferencias significativas entre categorías ($p \leq 0,001$) en todas las fechas de siembra. El NFH fue sustancialmente mayor en el vástago principal, a continuación los macollos primarios, secundarios, terciarios y cuaternarios respectivamente (Cuadro 3.5 y Figura 3.8). La TAH (hojas °Cd⁻¹) fue superior en el vástago principal ($p \leq 0,001$) respecto a los macollos. El filocrono presentó diferencias entre las categorías ($p \leq 0,001$), el filocrono del vástago principal fue notoriamente menor (74 °Cd). Los macollos primarios fueron aumentando el filocrono según la hoja del vástago principal que los originó, ya sea la primera (98 °Cd), la segunda (101 °Cd) o

la tercera (114 °Cd). El filocrono del macollo del coleoptile (Mc.1) presentó en promedio el menor valor (90 °Cd).

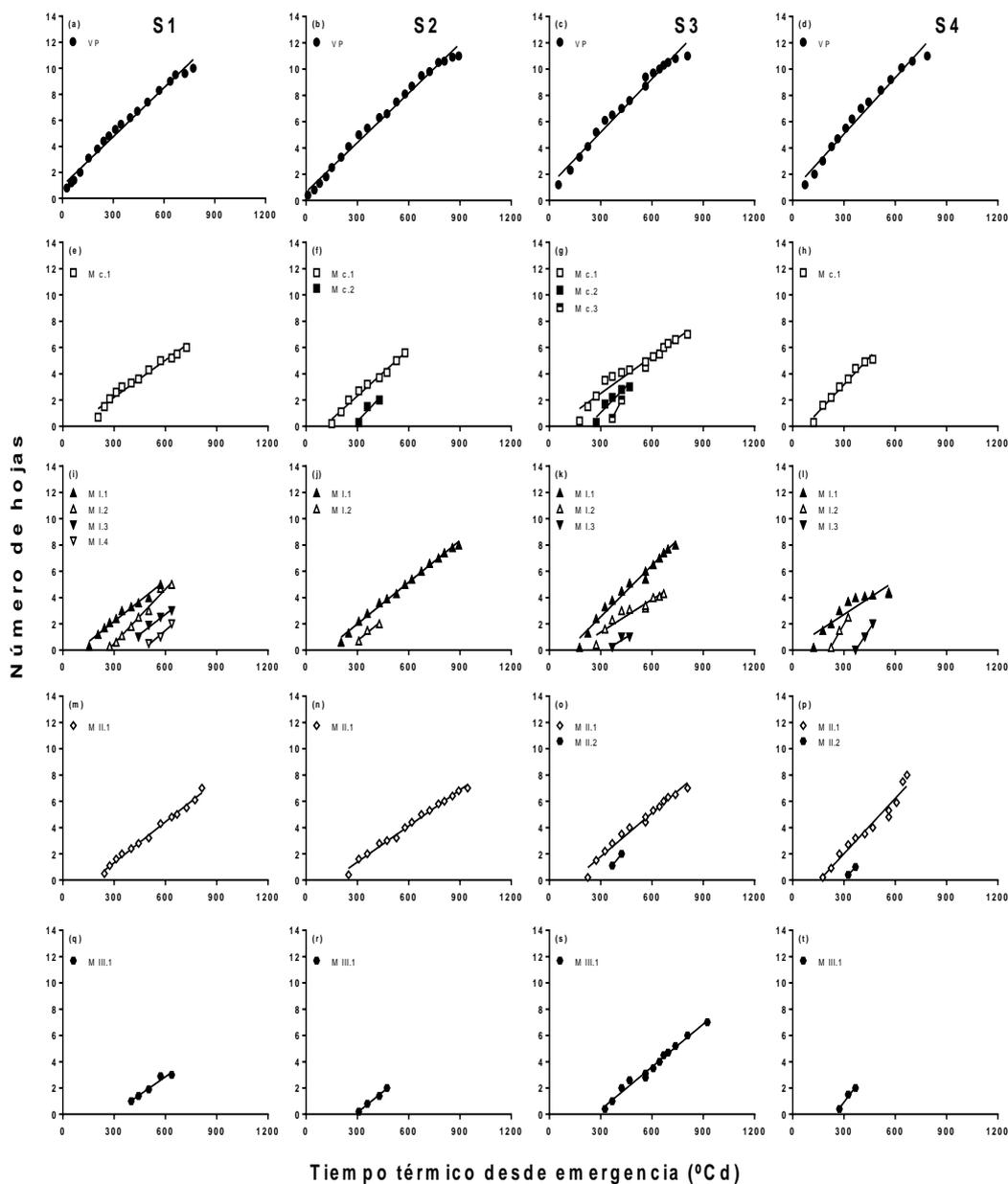


Figura 3.8. Número de hojas en el vástago principal (VP, a-d) y en los macollos del coleoptile (Mc, e-h), primarios (M I.x, i-l), secundarios (M II.x, m-p) y terciarios (M III.x, q-t) (dentro de cada orden de macollo el segundo dígito indica el número de suborden) en función del tiempo térmico desde la emergencia del cultivo de avena en la primera (S1, a, e, i, m, q), segunda (S2, b, f, j, n, r), tercera (S3, c, g, h, o, s) y cuarta (S4, d, h, l, p, t) fecha de siembra. Ejemplo considerando la planta 1 de la repetición 4. Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 2. Los parámetros de los ajustes de regresión promedio de las repeticiones se resumen en el Cuadro 3.5. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$.

Cuadro 3.5. Número final de hojas (NFH), tasa de aparición de hojas (TAH, hojas día⁻¹ u hojas °Cd⁻¹) y filocrono (°Cd hoja⁻¹) en avena considerando el vástago principal y cada una de las categorías de macollos (primarios, secundarios, terciarios y cuaternarios) en las 4 fechas de siembra. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores fecha de siembra (S) categoría de estructura (C), y su interacción. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$).

	NFH	TAH (hojas día ⁻¹)	TAH (hojas °Cd ⁻¹)	Filocrono
Fecha 1				
VP	9,38 e	0,1693 a	0,0132 c	75,78 a
Mc	4,01 bc	0,1592 a	0,0129 bc	78,62 ab
M I.1	6,63 d	0,1403 a	0,0104 abc	97,12 ab
M I.2	5,60 cd	0,1366 a	0,0099 a	102,14 ab
M I.3	2,51 ab	0,1423 a	0,0100 ab	109,66 ab
M II.1	4,05 bc	0,1345 a	0,0100 ab	107,24 ab
M III.1	2,80 ab	0,1275 a	0,0089 a	114,49 b
M IV.1	1,62 a	0,1318 a	0,0089 a	115,25 b
Fecha 2				
VP	11,13 e	0,1895 b	0,0136 d	73,96 a
Mc	6,38 c	0,1536 ab	0,0105 bc	95,94 abc
M I.1	8,38 d	0,1608 ab	0,0112 c	89,57 ab
M I.2	7,25 cd	0,1459 a	0,0103 abc	97,98 abc
M I.3	3,28 b	0,1380 a	0,0095 abc	106,76 bcd
M II.1	3,46 b	0,1257 a	0,0084 a	125,11 d
M III.1	1,07 a	0,1430 a	0,0087 ab	118,88 cd
Fecha 3				
VP	10,88 d	0,1879 b	0,0137 b	73,06 a
Mc	5,71 c	0,1435 a	0,0105 a	98,87 ab
M I.1	7,38 c	0,1430 a	0,0106 a	97,52 ab
M I.2	7,00 c	0,1348 a	0,0099 a	102,60 ab
M I.3	3,23 b	0,1354 a	0,0098 a	107,33 b
M II.1	3,30 b	0,1459 ab	0,0105 a	97,34 ab
M III.1	1,09 a	0,1470 ab	0,0102 a	98,24 ab
Fecha 4				
VP	10,63 d	0,2058 b	0,0138 b	72,56 a
Mc	4,63 b	0,1622 ab	0,0117 ab	88,94 a
M I.1	7,05 c	0,1529 a	0,0094 a	108,25 ab
M I.2	7,00 c	0,1687 ab	0,0100 ab	102,49 ab
M I.3	2,44 a	0,1269 a	0,0086 a	130,68 b
M II.1	2,29 a	0,1524 a	0,0113 ab	95,61 ab
M III.1	1,07 a	0,1371 a	0,0091 a	109,50 ab
Siembra				
19/09	4,64 a	0,1437 a	0,0106 a	99,20 a
10/10	5,91 c	0,1514 ab	0,0103 a	100,87 a
01/11	5,68 bc	0,1495 ab	0,0109 a	95,36 a
20/11	5,19 ab	0,1619 b	0,0108 a	98,48 a

<i>Categoría</i>				
<i>VP</i>	<i>10,50 d</i>	<i>0,1881 b</i>	<i>0,0136 c</i>	<i>73,84 a</i>
<i>M I.1</i>	<i>7,36 c</i>	<i>0,1493 a</i>	<i>0,0104 ab</i>	<i>98,11 bc</i>
<i>M I.2</i>	<i>6,71 c</i>	<i>0,1465 a</i>	<i>0,0100 ab</i>	<i>101,30 bc</i>
<i>M I.3</i>	<i>2,86 a</i>	<i>0,1357 a</i>	<i>0,0095 a</i>	<i>113,61 c</i>
<i>M II.1</i>	<i>3,28 a</i>	<i>0,1396 a</i>	<i>0,0100 ab</i>	<i>106,33 bc</i>
<i>M III.1</i>	<i>2,13 a</i>	<i>0,1478 a</i>	<i>0,0099 ab</i>	<i>103,64 bc</i>
<i>M IV.1</i>	<i>1,98 a</i>	<i>0,1376 a</i>	<i>0,0093 a</i>	<i>110,23 bc</i>
<i>Mc</i>	<i>5,33 b</i>	<i>0,1558 a</i>	<i>0,0115 b</i>	<i>89,79 ab</i>
<i>S</i>	<i>***</i>	<i>**</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
<i>C</i>	<i>***</i>	<i>***</i>	<i>***</i>	<i>***</i>
<i>S*C</i>	<i>**</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

En cebada, a diferencia de avena, el número final de hojas del vástago principal fue mayor en las fechas 1 y 2 ($p \leq 0,001$). El NFH presentó diferencias significativas ($p \leq 0,001$) entre los distintos órdenes de vástagos (Cuadro 3.6 y Figura 3.9), siendo el vástago principal superior en todas las fechas de siembra, posteriormente los macollos primarios, secundarios, terciarios y finalmente cuaternarios. La TAH (hojas día⁻¹) resultó notablemente superior en el vástago principal, con valores hasta un 50% superior a la TAH de los macollos.

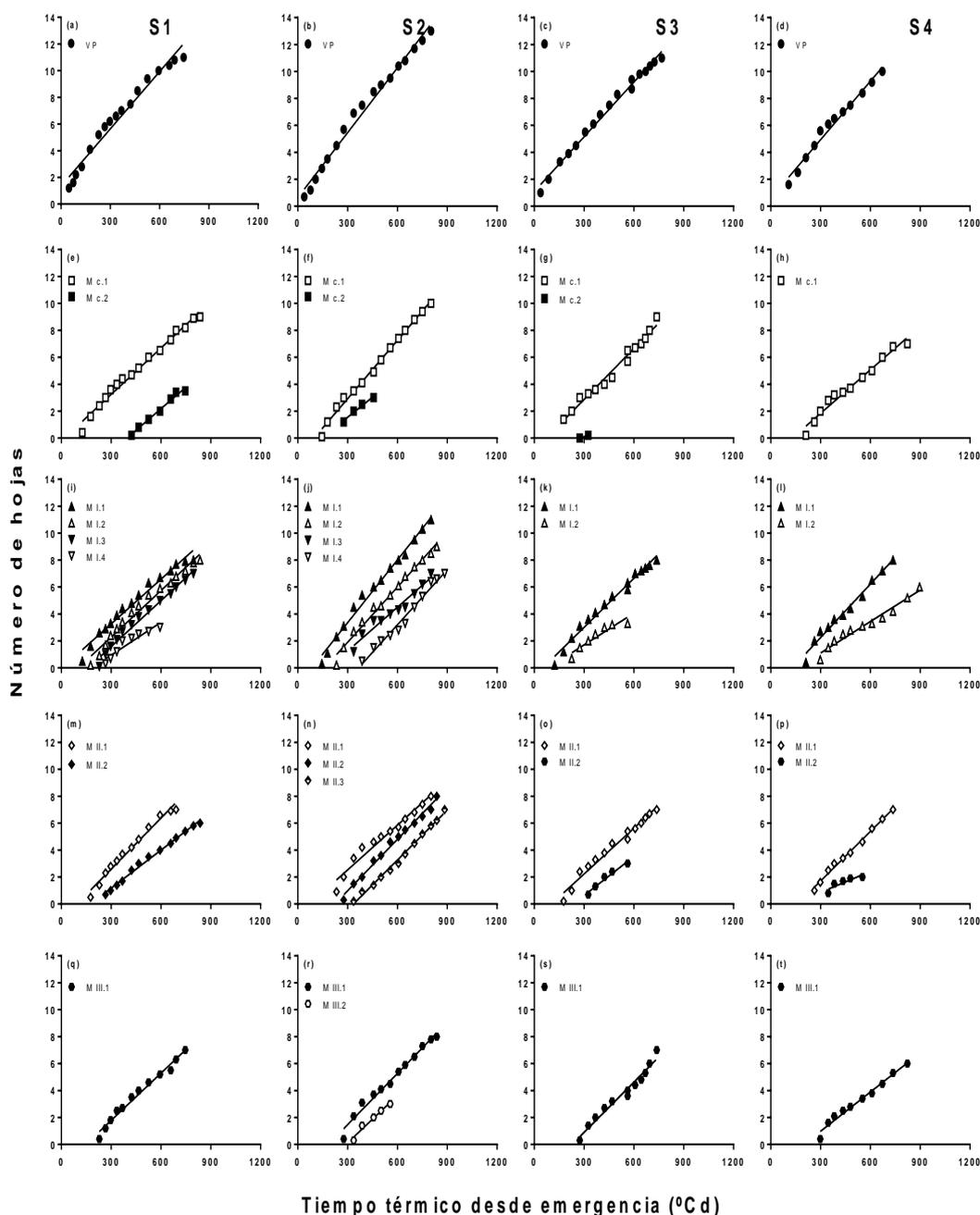


Figura 3.9. Número de hojas en el vástago principal (VP, a-d) y en los macollos del coleoptile (Mc, e-h), primarios (M I.x, i-l), secundarios (M II.x, m-p) y terciarios (M III.x, q-t) (dentro de cada orden de macollo el segundo dígito indica el número de suborden) en función del tiempo térmico desde la emergencia del cultivo de cebada en la primera (S1, a, e, i, m, q), segunda (S2, b, f, j, n, r), tercera (S3, c, g, h, o, s) y cuarta (S4, d, h, l, p, t) fecha de siembra. Ejemplo considerando la planta 1 de la repetición 4. Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 2. Los parámetros de los ajustes de regresión promedio de las repeticiones se resumen en el Cuadro 3.6. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$.

Cuadro 3.6. Número final de hojas (NFH), tasa de aparición de hojas (TAH, hojas día⁻¹ u hojas °Cd⁻¹) y filocrono (°Cd hoja⁻¹) en cebada considerando el vástago principal y cada una de las categorías de macollos (primarios, secundarios, terciarios y cuaternarios) en las 4 fechas de siembra. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores fecha de siembra (S), categoría de estructura (C), y su interacción. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$).

	NFH	TAH (hojas día ⁻¹)	TAH (hojas °Cd ⁻¹)	Filocrono
Fecha 1				
VP	11,63 d	0,1878 c	0,0145 c	69,09 a
Mc	4,38 ab	0,1472 ab	0,0108 ab	93,03 bc
M I.1	8,50 c	0,1653 b	0,0123 bc	81,86 ab
M I.2	7,63 c	0,1600 b	0,0118 bc	84,96 ab
M I.3	7,00 bc	0,1553 b	0,0113 ab	88,88 b
M II.1	6,77 c	0,1552 b	0,0112 ab	89,69 b
M II.2	6,63 bc	0,1483 ab	0,0105 ab	96,63 bc
M III.1	6,88 bc	0,1493 ab	0,0105 ab	95,23 bc
M IV.1	2,56 a	0,1295 a	0,0099 a	110,05 c
Fecha 2				
VP	12,00 e	0,2150 d	0,0154 d	65,03 a
Mc	9,63 d	0,1905 bcd	0,0131 bc	77,82 ab
M I.1	9,63 d	0,2079 cd	0,0143 cd	70,53 ab
M I.2	8,50 bc	0,1868 bcd	0,0128 bc	78,26 ab
M I.3	7,25 bc	0,1735 ab	0,0120 ab	84,08 bc
M II.1	7,88 bc	0,1848 bcd	0,0127 abc	79,16 ab
M II.2	6,81 b	0,1806 abc	0,0125 abc	81,00 ab
M III.1	6,88 b	0,1711 ab	0,0119 ab	85,79 bc
M IV.1	4,71 a	0,1498 a	0,0106 a	97,96 c
Fecha 3				
VP	10,88 e	0,1921 d	0,0154 d	72,45 a
Mc	8,63 d	0,1656 cd	0,0127 cd	82,59 ab
M I.1	8,13 cd	0,1714 cd	0,0122 cd	78,98 ab
M I.2	7,13 cd	0,1627 cd	0,0121 cd	82,70 ab
M I.3	6,63 cd	0,1558 bc	0,0117 cd	86,18 ab
M II.1	6,29 c	0,1445 bc	0,0106 bc	95,10 bc
M II.2	3,68 b	0,1482 bc	0,0107 bc	95,15 bc
M III.1	3,36 ab	0,1279 ab	0,0092 ab	110,69 cd
M IV.1	1,19 a	0,1102 a	0,0078 a	128,99 d
Fecha 4				
VP	10,75 e	0,2122 d	0,0150 d	66,96 a
Mc	8,17 d	0,1889 bc	0,0127 bcd	80,28 ab
M I.1	8,13 d	0,1978 bc	0,0136 cd	73,64 ab
M I.2	7,25 cd	0,1879 bc	0,0123 bcd	81,23 ab
M I.3	6,19 bc	0,1641 ab	0,0101 ab	101,55 ab
M II.1	6,41 cd	0,1602 ab	0,0098 ab	103,71 bc
M II.2	4,51 ab	0,1379 a	0,0084 a	130,30 c
M III.1	3,66 a	0,1485 a	0,0097 ab	109,18 bc

<i>M IV.1</i>	2,95 <i>a</i>	0,1641 <i>ab</i>	0,0108 <i>abc</i>	93,09 <i>ab</i>
Siembra				
<i>19/09</i>	6,97 <i>b</i>	0,1554 <i>a</i>	0,0114 <i>a</i>	89,80 <i>b</i>
<i>10/10</i>	8,14 <i>c</i>	0,1846 <i>c</i>	0,0128 <i>b</i>	79,89 <i>a</i>
<i>01/11</i>	6,25 <i>a</i>	0,1532 <i>a</i>	0,0112 <i>a</i>	92,44 <i>b</i>
<i>20/11</i>	6,46 <i>ab</i>	0,1734 <i>b</i>	0,0114 <i>a</i>	93,52 <i>b</i>
Categoría				
<i>VP</i>	11,31 <i>e</i>	0,2018 <i>e</i>	0,0147 <i>f</i>	68,38 <i>a</i>
<i>M I.1</i>	8,59 <i>d</i>	0,1856 <i>d</i>	0,0132 <i>e</i>	76,25 <i>ab</i>
<i>M I.2</i>	7,63 <i>cd</i>	0,1743 <i>cd</i>	0,0123 <i>de</i>	81,79 <i>bc</i>
<i>M I.3</i>	6,77 <i>c</i>	0,1621 <i>bc</i>	0,0112 <i>bcd</i>	90,17 <i>cd</i>
<i>M II.1</i>	7,03 <i>c</i>	0,1612 <i>bc</i>	0,0111 <i>bc</i>	91,92 <i>cd</i>
<i>M II.2</i>	5,42 <i>b</i>	0,1537 <i>ab</i>	0,0105 <i>ab</i>	100,77 <i>de</i>
<i>M III.1</i>	5,21 <i>b</i>	0,1493 <i>ab</i>	0,0103 <i>ab</i>	100,16 <i>de</i>
<i>M IV.1</i>	2,97 <i>a</i>	0,1392 <i>a</i>	0,0099 <i>a</i>	107,38 <i>e</i>
<i>Mc</i>	7,68 <i>cd</i>	0,1728 <i>cd</i>	0,0122 <i>cde</i>	83,43 <i>bc</i>
<i>S</i>	***	***	***	***
<i>C</i>	***	***	***	***
<i>S*C</i>	***	*	**	***

En resumen, la fecha de siembra, la especie y el orden de vástago fueron moduladores de la dinámica foliar y del NFH establecidas. Dentro de cada fecha de siembra, el NFH aparecidas en el vástago principal fue mayor y el filocrono fue menor en cebada que en avena. A su vez, en ambas especies cuanto mayor fue el orden de vástago, menor fue el NFH (dentro de cada fecha de siembra) y menor la tasa de aparición de dichas hojas (Cuadro 3.5 y 3.6). De forma tal que se estableció una relación negativa entre el NFH y el filocrono dado que cuanto más avanzado el orden, mayor tendió a ser el filocrono de las hojas ($p \leq 0,001$) (Figura 3.10a, 3.10b, donde en el análisis solo se consideraron aquellos vástagos con un número final de hojas >5 - *i.e.* vástagos potencialmente fértiles-). Por consiguiente, el tiempo térmico hasta la aparición de la última hoja estuvo dado tanto por diferencias entre vástagos en el NFH y su filocrono, sin que ninguna de ambas variables explicara por sí sola las diferencias en fenología (Figura 3.10c-f).

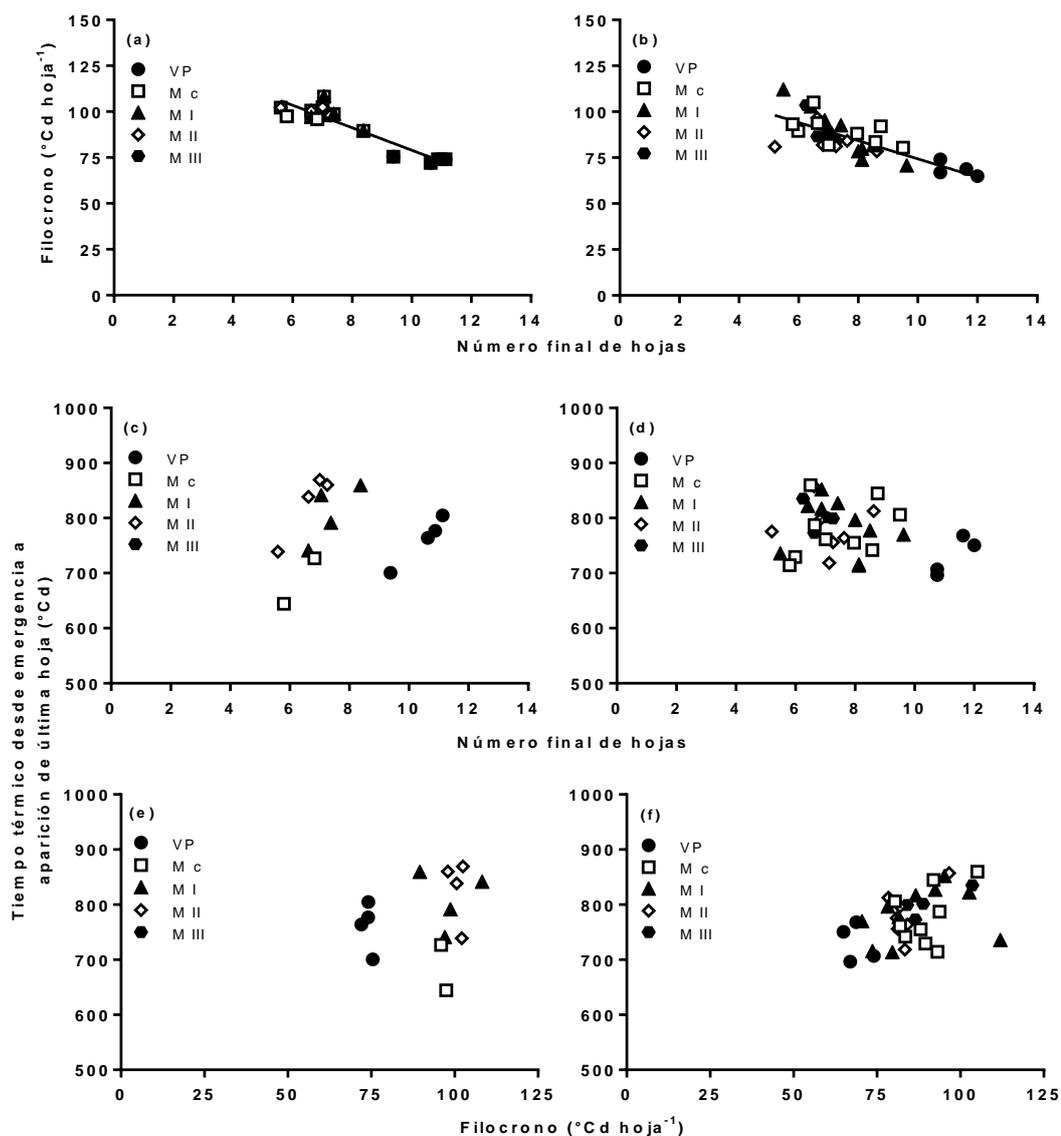


Figura 3.10. Relación entre el filocrono y el número final de hojas (a, b), entre el tiempo térmico hasta aparición de la última hoja y el número final de hojas (c, d), y el filocrono (e, f) en avena (a, c, e) y cebada (b, d, f) para las 4 fechas de siembra en el vástago principal y los distintos órdenes de macollos (consideraron aquellos vástagos con un número final de hojas >5 - i.e. vástagos potencialmente fértiles-): macollos del coleoptile (Mc), primarios (M I), secundarios (M II) y terciarios (M III).

3.3.3. Sincronía entre la aparición de hojas y macollos

En promedio en cebada aparecieron mayor número de macollos por hoja en comparación con avena (1,87 vs 1,66 macollos hojas⁻¹, respectivamente). En avena la coordinación entre la aparición de hojas y macollos no mostró diferencias significativas ($p > 0,10$) entre las fechas de siembra (Figura 3.11). En cebada sí existieron diferencias significativas ($p \leq 0,01$) entre las fechas de siembra, resultando un aumento de la sincronía a medida que se atrasaba la fecha de siembra (Figura 3.11).

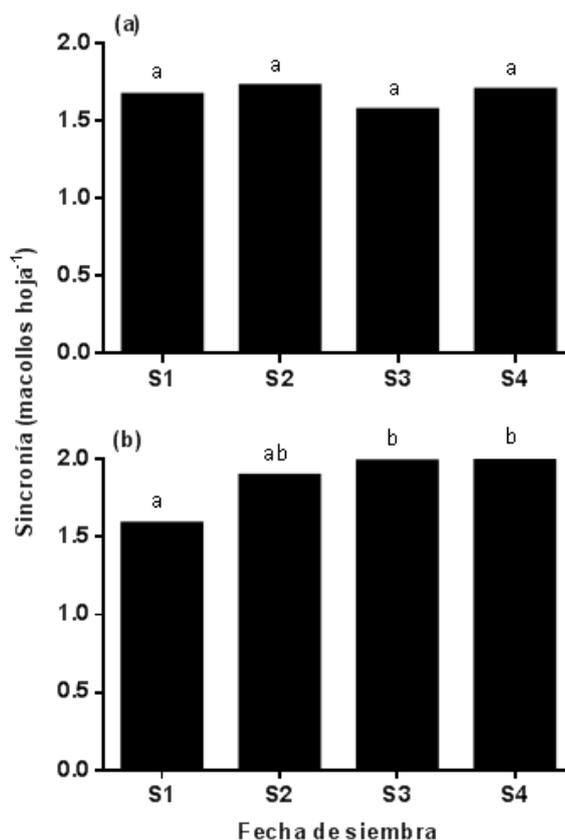


Figura 3.11. Sincronía entre la aparición de macollos totales y del número de hojas del tallo principal (macollos hojas⁻¹), para las 4 fechas de siembra (S1: 19/9, S2: 10/10, S3: 1/11 y S4: 20/11) en avena (a) y cebada (b). Dentro de cada especie, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas diferentes (test de Tukey, $p \leq 0,05$).

3.3.4. Plastocrono

Cebada presentó mayor tasa de aparición de primordios foliares (TAP), y por ende menor plastocrono, que avena (Cuadro 3.7), con una TAP de 0,02 primordios foliares °Cd⁻¹, y registros de valores de plastocrono cercanos a 50 °Cd por primordio (Cuadro 3.7).

Cuadro 3.7. Tasa de aparición de primordios foliares (TAP, 10⁻² primordios °Cd⁻¹) y plastocrono (°Cd primordio⁻¹), considerando las 4 fechas de siembra, vástagos principales (VP) y macollos primarios (M I.1 y M I.2). Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para los factores especie (E), categoría de vástago (C), fecha de siembra (S), y sus interacciones. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (test de Tukey, $p \leq 0,05$).

	TAP	Plastocrono
Av	1,97 a	51,23 a
Cb	2,05 b	48,95 b

	VP	1,99 a	51,13 b
	M I.1	2,00 a	50,14 ab
	M I.2	2,05 a	49,01 a
Av	S1	1,96 ab	50,91 ab
	S2	1,87 a	55,09 b
	S3	1,97 ab	50,80 ab
	S4	2,09 b	48,13 a
Cb	S1	2,08 b	48,37 a
	S2	2,05 ab	48,80 a
	S3	2,04 ab	49,18 a
	S4	2,03 ab	49,46 a
	E	*	***
	S	ns	**
	C	ns	*
	E*S	*	**
	E*C	ns	ns
	S*C	ns	ns
	E*S*C	ns	ns

La TAP en avena tendió a aumentar con retrasos en la fecha de siembra, pero sin una tendencia definida, mientras que en cebada no presentó modificaciones significativas entre fechas de siembra. Evaluando las distintas categorías de vástagos, existieron diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre vástago principal y macollos primarios, resultando mayor el plastocrono en el VP respecto al M I.2.; la tendencia inversa se observó para TAP pero sin que los resultados arrojen valores estadísticamente significativos (Cuadro 3.7).

3.4. DISCUSIÓN

En el presente capítulo se analizó la dinámica de macollaje y de aparición de hojas en un cultivar de avena y de cebada expuestos a fechas de siembra contrastantes. Fue manifiesta la diferencia de avena y cebada en las tasas de aparición de hojas y macollos (mayores en cebada). Así también resultó diferente entre especies el filocrono, el cual fue superior en avena con valores similares a los obtenidos en otros estudios (Sonego 1999 y 2000, Peltonen-Sainio y Rajala, 2007), pero sin variaciones entre las fechas de siembra evaluadas. Sonego (2000), en Nueva Zelanda, al comparar fechas de siembra encontró marcadas diferencias en los filocronos, registrando en promedio, según los cultivares, valores desde 137 a 71 °Cd hoja⁻¹ de abril a noviembre respectivamente. Si contrastamos las fechas de siembra de septiembre y noviembre, los resultados menores de esa publicación son muy semejantes con las de nuestro estudio, variando entre 87 y 71 °Cd hoja⁻¹ respectivamente frente a los 74 °Cd hoja⁻¹ del estudio. Para el caso de cebada, tampoco existieron diferencias entre los filocronos agrónomicamente relevantes entre fechas de siembra, con valores desde los 65 a 71 °Cd. Los valores registrados en promedio para todas las fechas de siembra,

considerando el vástago principal fue de $68,4 \text{ } ^\circ\text{Cd hoja}^{-1}$, dentro del rango observado con las condiciones de crecimiento en Alaska con $64,5 \text{ } ^\circ\text{Cd}$ (Dofing y Karlsson, 1993), por Przulj (2013) en Serbia con un promedio de $75,7 \text{ } ^\circ\text{Cd hoja}^{-1}$ y así también por Frank y Bauer (1995) en Dakota del Norte con $77,2 \text{ } ^\circ\text{Cd}$. Comparando las distintas categorías de macollos, fue significativo el incremento del filocrono con el aumento en la categoría de macollo ($M \text{ I.1} < M \text{ I.2} < M \text{ I.3}$). Dichas diferencias en el valor de filocrono entre vástagos no tuvieron un correlato con diferencias en el plastocrono. Ni para cebada ni para avena se han publicado trabajos que hayan evaluado las diferencias en filocrono dentro de una misma planta entre el vástago principal y las distintas categorías de macollos, o su plastocrono. Solo los trabajos realizados por Skinner y Nelson (1994) en festuca y por Bos y Neuteboom (1998) en trigo han estudiado el tema, quienes hallaron, en forma semejante a lo observado aquí para avena y cebada, que cuanto mayor el orden de vástago mayor el filocrono. Baker *et al.* (1986) hipotizaron para trigo, a través de ensayos de fechas de siembra realizados a campo, que las diferencias entre vástagos en su valor de filocrono se debían a diferencias en el fotoperíodo medio explorado y concluyeron que cuanto mayor el fotoperíodo del día de la aparición de cada vástago, mayor su filocrono. Sin embargo, ensayos *ad hoc* realizados mediante aumentos artificiales en el fotoperíodo medio concluyeron que el fotoperíodo no es un factor modificador del valor de filocrono (Slafer *et al.*, 1994; Miralles y Richards, 2000). Los presentes datos obtenidos en avena y cebada permiten rechazar al fotoperíodo como factor modificador del filocrono dado que, si se toma como ejemplo al vástago principal, aumentos en el fotoperíodo (por retrasos en la fecha de siembra de septiembre a noviembre) no generaron modificaciones en el filocrono.

Los regímenes de fotoperíodo y los cultivares ejercen un efecto significativo sobre el número final de hojas (Slafer *et al.*, 1994). En nuestro ensayo para el caso de avena, se registró que el número final de hojas fue menor para la primera fecha de siembra (expuesta a un fotoperíodo menor). Para cebada se observaron resultados semejantes con otros estudios de trigo y cebada (Kirby *et al.*, 1980; Ellis *et al.*, 1984; Sonego *et al.*, 2000; Miralles *et al.*, 2001), donde las fechas tardías expuestas a fotoperíodos más largos fueron las que generaron menor número de hojas. Peltonen-Sainio (1994) concluyó que el número de hojas y el filocrono en avena decrecieron cuando el fotoperíodo aumentó. Contrariamente, Arduini *et al.* (2010) al analizar el número final de hojas en cebada observaron que no existieron diferencias entre fechas de siembra de otoño y primavera, pero sí entre especies. Las diferencias entre trabajos en lo que hace al impacto del fotoperíodo sobre el número final de hojas pueden estar asociadas a cambios en la sensibilidad fotoperiódica de los cultivares en estudio (Slafer *et al.*, 1994), al fotoperíodo medio explorado en los distintos ensayos o su interacción con factores tales como vernalización (Sasani *et al.*, 2009).

Un aspecto interesante a destacar es que pese a la diferencia entre el vástago principal y los diferentes órdenes de macollos en TAH, no hubo entre categorías de vástago diferencias significativas en la TAP. A nuestro entender, no hay trabajos previos en la literatura en los que se haya evaluado la TAP (o el plastocrono) entre distintos órdenes de vástagos en cebada o avena, ni en trigo. La TAP fue menor en avena que en cebada (y por consiguiente el plastocrono fue mayor en avena que en cebada).

La dinámica de los macollos fue analizada considerando la tasa de aparición de macollos, el número máximo de macollos logrados, la tasa de mortalidad de los macollos, y el número final de macollos por planta. La dinámica de macollaje presentó diferencias marcadas entre las especies. Cebada produjo una tasa de aparición de

macollos un 40% superior que avena, además sostuvo durante un período de tiempo mayor (90%) el máximo número de macollos. El número máximo de macollos fue significativamente superior en cebada, en tanto la tasa de mortalidad de los mismos fue similar en ambas especies, lo que generó una población de macollos un 186% mayor en cebada (6,34 vs 2,21 número final de macollos por planta), con una supervivencia de los mismos del 69%. García del Moral *et al.* (1995) obtuvieron valores de 34,3-42,7% de mortalidad de macollos, siendo más propensos a alcanzar los mayores valores de mortalidad los cultivares de cebada con mayor capacidad de macollaje; al contrario de lo registrado en el presente ensayo, donde avena a pesar de generar menor número de macollos, presentó mayor mortandad. De forma tal que el número final de macollos dependió tanto de la generación de vástagos como de su porcentaje de supervivencia, y fue el orden primario de macollos el que realizó el principal aporte tanto al número máximo como al número final de macollos logrados por planta frente al orden secundario y terciario.

Analizando la relación entre el número final de hojas de todas las categorías (vástago principal, macollos primarios, secundarios, etc.) y el filocrono se observó una relación negativa, en donde cuanto menor el NFH mayor el filocrono. En cebada aparecieron más macollos por hoja en comparación con avena (1,87 vs 1,66 macollos hojas⁻¹, respectivamente), además mostró un aumento de sincronía a medida que se atrasaba la fecha de siembra, contrario a la disminución que se origina como consecuencia de deficiencias nutricionales (Prystupa *et al.*, 2003; Abeledo *et al.*, 2004; Salvagiotti y Miralles, 2007). En avena no existieron cambios en la coordinación de aparición de hojas y de macollos en las distintas fechas de siembra. Alzueta *et al.* (2012) obtuvieron valores superiores en cebada respecto a trigo, registrando en promedio 1,3 y 0,9 macollos hojas⁻¹, respectivamente.

En ambos cultivos la dinámica de macollaje difirió entre las distintas categorías de macollos. En avena, los macollos primarios fueron los que más rápidamente se establecieron y sobrevivieron en un 55% (vale mencionar que solo esta categoría logró finalizar su ciclo en estado reproductivo). En el cultivo de cebada los macollos primarios persistieron en su mayoría (98%), a su vez los secundarios y terciarios manifestaron valores por encima del 50%, coincidiendo con Fraser *et al.* (1982), que trabajando con cultivares de trigo determinaron que la mortalidad era mayor en los macollos que emergían más tardíamente. Alzueta *et al.* (2012) determinaron que cebada presentó una tasa de mortalidad de macollos mayor que trigo, debido principalmente a la producción de categorías de macollos más lábiles (secundarios, terciarios). Berry *et al.* (2003) concluyeron, para trigo, que la aparición de macollos que luego no alcanzan el estado de vástago fértil genera una pérdida neta de biomasa que conduce a la reducción en el rendimiento potencial del cultivo. Trabajos realizados por Kirby y Jones (1977) en cebada están en línea con dicha conclusión. En el estudio aquí realizado, los macollos que no alcanzaron el estado de fértiles fueron aquellos de órdenes superiores, posicionados en el estrato inferior del canopeo y, por consiguiente, expuestos a bajos niveles de radiación incidentes que determinan que sean macollos con un aporte fotosintético no significativo. En los próximos capítulos se analizará el aporte que realizan a la biomasa los distintos órdenes de vástagos.

3.5. CONCLUSIONES

A raíz de los resultados obtenidos en este capítulo, podemos concluir que la dinámica foliar resultó significativamente diferente entre especies, en donde el cultivo de cebada registró las mayores TAH en relación a avena. En las dos especies el vástago principal presentó la mayor TAH respecto al resto de los órdenes de vástagos, dándose que cuanto mayor el orden de vástago menor su TAH (TAH en vástago principal > macollo primario > macollo secundario) y mayor su filocrono. Como consecuencia, el filocrono y el número final de hojas resultante fueron distintos tanto al contrastar ambas especies, como así también entre los órdenes de vástagos. De esta manera el momento a floración entre los distintos órdenes de vástagos no solo dependió de las diferencias entre ellos en cantidad de hojas diferenciadas, sino además de las diferencias en la tasa de aparición de esas hojas. Las diferencias en filocrono entre órdenes de vástagos no se reflejaron en diferencias en la diferenciación de primordios foliares (excepto para las condiciones más contrastantes evaluadas, donde el plastocrono VP > M I.2).

La dinámica de los macollos, fue igualmente diferente entre las especies, ya que cebada produjo mayor número de macollos con alta supervivencia de los macollos primarios, y supervivencia además de macollos secundarios y terciarios. En tanto avena logró llegar a cosecha con únicamente el 50% de los macollos primarios.

CAPÍTULO 4: DINÁMICA DE ACUMULACIÓN DE BIOMASA: EFECTOS DE LAS FECHAS DE SIEMBRA Y DE LA DISPONIBILIDAD DE NITRÓGENO

4.1. INTRODUCCIÓN

La producción de biomasa es una función del total de energía solar interceptada (Monteith, 1977), producto del proceso de fotosíntesis y cantidad de CO₂ asimilado menos las pérdidas por respiración. Los factores primarios que explican la biomasa total son la radiación solar absorbida y la eficiencia de utilización de esa energía para la fijación del CO₂ (Gardner *et al.*, 1985). Las hojas son los principales órganos encargados tanto de capturar la radiación como de convertirla, asimilación de carbono mediante, en biomasa. Inicialmente el área foliar aumenta a una tasa exponencial, siendo reducida al comienzo y por lo tanto la radiación interceptada no es significativa por varias semanas. La cantidad de radiación solar interceptada acumulada por el cultivo depende de la duración del ciclo y de la dinámica de intercepción de dicho ciclo, la cual está relacionada a la evolución del índice de área foliar (IAF) (Maddoni y Otegui, 1996). El IAF se forma con la aparición y crecimiento de las hojas y es producto del número de hojas y del tamaño de las mismas. Este es modificado por la temperatura ya que afecta al período de diferenciación de hojas en su duración, la tasa de aparición de las mismas y su tamaño (Cirilo y Andrade, 1994).

Las hojas aparecen a un ritmo a tiempo térmico constante denominado filocrono ($^{\circ}\text{Cd hoja}^{-1}$), siendo su inversa la tasa de aparición de hojas (hojas $^{\circ}\text{Cd}^{-1}$) tal como se detalló en el capítulo previo. La primera etapa de aparición de hojas corresponde al período denominado pre-macollaje. La segunda etapa, conocida como macollaje, se caracteriza por la aparición de macollos desde el interior de las vainas de las hojas, existiendo una concordancia entre la aparición de hojas y macollos. Este proceso se extiende por un tiempo, dependiendo de la disponibilidad de recursos, hasta el inicio de encañazón, en donde el destino de los recursos es orientado a la elongación de los tallos en lugar de generación de nuevos macollos. En el Capítulo 3 se analizó la dinámica de aparición de hojas y macollos en un cultivar de avena y otro de cebada. Uno de los resultados relevantes de dicho capítulo es que con el avance en el ciclo del cultivo se incrementa la proporción de macollos de órdenes superiores. A su vez, se observó que los macollos tardíos presentan menor número final de hojas y una tasa de aparición de hojas significativamente menor que la del vástago principal. Un aspecto a evaluar en el presente capítulo es cuanto contribuyen dichos macollos al establecimiento del área foliar del cultivo.

El macollaje es un proceso importante en el rendimiento de granos, porque a partir de macollos fértiles se producirán espigas/panojas, las cuales son uno de los componentes numéricos que definen el rendimiento. Por lo cual la iniciación y supervivencia de los macollos es crucial en la definición del rendimiento, por conformar al IAF y por conformar de manera directa a uno de los componentes numéricos del rendimiento. El desarrollo del área foliar de un cultivo anual cuyo órgano reproductivo de cosecha se posiciona en forma apical se detiene en floración, como es el caso de cultivos tales como trigo, avena y cebada. En un estudio con trigo, Power y Alesi (1978) atribuyeron el incremento del rendimiento de grano al efecto de la fertilización nitrogenada sobre el desarrollo de los macollos, por disminución de la mortalidad de los mismos logrando consecuentemente más espigas por hectárea. Aunque los macollos no reproductivos transloquen asimilados a los tallos sobrevivientes, las pérdidas en respiración y material estructural, especialmente pérdidas de agua disponibles para el llenado de granos son altas, mayormente para condiciones áridas o semiáridas (Richards *et al.*, 2002). De acuerdo a Lauer y Simmons

(1985) y Duggan *et al.* (2005), una reducción en el macollaje incrementa la oferta de asimilados para macollos fértiles por disminución de competencia interna.

Uno de los principales factores que condiciona la dinámica de acumulación de biomasa, y en consecuencia el rendimiento de grano en los cereales, es la fecha de siembra. Ésta establecerá los regímenes de temperatura, fotoperíodo y radiación (ambiente foto-termal) y la disponibilidad hídrica a las que las plantas estarán expuestas durante el ciclo. Asimismo, durante la temporada del cultivo, existen períodos críticos para la determinación del rendimiento. Se entiende por período crítico la etapa del ciclo del cultivo en la que mermas en la disponibilidad de recursos provocan las mayores pérdidas de rendimiento (por disminuir la tasa de crecimiento del cultivo durante dicha etapa; Arisnabarreta y Miralles, 2008). Para el caso de cebada, esta etapa para la definición de los componentes de rendimiento está definida durante el período alrededor de floración (Arisnabarreta y Miralles, 2008), siendo más específicamente, algunos días más tempranos que en trigo, y se ubica entre los 30 días anteriores y 5 días posteriores a floración (Fischer, 1985). Para el caso de avena se determinó el período crítico para la definición de rendimiento como aquel que abarca desde inicio de encañazón hasta anthesis (Mahadevan *et al.*, 2016).

El nitrógeno es el elemento clave para maximizar rendimientos en cereales y habitualmente limita la producción de los cultivos. Las extracciones de nitrógeno que realizan los granos de cebada y avena son de 15 y 20 kg N tn⁻¹, respectivamente (Ciampitti y García, 2007). Por lo tanto, un cultivo de cebada que produce 7 tn grano ha⁻¹, equivale a una extracción en torno a 105 kg N ha⁻¹. Cabe mencionar que para esta estimación no se estableció un contenido proteico determinado. Prystupa *et al.* (2008) establecieron la relación entre el contenido proteico de los granos y el cociente entre la disponibilidad inicial de nitrógeno en el suelo más el aportado por el fertilizante y el rendimiento obtenido. Así por ejemplo, para un contenido proteico del 10% la demanda es 22,1 kg nitrógeno por tonelada de grano, y para aumentar 2% el contenido proteico (alcanzar un 12%) será necesario aproximadamente el doble de nitrógeno (40 kg N tn⁻¹ grano).

4.1.1. La fecha de siembra

La fecha de siembra es uno de los principales factores de manejo que afectan la producción y calidad de los cereales (McLeod *et al.*, 1992; Dahlke *et al.*, 1993). La misma condiciona las características ambientales a las que estará expuesto el cultivo durante su ciclo principalmente temperatura (heladas, temperaturas máximas y mínimas), fotoperíodo, radiación y disponibilidad hídrica (evapotranspiración potencial). Del mismo modo incide sobre la dinámica de plagas, malezas y enfermedades que pueden eventualmente afectar al cultivo. En cultivos de cebada, avena y trigo el retraso de la fecha de siembra genera mermas en el rendimiento (Ciha, 1983). Por ello, retrasos de la misma más allá del período óptimo reducen los rendimientos en cultivos de trigo (Green *et al.*, 1985; Anderson y Smith, 1990; Bassu *et al.*, 2009). Martini *et al.* (2009) observaron el mismo detrimento en acumulación de biomasa con retrasos en las fechas de siembra en avena, asimismo McKenzie *et al.* (2005) observaron pérdidas del rendimiento del 20% en cebada. En un estudio conducido en Wyoming (USA) bajo riego en cultivo de cebada, en promedio, tuvo una pérdida del rendimiento del 15% debido a seis semanas de retraso de la fecha de siembra óptima (Lauer y Partridge, 1990). En tanto en Chipre, Photiades y

Hadjichrlstodoulou (1984), evaluando trigo y cebada, registraron valores superiores al 70% de pérdidas en el rendimiento con retrasos en la fecha de siembra desde octubre a enero. Juskiw y Helm (2003) evaluaron cinco cultivares de cebada en Canadá y concluyeron que, para todos los materiales, las siembras tempranas resultaron con aumentos en el rendimiento de grano desde un 13% a 34% para un mismo sitio, mientras que con fechas de siembra tardías, el rinde fue reducido de 54% a 76%. Anderson y Hennig (1964) observaron en avena y cebada que la fertilización mitigó la tendencia de disminución del rendimiento con retrasos de fecha de siembra, lo cual no se registró con trigo. Smid y Jenkinson (1979), con ensayos de trigo en Ontario (Canadá), concluyeron que con fechas de siembra más allá del 9 de octubre, se producían pérdidas en el rendimiento de 23 kg ha⁻¹ día⁻¹. Ventimiglia *et al.* (2012), trabajando con cultivares de cebada en 9 de julio (prov. de Buenos Aires), registraron que a medida que la fecha de siembra se retrasó, el rendimiento fue disminuyendo a partir del 25 de mayo para todos los cultivares evaluados, siendo la pérdida de 29,8 kg ha⁻¹ día⁻¹. Para avena en secano, Martin (1996) en Nueva Zelanda registró con fechas de siembra de abril los mayores rendimientos de materia seca, siendo superiores a 20 tnh⁻¹, más del doble alcanzado que en diciembre. Gooding y Lafever (1991), trabajando con cultivares de avena de primavera en tres fechas de siembra, observaron que la duración del período de crecimiento decreció en 23% y 25% en dos temporadas (1986 y 1987) debido a retrasos de la fecha de siembra, reduciendo en promedio un 41% y 24% el rendimiento. Asimismo, May *et al.* (2004) demostraron las pérdidas de rendimiento en cuatro cultivares de avena en cuatro fechas de siembra, a partir de retrasos de las mismas. Las fechas de siembra recomendadas para las principales zonas de cultivo en Argentina, es decir sudoeste de la provincia de Buenos Aires y este de La Pampa serían desde principios de febrero hasta abril, en donde el destino principal es la producción de forraje, ya sea para heno, silaje o pastoreo directo. En tanto que cuando se destina para grano, la fecha de siembra se retrasa hasta los meses de junio-julio (Moreyra *et al.*, 2014). El efecto negativo del retraso de la fecha de siembra es compensado en cierta manera por la elección del cultivar y la densidad de siembra. Ehdaie y Waines (2001) en trigo registraron diferencias en acumulación de materia seca y contenidos de nitrógeno a antesis en respuesta a la fecha de siembra, la cual estuvo relacionada a diferencias en el número de días desde la siembra hasta antesis. De forma tal que, independientemente del sitio y especie en cuestión, las siembras tardías producen un detrimento en el rendimiento, esto básicamente se debe a la reducción del ciclo del cultivo (Nass *et al.*, 1975; Smid y Jenkinson, 1979; Shahzad *et al.*, 2002; May *et al.*, 2004; Ozturk *et al.*, 2006; Bassu *et al.*, 2009; Martini *et al.*, 2009). Sin embargo, un aspecto a evaluar es cuál es el impacto del retraso en la fecha de siembra en avena y cebada en la zona de Trevelin, área ubicada a mayor latitud que la zona núcleo triguera Argentina, y el rol del proceso de macollaje en dicha respuesta.

A diferencia de las regiones productoras tradicionales de cebada en Argentina, como es el caso de la provincia de Buenos Aires en donde se produce más del 90% del grano (SIIA, 2015), la época de siembra generalmente recomendada para avena y cebada para la zona en estudio (noroeste del Chubut), sería a partir de septiembre hasta fines de octubre para la producción de grano (Bobadilla, comunicación personal, 2012), cabe mencionar que esto es para los cultivares existentes en el mercado nacional. Las fechas de siembra de otoño, presentan en la zona resultados aleatorios, dependiendo de las particularidades climatológicas del año. Éstas se pueden utilizar para destino como verdeos para pastoreo, por ejemplo, cabe mencionar que no existen cultivares adecuados para fechas de siembra de otoño en el mercado nacional, como los utilizados

en otros países del hemisferio norte ubicados a altas latitudes. Estos cultivares denominados de “invierno”, presentan altos requerimientos de frío (vernalización).

4.1.2. La disponibilidad nitrogenada como condicionante de la producción de biomasa

El nitrógeno es el nutriente que se presenta como el más limitante para la producción en la mayoría de las áreas agrícolas del mundo (Kichey *et al.*, 2007). La disponibilidad de nitrógeno para la planta es indispensable ya que es un componente básico para el crecimiento vegetal. El nitrógeno se absorbe por raíces en forma de nitratos principalmente y amonio, siendo asimilado en forma de compuestos orgánicos nitrogenados para el caso de nitratos absorbidos, y en esqueletos carbonados para formar aminoácidos, cuando se trata de amonio. La absorción del nitrógeno del suelo es moderada en las primeras etapas del cultivo de cebada, y continúa hasta cosecha, siendo máxima durante antesis (McTaggart y Smith, 1995; Dreccer *et al.*, 2000). De acuerdo a Baethgen (1995), cantidades relativamente pequeñas de nitrógeno disponible deben garantizarse para el establecimiento del cultivo de cebada hasta principios de macollaje, en tanto el nitrógeno adicional debería ser aplicado hacia finales de ese período, obteniendo la mayor respuesta en rendimiento en función del nitrógeno agregado al final de macollaje (Zadoks 30). El aumento de los niveles de nitrógeno incrementa la materia seca a antesis en cebada, por un aumento generación de área foliar y, por consiguiente, una mejora en la intercepción de la radiación solar por el cultivo, determinando así un incremento en la producción de materia seca a madurez (Arisnabarreta y Miralles, 2006).

La fertilización nitrogenada puede aumentar el rendimiento de los cultivos de cebada (Birch y Long, 1990; Lauer y Partridge, 1990; Grant *et al.*, 1991; Lafond 1994; Baethgen *et al.*, 1995; Oscarsson *et al.*, 1998; Matthiess *et al.*, 2002; Rausch *et al.*, 2003; Lázzari *et al.*, 2007; Prystupa *et al.*, 2008). Por otro lado, Papastylianou (1993) trabajando con cebada bajo clima Mediterráneo con precipitaciones de hasta 350 mm, demostró que fertilizaciones nitrogenadas sobre el óptimo producen una supresión del rendimiento de grano. Esto debido a un crecimiento excesivo del cultivo favorecido por el nitrógeno durante el invierno, generando un mayor consumo de agua en primavera y por ende, un déficit hídrico prematuro en la temporada, originando un fenómeno denominado “haying-off” (Van Herwaarden *et al.*, 1998; Angus y Van Herwaarden, 2001).

Para el caso de avena, diversos estudios demostraron aumentos en el rendimiento con el agregado de nitrógeno al cultivo (Frey, 1959b; Brown *et al.*, 1961; Ohm, 1976; Brinkman y Rho, 1984; Marshall *et al.*, 1987; Anderson y McLean 1989; Peltonen-Sainio *et al.*, 1993; Jackson *et al.*, 1994; May *et al.*, 2004). Varios estudios han documentado interacciones de nitrógeno con cultivares de avena, Frey (1959b) demostró que el rendimiento de grano aumentó aproximadamente 50% en relación al testigo cuando fueron adicionados de 22,5 a 45 kg ha⁻¹ de nitrógeno y 65% con una aplicación de 90 kg ha⁻¹. Ohm (1976), trabajando en Indiana (USA), registró grandes interacciones entre cultivares y fertilización nitrogenada, en donde veinte de los veintiún cultivares incluidos en el ensayo demostraron un amplio rango de rendimientos con la adición de 110 kg N ha⁻¹. Peltonen-Sainio *et al.* (1993) conjeturaron que no existe futuro para los cultivares antiguos en condiciones de baja

fertilidad, esto principalmente debido a su bajo rendimiento de grano, tasas relativas de crecimiento pequeñas, y alta probabilidad de volcado del cultivo.

La avena, tal como hemos descrito, puede responder al agregado de nitrógeno, pero sin embargo el volcado del cultivo puede ser un inconveniente importante (Marshall *et al.*, 1987). Por otro lado, Mäkelä *et al.* (1996), evaluando cultivares y distintas dosis de N, no registraron diferencias significativas con el agregado de fertilizante en el rendimiento de grano en una de las temporadas analizadas. La respuesta a la misma depende de varios factores, como disponibilidad del nutriente en el suelo, el nivel de agua útil en el suelo, condiciones ambientales (suelo, clima, plagas y enfermedades, etc.), cultivar y características de la fertilización (dosis, tipos de fertilizante, momento de aplicación, etc.). Estudios con trigo han demostrado que aplicando parte de la fertilización nitrogenada en estados tempranos de crecimiento (*e.g.* a la siembra o poco después), y parte al comienzo de la elongación del tallo usualmente resulta en la máxima eficiencia del uso del nitrógeno (Baethgen y Alley, 1989; Fischer, 1993; Fischer *et al.*, 1993). Los efectos de la disponibilidad de nutrientes en los procesos de desarrollo no son concluyentes. Por ejemplo, Fischer (1993) trabajando con trigo observó un retraso en la fecha de floración ante deficiencias extremas de N, mientras que Cartelle *et al.* (2006) no observaron diferencias en la duración de las fases ontogénicas por el efecto de deficiencias de nitrógeno. Hall *et al.* (2014) recopilaron información de la bibliografía internacional y determinaron para un amplio grupo de condiciones que el día a antesis ni en trigo ni en cebada fue afectado por cambios en la disponibilidad de nitrógeno. Por consiguiente, las diferencias en acumulación de biomasa por efecto de la disponibilidad nitrogenada estarían asociadas a aumentos en la tasa de crecimiento más que a modificaciones en la duración del ciclo. La comparación de dichas variables en avena y cebada es uno de los aspectos que se abordará en el presente capítulo.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

i) Ensayo de fechas de siembra

Condición experimental. La ejecución de este ensayo corresponde al Ensayo I descrito en el Capítulo 2, donde en el Campo Experimental de la EEA INTA Esquel (43° 07' S, 71° 32' O) se combinaron tres fechas de siembra contrastantes (18/09/12, 10/10/12, 01/11/12,) y dos cultivares, uno de avena “Carlota INTA” (*Avena sativa* L.) y otro de cebada cervecera “Scarlett” (*Hordeum vulgare ssp. distichum* L.). El diseño experimental fue en bloques completamente al azar siguiendo un arreglo factorial con 4 repeticiones.

Mediciones principales y análisis de los datos. Las mediciones y análisis realizados fueron:

1. Fenología. Se registraron las fechas de ocurrencia de emergencia, inicio de macollaje, antesis y madurez. La caracterización de la fenología se realizó de acuerdo a lo detallado en el Capítulo 3 y contabilizando el tiempo en función de los días desde emergencia (DDE).

2. Intercepción de radiación. Desde emergencia y hasta aparición de espiga o panoja se midió dos veces por semana la intercepción de radiación en cada parcela. Para la misma se utilizó la barra medidora de flujo de fotones PAR-RAD 100 de

Cavadices. Dentro de cada parcela se realizó una medición por encima del canopeo y otra medición en diagonal a la línea de siembra en el interior del canopeo (radiación transmitida), siguiendo la altura de la hoja verde más cercana al suelo. La interceptación de radiación se estimó como:

$$RInt (\%) = 100 - RTran * RInc^{-1} * 100 \quad Ec. 5$$

donde $RInt$ es la proporción de radiación solar interceptada por el cultivo (%), $RInc$ la radiación incidente sobre el canopeo ($MJ m^{-2}$), y $RTran$ la radiación transmitida a través del canopeo ($MJ m^{-2}$). La dinámica de la proporción de radiación interceptada durante el ciclo del cultivo fue ajustada utilizando una función trilineal:

$$RInt (\%) = a + b T (T \leq c) + b c (T > c) + e (T - d) (T > = d) \quad Ec. 6$$

donde $RInt$ es la proporción de radiación solar interceptada por el cultivo (%), a la ordenada al origen (%), b la tasa de incremento en la proporción de radiación interceptada ($\% día^{-1}$), c el tiempo en el que se alcanzó la máxima radiación interceptada (días), d del tiempo a partir del cual decreció la radiación interceptada (días), e la tasa de disminución en la proporción de radiación interceptada ($\% día^{-1}$), y T el tiempo desde emergencia (días). Posteriormente la radiación absorbida por el cultivo se calculó afectando los valores de radiación incidente diarios aportados por la central meteorológica por el ajuste realizado usando *Ec. 6*.

3. Acumulación de biomasa. Cada quince días se muestrearon 50 cm lineales de biomasa aérea, mientras que en anthesis y en madurez se muestrearon 100 cm lineales de biomasa. Para la medición, las plantas se arrancaron de raíz, posteriormente se cortaron las raíces. Se mantuvieron por separado el vástago principal y las distintas categorías de vástagos de macollos (M I, M II, M III y Mc, siguiendo la nomenclatura utilizada en el Capítulo 3). Se procedió a separar los tallos, hojas senescentes, hojas verdes e inflorescencia (cuando la hubiere), manteniendo cada categoría de vástago por separado. Luego de colocar las muestras en estufa a 54 °C por 48 hs, se procedió a realizar peso seco de cada órgano en cada categoría de vástago. En madurez, las inflorescencias fueron trilladas y se midió rendimiento.

4. Área foliar verde. Previo a colocarse en estufa los muestreos descritos en 2, se midió peso fresco (con una balanza digital Ohaus modelo V31XH2) de las hojas verdes, manteniendo las diferentes categorías de vástago por separado, y se separó una sub-muestra (ca. 20% del total de la muestra). Dichas hojas verdes se pegaron sobre una página en blanco y se tomaron fotografías de cada categoría (vástago principal, M I, M II, M III y Mc). Cada fotografía se utilizó para estimar el IAF a través del software ImageJ.

5. Análisis de la dinámica de acumulación de biomasa. Se procedió a caracterizar la dinámica de acumulación de biomasa en base a:

$$BT = a (1 + \exp (-b (T - Tmax))) \quad Ec. 7$$

donde BT es la biomasa total ($g m^{-2}$), a es la máxima biomasa alcanzada ($g m^{-2}$), b es un parámetro relacionado con la tasa de cambio de acumulación de biomasa a lo largo del tiempo ($g m^{-2} día^{-1}$), T es el tiempo desde emergencia (días), y $Tmax$ es el tiempo (días desde emergencia) correspondiente al punto en el que se alcanza la máxima tasa teórica de crecimiento del cultivo (TCC). La ecuación permite caracterizar el valor medio de duración del ciclo (V50).

La TCC entre dos momentos dados fue calculada como:

$$TCC_{jk} = (BT_k - Bt_j) (T_k - T_j) \quad \text{Ec. 8}$$

donde TCC_{jk} es la tasa de crecimiento del cultivo entre los momento j y k ($\text{g m}^{-2}\text{día}^{-1}$), BT_j es la biomasa total (g m^{-2}) a los j días desde emergencia (T_j), y BT_k es la biomasa total (g m^{-2}) a los k días desde emergencia (T_k). La dinámica de la tasa de crecimiento del cultivo en función del tiempo se analizó a través de la siguiente ecuación:

$$TCC = AMP * \exp(-0.5 * ((T - MED) / ANC)^2) \quad \text{Ec. 9}$$

donde TCC_{jk} es la tasa de crecimiento del cultivo entre los momento j y k ($\text{g m}^{-2}\text{día}^{-1}$), AMP representa la TCC máxima, T es el tiempo desde emergencia (días), MED es el valor de TCC en el centro de la distribución ($\text{g m}^{-2}\text{día}^{-1}$), y ANC representa el ancho de la distribución (días).

6. Análisis estadístico de los datos. Las diferencias estadísticas entre tratamientos para las variables analizadas fueron evaluadas mediante un análisis de varianza estándar para el diseño estadístico utilizado (factorial en DBCA), considerando los factores simples y con sus interacciones. Cuando el análisis de varianza resultó con diferencias significativas, los valores medios de cada tratamiento fueron comparados mediante el test de Tukey en un nivel de significancia de $\alpha < 0,05$. El programa estadístico utilizado fue InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2011). La correlación entre variables se analizó mediante regresiones lineales (Motulsky y Christopoulos, 2003).

ii) Ensayo de respuesta a la disponibilidad nitrogenada

Condición experimental. La ejecución de este ensayo corresponde al Ensayo II descrito en el Capítulo 2, el cual se realizó en el Campo Experimental de la EEA INTA Esquel ($43^\circ 07' \text{ S}$, $71^\circ 32' \text{ O}$), durante la estación de crecimiento 2014/15, combinando los cultivares de avena “Carlota INTA” y cebada cervecera “Scarlett” con dos disponibilidades contrastantes de contenido de nitrógeno en suelo: (i) nivel de N bajo equivalente al N-NO_3^- base del suelo (N0 , 63kg N ha^{-1}), y (ii) nivel de N alto dado por el agregado a emergencia de 50 kg N ha^{-1} y 50 kg N ha^{-1} al macollaje (N1). El diseño experimental fue en bloques completamente al azar con un arreglo factorial con 4 repeticiones.

Mediciones principales y análisis de datos. Las mediciones realizadas y el análisis de los datos se realizaron siguiendo la metodología detallada en el Ensayo de fechas de siembra.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Fechas de siembra

Existieron diferencias estadísticas en la biomasa total acumulada a madurez entre las especies (mayor en avena que en cebada) y por efecto de las fechas de siembra (Cuadro 4.1). Las fechas tempranas (19/09 y 10/10) produjeron mayor biomasa total respecto a la última fecha de siembra (01/11) (Cuadro 4.1). Las diferencias en biomasa total a madurez se debieron a diferencias entre especies y fechas de siembra en la dinámica de crecimiento del cultivo (Figura 4.1). Entre especies difirió la tasa promedio de crecimiento del cultivo (mayor en avena que en cebada), mientras que la fecha de siembra modificó la duración del ciclo y la tasa de crecimiento del cultivo

(mayor tasa en la fecha 10 de octubre pero con reducción del ciclo del cultivo)(Cuadro 4.1, Figura 4.1). No hubo para biomasa total a madurez interacción fecha de siembra x especie ($p > 0,10$) (Cuadro 4.1), razón por la cual en los apartados siguientes se analiza la dinámica de acumulación de biomasa de cada especie por separado. La biomasa a antesis respecto a la biomasa a madurez representó en avena un $54\% \pm 1\%$ en S1, $69\% \pm 4\%$ en S2 y $81\% \pm 10\%$ en S3, mientras que en cebada fue de $42\% \pm 3\%$ en S1, $55\% \pm 2\%$ en S2 y $76\% \pm 3\%$ en S3 (Figura 4.1). De forma tal que la proporción de biomasa a antesis respecto a madurez fue mayor en avena que en cebada, y en ambas especies mayor cuanto más tardía la fecha de siembra (Figura 4.1).

Cuadro 4.1. Biomasa total a madurez ($g\ m^{-2}$), tasa promedio de crecimiento del cultivo (TCCP, $g\ m^{-2}\ d^{-1}$) y valor medio de duración del ciclo (V50, días) para avena y cebada (factor especie, E) y en cada una de las tres fechas de siembra (factor siembra, S). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$).

		Biomasa total	TCCP	V50
Especie	Avena	2427 b	20,0b	75 a
	Cebada	2264 a	19,3a	73 b
Siembra	19-sep	2694 a	18,6 a	90 a
	10-oct	2452 ab	20,7b	71 b
	01-nov	2057 b	19,7a	59 c
	E	**	*	*
	S	**	***	*
	E*S	ns	*	ns

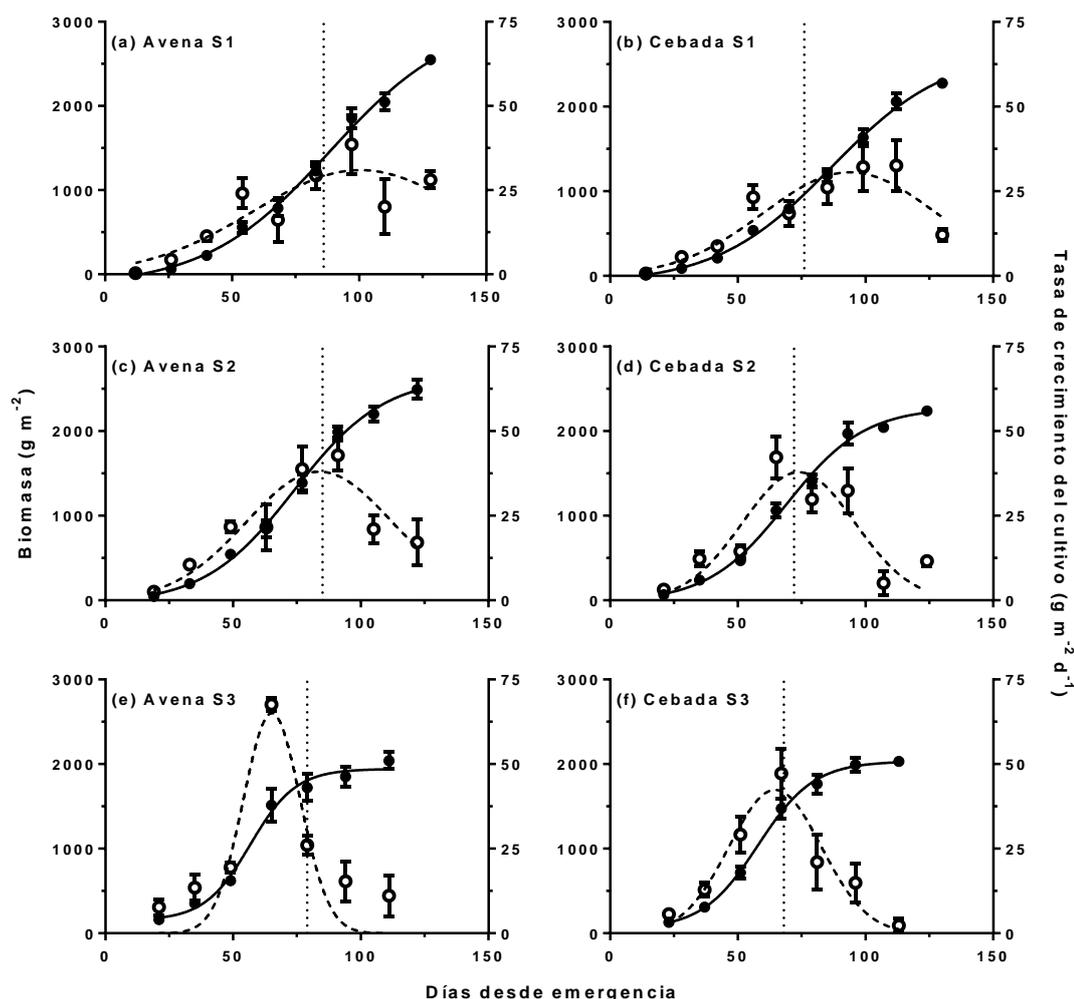


Figura 4.1. Dinámica de acumulación de materia seca (símbolos negros) y tasa de crecimiento del cultivo (TCC, símbolos blancos) para avena y cebada en tres fechas de siembra: S1 (19/09), S2 (10/10) y S3 (01/11). Las líneas llenas indican el ajuste de regresión para biomasa utilizando Ec. 7, y las líneas punteadas indican el ajuste de regresión para la TCC utilizando Ec. 9. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,01$. La línea vertical indica el día de anthesis. Las barras indican un EEM.

Acumulación de biomasa en avena. Considerando avena exclusivamente, existieron diferencias estadísticas ($p \leq 0,05$) entre las fechas de siembra para rendimiento de granos y producción de biomasa total a madurez (Cuadro 4.2). En avena, la última fecha de siembra redujo el rendimiento de granos y biomasa total en un 18% y 21%, respectivamente. La mayor proporción de biomasa a madurez en todas las fechas de siembra correspondió a los tallos (Cuadro 4.2).

Cuadro 4.2. Peso seco (g m⁻²) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para avena en las tres fechas de siembra (factor S). Los valores entre paréntesis indican la proporción de biomasa respecto al peso total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

<i>Avena</i>	<i>Tallos</i>	<i>Hojas</i>	<i>Granza</i>	<i>Granos</i>	<i>Biomasa total</i>
<i>19-sep</i>	1437 (56%) <i>ab</i>	165 (7%) <i>a</i>	120 (5%) <i>a</i>	824 (32%) <i>b</i>	2548 <i>ab</i>
<i>10-oct</i>	1530 (59%) <i>b</i>	188(7%) <i>a</i>	120 (5%) <i>a</i>	751 (29%) <i>ab</i>	2594 <i>b</i>
<i>01-nov</i>	1186 (56%) <i>a</i>	172 (8%) <i>a</i>	94 (4%) <i>a</i>	694 (32%) <i>a</i>	2140 <i>a</i>
<i>S</i>	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	*

En el Cuadro 4.3 se detalla para avena la biomasa a madurez de los distintos órganos (promedio de las tres fechas de siembra) y considerando su distribución entre los distintos órdenes de vástagos: el vástago principal, los macollos primarios, macollos secundarios, terciarios y los macollos del coleoptile. Los vástagos presentaron diferencias significativas entre sí en todos los órganos producidos: cuanto mayor el orden de vástago, menor la biomasa total y de cada uno de los órganos que la componen (tallos, hojas, granza y granos) (Cuadro 4.3). En avena, los macollos en su conjunto presentaron mayor relevancia que el vástago principal en la producción de biomasa, aportando el 58 % y el 60% de los granos y biomasa total, respectivamente, y siendo su mayor aporte a la proporción de hojas (65%) (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.3. *Peso seco ($g\ m^{-2}$) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para avena en cada orden de vástago (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile, Macollos totales, promedio de las tres fechas de siembra), y proporción de biomasa proveniente de los macollos respecto al total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).*

<i>Avena</i>	<i>Tallos</i>	<i>Hojas</i>	<i>Granza</i>	<i>Granos</i>	<i>Biomasa total</i>
<i>Vástagos</i>					
<i>VP</i>	554 <i>c</i>	61 <i>c</i>	44 <i>b</i>	315 <i>c</i>	974 <i>c</i>
<i>M I</i>	399 <i>b</i>	46 <i>b</i>	33 <i>b</i>	219 <i>b</i>	697 <i>b</i>
<i>M II</i>	384 <i>b</i>	45 <i>b</i>	32 <i>b</i>	205 <i>b</i>	666 <i>b</i>
<i>M III</i>	27 <i>a</i>	19 <i>a</i>	5 <i>a</i>	36 <i>a</i>	87 <i>a</i>
<i>Mc</i>	62 <i>a</i>	9 <i>a</i>	6 <i>a</i>	32 <i>a</i>	109 <i>a</i>
	***	***	***	***	***
<i>VP</i>	554 <i>a</i>	61 <i>a</i>	44 <i>a</i>	315 <i>a</i>	974 <i>a</i>
<i>Macollos</i>	832 <i>b</i>	114 <i>b</i>	67 <i>b</i>	441 <i>b</i>	1455 <i>b</i>
<i>Proporción Macollos/total</i>	58%	63%	57%	55%	58%

La distribución de biomasa entre órganos presentó diferencias a lo largo de la ontogenia del cultivo de avena (Figura 4.2 a, c, e). Hasta ca. 50 DDE la mayor proporción de biomasa correspondió a las hojas verdes. A partir de allí, la mayor proporción de biomasa correspondió al tallo, patrón que fue independiente de la fecha de siembra en cuestión (Figura 4.2 a, c, e). A partir de anthesis comenzó la distribución de biomasa hacia las partes vegetativas del órgano reproductivo (granza) y hacia los granos (Figura 4.2 a, c, e). La ontogenia modificó también la distribución de biomasa entre vástagos. En avena, a madurez de la S1, S2 y S3 el 65%, 57% y 59%, respectivamente, de la biomasa total se encontraba en los macollos (Figura 4.2 b, d, f),

mientras que a antesis dicha proporción fue de 55%, 54% y 49%, respectivamente; de forma tal que en postantesis el crecimiento de los macollos resultó superior al del vástago principal.

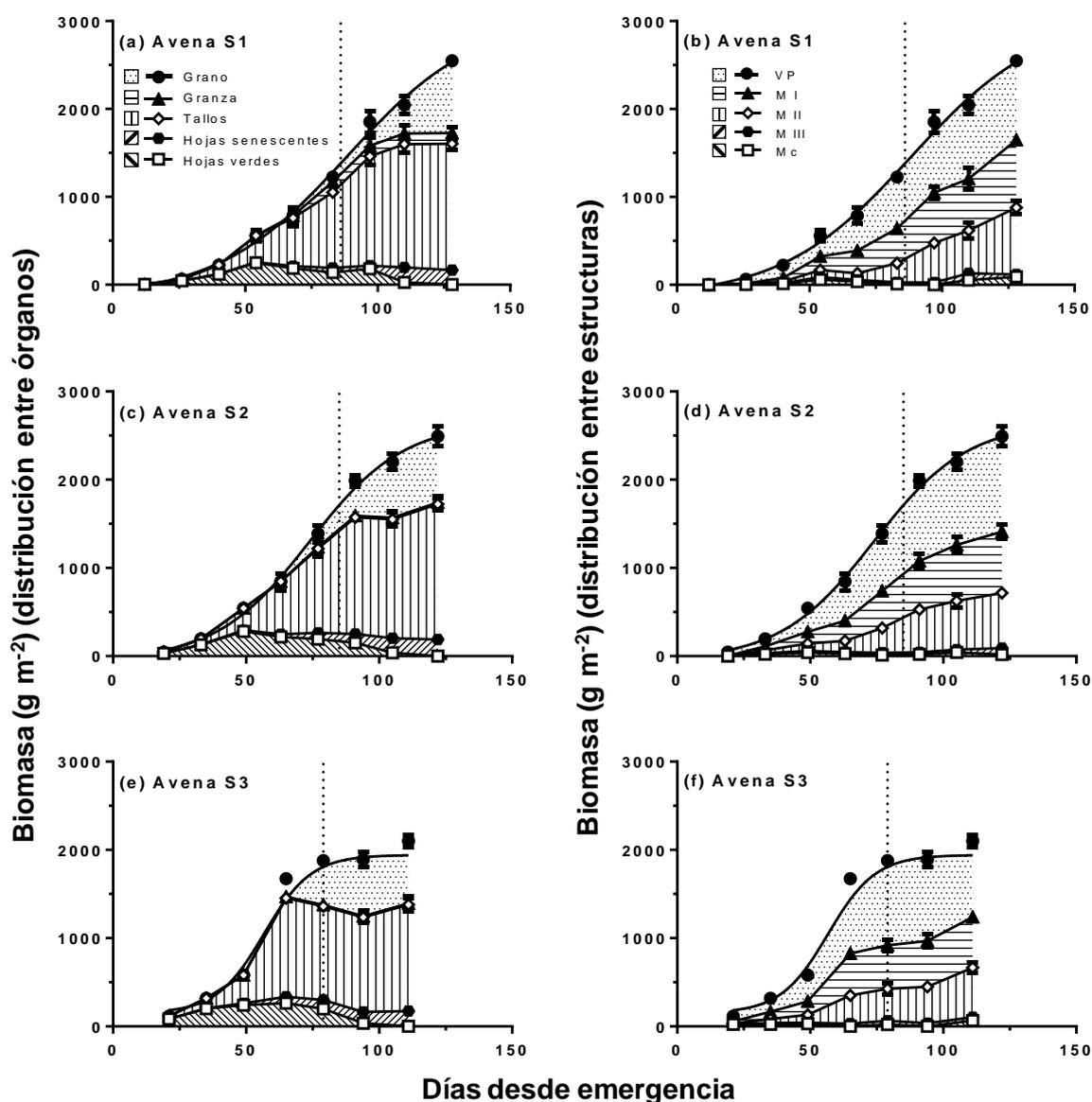


Figura 4.2. Dinámica de acumulación de materia seca (g m^{-2}) en función de los días desde emergencia para avena en tres fechas de siembra: S1 (19/09), S2 (10/10) y S3 (01/11). En (a), (c) y (e) se detalla la distribución de biomasa entre órganos (hojas verdes, hojas senescentes, tallos, granza, granos) y en (b), (d) y (f) entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile). Dentro de cada panel, la línea llena superior indica el ajuste de regresión utilizando Ec. 7. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de antesis. Las barras indican un EEM.

Acumulación de biomasa en cebada. La fecha de siembra modificó en cebada tanto la biomasa total lograda a madurez como el rendimiento (la biomasa total y el rendimiento registrados en la última fecha fue alrededor de 10% inferior a la fecha

anterior) (Cuadro 4.4). La mayor proporción de biomasa correspondió al rendimiento (ca. 50%, índice de cosecha), seguido por el tallo (37%) (Cuadro 4.4).

Cuadro 4.4. *Peso seco ($g\ m^{-2}$) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para cebada en las tres fechas de siembra. Los valores entre paréntesis indican la proporción de biomasa respecto al peso total. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor fecha de siembra (S). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).*

Cebada	Tallos	Hojas	Granza	Granos	Biomasa Total
19-sep	858 (38%) a	135 (6%) a	160 (7%) b	1122 (49%) ab	2276 ab
10-oct	859 (37%) a	133 (6%) a	151 (6%) ab	1195 (51%) b	2368 b
01-nov	795 (37%) a	161 (7%) a	126 (6%) a	1092 (50%) a	2147 a
S	ns	ns	*	*	*

Cebada registró diferencias estadísticas ($p \leq 0,001$) en la producción de biomasa de los diferentes órganos entre el vástago principal y los macollos totales (Cuadro 4.5). Los macollos contribuyeron notablemente a la generación de biomasa (el 82% del rendimiento provino de macollos, Cuadro 4.5). El rol de los macollos primarios en la producción de granos fue altamente significativo (34% del rendimiento total), el vástago principal aportó el 17% y los macollos secundarios 22%. Asimismo, el aporte de los macollos del coleoptile al rendimiento fue equivalente a la producción del vástago principal con un 16%.

Cuadro 4.5. *Peso seco ($g\ m^{-2}$) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para cebada en cada orden de vástago VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile, Macollos totales, promedio de las tres fechas de siembra), y proporción de biomasa proveniente de los macollos respecto al total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).*

Cebada	Tallos	Hojas	Granza	Granos	Biomasa total
Vástagos					
VP	148 b	26 b	27 bc	189 b	390 b
M I	274 d	47 d	47 d	380 d	748 d
M II	179 c	31 c	31 c	245 c	486 c
M III	101 a	16 a	18 a	141 b	276 a
Mc	135 b	23 b	23 ab	179 b	360 b
	***	***	***	***	***
VP	148 a	26 a	27 a	189 a	390 a
Macollos	688 b	118 b	118 b	946 b	1870 b
Proporción Macollos/total	82%	82%	81%	83%	83%

La distribución de biomasa entre órganos en cebada presentó diferencias a lo largo de la ontogenia del cultivo (Figura 4.3 a, c, e). Durante la fase inicial del ciclo del cultivo (*ca.* 30 DDE), la mayor proporción de la biomasa correspondió a las hojas verdes, y a partir de ese momento al tallo (Figura 4.3 a, c, e). A partir de antesis, cobró relevancia la proporción de biomasa en granos (Figura 4.3). La distribución de biomasa entre vástagos también presentó variaciones a lo largo de la ontogenia (Figura 4.3 b, d, f). Hasta los *ca.* 30 DDE el aporte a la biomasa total del VP y los macollos fue equivalente. El aporte de los macollos a la biomasa total en la S1, S2, y S3 fue del 76%, 77% y 80% al momento de antesis, y del 83%, 83% y 82% en madurez, respectivamente (Figura 4.3 b, d, f). De forma tal que, en cebada, el crecimiento proporcional de macollos y VP fue semejante (pero en términos absolutos siempre mayor el crecimiento de los macollos).

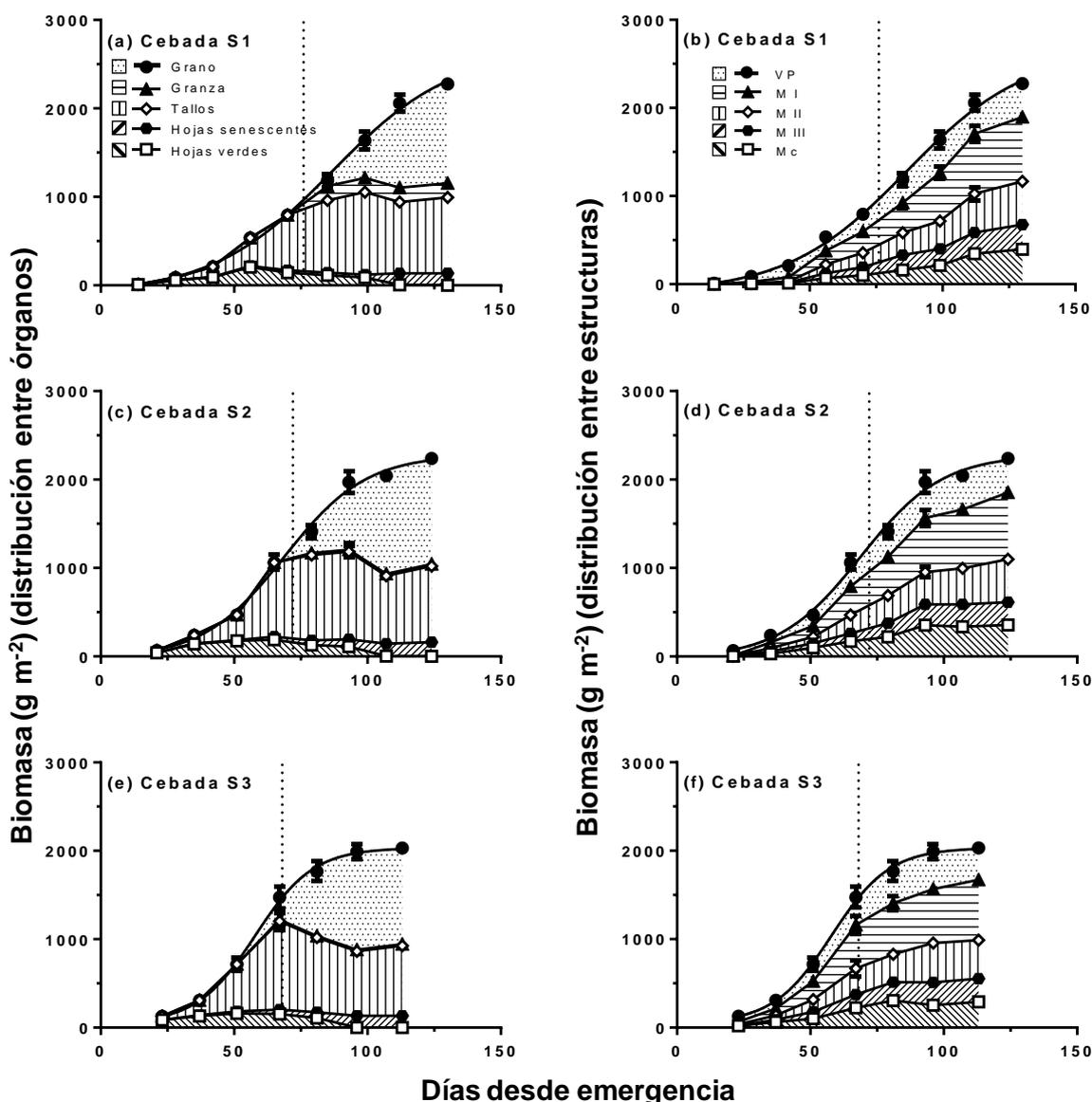


Figura 4.3. Dinámica de acumulación de materia seca (g m^{-2}) en función de los días desde emergencia para cebada en tres fechas de siembra: S1 (19/09), S2 (10/10) y S3 (01/11). En (a), (c) y (e) se detalla la distribución de biomasa entre órganos (hojas verdes, hojas senescentes, tallos, granza, granos) y en (b), (d) y (f) entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III:

macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile). Dentro de cada panel, la línea llena superior indica el ajuste de regresión utilizando Ec. 7. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de antesis. Las barras indican un EEM.

Intercepción de radiación e índice de área foliar. Las especies mostraron diferencias en el porcentaje de radiación interceptada (Figura 4.4), siendo avena habitualmente la que presentó mayores registros de eficiencia de intercepción para cada día dentro de cada fecha de siembra. Asimismo existió un marcado contraste entre las fechas de siembra. La fecha tardía generó rápidamente valores altos de eficiencia de intercepción de radiación en el ciclo del cultivo para ambas especies, pero disminuyendo el período de captación de radiación (Figura 4.4).

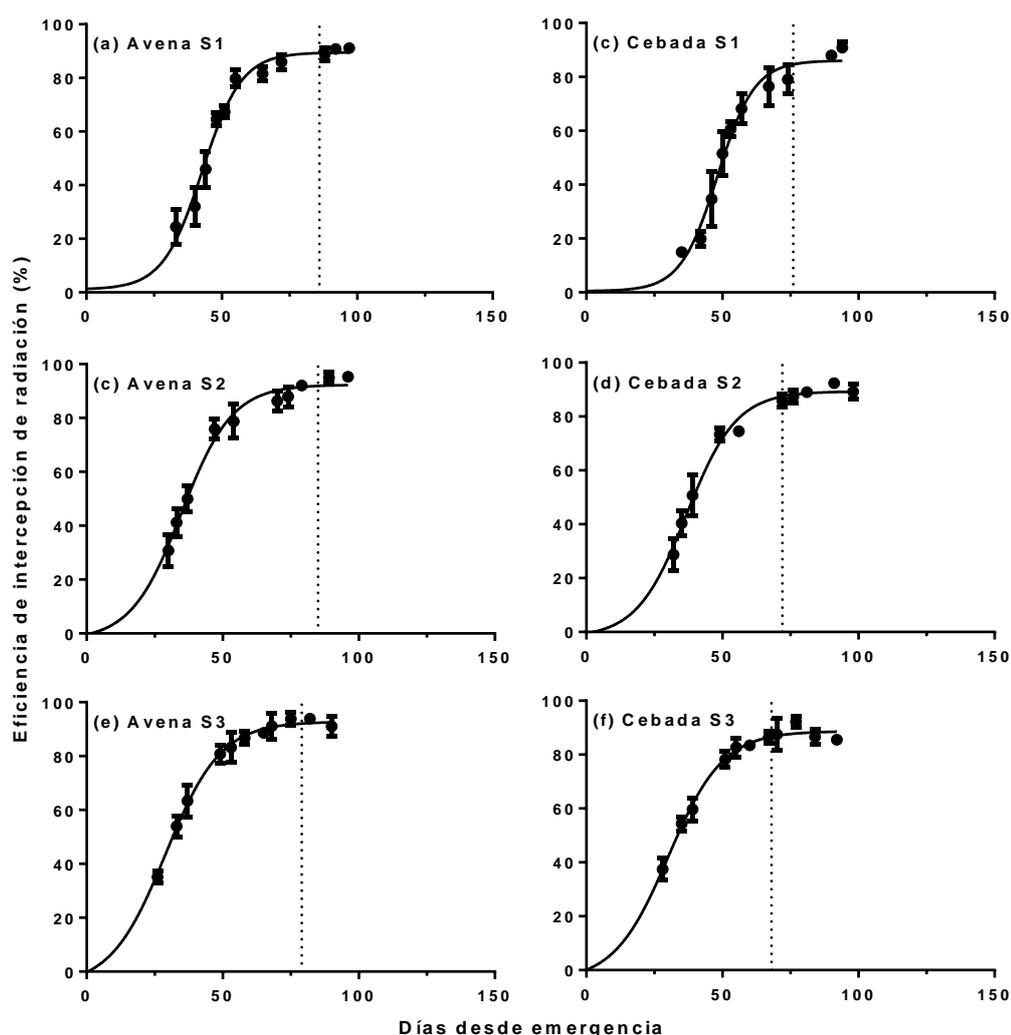


Figura 4.4. Eficiencia de intercepción de radiación para avena y cebada en las tres fechas de siembra: S1 (19/09), S2 (10/10) y S3 (01/11). Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 6. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de antesis. Las barras indican un EEM.

Por otro lado, considerando el IAF, avena produjo mayores registros totales que cebada (Figura 4.5), predominando en las tres fechas. Al comienzo del ciclo cebada presentó predominio sobre avena, la cual fue menor posteriormente a partir de los *ca.* 30 días desde la emergencia, excepto en la fecha tardía que es anterior. Los macollos fueron los principales aportantes al IAF en ambas especies siendo más marcada esta proporción en cebada (Figura 4.5).

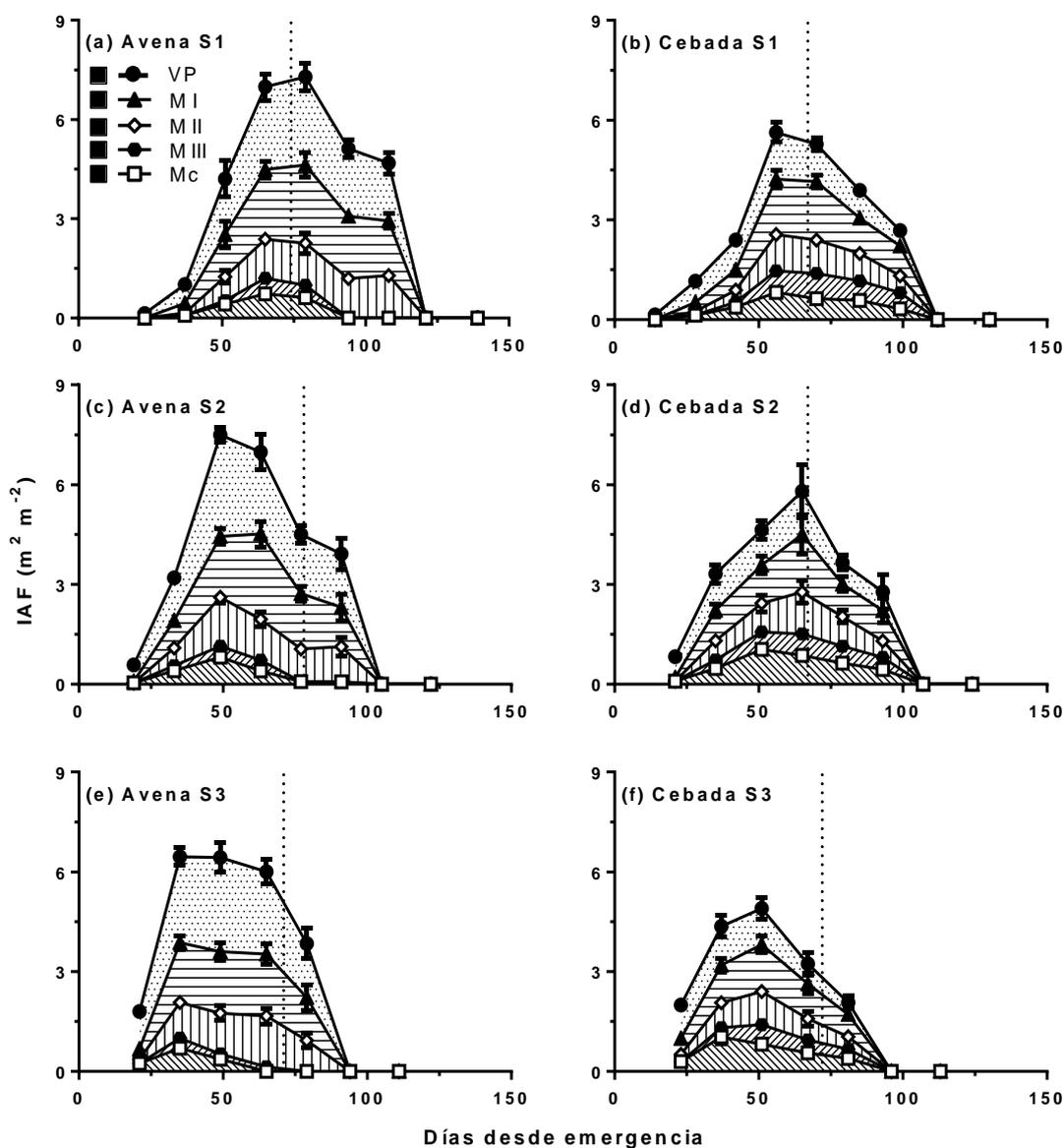


Figura 4.5. Índice de área foliar (IAF, $m^2 m^{-2}$) en función de los días desde emergencia para avena y cebada en las tres fechas de siembra: S1 (19/09), S2 (10/10) y S3 (1/11). Se detalla la distribución de IAF entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile). La línea vertical indica el día de antesis.

4.3.2. Fertilización nitrogenada

Analizando el efecto de la fertilización nitrogenada en la producción de biomasa entre especies, no se observaron diferencias significativas entre avena y cebada (Cuadro 4.6). La mayor disponibilidad de nitrógeno sí tuvo un fuerte impacto, tanto en cebada como en avena, en la biomasa total a madurez, con aumentos del 100% en la generación de materia seca total. No hubo para biomasa total interacción especie x nitrógeno ($p > 0,05$). La tasa promedio de crecimiento del cultivo no presentó diferencias estadísticamente significativas entre especies pero sí entre los tratamientos nitrogenados ($11,0 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en N0 y $20,5 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en N1). Y hubo diferencias en la longitud del período de acumulación de biomasa (mayor en cebada que en avena, y mayor en N0 que en N1) aunque no de un orden de magnitud agrónomicamente destacable (4,5 días) (Cuadro 4.6). Al momento de antesis avena acumuló $91\% \pm 1\%$ de la biomasa respecto a madurez en N0 y en N1, mientras que cebada acumuló $78\% \pm 3\%$ en N0 y $66\% \pm 6\%$ en N1 (Figura 4.6).

Cuadro 4.6. Biomasa total a madurez (g m^{-2}), tasa promedio de crecimiento del cultivo (TCCP, $\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y valor medio de duración del ciclo (V50, días) para avena y cebada (factor especie, E) en los tratamientos N0 y N1 (factor N). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

Factor		Biomasa total	TCCP	V50
Especie	Avena	1889 a	16,3 a	63,5 b
	Cebada	1771 a	14,9a	68,0 a
Tratamientos	N0	1176 a	11,0a	67,0 a
	N1	2484 b	20,5 b	64,2 b
E		ns	ns	***
N		***	***	***
E*N		ns	ns	ns

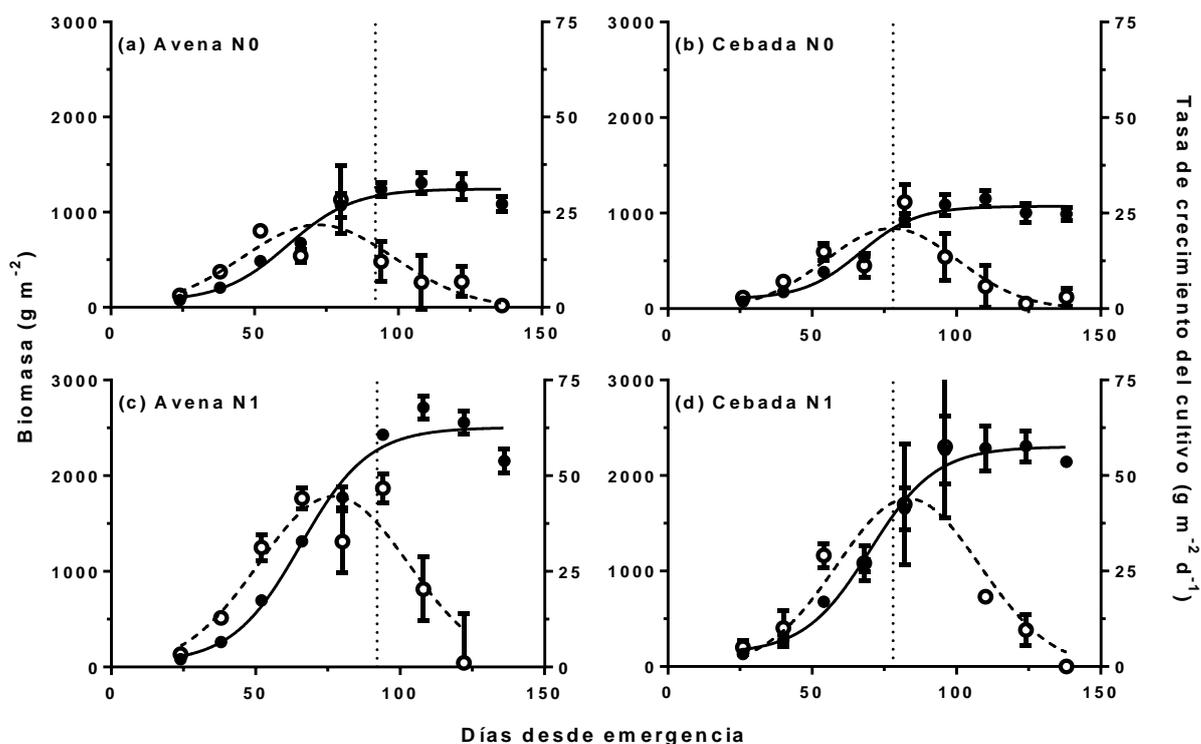


Figura 4.6. Dinámica de acumulación de materia seca (g m^{-2} , línea llena) y tasa de crecimiento del cultivo (TCC, símbolos blancos) para avena y cebada en dos condiciones de disponibilidad de N a la siembra (N0, N1). Las líneas llenas indican el ajuste de regresión para biomasa utilizando Ec. 7, y las líneas punteadas indican el ajuste de regresión para la TCC utilizando Ec. 9. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,01$. La línea vertical indica el día de anthesis. Las barras indican un EEM.

Acumulación de biomasa en avena. Para el caso de avena, el rendimiento engrano aumentó con la adición de nitrógeno de 3957 kg ha^{-1} a 7694 kg ha^{-1} , en promedio. El agregado de N duplicó la biomasa total producida y de cada uno de los órganos que la componen (tallos, hojas, granza, granos) (Cuadro 4.7). Dentro de cada nivel de N, la proporción de biomasa correspondiente a cada órgano fue semejante entre la condición N0 y N1, correspondiendo la mayor proporción al tallo (48%), luego a los granos (40%, índice de cosecha) y finalmente a hojas (7%) y granza (6%) (Cuadro 4.7).

Cuadro 4.7. Peso seco (g m^{-2}) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para avena en los tratamientos N0 y N1. Los valores entre paréntesis indican la proporción de biomasa respecto al peso total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

Avena	Tallos	Hojas	Granza	Granos	Biomasa total
N0	466 (48%) a	60 (6%) a	55 (6%) a	395 (40%) a	978 a
N1	935 (48%) b	132 (7%) b	103 (5%) b	769 (40%) b	1941 b
	*	**	*	***	***

Evaluando la estratificación de la acumulación de materia seca a madurez, existieron diferencias significativas ($p \leq 0,001$) entre los tratamientos y vástagos para todas las variables medidas (Cuadro 4.8). El vástago principal fue el que presentó el mayor rendimiento. La contribución de los macollos a la biomasa total a madurez y a cada uno de los órganos que la componen (tallos, hojas, granza, granos) fue de *ca.* 36%.

Cuadro 4.8. *Peso seco ($g\ m^{-2}$) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para avena en cada orden de vástago (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, Macollos totales, promedio de los tratamientos N0 y N1), y proporción de biomasa proveniente de los macollos respecto al total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).*

<i>Avena</i>	<i>Tallos</i>	<i>Hojas</i>	<i>Granza</i>	<i>Granos</i>	<i>Biomasa Total</i>
Vástagos					
VP	513 c	70 c	54 c	418 c	1055 c
M I	192 b	26 b	23 b	156 b	398 b
M II	79 a	12 a	13 a	83 a	187 a
	***	***	***	***	***
VP	513 b	70 b	54 b	418 b	1055 b
Macollos total	271 a	38 a	36 a	239 a	585 a
Proporción Macollos/VP	35%	35%	40%	36%	36%

La dinámica de acumulación de biomasa en los distintos órganos en respuesta a la fertilización nitrogenada presentó, como se observa en la Figura 4.7, diferencias importantes entre los tratamientos, con incremento significativo de biomasa en cada uno de los órganos con la adición de nitrógeno a lo largo de todo el ciclo del cultivo. Independientemente de la condición nitrogenada, hasta los 50 DDE la mayor proporción de biomasa correspondió a las hojas verdes, a partir de allí al tallo, y desde anthesis fue creciente la proporción de biomasa destinada a granos (Figura 4.7 a, c). Los tratamientos nitrogenados también afectaron significativamente la distribución de biomasa entre vástagos a lo largo del ciclo del cultivo (Figura 4.7 b, d). Para avena el vástago principal tuvo un fuerte componente en la generación del rinde (68% N0 y 61% N1), aumentando la proporción en la participación de los macollos en la situación de N1 (Figura 4.7, b, d): en la condición N0 los macollos M I y M II aportaron el 22% y 10% del rendimiento, mientras que en N1 su aporte fue del 25% y 14%, respectivamente.

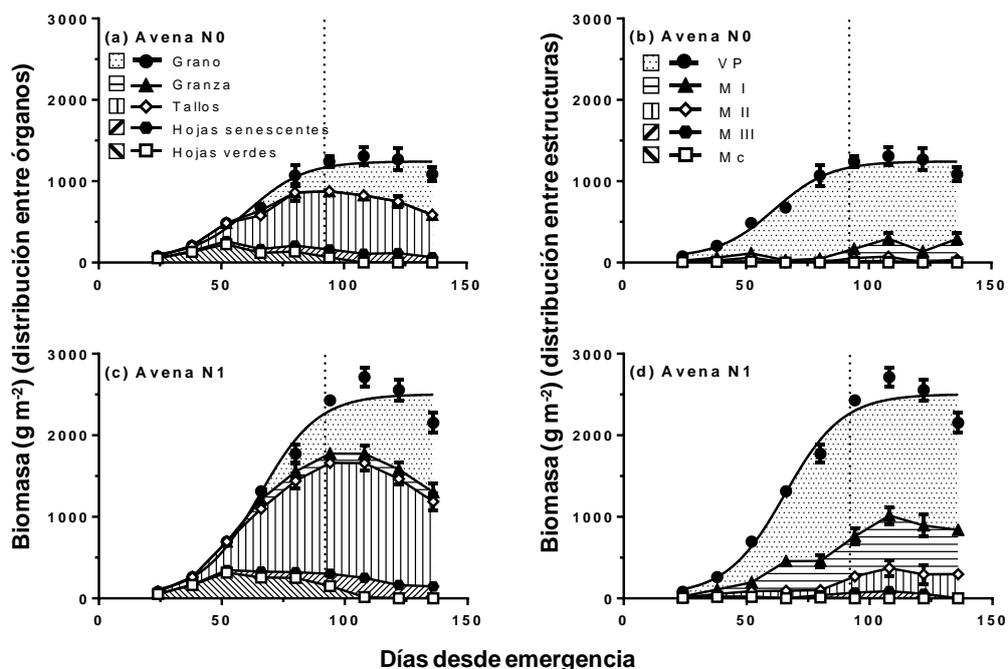


Figura 4.7. Dinámica de acumulación de materia seca (g m^{-2}) en función de los días desde emergencia para avena en respuesta a la fertilización nitrogenada: N0 testigo sin agregado de nitrógeno y N1 fertilizado con nitrógeno. En (a) y (c) se detalla la distribución de biomasa entre órganos (hojas verdes, hojas senescentes, tallos, granza, granos) y en (b) y (d) entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios). Dentro de cada panel, la línea llena superior indica el ajuste de regresión utilizando Ec. 7. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de anthesis. Las barras indican un EEM.

Acumulación de biomasa en cebada. En el cultivo de cebada la fertilización nitrogenada incrementó un 118% la biomasa total a madurez (Cuadro 4.9). La disponibilidad de N incrementó, a su vez, la cantidad de biomasa a madurez correspondiente a tallos, hojas, granza y granos pero sin alterar sus proporciones relativas (Cuadro 4.9).

Cuadro 4.9. Peso seco (g m^{-2}) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para cebada en los tratamientos N0 y N1. Los valores entre paréntesis indican la proporción de biomasa respecto al peso total. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

Cebada	Tallos	Hojas	Granza	Granos	Biomasa Total
N0	268 (30%) a	44 (5%) a	61 (7%) a	520 (58%) a	893 a
N1	641 (33%) b	101 (5%) b	117 (6%) b	1097 (56%) b	1956 b
	**	*	**	***	***

Evaluando la producción de biomasa madurez en los vástagos, similares valores alcanzaron el vástago principal y los macollos primarios, posteriormente se ubicaron los macollos secundarios, y finalmente los macollos terciarios y los del coleoptile (Cuadro 4.10). Los macollos en cebada generaron el 71% del rendimiento de grano y biomasa total.

Cuadro 4.10. *Peso seco ($g\ m^{-2}$) a madurez de tallos, hojas, granza, granos y total para cebada en cada orden de vástago (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile, Macollos totales, promedio de los tratamientos N0 y N1, y proporción de biomasa proveniente de los macollos respecto al total). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).*

<i>Cebada</i>	<i>Tallos</i>	<i>Hojas</i>	<i>Granza</i>	<i>Granos</i>	<i>Biomasa total</i>
<i>Vástagos</i>					
<i>VP</i>	156 c	25 cd	32 b	275 c	489 c
<i>M I</i>	170 c	28 d	34 b	310 c	541 c
<i>M II</i>	95 b	17 bc	19 a	176 b	306 b
<i>M III</i>	53 ab	6 a	9 a	83 a	151 a
<i>Mc</i>	67 a	11 ab	13 a	118 a	209 a
	***	***	***	***	***
<i>VP</i>	156 a	25 a	32 a	275 a	489 a
<i>Macollos total</i>	385 b	62 b	74 b	687 b	1207 b
<i>Proporción Macollos/VP</i>	71%	71%	70%	71%	71%

La dinámica de acumulación de biomasa presentó diferencias entre órganos a lo largo de la ontogenia del cultivo de cebada y por efecto de los tratamientos de fertilización (Figura 4.8 a, c). El agregado de nitrógeno incrementó significativamente la producción tanto de tallos, hojas (verdes o senescentes), granza y granos pero sin modificar la proporción de biomasa derivada a cada órgano (Figura 4.8 a, c), la cual estuvo fuertemente regulada por la fenología del cultivo: durante la fase inicial del ciclo del cultivo predominó la biomasa en hojas (30 DDE), luego en tallos (hasta ca. 80 DDA) y luego en granos (a partir de anthesis). A su vez, a lo largo del tiempo fue también variable la biomasa destinada a los distintos órdenes de vástagos: en la fase inicial del ciclo del cultivo el vástago principal fue el destino prioritario de biomasa y a partir de los 50 DDE lo fueron los macollos (especialmente en la condición N1). A diferencia de avena, al fertilizar con nitrógeno aumentó principalmente la proporción de macollos en el rendimiento total con el 76% versus 56% en el testigo. El rendimiento del vástago principal no presentó diferencias significativas entre tratamientos ($p > 0,10$) con 260 vs 290 $g\ m^{-2}$ para N0 y N1 respectivamente.

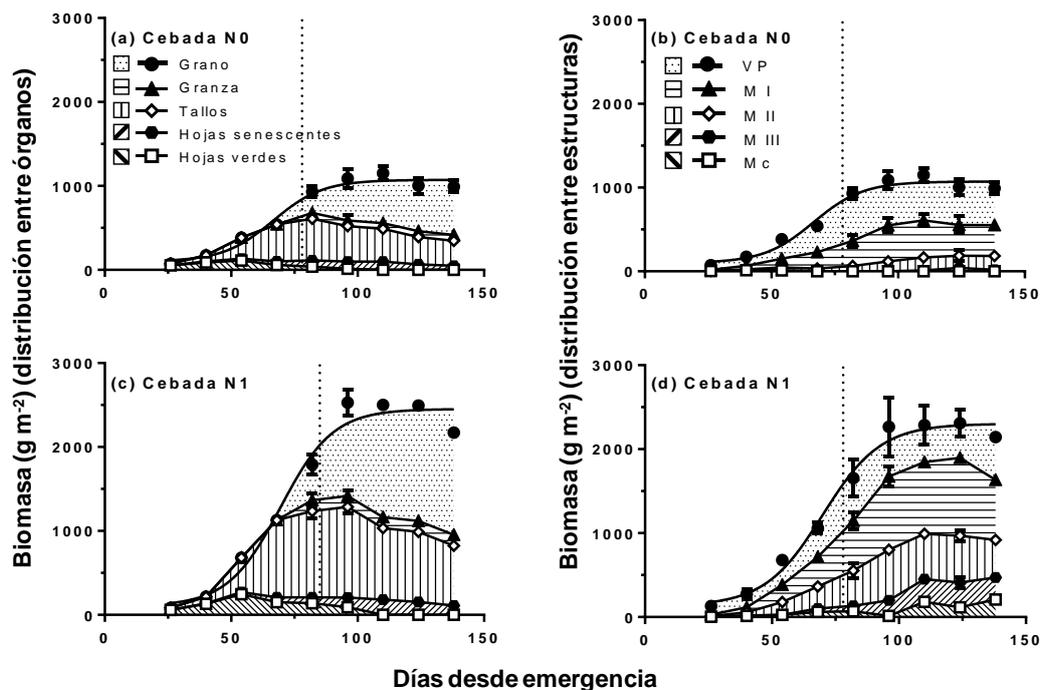


Figura 4.8. Dinámica de acumulación de materia seca (g m^{-2}) en función de los días desde emergencia para cebada en respuesta a la fertilización nitrogenada: N0 testigo sin agregado de nitrógeno y N1 fertilizado con nitrógeno. En (a) y (c) se detalla la distribución de biomasa entre órganos (hojas verdes, hojas senescentes, tallos, granza, granos) y en (b), y (d) entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios). Dentro de cada panel, la línea llena superior indica el ajuste de regresión utilizando Ec. 7. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de anthesis. Las barras indican un EEM.

Finalmente, se analizó el efecto de la fertilización nitrogenada sobre la generación de biomasa sin granos (tallos, hojas y granza) y la producción de granos desglosando entre vástagos principales y macollos totales, dándose un aumento de la proporción de la biomasa por parte de los macollos respecto al vástago principal al incrementarse la disponibilidad de nitrógeno. El vástago principal logró producir granos con mayor frecuencia, mientras que los macollos que se formaron últimos no alcanzaron a ser fértiles generando exclusivamente biomasa sin granos (Cuadro 4.11).

Cuadro 4.11. Porcentajes de producción de granos y biomasa sin granos (tallos, hojas y granza) del vástago principal (VP) y macollos totales para cebada y avena en los tratamientos N0 y N1. Para cada especie, letras distintas dentro de cada columna indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

Especie	Vástago	N0		N1	
		Granos	Biomasa sin grano	Granos	Biomasa sin grano
Cebada	VP	44,4 a	30,0 a	24,7 a	13,2 a
	Macollos	55,6 b	70,0 b	75,3 b	86,8 b
Avena	VP	63,6 b	64,8 b	61,5 a	49,7 a
	Macollos	36,4 a	35,2 a	38,5 b	50,3 a

Intercepción de radiación e índice de área foliar. El porcentaje de radiación interceptada presentó, como muestra la Figura 4.9, registros similares entre las especies, pero originando incrementos considerables la fertilización nitrogenada tanto en el avance de la eficiencia de intercepción a lo largo del ciclo como en los valores de intercepción máximos logrados (Figura 4.9).

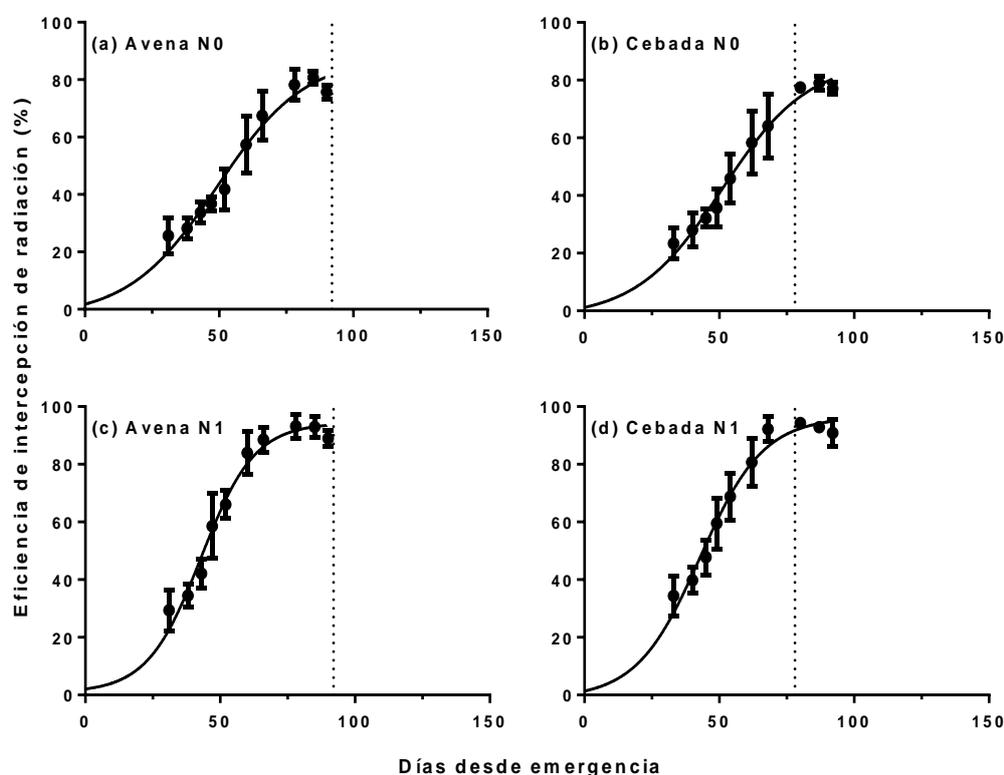


Figura 4.9. Eficiencia de intercepción de radiación para avena y cebada en respuesta a la fertilización nitrogenada: N0 testigo sin agregado de nitrógeno y N1 fertilizado con nitrógeno. Las líneas llenas indican el ajuste de regresión utilizando Ec. 6. En todos los casos los ajustes de regresión fueron $p \leq 0,001$. La línea vertical indica el día de anthesis. Las barras indican un EEM.

El efecto del nitrógeno sobre el IAF fue significativo, obteniendo mediciones superiores en más del 100% respecto al testigo, del mismo modo avena fue superior en

ambos tratamientos respecto a cebada (Figura 4.10). En avena, la mayor proporción de IAF correspondió al vástago principal, mientras que en cebada fue significativo el aporte de los macollos. En ambas especies, el aporte de los macollos a la constitución del IAF fue mayor en la condición N1 que en N0.

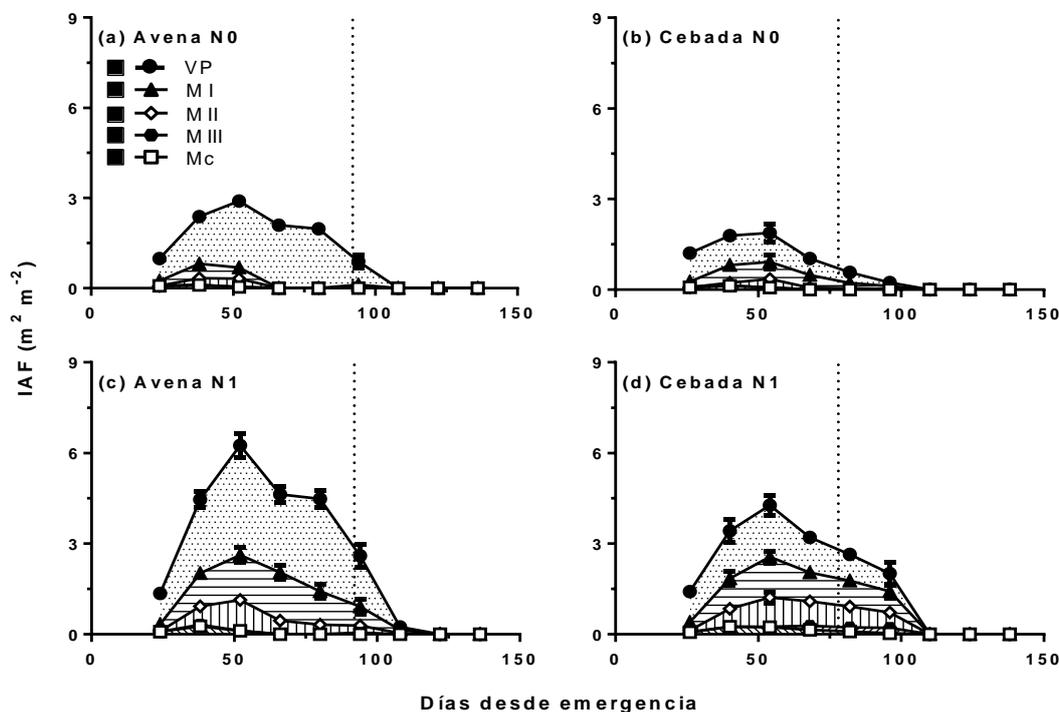


Figura 4.10. Índice de área foliar (IAF, $m^2 m^{-2}$) en función de los días desde emergencia para avena y cebada N0: testigo sin agregado de y nitrógeno y N1: fertilizado con nitrógeno. Se detalla la distribución de IAF entre vástagos (VP: vástago principal, M I: macollos primarios, M II: macollos secundarios, M III: macollos terciarios, Mc: macollos del coleoptile). La línea vertical indica el día de antesis.

4.4. DISCUSIÓN

Las modificaciones en las fechas de siembra permitieron explorar variaciones en la acumulación de materia seca en ambas especies, lográndose los rendimientos más altos en las primeras fechas (19 de septiembre y 10 de octubre). Al contrastar ambas especies, avena produjo mayor biomasa total, en tanto que cebada superó las 10 tn ha^{-1} de grano, valores similares fueron alcanzados en Chile (Quiroz Mercado, 2010). Las características edafoclimáticas en donde se llevaron a cabo los ensayos son factores determinantes para generar altos rendimientos, tales como las horas de radiación solar, temperaturas pre y post-floración y conjuntamente la provisión de riego. Asimismo en Nueva Zelanda, análogos resultado a los de la presente tesis obtuvo Martin (1996) en cultivo de avena, pero en este caso, con fechas de siembra de otoño y otra genética. Las fechas de siembra de primavera evaluadas en ese mismo ensayo registraron rendimientos significativamente inferiores ($10 - 12,5 \text{ tn ha}^{-1}$ de materia seca), pero las condiciones de ese estudio fueron en seco.

El aumento de la disponibilidad de nitrógeno generó evidentes incrementos en la producción de biomasa total y rendimiento de grano en las dos especies. Nuestros resultados indican que aumentaron en más del 100% por la adición de fertilizante, con una dosis total de 100 kg ha⁻¹ de nitrógeno fraccionada en la emergencia del cultivo y al macollaje en partes iguales. Vale mencionar que en nuestra tesis no se realizaron evaluaciones sobre dosis óptimas de fertilización nitrogenada. Existen en la bibliografía numerosos estudios sobre evaluación de dosis óptimas para obtener los mayores rendimientos en grano, resultando muy variables dependiendo de las condiciones experimentales; por ejemplo, las cantidades óptimas recomendadas por Birch y Long (1990) trabajando con cebada bajo riego fueron dosis de 150-200 kg ha⁻¹ de nitrógeno. En tanto, Moreno *et al.* (2003) concluyeron que para una misma región, cultivar y manejo, las condiciones climatológicas de cada campaña en particular, afectan fuertemente al cultivo de cebada, y que la dosis para obtener los rindes óptimos se ubica alrededor de los 120 kg ha⁻¹ de N. Un estudio realizado por Cai *et al.* (2012), en un cultivo de cebada, obtuvo incrementos en el rendimiento con fertilización nitrogenada hasta una dosis de 225 kg ha⁻¹, posteriormente disminuyeron con 300 kg ha⁻¹. En contraste con Delogu *et al.* (1998) que registraron los rendimientos más altos en cebada y trigo con dosis de N en suelo de 80 kg ha⁻¹ y 210 kg ha⁻¹, respectivamente. Estudios en trigo (Campillo *et al.*, 2007) obtuvieron rendimientos más altos con dosis de 300 kg ha⁻¹ de nitrógeno.

En nuestros ensayos se evidenciaron diferencias en el patrón de la acumulación de materia seca en las distintas categorías de vástagos (vástago principal, macollos primarios, macollos secundarios, etc.). Evaluando los efectos de la fecha de siembra, se observó mayor proporción de los macollos respecto al vástago principal en relación al ensayo posterior de fertilización nitrogenada. Esto podría deberse a las condiciones medioambientales (temperaturas, radiación, etc.) particulares del año en donde se llevaron a cabo los ensayos. A su vez, difirió entre especies el aporte de las diferentes categorías de vástagos a la biomasa total: el vástago principal presentó menor aporte en ambas especies, pero esto se destacó principalmente en avena (cebada presentó mayor cantidad y proporción de biomasa de macollos respecto a avena). Ello repercutió en la mayor proporción de rendimiento proveniente de macollos en cebada que en avena. Estudios comparativos realizados entre trigo y cebada mostraron resultados análogos a los aquí presentados, caracterizando a cebada como un cultivo que sustenta su rendimiento en la producción de espigas provenientes de macollos (de San Celedonio *et al.*, 2014).

La dinámica de acumulación de materia seca presentó variaciones a lo largo de la ontogenia del cultivo de avena y de cebada; pero, independientemente de la condición experimental (fecha de siembra, N) o de la especie en cuestión, las máximas tasas de acumulación de materia seca se produjeron durante la etapa inmediatamente previa a antesis. Durante dicha etapa, y para el conjunto de la planta, la mayor proporción de la biomasa correspondió al tallo y luego a las hojas verdes. Al desglosar el análisis entre vástagos se evidenció que, durante la etapa inmediata a antesis, la mayor proporción del IAF fue aportado por los macollos (y fuertemente así en cebada) y, en particular, que los altos IAF solo fueron posibles de ser logrados a partir del aporte de los macollos (Figura 4.11). De forma tal que la intercepción de radiación durante el período inmediatamente previo a antesis (*i.e.* la etapa en la que los cultivos evidenciaron las mayores tasas de crecimiento) dependió del aporte de área foliar proveniente de los macollos (Figura 4.12).

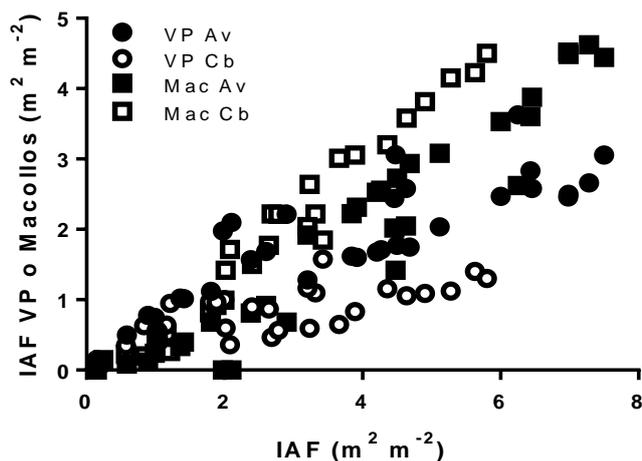


Figura 4.11. Índice de área foliar (IAF, $m^2 m^{-2}$) del vástago principal (VP) o de los macollos (Mac) en función del IAF total para avena (Av) y cebada (Cb) en el conjunto de datos explorados.

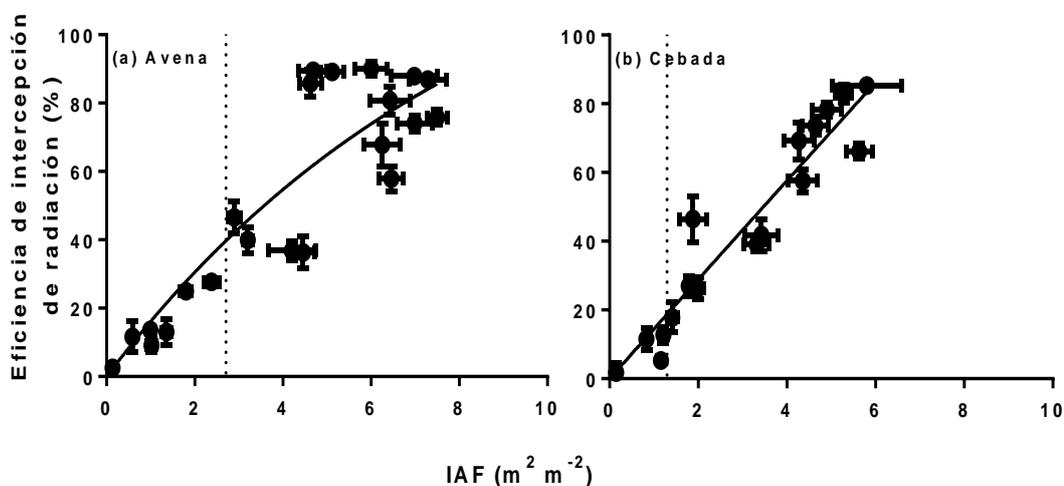


Figura 4.12. Eficiencia de intercepción de radiación en función del índice de área foliar (IAF) en avena y cebada para el conjunto de datos explorados (promedio de repeticiones). La línea de puntos vertical indica el valor de IAF del vástago principal en el momento de máximo IAF.

En resumen, el establecimiento del área foliar y, por consiguiente, la captura de radiación se sustentó en la dinámica de macollaje. Ello fue particularmente relevante durante el período inmediatamente previo a antesis momento del ciclo del cultivo, en el que se evidenciaron las mayores tasas de crecimiento del cultivo en cebada y avena.

4.5. CONCLUSIONES

El efecto de las fechas de siembra en ambos cultivos fue similar, resultado en una merma del rendimiento y biomasa total con retrasos en la fecha de siembra. A su vez, el efecto de la disponibilidad nitrogenada fue notable tanto en la dinámica de acumulación de materia seca como en el rendimiento de las dos especies. Los retrasos en la fecha de siembra determinaron menor acumulación de biomasa por reducción del ciclo del cultivo, mientras que la deficiencia de nitrógeno redujo la tasa de acumulación de biomasa. Un aspecto a destacar es que existieron diferencias entre las especies, en donde cebada presentó mayor rendimiento en grano, y avena produjo mayor biomasa total. El aporte de los macollos en el rendimiento y biomasa de cebada fue significativa, no así en el caso de avena en donde el vástago principal generó la mayor proporción de materia seca. Los macollos fueron los mayores responsables en los cuales se sustentó la conformación del área foliar y por ende, la captura de radiación, altamente condicionados por la disponibilidad de nitrógeno.

CAPÍTULO 5: DEFINICIÓN DE LOS COMPONENTES NUMÉRICOS DEL RENDIMIENTO

5.1. INTRODUCCIÓN

La generación del rendimiento de un cultivo es el producto de la interacción de diferentes prácticas de manejo que tienen como objetivo maximizar el rendimiento del mismo y su calidad. El rendimiento es un carácter complejo que depende de factores ambientales, morfológicos y fisiológicos (Alam *et al.*, 2007). La fecha de siembra es una práctica de manejo que tiende a optimizar el rendimiento y ajustar la misma permite ubicar al ciclo del cultivo ante condiciones ambientales más favorables y, en particular, durante el denominado período crítico donde se definen los componentes de rendimiento.

El rendimiento puede expresarse mediante distintos modelos en función de (i) la generación de biomasa y su partición hacia los órganos reproductivos (aspectos analizados en el Capítulo 4), y (ii) los componentes numéricos. El rendimiento de los cultivos de grano está determinado por dos componentes principales, el NG y el peso promedio de los mismos (Slafer y Rawson, 1994). Estos son definidos en diferentes momentos del ciclo ontogénico y estarán por lo tanto sometidos a distintas condiciones y estreses. De ambos, el NG es el principal componente que explica las variaciones en rendimiento sea por el efecto de las prácticas de manejo o por los progresos genéticos evidenciados en incrementar el rendimiento potencial (Slafer *et al.*, 1994). El rendimiento en granos en cereales de grano pequeño en términos de sus componentes numéricos puede desglosarse en la densidad de plantas, número de espigas por planta (definido por el número de macollos), número de espiguillas por espiga (u órgano reproductivo correspondiente), número de granos por espiguilla (en cultivos con espiguillas plurifloras) y el peso del grano. Trigo es el cultivo de cereales en el que se ha analizado en mayor medida el proceso de generación del NG. En trigo, el número de granos por espigas está asociado con el número de flores fértiles por espiguillas establecidas en pre-antesis (Fischer y Stockman, 1986; Miralles y Slafer, 1995; Miralles *et al.*, 1998; González *et al.*, 2003). En relación al NG y el PG, el menor NG por superficie se asocia con una disminución en el peso promedio de los granos. Mayores pesos del grano ante caídas en el NG no son suficientes para compensar las pérdidas generadas por la mortalidad de flores que definen posteriormente el NG (Slafer *et al.*, 1996).

Si bien el rendimiento comienza a gestarse desde la siembra, es posible identificar una ventana en la cual mermas en la disponibilidad o captación de recursos (radiación, agua, nitrógeno) provoca las mayores reducciones en el rendimiento logrado. Dado que el número de granos es el principal componente que explica las variaciones en rendimiento, dicho período crítico se asocia a caídas en el NG. Por lo tanto, aunque las condiciones ambientales mejoren a continuación de dicho período crítico, el número de granos no podrá ser reestablecido. Estudios realizados en cebada bajo sombreado por Willey y Holliday (1971) descubrieron fuertes mermas en el rendimiento por reducciones en la captación de radiación solar, determinando que la elongación del tallo fue el período de mayor relevancia por una disminución esencialmente del NGE.

Para la determinación del primero de los componentes mencionados (NG) en trigo, se considera como período crítico al comprendido entre 20 días pre-antesis y 10 días post-antesis (Fischer, 1985; Savin y Slafer, 1991; Abbate *et al.*, 1995). Sin embargo, para cebada dicho período fue determinado 10 días previos en relación a trigo, alrededor de 40 a 10 días previos a espigazón, relacionándose con la determinación del número de espigas por m^2 (Arisnabarreta y Miralles, 2008). En avena, el período crítico fue identificado desde inicio de encañazón hasta antesis (Mahadevan *et al.*, 2016). La identificación de estos períodos críticos se realizó

mediante sombreos realizados a lo largo del ciclo del cultivo con objeto de reducir la radiación incidente y, por consiguiente, la tasa de crecimiento del cultivo. Sin embargo, no se analizó en ninguno de esos trabajos cómo variaciones en la tasa de crecimiento del cultivo explican los cambios en el rendimiento.

El posicionamiento de los períodos críticos a lo largo de la ontogenia de los cultivos guarda relación con la forma en la que componen su rendimiento. En cebada el rendimiento depende fuertemente del número de espigas (Miralles *et al.*, 2014). Esto se debe a que cebada posee espiguillas unifloras, mientras que trigo tiene una espiga más plástica que cebada, dado que diferencia muchas flores por espiguilla (entre 2 y 5 flores fértiles). Por otro lado, cebada posee una mayor capacidad de macollaje que trigo (Alzueta *et al.*, 2012), consiguientemente, en trigo la determinación del NG depende tanto del NE como del NGE, mientras que en cebada se asocia principalmente con el NE (Miralles *et al.*, 2014). Para los cereales que generan espigas con crecimiento determinado, la formación del número de espiguillas finaliza con la formación de la espiguilla terminal, como es el caso del trigo (Bonnett, 1966). En tanto, cebada que presenta espiga con crecimiento indeterminado, con la cantidad de granos por espiguillas por raquis definida (uno), posee respuesta al medioambiente en el número de espiguillas fértiles en la punta de la espiga (Bonnett, 1966).

La avena difiere de otros cereales de invierno al poseer de inflorescencia una panoja en lugar de espiga, y constituye una vía para responder a través del rendimiento en grano a condiciones favorables de crecimiento (Salman y Brinkman, 1992; Peltonen-Sainio, 1999). Una panoja difiere de una espiga además de la forma, en el plan de diferenciación y desarrollo (Bonnett, 1966). La misma consta de un eje principal que se denomina raquis, a su vez este posee nudos de los cuales se desarrollan los verticilos que poseen varios raquis secundarios. A partir de estos se originan los pedicelos que mantienen en sus extremos las espiguillas que tienen un número variable de flores, generalmente la primera y segunda son fértiles, algunos genotipos pueden también una tercera flor (Coffman, 1977). El desarrollo de la panoja se presenta desde la parte más alta hacia la base de la misma (Bonnett, 1961). La espiguilla terminal que se inicia primero es la más avanzada en su desarrollo en relación con las otras espiguillas dentro de la panoja (Sonogo *et al.*, 2000). La posición de la espiguilla dentro de la panoja, y de la flor en la espiguilla contribuyen a la capacidad de destino del grano determinando el potencial peso del mismo (Bonnett, 1961; Youngs y Shands, 1974). Como se mencionó anteriormente, el NG establecidos por espiguilla es variable y dependiente de las condiciones ambientales y de manejo, disminuyendo la proporción de granos secundarios y terciarios con retrasos de la fecha de siembra (Takeda y Frey, 1980). El período crítico para la definición del rendimiento ha sido identificado para avena que abarca desde inicio de encañazón hasta antesis por Mahadevan *et al.* (2016).

El PG en trigo está influenciado por variación genética entre cultivares con cambios en las tasas y períodos de llenado del grano (Nass y Reiser, 1975; Hunt *et al.* 1991), yes también afectado por las condiciones durante ese período, más específicamente el potencial de peso de grano se define inmediatamente previo a la antesis y en las primeras etapas de post-antesis (Wardlaw, 1994; Calderini *et al.*, 1999; Ugarte *et al.*, 2007). En trigo, los retrasos de la fecha siembra, causan la reducción del NG por altas temperaturas pre-antesis (Fischer y Maurer, 1978) y una disminución del peso de los mismos, asimismo por altas temperaturas pero en el período post-antesis (Sofield *et al.*, 1977; McDonald *et al.*, 1983). Por otro lado, el tamaño de los ovarios de las flores influye sobre el peso final de los granos en cebada (Scott *et al.*, 1983) y en

trigo (Calderini *et al.*, 2001), la producción de flores de mayor peso originarán granos de mayor peso potencial.

Como mencionamos anteriormente, el rendimiento de avena y cebada puede ser analizado a través del modelo que desglosa al rendimiento en sus componentes numéricos:

$$\text{Rendimiento (g m}^{-2}\text{)} = NG (\# \text{m}^{-2}) \times PG (\text{g}) \quad \text{Ec. 8}$$

donde NG es el número de granos por m^2 y PG es el peso de los granos. A su vez, el número y peso de los granos puede desglosarse en:

$$\text{N}^{\circ} \text{ de granos m}^{-2} = \text{espigas m}^{-2} \times \text{granos espiga}^{-1},$$

$$\text{Peso de los granos} = \text{tasa} \times \text{duración}$$

Es manifiesta la importancia del número de macollos sobrevivientes (que producirán espigas) como componente numérico del rendimiento, debido a que muchos de los macollos totales aparecidos nunca alcanzan el estado de emergencia de la inflorescencia (Anderson, 1986; Capítulo 3 de esta tesis). La proporción de vástagos principales versus macollos espigados varían considerablemente dependiendo de la especie, cultivar, densidad de siembra, prácticas de manejo (fertilización) y condiciones ambientales como disponibilidad hídrica y longitud del día. Sin embargo, son acotados los trabajos que muestren el aporte de los distintos órdenes de vástagos al rendimiento total (sea en trigo, cebada o avena) a través de sus componentes y subcomponentes numéricos que lo definen.

5.1.1. Efectos de las fechas de siembras sobre los componentes del rendimiento

El crecimiento de un cultivo es determinado por la secuencia de eventos fenológicos. Como se ha mencionado anteriormente, el efecto de distintos estreses generados por el medio ambiente (temperatura, disponibilidad hídrica, plagas, malezas, enfermedades, etc.) sobre el cultivo es con frecuencia definido con la elección de la fecha de siembra. Las consecuencias sobre el rendimiento del cultivo dependerán de la etapa de crecimiento en que se encuentre el cultivo al producirse dicho estrés.

Muchos estudios en cebada y trigo han evaluado el efecto de las fechas de siembra, coincidiendo en que el retraso de la siembra produce menores valores de los componentes de rendimiento (Jessop e Ivins, 1970; McFadden 1970; Lauer y Patridge, 1990; McKenzie *et al.*, 2005; Ozturk *et al.*, 2006; Sharma *et al.*, 2008). Algunos reportan que con fechas de siembra más tardías se produce una reducción en el peso de los granos (Jessop e Ivins, 1970; Zubriski *et al.*, 1970; Weston *et al.*, 1993; Juskiw y Helm, 2003, Ozturk *et al.*, 2006; Sharma *et al.*, 2008), debido principalmente a los aumentos de temperatura durante el período de llenado de granos (Passarella *et al.*, 2002). El peso del grano, según Appleyard *et al.* (1982), se mostró altamente dependiente del número de granos espiga⁻¹, resultando menor el peso del grano cuanto mayor la cantidad de granos por espigas, especulándose en su momento como causa de ello a la competencia de los recursos dentro de la espiga. Sin embargo, trabajos posteriores mostraron que trigo y cebada son cultivos limitados por destinos más que por fuente (Borrás *et al.*, 2004; Bingham *et al.*, 2007).

Gooding y Lafever (1991) reportaron reducciones del 24 y 41% en rendimiento en un cultivo de avena durante dos temporadas (1986 y 1987) cuando se retrasó la fecha de siembra, conjuntamente los componentes del rendimiento también se

afectaron, granos por panículas decreció 24% en ambas temporadas, el número de panículas m^{-2} disminuyó un 17 y 35% dependiendo del año, a pesar que existió un incremento del número de flores por panoja en una temporada. Asimismo, previamente Frey (1959a) obtuvo aumentos en el número de panojas por planta y peso del grano en las fechas tempranas de siembra, coincidiendo posteriormente May *et al.* (2004). En Chile, Beratto y Rouanet (1987), observaron fluctuaciones en el rendimiento en cultivares de cebada de primavera, que se explicaron por diferencias en el NG por m^2 y peso de los mismos, como consecuencia de mayor incidencia de enfermedades foliares en la fecha de siembra más tardía.

Por consiguiente, modificar la fecha de siembra constituye una herramienta para generar variabilidad en el rendimiento y la definición de sus componentes numéricos tanto en avena como en cebada.

5.1.2. Efectos de la fertilización nitrogenada sobre los componentes del rendimiento

La fertilización nitrogenada es uno de los factores más importantes en el crecimiento y desarrollo de los cultivos de cereales. El rol del nitrógeno en la producción agrícola está relacionado con la fotosíntesis, ya que a través de este proceso se produce la transformación de la energía física de los fotones en energía química del ATP y metabolitos intermedios reducidos ante todo NADPH. Posteriormente son utilizados para la síntesis de asimilados de diferentes tipos, principalmente carbohidratos y aminoácidos. Ambos son indispensables para la síntesis de los componentes bioquímicos de órganos y proporcionar la estructura de toda la planta (Lawlor, 2002). En las plantas, el nitrógeno es principalmente requerido para síntesis de proteínas, ya sean enzimáticas como estructurales. Previamente, Lawlor *et al.* (1988) habían concluido que la temperatura regula la tasa de síntesis de proteínas, determinando la tasa de crecimiento de la planta, por lo tanto sino existen restricciones de nitrógeno, el crecimiento estaría limitado por la temperatura y radiación como recurso madre del proceso fotosintético. La absorción de nitrógeno por el cultivo está regulada por su disponibilidad en el suelo y por la propia demanda del cultivo. En el cultivo de cebada, la absorción de nitrógeno es lenta durante las primeras etapas de desarrollo mostrando limitada velocidad de crecimiento. Posteriormente, la absorción se acelera en la etapa terminal del macollaje y durante encañazón, logrando sus valores máximos para antesis (Delogu *et al.*, 1998; Lázzari *et al.*, 2005).

Muchos estudios han detectado que deficiencias de nitrógeno disminuyen el número de granos y el rendimiento en trigo (Fischer, 1993; Abbate *et al.*, 1995) y del mismo modo en cebada (Baethgen *et al.*, 1995; Prystupa *et al.*, 2004; Arisnabarreta y Miralles, 2006). Dependiendo del genotipo y las condiciones ambientales, la baja en el número de granos puede ser producto de menor cantidad de espigas m^{-2} o de la disminución del número de granos por espiga (Baethgen *et al.*, 1995; Prystupa *et al.*, 2004; Arisnabarreta y Miralles, 2006). En cultivo de avena, Frey (1959b) observó aumentos del 60-65% en el rendimiento con fertilización con nitrógeno debido a incrementos de panojas por planta y granos por panoja. Análogos resultados obtuvieron Browne *et al.* (2006) registrando mejoras del rendimiento ocasionado por aumentos del número de panojas y de granos por panojas.

Peltonen-Sainio y Peltonen (1995) realizaron estudios en avena y trigo, demostrando que la adición de nitrógeno mejoró la supervivencia de flores y de

macollos, produciendo en consecuencia mayor número de granos por panoja y/o espiga y peso de las mismas. La supervivencia floral está relacionada con la dotación de nitrógeno disponible para el cultivo y particularmente el contenido de nitrógeno acumulado en las espigas al momento de la floración (Abbate *et al.*, 1995). Abbate *et al.* (1995) indicaron que una concentración baja de nitrógeno en espigas, aún para condiciones similares de cociente fototermal, produciría una mayor mortandad de primordios flores, disminuyendo de esta manera el número de flores fértiles alcanzado por las espigas y consecuentemente se alcanzaría un menor número de granos por espiga. Recientemente, Duan *et al.* (2018) detectaron una fuerte relación positiva entre el número de granos con la concentración y acumulación de nitrógeno durante el crecimiento de la espiga de trigo, en un análisis a través en un amplio rango de ambientes. La fertilización nitrogenada ha demostrado incrementar el número de granos por espiga en trigo (Langer y Liew, 1973; Whingwiri y Kemp, 1980) debido principalmente a mayores tasas de supervivencia de flores por espiguilla (Whingwiri y Kemp, 1980). Según Ferrante *et al.* (2010), la disminución del aborto floral durante la última parte de la elongación del tallo en respuesta a la adición de nitrógeno en trigo se relacionó con una mayor tasa de desarrollo de la flor, permitiendo que una mayor proporción de los primordios iniciados alcanzaran el estado de flores fértiles. Por lo cual, una mayor disponibilidad de N favoreció el NG.

Los componentes de rendimiento son afectados por la tasa de fertilización nitrogenada y por el momento de aplicación. A medida que se retrasa la fertilización, el efecto sobre los componentes de rendimiento disminuye, favoreciendo de esta manera al aumento del contenido de proteína en grano de trigo (Stone y Savin, 1999). Sinclair y Jamienson (2006) demostraron que el rendimiento en grano y el número de granos en trigo, se ven limitados por la capacidad de captar recursos, principalmente nitrógeno. En cebada, la fertilización de nitrógeno determina un aumento del porcentaje de granos provenientes de macollos, y estos poseen menor calibre de los que proceden de los vástagos principales (Prystupa *et al.*, 2004). En el presente capítulo se evaluó la definición del rendimiento en términos de sus componentes numéricos en cultivos de avena y cebada.

5.2. MATERIALES Y MÉTODOS

i) Ensayo de fechas de siembra

Condición experimental. Se trabajó sobre los ensayos de fecha de siembra ejecutados a campo durante la estación de crecimiento 2012/13 previamente detallados en el Capítulo 2, en el que en el Campo Experimental de la EEA INTA Esquel (43° 07' S, 71° 32' O) se combinaron tres fechas de siembra contrastantes (S1: 18/09/12, S2: 10/10/12, S3: 01/11/12,) y dos cultivares, uno de avena “Carlota INTA” (*Avena sativa* L.) y otro de cebada cervecera “Scarlett” (*Hordeum vulgare ssp. distichum* L.), con un diseño experimental en bloques completamente al azar con arreglo factorial con 4 repeticiones.

Mediciones principales y análisis de datos. Se registraron diferentes mediciones a madurez:

1. Biomasa en madurez del cultivo. Se muestrearon 100 cm lineales de biomasa aérea arrancadas de raíz. Se separaron las inflorescencias (espigas en cebada, panoja en avena) manteniendo por separado las diferentes categorías de vástagos: vástago principal, macollos primarios, macollos secundarios, macollos terciarios y macollos del

coleoptile. Las inflorescencias se trillaron y se procedió a realizar peso seco de los granos luego de permanecer las muestras en estufa a 54 °C por 48 horas. Se midió rendimiento y sus componentes numéricos.

2. Componentes numéricos del rendimiento. Se calcularon los siguientes componentes del rendimiento:

- Peso de los granos: en una submuestra individual de lo cosechado en cada parcela a madurez del cultivo, se contaron y pesaron cien granos. Su peso fue referido como peso promedio de los granos (PG).

- Número de granos por m² y sus subcomponentes numéricos: se calcularon como:

$$- \text{N}^\circ \text{ granos } m^{-2} = \text{Rendimiento (g } m^{-2}) / \text{PG (g)}$$

- Número de espiga (o panojas) por m² (se estimó a través de la muestra cosechada)

- Número de granos por espiga o por panojas: se obtuvo como el cociente entre el número de granos por m² y el número de espigas (o panoja) por m².

3. Análisis estadístico de los datos. Los datos recopilados en los puntos (2) permitieron analizar el rendimiento a través de sus componentes segregando el análisis a nivel de cultivo y entre categorías de vástagos. La diferencia entre tratamientos para los diferentes parámetros analizados se realizó por medio de análisis de varianza usando el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2011), para el diseño estadístico utilizado (factorial en DBCA), considerando los factores simples y sus interacciones. Cuando el análisis de varianza arrojó diferencias significativas, los valores medios de cada tratamiento fueron comparados mediante el test de Tukey en un nivel de significancia de $\alpha < 0,05$. Mediante regresiones lineales se estimaron la correlación entre diferentes variables (Motulsky y Christopoulos, 2003).

ii) Ensayo de respuesta a la disponibilidad nitrogenada

Condición experimental. Para analizar la respuesta a la disponibilidad nitrogenada se consideró el ensayo ejecutado durante la estación de crecimiento 2014/15 en el Campo Experimental de la EEA INTA Esquel (43° 07' S, 71° 32' O), combinando los cultivares de avena "Carlota INTA" y cebada cervecera "Scarlett" previamente utilizando con dos disponibilidades contrastantes de contenido de nitrógeno en suelo a siembra. Los niveles de N fueron: (i) nivel de N bajo equivalente al N-NO₃⁻ base del suelo (N0 = 63 kg N ha⁻¹), y (ii) nivel de N alto dado por el agregado a emergencia de 50 kg N ha⁻¹ y 50 kg N ha⁻¹ al macollaje (N1). El diseño experimental fue en bloques completamente al azar con un arreglo factorial con 4 repeticiones.

Mediciones principales y análisis de datos. Se realizaron las mismas mediciones y análisis de los datos que los ejecutados en el ensayo de fechas de siembra detallado previamente.

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Efectos de las fechas de siembras sobre los componentes del rendimiento

Rendimiento. El rendimiento de cebada fue mayor que el rendimiento de avena independientemente de la fecha de siembra, con rendimientos medios de 1133 g m⁻² para cebada y de 761 g m⁻² para avena (Cuadro 5.1). Los mayores rendimientos se obtuvieron en la primera y en la segunda fecha de siembra, respecto a la tercera fecha de siembra (Cuadro 5.1).

Cuadro 5.1. Rendimiento (g m⁻²) para avena y cebada (factor especie, E) en cada una de las tres fechas de siembra (factor siembra, S). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

<i>Especie</i>	<i>Siembra</i>	<i>Rendimiento</i>
Avena	19-sep	825 b
	10-oct	748 ab
	01-nov	690 a
Cebada	19-sep	1118 ab
	10-oct	1192 b
	01-nov	1089 a
E		**
S		*
E*S		ns

Componentes numéricos del rendimiento en avena. El efecto de las fechas de siembra sobre los componentes de rendimiento en avena no resultó tan evidente como en cebada (Cuadro 5.2), los valores más altos en el NG y el subcomponente NGP los presentó la primera fecha, pero sin diferencias significativas con las restantes ($p > 0,10$). A su vez no existieron diferencias estadísticas entre fechas de siembra ($p > 0,10$) en el NE, NGP y PG (Cuadro 5.2).

Cuadro 5.2. Número de granos m⁻² (NG), número de panojas m⁻² (NP), número de granos panoja⁻¹ (NGP), peso de los granos (PG) (mg) y rendimiento (Rto) (g m⁻²) para avena en las distintas fechas de siembra. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor fecha de siembra (S). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

<i>Fechas</i>	<i>NG</i>	<i>NP</i>	<i>NGP</i>	<i>PG</i>	<i>Rto</i>
19 septiembre	23685 a	451 a	52 a	35,2 a	833,7 b
10 octubre	20691 a	521 a	43 a	36,3 a	751,1 ab
01 noviembre	20220 a	561 a	45 a	34,0 a	687,5 a
S	ns	ns	ns	ns	*

La participación en avena del vástago principal en los componentes del rendimiento fue significativa en comparación a macollos (Cuadro 5.3). El aporte al rendimiento de los macollos de orden terciarios y del coleoptile fue insignificante. Presentó diferencias significativas por efecto de la fecha de siembra ($p \leq 0,05$) tanto en NG como en el número de granos por panoja (NGP).

Cuadro 5.3. Número de granos m^{-2} (NG), número de panojas m^{-2} (NP), número de granos panoja $^{-1}$ (NGP), peso de los granos (PG) (mg) y rendimiento (Rto) ($g m^{-2}$) para avena en las distintas fechas de siembra y para cada vástago. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor fecha de siembra (S), factor categoría de vástago (C) y su interacción. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

Vástagos	NG	NP	NGP	PG	Rto
VP	8943 c	159 b	57 c	35,4 a	316,5 c
MI	6135 b	156 b	40 b	36,1 a	221,5 b
MII	5971 b	137 b	44 bc	35,7 a	213,2 b
MIII	1064 a	35 a	24 a	34,6 a	36,8 a
Mc	847 a	38 a	21 a	33,8 a	28,6 a
S	*	ns	***	ns	ns
C	***	***	***	ns	***
S*C	ns	ns	ns	ns	ns

Componentes numéricos del rendimiento en cebada. Considerando el efecto de las fechas de siembra en cebada (Cuadro 5.4), la segunda fecha presentó el mayor registro en el NG (S2=26813 vs. S1=25502 y S3=24334 granos m^{-2}). No existieron diferencias significativas ($p > 0,10$) entre los demás componentes numéricos del rendimiento por efecto fecha de siembra (NE, NGE y PG).

Cuadro 5.4. Número de granos m^{-2} (NG), número de espigas m^{-2} (NE), número de granos espiga $^{-1}$ (NGE), peso de los granos (PG) (mg) y rendimiento (Rto) ($g m^{-2}$) para cebada en las distintas fechas de siembra. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor fecha de siembra (S). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

Fechas	NG	NE	NGE	PG	Rto
19 septiembre	25205 ab	1141 a	24 a	45,5 a	1146 ab
10 octubre	26813 b	1139 a	26 a	45,1 a	1209 b
01 noviembre	24334 a	1131 a	23 a	46,0 a	1119 a
S	**	ns	ns	ns	**

Estudiando los distintos vástagos, es destacada la participación de los macollos primarios en los componentes del rendimiento, generando más del 100% en la producción de número de granos y número de espigas m^{-2} respecto al vástago principal (Cuadro 5.5). Del mismo modo, los macollos secundarios, presentaron diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en el NG y NE en relación al vástago principal. No existieron diferencias ($p > 0,10$) en el NGE, pero produjeron granos más livianos en comparación al vástago principal y macollos primarios (Cuadro 5.5). La menor producción de granos m^{-2} fue la registrada en los macollos terciarios, sin diferencias entre vástago principal y los macollos del coleoptile. Podemos destacar que el NGE y el PG fueron superiores en

el vástago principal respecto a los macollos secundarios, terciarios y del coleoptile (Cuadro 5.5).

Cuadro 5.5. Número de granos m^{-2} (NG), número de espigas m^{-2} (NE), número de granos espiga $^{-1}$ (NGE), peso de los granos (PG) (mg) y rendimiento (Rto) ($g m^{-2}$) para cebada en las distintas fechas de siembra y para cada vástago. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor fecha de siembra (S), factor categoría de vástago (C) y su interacción. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

Vástagos	NG	NE	NGE	PG	Rto
VP	4040 b	163 a	21 b	46,9 b	189,5 b
M I	8386 d	382 c	19 ab	45,4 ab	380,7 d
M II	5601 c	254 b	18 ab	43,8 a	245,3 c
M III	3180 a	157 a	18 ab	44,4 a	141,1 a
Mc	4250 b	181 a	16 a	43,0 a	182,8 b
S	**	ns	*	ns	**
C	***	***	**	***	***
S*C	ns	ns	ns	ns	ns

5.3.2. Efectos de la fertilización nitrogenada sobre los componentes del rendimiento

Rendimiento. El efecto de la fertilización nitrogenada fue notable en el rendimiento de cebada ($1218 g m^{-2}$ en N1 vs. $577 g m^{-2}$ en N0), mientras que en avena aumentó de $439 g m^{-2}$ en la condición N0 a $854 g m^{-2}$ en la condición N1 (Cuadro 5.6). El rendimiento de cebada fue significativamente superior al rendimiento de avena independientemente de la condición nitrogenada (Cuadro 5.6).

Cuadro 5.6. Rendimiento ($g m^{-2}$) para avena y cebada (factor especie, E) en los tratamientos N0 y N1 (factor nitrógeno, N). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

Especie	Tratamiento	Rendimiento
Avena	N0	439,2 a
	N1	854,1 c
Cebada	N0	576,8 b
	N1	1217,8 d
E		***
N		***
E*N		**

Componentes numéricos del rendimiento en avena. En el cultivo de avena, la adición de nitrógeno aumentó el NG, por un incremento en el subcomponente número de panojas (NP) (451 vs. 782 panojas m^{-2} en N0 y N1, respectivamente; representando un 73% de incremento), y adicionalmente aumentó NGP (27 vs. 31 granos panoja $^{-1}$ en N0 y N1, respectivamente; equivalente a un 15% de mejora) (Cuadro 5.7). Ello resultó en un rendimiento de grano 94% superior (439 vs. 854 g m^{-2} en N0 y N1, respectivamente) en el tratamiento de alta disponibilidad nitrogenada.

Cuadro 5.7. Número de granos m^{-2} (NG), número de panojas m^{-2} (NP), número de granos panoja $^{-1}$ (NGP), peso de los granos (mg) (PG) y rendimiento en grano (Rto) (g m^{-2}) para avena para los tratamientos N0 y N1. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor nitrógeno (N). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

Tratamientos	NG	NP	NGP	PG	Rto
N0	12052 a	451 a	27 a	36,4 a	438,7 a
N1	24141 b	782 b	31 b	35,5 a	857,0 b
N	***	**	*	ns	***

En avena, el aporte de nitrógeno incrementó el NGP, conjuntamente el NP, en consecuencia el NG y rendimiento; por el contrario, no hubo diferencias significativas ($p > 0,10$) en el PG (Cuadro 5.8). La distribución entre los vástagos en los componentes del rendimiento fue diferente: el aporte del vástago principal fue importante en relación a los macollos, donde a excepción del PG, el resto de los componentes del rendimiento resultaron superiores.

Cuadro 5.8. Número de granos m^{-2} (NG), número de panojas m^{-2} (NP), número de granos panoja $^{-1}$ (NGP), peso de los granos (mg) (PG) y rendimiento en grano (Rto) (kg ha^{-1}) para avena en los tratamientos N0 y N1 y para cada vástago. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor nitrógeno (N), factor categoría de vástago (C) y su interacción.

Vástagos	NG	NP	NGP	PG	Rto
VP	11789 c	291 c	40 b	34,4 a	4055,4 c
MI	4273 b	210 b	20 a	35,9 a	1534,0 b
MII	2035 a	115 c	17 a	36,3 a	738,7 a
N	***	***	***	ns	***
C	***	***	***	ns	***
N*C	***	***	**	ns	**

Componentes numéricos del rendimiento en cebada. Como consecuencia de la fertilización se incrementó significativamente el NG, como consecuencia del aumento del subcomponente NE (672 vs 1271 espigas m^{-2} en N0 y N1 respectivamente, que representó un aumento del 106%). No existieron diferencias ($p > 0,10$) en el NGE y PG por efecto de la fertilización (Cuadro 5.9).

Cuadro 5.9. Número de granos m^{-2} (NG), número de panojas m^{-2} (NP), número de granos espiga⁻¹ (NGP), peso de los granos (PG) (mg) y rendimiento (Rto) ($g m^{-2}$) para cebada para los tratamientos N0 y N1. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor nitrógeno (N). ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

Tratamientos	NG	NE	NGE	PG	Rto
N0	11952 a	672 a	18 a	48,3 a	577,3 a
N1	24738 b	1271 b	20 a	49,2 a	1217,1 b
N	***	***	ns	ns	***

En cebada, analizando los distintos vástagos (Cuadro 5.10), no existieron diferencias estadísticas entre el vástago principal y los macollos primarios en el NG, NGE, PG y el rendimiento, pero sí existieron diferencias significativas ($p \leq 0,05$) en el NE (332 vs. 250 espigas m^{-2}). Los macollos secundarios registraron valores intermedios en los componentes del rendimiento, pero con diferencias significativas en PG respecto al vástago principal. Los resultados indicaron una disminución en el PG de los macollos en relación al vástago principal.

Cuadro 5.10. Número de granos m^{-2} (NG), número de espigas m^{-2} (NE), número de granos espiga⁻¹(NGE), peso de los granos (mg) (PG) y rendimiento (Rto) ($g m^{-2}$) para cebada en los tratamientos N0 y N1 y para cada vástago. Al pie se detalla el resultado del análisis de varianza para el factor nitrógeno (N), factor categoría de vástago (C) y su interacción. ***, **, *, y ns indican $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$, y no significativo ($p > 0,05$), respectivamente. Dentro de cada factor y columna, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$).

Vástagos	NG	NE	NGE	PG	Rto
VP	5333 c	250 c	21 b	51,7 c	275,1 c
M I	6336 c	332 d	19 ab	48,6 bc	307,9 c
M II	3720 b	196 b	18 ab	46,1 ab	171,1 b
M III	1833 a	134 a	18 ab	42,9 a	78,2 a
Mc	2541 a	137 a	16 a	46,5 b	118,1 a
N	***	***	ns	***	***
C	***	***	***	***	***
N*C	***	***	**	***	**

5.3.3. Definición del rendimiento en función de sus componentes numéricos

Considerando los componentes del rendimiento, el NG se relacionó positivamente con el rendimiento en ambas especies, caracterizándose cebada por lograr un mayor rendimiento que avena a igual NG (Figura 5.1a). A su vez, avena y cebada difirieron en la forma en la que lograron un NG dado: las variaciones en el NG

en cebada estuvieron dadas por la cantidad de espigas establecidas, mientras que en avena se debieron tanto a variaciones en el NP como en el NGP (Figura 5.1b). Cebada se caracterizó por presentar, a igual condición ambiental (fecha de siembra, disponibilidad de N), un mayor número de vástagos reproductivos que avena (*i.e.* NE en cebada > NP en avena), mientras que avena se caracterizó por presentar un mayor número de granos por vástago reproductivo que cebada (*i.e.* NGE en cebada < NGP en avena) (Figura 5.1b). El PG, por su parte, no presentó ninguna asociación con el rendimiento ($p > 0,10$) (Figura 5.1b), caracterizándose cebada por presentar un mayor peso de grano que avena (46,0 mg en cebada y 35,6 mg en avena, promedio general). Por consiguiente, el NG fue el componente que mejor explicó las variaciones en el rendimiento sea por efecto especie, fecha de siembra o disponibilidad de N (Figura 5.1d). Por lo tanto, lograr altos rendimientos solo fueron posibles con un alto número de granos establecidos (Figura 5.1d). En avena, el establecimiento de granos correspondió en un 52%, en promedio, al aporte de granos del vástago principal, seguido en un 26% de granos provenientes del M I y un 20% de granos provenientes del M II (Figura 5.2a). En cebada, el establecimiento de granos dependió del aporte por igual de los distintos órdenes de vástagos: en promedio el vástago principal aportó el 25 % de los granos que conforman el rendimiento, 38% del M I, 24% de M II, y 14% provinieron de macollos derivados del coleoptile.

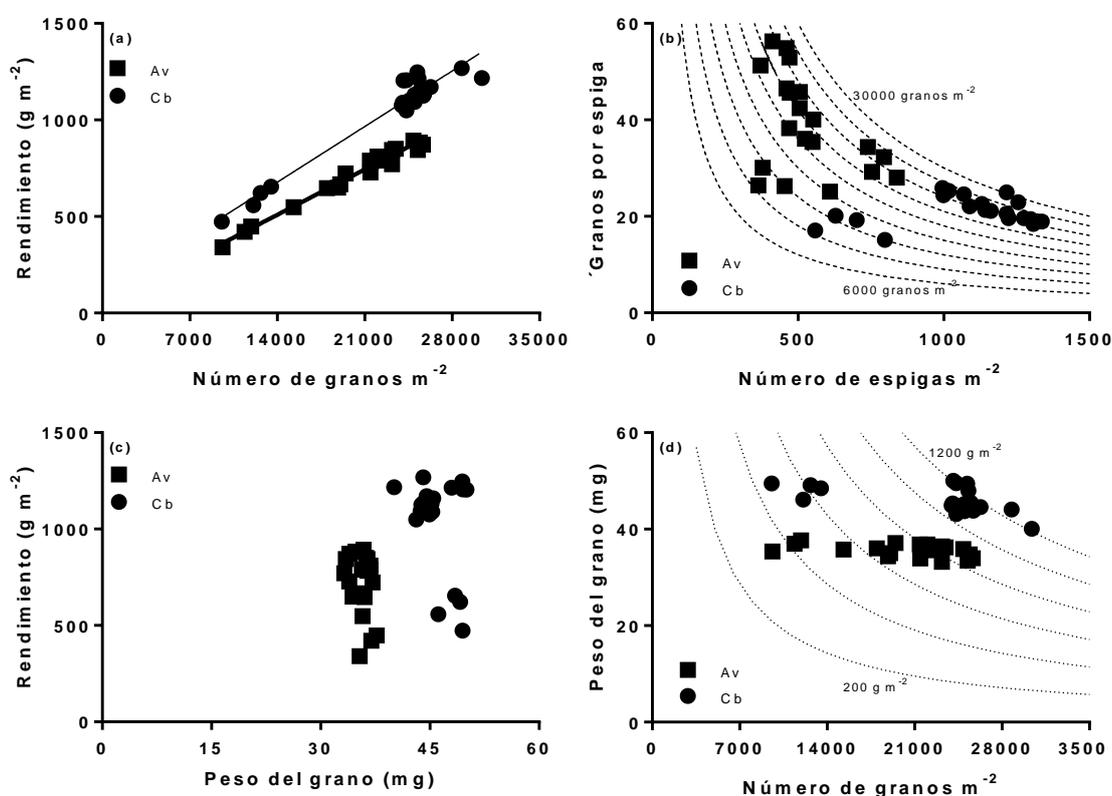


Figura 5.1. Relación entre el rendimiento y el número de granos por m² (a), entre el número de granos por espiga y el número de espigas por m² (b), entre el rendimiento y el peso del grano (c), y entre el peso del grano y el número de granos por m² (d) para avena (Av) y cebada (Cb) en tres fechas de siembra y dos disponibilidades de N. En (a), las líneas llenas indican el ajuste de regresión ($y_{Av} = 0,033x - 39$, $r^2 = 0,98$ $p \leq 0,001$; $y_{Cb} = 0,041x - 102$, $r^2 = 0,94$ $p \leq 0,001$). Las líneas punteadas representan en (b) líneas de iso-número de granos por m² (desde 6000 granos m⁻² a 30000 g m⁻², con

rangos de $3000 \text{ granos m}^{-2}$), y en (c) líneas de iso-rendimiento (desde 200 g m^{-2} a 1200 g m^{-2} , con rangos de 200 g m^{-2}).

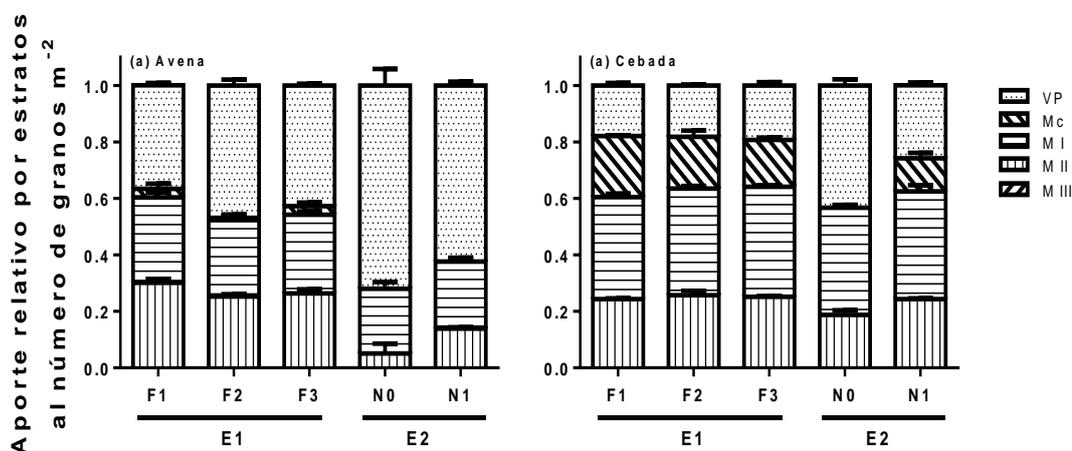


Figura 5.2. Aporte relativo al número de granos por m^2 de granos provenientes del vástago principal (VP), macollos del coleoptile (Mc), primarios (M I), secundarios (M II), y terciarios (M III) para avena (Av) y cebada (Cb) en tres fechas de siembra (S1 a S3 del ensayo 1, E1) y dos disponibilidades de N (N0 y N1 del ensayo 2, E2). Las barras indican un EEM.

Para analizar la definición del número de granos por m^2 en cada especie, se procedió a relacionar la tasa de crecimiento del cultivo de cada día del ciclo del cultivo (calculada en el Capítulo 3) con el número final de granos logrados a madurez. El objetivo del análisis era responder a la pregunta: ¿explica la TCC a los i días desde antesis al número final de granos logrados? A través de ello se posibilitaría identificar si existe un período en el cual la TCC explique en mayor medida al NG que algún otro período. La TCC durante los 15 días previos al momento de antesis fue la que explicó en mayor medida las variaciones en el número de granos logrados a madurez tanto en avena como en cebada (aunque en cebada hubo un segundo pico de asociación entre ambas variables a los 20 días después de antesis). En ambas especies, la relación entre la TCC durante dicho período y el número de granos por m^2 fue asintótica dado que TCC superiores a $30 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ no determinaron aumentos en el número de granos (Figura 5.3b, d). Ni en avena ni en cebada se identificó un período en el cual la TCC explicó al peso de los granos.

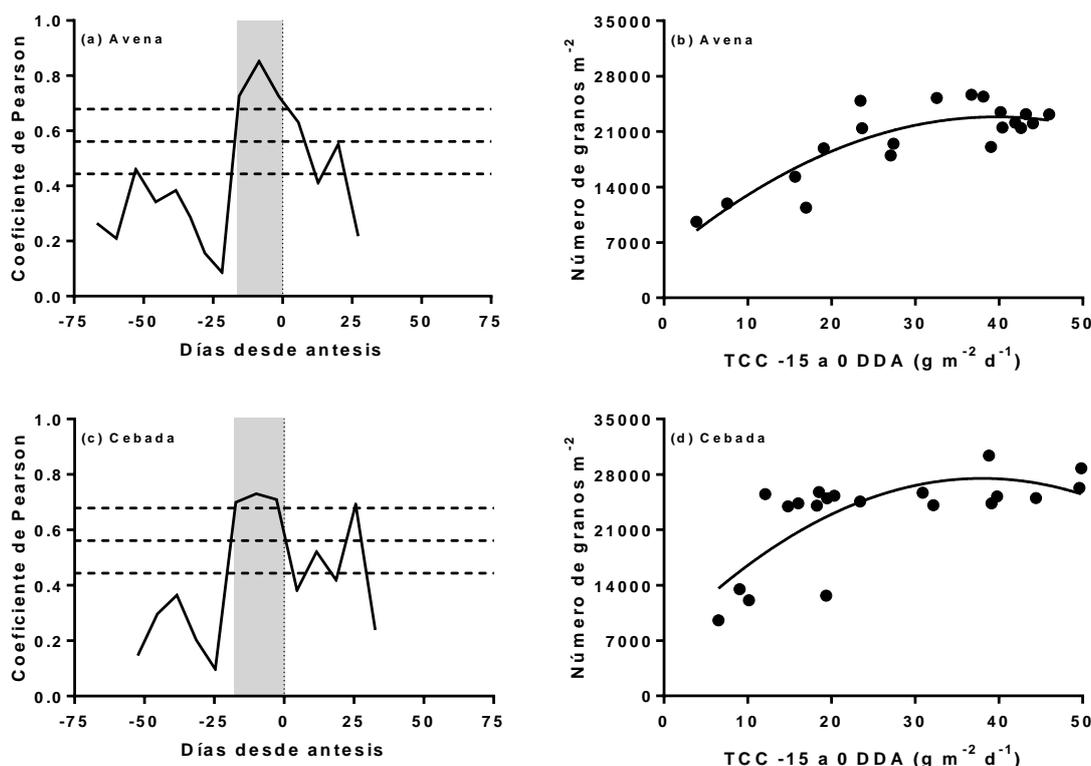


Figura 5.3. Coeficiente de Pearson r (correspondiente a la relación entre la tasa de crecimiento del cultivo por día promedio de cada período, $\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, y el número de granos por m^2 a madurez) en función de los días desde antesis (DDA) (a, c) y número de granos por m^2 en función de la tasa de crecimiento del cultivo para el período con mayor coeficiente de Pearson (b) para avena (Av) y cebada (Cb) en tres fechas de siembra (S1 a S3 del ensayo 1, E1) y dos disponibilidades de N (N0 y N1 del ensayo 2, E2). En (a) y (c) las líneas punteadas identifican un nivel de probabilidad $p \leq 0,05$ (línea inferior), $p \leq 0,01$ (línea intermedia) y $p \leq 0,001$ (línea superior), y el rectángulo sombreado señala el período identificado como de mayor coeficiente de Pearson. En (b) y (d) la línea llena representa el ajuste de una función polinómica de segundo grado: $y_{avena} = -11,1x^2 + 887x + 5228$, $r = 0,85$ $p \leq 0,001$; $y_{cebada} = -14,0x^2 + 1067x + 7229$ $r = 0,73$ $p \leq 0,001$).

5.4. DISCUSIÓN

El rendimiento en grano de avena y cebada puede ser considerado a través del modelo que representa el rendimiento en sus componentes numéricos: Rendimiento = NG x PG. Los resultados de nuestros estudios en cebada indican que el efecto de la fecha de siembra sobre las variaciones en el rendimiento fue mejor explicado por el componente NG, relacionándose positivamente con el rendimiento, en tanto que el segundo componente (PG) presentó escasa relación y una tendencia negativa con el mismo. Coincide ello con lo indicado en la literatura en trigo (Calderini *et al.*, 1999; Fischer, 2008), en donde el NG se relacionó mejor que el PG a las variaciones en rendimiento. El efecto de las fechas de siembra en cebada determinó que la segunda

fecha presente los más altos rendimientos de grano, como consecuencia de los mayores registros en el componente de NG, a su vez esto producto del aumento del subcomponente NE. En avena la primera fecha originó el mayor rendimiento en grano por incremento del NG, pero en este caso ocasionado por valores altos en el subcomponente NGE.

Cebada y avena mostraron algunas diferencias en el modelo de componentes numéricos de rendimiento, ambas presentaron asociación del NG con el rendimiento y sin relación de este con el PG. La diferencia se manifestó porque en cebada los aumentos de rendimiento fue a partir del aumento de NE, mientras que en avena, se registró simultáneamente mayores valores del subcomponente NGP, similar a lo que sucede en trigo (Slafer *et al.*, 1994). En cebada cervecera (dos hileras), Abeledo *et al.* (2003) demostraron que el rendimiento en grano se asoció con el NG, y este a su vez fue dependiente del NE por unidad de superficie. Lorencetti *et al.* (2006) llegaron a la conclusión que el número de granos por panojas presenta alta correlación con el rendimiento de grano, con mínima contribución del PG. Ello está en línea coincidente con Peltonen-Sainio *et al.* (2007) quienes señalaron que el NG es más flexible que el PG como determinante del rendimiento, lo que indica la habilidad de expresión de los cereales ante condiciones favorables de crecimiento.

En el cultivo de avena el rendimiento tiene conjuntamente como factor determinante el NGP, por lo cual incrementos de supervivencia de las flores y el cuaje de granos tendrán gran impacto en el mismo. El NGE suele ser el subcomponente que mejor explica las diferencias en el NG en el caso de trigo. Peltonen-Sainio (1997) demostró que la aplicación exógena de citoquinina en avena no redujo la proporción de espiguillas y flores abortadas, mientras que la fertilización con nitrógeno estimuló la generación endógena de la hormona, incrementando el rendimiento potencial a través de la prolongación del crecimiento, de este modo disminuyendo la muerte de flores. Estudios en avena y trigo señalaron que el aborto de flores depende del régimen de nitrógeno y cultivar, estableciendo un aumento de la supervivencia de flores y mayor número de granos por panoja/espiga y peso de los granos (Peltonen-Sainio y Peltonen, 1995).

En cuanto al efecto de la mejora en la disponibilidad nitrogenada, esta produjo un aumento destacable en el rendimiento en cebada, modificando el NG, y dentro de los subcomponentes fue principalmente causado por aumentos en el NE, más que por el NGE (Delogu *et al.*, 1998; Arisnabarreta y Miralles, 2004; Cossani *et al.*, 2009). En nuestros ensayos de avena observamos del mismo modo aumento en el NG, pero conjuntamente al incremento del NP se registraron mayores valores en el NGP. Esto coincide con Ohm (1976) y Brinkman y Rho (1984) quienes evaluaron la adición de nitrógeno registrando aumentos del NP y el NGP. En línea a lo demostrado, Ahmadi *et al.* (1988) encontraron respuestas en el rendimiento en avena al ampliar la disponibilidad nitrogenada por modificaciones en el NGP, sin diferencias en el PG. Por otro lado, resultados análogos obtuvo Hamill (2002) posteriormente, en donde evaluó distintas tasas de fertilización con nitrógeno (0-40-80-120 kg ha⁻¹) en distintos sitios, registrando aumentos en todos los componentes de rendimiento (número de panojas y granos panojas⁻¹), pero una disminución en el peso de los granos, a excepción de una localidad. El aumento en el NG obtenido a través de la fertilización nitrogenada, en ambas especies, estuvo asociado a un mayor número de macollos fértiles, generando por ende un mayor número de espigas y/o panojas por unidad de superficie. Estos resultados manifiestan que el NE es un componente del NG que responde a la fertilización nitrogenada tal como lo propusieron Novoa y Loomis (1981) y

posteriormente confirmado por Salvagiotti y Miralles (2007), sugiriendo que este nutriente es fundamental para mantener la fertilidad de macollos previamente formados. De forma tal que, sea por efecto fecha de siembra o disponibilidad de N en suelo, tanto en avena como en cebada el NG fue el principal componente numérico en explicar las variaciones en rendimiento; sin embargo, difirió entre especies cómo compusieron ese NG: en cebada dependió del NE mientras que en avena dependió del NP y el NGP.

Para incrementar el NE en ambos cultivos, debemos aumentar el número y supervivencia de vástagos principales y macollos espigados. Una mejora en la eficiencia de captura y/o uso de los recursos incrementa la supervivencia de los macollos promoviendo de esta manera elevar el NG (Slafer *et al.*, 2010). Para ello, se analizó si la tasa de crecimiento del cultivo a lo largo de su ciclo explicó las variaciones en el establecimiento de granos. En la presente tesis se determinó que en ambas especies la tasa de crecimiento durante los 20 días inmediatamente previos a antesis fue la que explicó en mayor medida las variaciones en el NG. Dichas etapas coinciden con las identificadas como período crítico para la definición del rendimiento en cada uno de los respectivos cultivos. Arisnabarreta y Miralles (2008) identificaron que -40 a +10 días respecto a espigazón es el período crítico para la definición del rendimiento en cebadas de dos hileras, ya que para el establecimiento del NGE se ubicó entre espigazón y los 25 días previos, mientras que para el NE se estableció entre 20 y 40 días previos a espigazón, período que coincide con el identificado como crítico por Arisnabarreta y Miralles (2008). La determinación de dichos períodos críticos se realizó mediante ensayos manipulativos de sombreos consecutivos a lo largo del ciclo del cultivo. Un aspecto a destacar es que Arisnabarreta y Miralles (2008) determinaron que durante dicha etapa la respuesta del NG a la TCC fue lineal (con valores máximos explorados en su trabajo de TCC de $30 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$); sin embargo, en la presente tesis se determinó que dicha relación fue asintótica dado que TCC superiores a $30 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ no redundaron en aumentos en el NG. A partir de dicho valor umbral, el cultivo estaría experimentado una limitación al establecimiento de granos. En cebada, para lograr altas TCC debemos optimizar la oferta de recursos durante el período crítico, teniendo en cuenta varios factores, tales como la fecha de siembra apropiada que determinará el cociente fototermal (relación entre radiación incidente en el período crítico y la temperatura ambiente), y conjuntamente dependerá de la densidad de siembra, disponibilidad nutricional e hídrica. Asimismo Arisnabarreta y Miralles (2008) determinaron que cuanto mayor el cociente fototermal durante el período crítico de definición del rendimiento, serán mejores los rendimientos potenciales en el cultivo de cebada. Ante cambios importantes en la disponibilidad de recursos, el componente que se expresará más señaladamente será el NE, por una mayor supervivencia de macollos (Capítulo 2), mientras que con leves cambios responderá el NGE.

En avena el período crítico para la definición del rendimiento fue recientemente identificado desde inicio de encañazón hasta antesis por Mahadevan *et al.* (2016), quienes lo determinaron mediante sombreos sucesivos pero sin analizar cuál fue la variable ecofisiológica que explicó las caídas en el NG. En la presente tesis se determinó que la TCC durante los 20 días previos a antesis, etapa comprendida dentro del período crítico identificado por Mahadevan *et al.* (2016), explicó las variaciones en NG sea por efecto fecha de siembra o disponibilidad de N en suelo. Al igual que lo observado en cebada, la relación entre el NG y la TCC fue asintótica ya que TCC superiores a $30 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ no implicaron aumentos en el NG establecidos a madurez. De forma tal que en cebada y en avena la definición del número de granos tuvo lugar en

un período acotado del ciclo de cada cultivo, sin embargo la gestación del NG se produce ya desde etapas tempranas del ciclo del cultivo dado que el NE en cebada y NP en avena depende del proceso de macollaje (Capítulo3). La forma en la cual la TCC condiciona la definición del NG en avena y en cebada es un aspecto que debe ser profundizado ya que: (i) trabajos en trigo muestran que la relación entre la tasa de crecimiento de la espiga y la TCC es lineal hasta valores de TCC de $35 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en condiciones de campo (Abbate *et al.*, 1997) y con hasta valores de $60 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para resultados obtenidos en condiciones de hidroponía (Rawson, 1988), y (ii) trabajos en otros cereales (*e.g.* D'Andrea *et al.*, 2008 para maíz) indican que diferencias entre genotipos en la forma con la cual la TCC condiciona al NG estuvieron asociados a si la relación entre TCC y tasa de crecimiento de la espiga es lineal o asintótica, respuesta que es variable entre genotipos.

Los datos demostraron que la fertilización nitrogenada no provocó cambios en el PG promedio en ambas especies. Relacionado los componentes NG y PG observamos que con baja disponibilidad nitrogenada la asociación fue nula, ya sea en cebada como avena. Cuando las condiciones de fertilidad mejoraron, estos se asociaron negativamente, indicando una compensación entre ambos componentes, limitando el incremento del rendimiento ya que a mayor número de granos existió una reducción en el peso de los mismos. Esta asociación podría estar indicando un déficit de fuente para llenar los granos previamente formados y/o formación de granos más livianos derivados de macollos que con baja fertilidad no alcanzaban la madurez. Algunos trabajos en trigo demuestran que el incremento en el número de granos reduce el peso del grano en promedio, sin ser necesariamente debido a la competencia por asimilados (Miralles y Slafer, 1995; Slafer *et al.*, 1996; Borrás *et al.*, 2004). Ello coincide con el resultado de la presente tesis que indica que la TCC no fue una variable explicativa del PG. Al clasificar el PG en las distintas categorías de vástagos, observamos diferentes respuestas en cebada y avena. La primera presentó granos más pesados en el vástago principal y macollos primarios, y a medida que consideramos los macollos secundarios, terciarios y del coleoptile los PG fueron menores. En el cultivo de avena no se presentaron diferencias significativas entre los PG del vástago principal y de los macollos.

En resumen, en avena y cebada el NG fue el principal componente numérico que explicó las variaciones en rendimiento pero la estrategia de establecimiento del NG difirió entre especies. En cebada fue significativa la contribución en el NG por parte de los macollos primarios, respecto al vástago principal, asimismo fue considerable el aporte de los macollos provenientes del coleoptile que alcanzó valores similares al vástago principal. El cultivo de avena presentó una respuesta diferente en la generación del rendimiento, en este caso el vástago principal fue fundamental, ya sea en el número de panojas como granos por panoja. Esto podría indicar que avena tendría menor plasticidad o capacidad de compensación por medio de panojas que cebada, la cual puede generar mayor número de macollos fértiles, por ende más espigas por unidad de superficie que finalmente se transforma en mejoras en el rendimiento de grano. La TCC del cultivo durante el período inmediatamente previo a antesis en avena e inmediatamente posterior a antesis en cebada fue crítico para la definición del NG. El PG presentó variaciones entre órganos (VP > macollos, y dicha diferencia mayor en cebada por la contribución de categorías superiores de vástagos) pero no fue explicado por cambios en la TCC, lo cual avala que ambas especies presentan limitación por destinos y no por fuente.

5.5. CONCLUSIONES

En cebada los componentes del rendimiento se vieron afectados por la elección de la fecha de siembra, resultando la segunda con mayores rendimientos como resultado del aumento del NG, generado por mayor NE, sin variaciones en NGE y PG. En avena igualmente se registró un incremento del NG pero en la primera fecha de siembra, debido a mayores valores de NGP. En ninguna de las especies existieron cambios en el PG en los tratamientos, pero sí entre órdenes de vástagos en el cultivo de cebada.

El efecto de la disponibilidad de nitrógeno fue considerable en el rendimiento de ambos cultivos. En cebada fue producto del incremento en el NG por el NE, mientras que en avena se vieron afectados los dos subcomponentes, el NP y el NGP.

La TCC del cultivo durante el período inmediatamente previo a antesis en avena y en cebada fue crítico para la definición del NG.

CAPÍTULO 6: DISCUSIÓN GENERAL Y CONSIDERACIONES FINALES

6.1. APORTES AL CONOCIMIENTO DERIVADOS DE LA TESIS

La aparición de hojas es uno de los principales eventos de desarrollo fenológico que tiene lugar en los cultivos de cebada y de avena durante la etapa de preantesis. La aparición de hojas sucesivas tiene lugar a intervalos regulares de un filocrono. El número final de hojas y su filocrono determina el momento de antesis, dado que a antesis todas las hojas diferenciadas han aparecido. La dinámica de hojas condiciona también el proceso de macollaje y con ello tanto la generación del canopeo del cultivo y la definición del rendimiento en grano. Dentro de este contexto, el objetivo general de la presente tesis fue *evaluar el proceso de aparición de hojas y macollos en avena y cebada cervecera como condicionante del desarrollo y de la productividad del cultivo*.

6.1.1. Rol del macollaje como determinante de la fenología y del crecimiento

Estudiar los eventos de desarrollo fenológico que tiene lugar en los cultivos durante la estación de crecimiento es uno de los principales aspectos a tener en cuenta para ajustar los períodos críticos a las mejores condiciones medioambientales. La aparición de hojas en los cereales es uno de los elementos más significativos, ya que regula la aparición de los macollos, por lo cual el rol del proceso de macollaje es fundamental en la definición de la fenología del cultivo y por consiguiente en el rendimiento.

En el Capítulo 3 se analizó la dinámica del macollaje y aparición de hojas en un cultivar de avena y cebada que fueron expuestos a diferentes condiciones ambientales por medio de distintas fechas de siembras. Los resultados demostraron que no existieron cambios en el filocrono en las distintas fechas de siembra, pero sí hubo diferencias entre especies. En tanto, analizando las distintas categorías de macollos, se registraron incrementos del filocrono en vástagos que aparecieron más tardíamente (filocrono del vástago principal < macollos primarios < macollos secundarios < macollos terciarios) (Figura 6.1), sin observarse cambios en el plastocrono (Figura 6.1).

Cabe destacar que hasta el momento no se habían realizado estudios en cebada y avena que hubiesen evaluado las diferencias en el filocrono analizando el vástago principal y las distintas categorías de macollos de la misma planta. Únicamente un estudio en trigo, elaborado Bos y Neuteboom (1998) y otro con una especie perenne como *Festuca arundinacea*, por Skinner y Nelson (1994), habían llegado a la conclusión de que a mayor orden de vástago (macollos primarios, secundarios, terciarios, etc.), mayor es su filocrono, lo cual es coincidente con esta tesis. Nuestros resultados permiten refutar al fotoperíodo como componente regulador del filocrono, debido a que con mayores fotoperíodos no existieron cambios en el mismo para una categoría de vástago dada. Por otro lado, obtuvimos análogos resultados de diversas publicaciones (Guitard, 1960; Kirby y Eisenberg, 1966; Slafer *et al.*, 1994; Slafer y Rawson, 1994; Brooking *et al.*, 1995), en donde los cultivos expuestos a fotoperíodos más largos, en nuestro caso ocasionado por fechas de siembras más tardías, se promueve en la planta un menor número final de hojas. Por consiguiente, el día a antesis del vástago principal en comparación con el de los macollos dependió tanto del número de hojas logrado como del filocrono de los distintos órdenes de vástagos.

La dinámica del macollaje presentó diferencias significativas entre las especies, en donde cebada generó tasas de aparición de macollos superior en aproximadamente 40% respecto a avena. Además produjo mayor número máximo de macollos con una

tasa de mortalidad de macollos similar a avena, resultando por ende en mayor cantidad de macollos por planta (6,34 vs 2,21 macollos pl^{-1} , en cebada y avena respectivamente). Los macollos de orden primario (Figura 6.1) fueron los que generaron el mayor aporte al número final de macollos dentro de la planta respecto a los secundarios y/o terciarios; a su vez, en avena este comportamiento fue más evidente. La sincronía entre la aparición de macollos y hojas fue diferente entre las especies (1,87 vs 1,66 macollos $hojas^{-1}$, en cebada y avena respectivamente), asimismo en la primera aumentó a medida que se atrasaba la fecha de siembra, mientras que en avena no existieron cambios. En general, cebada posee una sincronía más alta que trigo, probablemente relacionada con la capacidad de cebada de generar macollos de órdenes superiores (Alzuet *et al.*, 2012), al igual que en nuestro ensayo sucedió con avena presentando menor capacidad de producción de macollos.

Como mencionamos en capítulos previos, en la literatura diferentes trabajos evaluaron la aparición de macollos totales y hojas en el vástago principal (Casal, 1998; Miralles y Richards, 2000; Alzuet *et al.*, 2012), pero son escasas las publicaciones en las cuales se hayan analizado las diferencias en número de hojas y filocrono entre los distintos órdenes de macollos como factor explicativo de la convergencia a antesis entre sí y respecto al vástago principal. Por lo tanto, la convergencia a floración entre los distintos órdenes de vástagos (vástago principal, macollos primarios, secundarios, etc.) dependió de las diferencias entre ellos en el número de hojas diferenciadas, y también de las variaciones en el filocrono (o su inversa, la tasa de aparición de esas hojas). Vale mencionar que los vástagos que se formaron previamente, presentaron mayor número final de hojas (diferenciaron en sus ápices más hojas) alcanzando la floración aproximadamente en el mismo momento de los macollos que se establecieron posteriormente, a causa de que estos macollos presentaron menor tasa de aparición de hojas, es decir un mayor filocrono y además generaron menos hojas.

6.1.2. Determinantes del rendimiento en los cultivos de avena y cebada

El rendimiento en grano de avena y cebada puede ser considerado a través de un modelo que representa el rendimiento en sus componentes numéricos, $Rto. = NG \times PG$ (Figura 6.1). En nuestros ensayos, ya sea por cambios en las fechas de siembra y/o disponibilidad nitrogenada, las variaciones en el rendimiento fueron mejor explicadas por el componente NG, concordando con numerosos reportes previos (Ramos *et al.*, 1982; García del Moral *et al.*, 1991; Dofing y Knight, 1992; Simane *et al.*, 1993; Calderini *et al.*, 1999; Abeledo *et al.*, 2003; Peltonen-Sainio *et al.*, 2007; Fischer, 2008), en tanto que el PG presentó escasa relación y una tendencia negativa con el mismo. En la tesis, cebada y avena registraron diferencias en la forma que establecieron el NG, en cebada fue originado por el número de espigas por unidad de superficie, mientras que en avena fue además del número de panojas por unidad de superficie, producto de los granos por panoja.

El aumento en el NG obtenido a través de la fertilización nitrogenada en ambas especies, estuvo asociado a mayor número de macollos fértiles, generando por ende un incremento en granos por mayor número de espigas y/o panojas por unidad de superficie. Esto coincide con lo presentado por Salvagiotti y Miralles (2008), que demostraron que el NE responde a la fertilización nitrogenada, manteniendo la fertilidad de macollos previamente formados. En cebada fue significativa la contribución al rendimiento por parte de los macollos generados por la primera hoja,

asimismo el aporte de los macollos del coleoptile fueron equivalentes al vástago principal. El cultivo de avena presentó una generación del rendimiento diferente, siendo en este caso el vástago principal un componente decisivo, ya sea en el NP como en el NGP. En ambos cultivos el posicionamiento del período crítico para la definición del NG se determinó, a partir de la TCC, durante los 20 días previos a antesis, etapa que explicó las variaciones en el NG ya sea por efecto fecha de siembra o disponibilidad de N en suelo, coincidiendo este período crítico con las observaciones para avena por Mahadevan *et al.* (2016), y para cebada por Arisnabarreta y Miralles (2008) quienes determinaron en cebada de dos hileras, que dicho período abarca de -40 a +10 días respecto a espigazón. En nuestro estudio, el período en el cual la TCC en cebada explicó al NG fue más acotado en el tiempo (y con un sesgo hacia postantesis). Igualmente hay que destacar que, ya sea para cebada en donde el NE y en avena el NP son componentes significativos del NG, el NG comienza su formación en etapas tempranas del cultivo durante el proceso de macollaje (como variable directa que define al NG y, a su vez, define al IAF).

Para los cultivos de avena y cebada no existían publicaciones hasta la fecha en donde se hayan analizado distintas variables ecofisiológicas en esta zona patagónica de Argentina. Es evidente que las condiciones particulares de fotoperíodo y temperatura del caso generan respuestas muy positivas en el rendimiento de los cultivos. A modo de ejemplo podemos diferenciar climáticamente la zona de estudio con Bordenave, una localidad productora tradicional de ambos cultivos, en donde la temperatura media durante la estación de crecimiento es ca. $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ en Trevelin en comparación con Bordenave, además de poseer aproximadamente 2 horas de luz adicionales durante el período crítico del cultivo (datos meteorológicos en el Capítulo 2). Un estudio en trigo realizado por Farooq *et al.*, 2011, indica claramente la influencia negativa del aumento de la temperatura media desde antesis a cosecha sobre el rendimiento. Los resultados concuerdan con Sandaña *et al.* (2009) y Bustos *et al.* (2013) quienes destacan las condiciones de alto potencial de rendimiento para los cereales de invierno en el sur de Chile. El incremento de la producción de granos es consecuencia de la TCC durante el período crítico para la determinación de los componentes del rendimiento (Fischer, 1985; Savin y Slafer, 1991). De este modo, la alta TCC es resultado de cocientes fototermales significativos durante la floración del cultivo (Fischer, 1985). Las condiciones del ensayo permitieron explorar altos valores de TCC, e identificar un valor de $30\text{ g m}^{-2}\text{ día}^{-1}$ a partir del cual se estabilizó la respuesta del NG (en contra de la respuesta lineal entre NG y TCC tradicionalmente asumida para trigo y cebada). No obstante, este constituye un aspecto futuro a ser profundizado ya que trabajos en trigo (Rawson, 1988; Abbate *et al.*, 1997) muestran una relación lineal entre el NG (o crecimiento de la espiga) y la TCC aún con TCC superiores a los $30\text{ g m}^{-2}\text{ día}^{-1}$ aquí definidos como valor umbral, y otros trabajos indican que la naturaleza asintótica o lineal de la relación depende fuertemente del genotipo, aún dentro de una misma especie (D'Andrea *et al.*, 2008 para maíz).

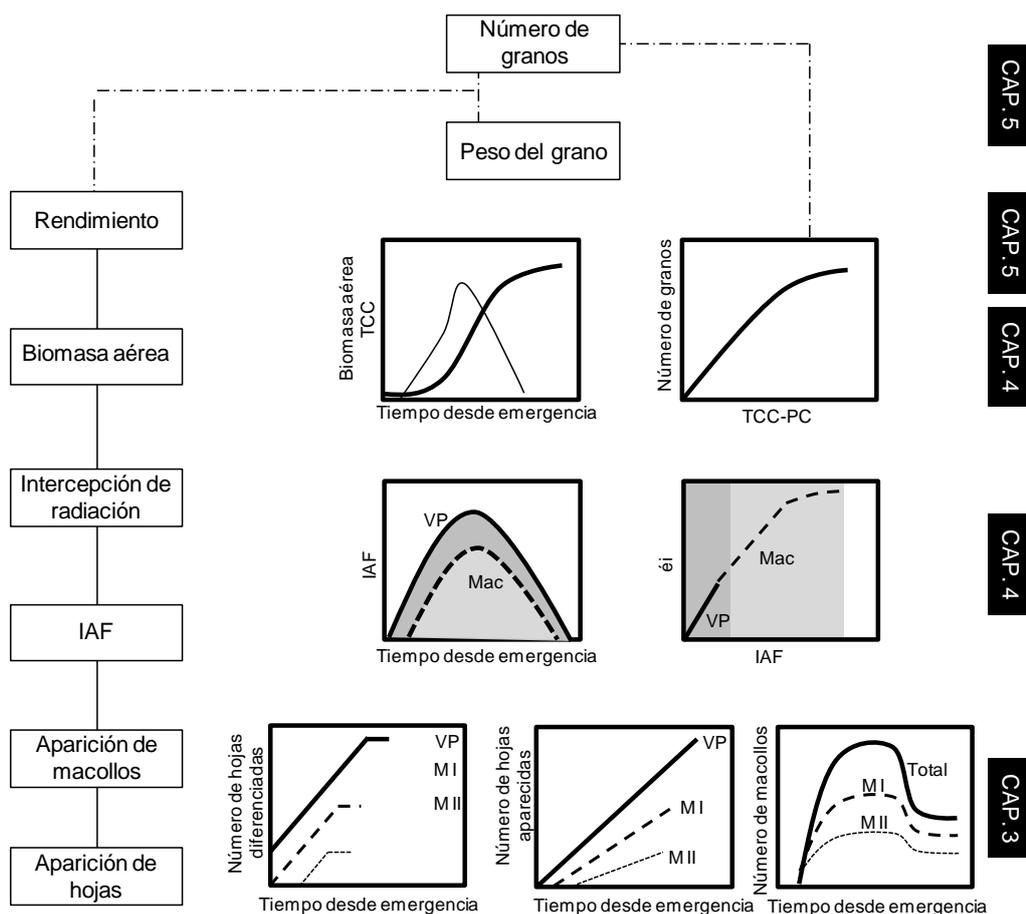


Figura 6.1. Esquema de generación del rendimiento en términos de biomasa y de sus componentes numéricos en función del análisis realizado en la tesis a lo largo de los diferentes capítulos (CAP.) de resultados. VP: vástago principal. Mac: macollos. M I: macollos primarios. M II: macollos secundarios. IAF: índice de área foliar. e_i : eficiencia de intercepción de radiación. TCC: tasa de crecimiento del cultivo. TCC-PC: tasa de crecimiento del cultivo en el período crítico.

6.2. CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES SOBRE LAS HIPÓTESIS DE TRABAJO

6.2.1. Capítulo 3: Fenología, dinámica de aparición de hojas y macollos

Del análisis de la dinámica foliar de los ensayos se concluye que las TAH resultaron significativamente diferentes entre especies, siendo cebada la que registró las mayores tasas respecto a avena. En ambos cultivos se observaron diferencias en las TAH al comparar los distintos órdenes de vástago, siendo el vástago principal el que presentó la mayor TAH. Por lo tanto, el filocrono y el número final de hojas resultante fueron distintos tanto al contrastar ambas especies, como así también los órdenes de vástagos. Nuestros resultados coinciden con trabajos previos sobre este tema, en festuca (Skinner y Nelson, 1994) y trigo (Bos y Neuteboom, 1998) donde concluyeron que cuanto mayor el orden de vástago (macollos primarios, secundarios, terciarios) será mayor su filocrono. De esta manera la convergencia en fenología (*i.e.* tiempo a antesis)

entre los distintos órdenes de vástagos no solo dependió de las diferencias entre ellos en cantidad de hojas diferenciadas, sino además de las diferencias en la tasa de aparición de esas hojas. Un aspecto a remarcar es que ambas variables juegan un rol contrapuesto en definir el día de antesis de los distintos órdenes de vástago, ya que si bien los órdenes tardíos de vástagos se caracterizan por presentar un número de hojas menor que vástagos que aparecieron más temprano en el ciclo del cultivo, cada una de sus hojas aparece a menor velocidad. De forma tal que si no fuera por su menor TAH, esos vástagos tardíos alcanzarían antesis con anterioridad.

En cuanto a las observaciones de la dinámica de los macollos, fue asimismo sustancialmente dispar el comportamiento de las especies, cebada se destacó por el número de macollos producidos y alta supervivencia de los macollos primarios. Por otro lado, avena logró conservar a madurez tan solo la mitad de los macollos primarios. Estas diferencias mencionadas entre los cultivos, tanto el patrón de aparición de hojas como el macollaje son importantes aportes, para consecuentemente definir estrategias de manejo de los cultivos para alcanzar los mejores resultados.

En base a los resultados obtenidos se rechaza la hipótesis (i), la cual indicaba que *el filocrono no presenta diferencias significativas entre el vástago principal y los macollos (i.e. el tiempo a aparición de la última hoja entre el vástago principal y los distintos órdenes de macollos depende del número de hojas pero sin cambios significativos en la tasa de aparición de hojas)*.

6.2.2. Capítulo 4: Dinámica de acumulación de biomasa: efectos de las fechas de siembra y de la disponibilidad de nitrógeno

El comportamiento de avena y cebada en las fechas de siembra no difirió entre sí, resultando la fecha más tardía con menor rendimiento de grano y biomasa total. Existieron diferencias entre las especies en lo que respecta al rendimiento en grano, siendo cebada significativamente superior, en tanto que avena produjo mayor biomasa total, producto de mayor producción de tallos y hojas. En cebada los macollos contribuyeron en el rendimiento de manera significativa, pero en avena el vástago principal amplió su relevancia.

La fertilización nitrogenada generó considerables cambios en la dinámica de acumulación de materia seca y el rendimiento en ambos cultivos. Asimismo originó incrementos en la radiación interceptada por los cultivos, por ende valores de IAF superiores al testigo, dando como resultado de esta manera valores mayores de IAF más rápidamente. Los retrasos en la fecha de siembra determinaron menor acumulación de biomasa por reducción del ciclo del cultivo, mientras que la deficiencia de nitrógeno redujo la tasa de acumulación de biomasa.

Independientemente de la condición de siembra o disponibilidad nitrogenada, los macollos fueron los vástagos en las cuales se sustentó la conformación del área foliar y, por consiguiente, la captura de radiación (y en particular durante el período inmediatamente previo a antesis, momento del ciclo del cultivo en el que se evidenciaron las mayores tasas de crecimiento). Para el caso de avena, el aporte de los macollos no fue significativo, particularmente en la condición de baja disponibilidad de nitrógeno. A través de los resultados logrados fue evidente el aumento del porcentaje de biomasa producido por los macollos ante mejoras en la condición productiva (sea por cambios en la fecha de siembra o al incrementar la disponibilidad de nitrógeno). De esta manera queda manifestado que existió un mayor aporte por parte de los macollos al mejorar las condiciones del sitio, pero a su vez la proporción de biomasa de macollos

que no lograron producir granos también se vio incrementado. Cebada respecto a avena se caracterizó por presentar mayor aporte de macollos en generación de biomasa.

Por consiguiente, se rechaza parcialmente la segunda hipótesis planteada, “*En avena y cebada los vástagos principales son los que generan la mayor parte del área foliar del cultivo y por lo tanto dominan la captación de radiación por parte del cultivo*”. Esto se produce básicamente en el caso de avena, y evidentemente cuando la disponibilidad de nitrógeno es baja. Cuando aumenta la oferta de nitrógeno, el aporte de los macollos en el área foliar del cultivo también se incrementa, disminuyendo la relevancia del vástago principal en la captación de radiación por parte del cultivo.

6.2.3. Capítulo 5: Definición de los componentes numéricos del rendimiento

Nuestros ensayos presentaron rendimientos muy altos, principalmente como resultado de las condiciones climáticas (radiación y temperatura) propias de altas latitudes en un cultivo creciendo con riego. A partir de los datos registrados, se concluye que los componentes del rendimiento en cebada se vieron afectados por la elección fecha de siembra, resultando la segunda fecha de siembra con mayores rendimientos debido al incremento del NG, mediado por el aumento del NE, sin variaciones en el resto de los componentes. En avena igualmente se registró un incremento del NG pero en la primera fecha de siembra, debido a mayores valores de NGP. Cabe destacar que en las dos especies no existieron cambios en el PG en ninguno de los tratamientos, pero sí entre órdenes de vástagos (cuanto mayor el orden de vástago, menor el PG) para el caso de cebada exclusivamente. Por otro lado, la mayor disponibilidad de nitrógeno generó un efecto considerable en el rendimiento de cebada, producto del incremento en el NG debido a exclusivamente al subcomponente NE. En el cultivo de avena se registraron similares resultados en el rendimiento, pero en este caso se vieron afectados los dos subcomponentes, el NP y el NGP.

La tercer hipótesis planteada en el contexto de la tesis indicaba que “*El rendimiento logrado en avena y cebada, independientemente de la condición ambiental, depende positivamente del número de granos logrado por unidad de superficie, pero con una reducción en el PG, cuanto mayor la proporción de granos generados por macollos*” en base a los resultados presentados no se rechaza la primer parte de la hipótesis en cebada y avena mientras que se rechaza la última parte de la hipótesis para avena (ya que en este cultivo el PG del vástago principal no presentó diferencias significativas con el PG de los macollos).

Nuestros resultados muestran que bajo las condiciones experimentales de los ensayos, el primer componente del rendimiento (NG) es el que determina el rendimiento en grano, variando la importancia del subcomponente (NE y/o NGE) según la especie estudiada. En avena y cebada el NG fue el principal componente numérico que explicó las variaciones en rendimiento pero la estrategia de establecimiento del NG difirió entre especies. En cebada fue significativa la contribución en el NG por parte de los macollos primarios, respecto al vástago principal, asimismo fue considerable el aporte de los macollos provenientes del coleoptile que alcanzó valores similares al vástago principal. El cultivo de avena presentó una respuesta diferente en la generación del rendimiento, en este caso el vástago principal fue fundamental, ya sea en el número de panojas como granos por panoja. Esto podría indicar que avena tendría menor plasticidad o capacidad de compensación por medio de panojas que cebada, la cual puede generar mayor número de macollos fértiles, por ende más espigas por unidad de superficie que finalmente se

transforma en mejoras en el rendimiento de grano. La TCC del cultivo durante el período inmediatamente previo a antesis en avena e inmediatamente posterior a antesis en cebada fue crítico para la definición del NG. El PG presentó variaciones entre órganos (VP > macollos, y dicha diferencia mayor en cebada por la contribución de categorías superiores de vástagos) pero no fue explicado por cambios en la TCC, lo cual avala que ambas especies presentan limitación por destinos y no por fuente.

6.3. INVESTIGACIONES FUTURAS

A partir de los resultados obtenidos en la tesis, aparecen temáticas probables de analizar y estudiar en futuras investigaciones. Esto permitirá continuar aportando información para ampliar el conocimiento de aspectos ecofisiológicos de cebada y avena. Algunas cuestiones se detallan a continuación:

Como mencionamos en el Capítulo 3, en donde se analizaron tanto la aparición de hojas como de macollos, surgieron resultados que manifestaron significativas diferencias en el patrón de aparición de hojas, como en el proceso de macollaje entre las especies, y también en la dinámica de los distintos órdenes de macollos. Estas diferencias mencionadas entre los cultivos, son un importante aporte académico de esta tesis. Los resultados poseen también trascendencia a nivel productivo ya que permitirían definir estrategias de manejo de los cultivos para alcanzar máximos rendimientos y disminuir riesgos para los productores. Este trabajo es el primero en documentar estos resultados comparativamente entre estas especies bajo condiciones de campo para la zona en estudio, asimismo el análisis del aporte que generan cada una de los vástagos al rendimiento en grano. El efecto del aumento en la disponibilidad nitrogenada ha sido notorio en el rendimiento en ambos cultivos, presentándose la inquietud para futuras investigaciones el impacto del fósforo, un macronutriente importante que se encuentra poco evaluado en la zona de estudio, con resultados poco convincentes obtenidos en ensayos *a priori*. Cabe destacar que los suelos de la zona de estudio pertenecen en parte a los andisoles, suelos derivados de ceniza volcánica, que presentan un grupo de arcillas que tienen la capacidad de inmovilizar (fijar) fósforo en sus superficies.

Por otro lado, surge la necesidad de ampliar el espectro genotípico a las condiciones de temperatura y fotoperíodo de la zona de estudio; por ejemplo, evaluar materiales con mayores requerimientos de vernalización. Mera *et al.* (2015) mencionan que trigos de “invierno” prevalecieron en un 18,4% a los de “primavera” dentro de un conjunto de cultivares ensayados en Chile. De la misma manera sucedió con avena de otoño en Turquía (Aydin *et al.*, 2010). Además de este modo se aprovecharían las mejores disponibilidades hídricas para el desarrollo de los cultivos, ya que cerca del 70 % de las precipitaciones en la zona de estudio se concentran en otoño e invierno (Jobbágy *et al.*, 1995).

BIBLIOGRAFÍA

Abbate, P.E., Andrade, F.H., Culot, J.P., 1995. The effects of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. *The Journal of Agricultural Science* 124: 351-360.

Abbate, P.E., Andrade, F.H., Culot, J.P., Bindraban, P.S., 1997. Grain yield in wheat: Effects of radiation during spike growth period. *Field Crops Research* 54: 245-257.

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.

Abeledo, L.G., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 2004. Leaf appearance, tillering and their coordination in old and modern barleys from Argentina. *Field Crops Research* 86: 23-32.

Ahmadi, M., Wiebold, W.J., Beuerlein, J.E., 1988. Effect of Seeding Rate and Time of N Application on Oat Grain Yield. *Journal of Production Agriculture* 1: 242-246.

Alam, M.Z., Haider, S.A., Paul, N.K., 2007. Yield and yield components of barley (*Hordeum vulgare* L.) in relation to sowing times. *Journal of Bio-Science* 15: 139-145.

Alzueta, I., Abeledo, L.G., Mignone, C.M., Miralles, D.J., 2012. Differences between wheat and barley in leaf and tillering coordination under contrasting nitrogen and sulfur conditions. *European Journal of Agronomy* 41: 92-102.

Amico, I., Lugano, L., Tejera, L., 2001. Datos climáticos. *Carpeta Técnica EEA INTA Esquel, Misceláneas N° 1*.

Anderson, C.H., Hennig, A.M.F., 1964. The effect of date of seeding and fertility level on the yield of wheat, oats, and barley in northwestern Alberta. *Canadian Journal of Plant Science* 44: 15-20.

Anderson, W.K., 1986. Some relationships between plant population, yield components and grain yield of wheat in a Mediterranean environment. *Australian Journal of Agricultural Research* 37: 219-233.

Anderson, W.K., McLean, R., 1989. Increased responsiveness of short oat cultivars to early sowing, nitrogen fertilizer and seed rate. *Crop and Pasture Science* 40: 729-744.

Anderson, W.K., Smith, W.R., 1990. Increasing wheat yields in a high rainfall area of Western Australia. *Animal Production Science* 30: 607-614.

Anderson, P.M., Oelke, E.A., Simmons, S.R., 2008. *Growth and Development Guide for Spring Barley*. University of Minnesota Extension.

Angus, J.F., Van Herwaarden, A.F., 2001. Increasing water use and water use efficiency in dryland wheat. *Agronomy Journal* 93: 290-298.

Appleyard, M., Kirby, E.J.M., Fellowes, G., 1982. Relationships between the duration of phases in the pre-anthesis life cycle of spring barley. *Crop and Pasture Science* 33: 917-925.

Arduini, I., Ercoli, L., Mariotti, M., Masoni, A., 2010. Coordination between plant and apex development in *Hordeum vulgare* ssp. *distichum*. *Comptes rendus biologiques* 333: 454-460.

Arisnabarreta, S., Miralles, D.J., 2004. The influence of fertiliser nitrogen application on development and number of reproductive primordia in field-grown two- and six-rowed barleys. *Australian Journal of Agricultural Research* 55: 357-366.

Arisnabarreta, S., Miralles, D.J., 2006. Yield Responsiveness in Two- and Six-Rowed Barley Grown in Contrasting Nitrogen Environments. *Journal of Agronomy and Crop Science* 192: 178-185.

Arisnabarreta, S., Miralles, D.J., 2008. Critical period for grain number establishment of near isogenic lines of two- and six-rowed barley. *Field Crops Research* 107: 196-202.

Arisnabarreta, S., Miralles, D.J., 2010. Nitrogen and radiation effects during the active spike-growth phase on floret development and biomass partitioning in 2- and 6-rowed barley isolines. *Crop and Pasture Science* 61: 578-587.

Austin, R.B., Morgan, C.L., Ford, M.A., Blackwell, R.D., 1980. Contributions to grain yield from pre-anthesis assimilation in tall and dwarf barley phenotypes in two contrasting seasons. *Annals of Botany* 45: 309-319.

Aydin, N., Mut, Z., Mut, H., Ayan, I., 2010. Effect of autumn and spring sowing dates on hay yield and quality of oat (*Avena sativa* L.) genotypes. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 9.10: 1539-1545.

Baethgen, W.E., Alley, M.M., 1989. Optimizing soil and fertilizer nitrogen use by intensively managed winter wheat. I. Crop nitrogen uptake. *Agronomy Journal* 81: 116-120.

Baethgen, W.E., Christianson, C.B., Lamothe, A.G., 1995. Nitrogen fertilizer effects on growth, grain yield, and yield components of malting barley. *Field Crops Research* 43: 87-99.

Baker, C.K., Gallagher, J.N. and Monteith, J L., 1980. Daylength change and leaf appearance in winter wheat. *Plant, Cell & Environment*, 3: 285-287.

Baker, C.K., Gallagher, J.N., 1983. The development of winter wheat in the field. Relation between apical development and plant morphology within and between seasons. *Journal of Agricultural Science* 101: 327-335.

Baker, J.T., Pinter, P.J., Reginato, R.J., Kanemasu, E.T., 1986. Effects of temperature on leaf appearance in spring and winter wheat cultivars. *Agronomy Journal* 78: 605-613.

Bassu, S., Asseng, S., Motzo, R., & Giunta, F., 2009. Optimising sowing date of durum wheat in a variable Mediterranean environment. *Field Crops Research* 111: 109-118.

Bauer, A., Frank, A.B., Black, A.L., 1984. Estimation of spring wheat leaf growth rates and anthesis from air temperature. *Agronomy Journal* 76: 829-835.

Beratto, E., Rouanet, J.L., 1987. Incidencia de la época de siembra en el rendimiento de cebadas de primavera. *Agricultura Técnica (Chile)* 47: 260-266.

Berry, P.M., Spink, J.H., Foulkes, M.J., Wade, A., 2003. Quantifying the contributions and losses of dry matter from non-surviving shoots in four cultivars of winter wheat. *Field Crops Research* 80: 111-121.

Bingham, J. 1972: Physiological objectives in breeding for grain yield in wheat. In: *The way ahead in plant breeding. Proceedings of the 6th Congress of Eucarpia*, Cambridge. Pp. 15-29.

Bingham, I.J., Blake, J., Foulkes, M.J., Spink, J. 2007. Is barley yield in the UK sink limited?: I. Post-anthesis radiation interception, radiation-use efficiency and source–sink balance. *Field Crops Research* 101: 198-211.

Birch, C.J., Long, K.E., 1990. Effect of nitrogen on the growth, yield and grain protein content of barley (*Hordeum vulgare*). *Animal Production Science* 30: 237-242.

Bonnett, O.T., 1961. The oat plant: its histology and development. University of Illinois Agricultural Experiment Station Bulletin 672: 1–112.

Bonnett, O.T., 1966. Inflorescences of maize, wheat, rye, barley and oats. Their initiation and development. University of Illinois Agriculture Experiment Station Bulletin 721, p. 105

Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E., 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86: 131-146.

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. *Journal of Experimental Botany* 63: 69-89.

Bos, H.J., Neuteboom, J.H., 1998. Morphological Analysis of Leaf and Tiller Number Dynamics of Wheat (*Triticum aestivum* L.): Responses to Temperature and Light Intensity. *Annals of Botany* 81: 131-139.

Brinkman, M.A., Rho, Y.D., 1984. Response of three oat cultivars to N fertilizer. *Crop Science* 24: 973-977.

Brooking I.R., Jamieson, P.D., Porter, J.R., 1995. The influence of daylength on final leaf number in spring wheat. *Field Crops Research* 41: 155-165.

Brown, A.R., Morris, H.D., Morey, D.D., 1961. Response of seven oat varieties to different levels of fertilization. *Agronomy Journal* 53: 366-369.

Browne, R.A., White, E.M., Burke, J.I., 2006. Responses of developmental yield formation processes in oats to variety, nitrogen, seed rate and plant growth regulator and their relationship to quality. *The Journal of Agricultural Science* 144: 533-545.

Bustos, D.V., Hasan, A.K., Reynolds, M.P., Calderini, D.F., 2013. Combining high grain number and weight through a DH-population to improve grain yield potential of wheat in high-yielding environments. *Field Crops Research*, 145: 106-115.

Cai, J., Jiang, D., Wollenweber, B., Dai, T., Cao, W. 2012. Effects of nitrogen application rate on dry matter redistribution, grain yield, nitrogen use efficiency and

photosynthesis in malting barley. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science* 62: 410-419.

Calderini, D.F., Miralles, D.J., Sadras, V.O., 1996. Appearance and growth of individual leaves as affected by semidwarfism in isogenic lines of wheat. *Annals of Botany* 77: 583-589.

Calderini, D.F., Abeledo, L.G., Savin, R., Slafer, G.A., 1999. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *Journal of Agricultural Science* 132: 453-459.

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. En: *Wheat in a Global Environment* (pp. 503-509). Springer Netherlands.

Campillo, R., Jobet, C., Undurraga, P., 2007. Optimización de la fertilización nitrogenada para trigo de alto potencial de rendimiento en Andisoles de la región de la Araucanía, Chile. *Agricultura Técnica* 67: 281-291.

Cao, W., Moss, D.N., 1989. Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Science* 29: 1018:1021.

Cartelle, J., Pedró, A., Savin, R., Slafer, G.A., 2006. Grain weight responses to post-anthesis spikelet-trimming in old and modern wheat under Mediterranean conditions. *European Journal of Agronomy* 25: 365-371.

Casal, J.J., 1998. Light quality effects on the appearance of tillers of different order in wheat (*Triticum aestivum*). *Annals of Applied Biology* 112: 167-173.

Cattaneo, M., 2011. Los mercados de cebada cervecera en la Argentina y en el mundo. En: Miralles *et al.* (eds), *Cebada cervecera*. Editorial Facultad de Agronomía U.B.A. pp. 274:284.

Ciampitti, I.A., García, F.O., 2007. Requerimientos nutricionales, absorción y extracción de macronutrientes y nutrientes secundarios. I Cereales, Oleaginosos e Industriales. *Informaciones Agronómicas* N° 33, *Archivo Agronómico* N° 11. IPNI Cono Sur. Acassuso, Buenos Aires, Argentina.

Ciha, A.J., 1983. Seeding rate and seeding date effects on spring seeded small grain cultivars. *Agronomy Journal* 75: 795-799.

Cirilo, A.G., Andrade, F.H., 1994. Sowing date and maize productivity: I. Crop growth and dry matter partitioning. *Crop Science* 34: 1039-1043.

Coffman F.A., 1977. Oat history, identification and classification (No. 1516). *Agricultural Research Service, US Department of Agriculture*.

Cossani, C.M., Slafer, G.A., Savin, R., 2009. Yield and biomass in wheat and barley under a range of conditions in a Mediterranean site. *Field Crops Research* 112: 205-213.

D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., 2008. Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *Field Crops Research* 105: 228-239.

Dahlke, B.J., Oplinger, E.S., Gaska, J.M., Martinka, M.J., 1993. Influence of planting date and seeding rate on winter wheat grain yield and yield components. *Journal of Production Agriculture* 6: 408-414.

Davidson, D.J., Chevalier, P.M., 1990. Preanthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Science* 30: 832-836.

Davies, A. 1971. Changes in growth rate and morphology of perennial ryegrass swards at high and low nitrogen levels. *Journal of Agricultural Science* 77: 123-134.

De Fina, A.L., Ravelo, A.C., 1979. *Climatología y fenología agrícolas* 3° ed. Buenos Aires: EUDEBA. 351 p.

de San Celedonio, R.P., Abeledo, L.G., Miralles, D.J., 2014. Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant and Soil* 378: 265-277.

Delogu, G., Cattivelli, L., Pecchioni, N., De Falcis, D., Maggiore, T., Stanca, A.M., 1998. Uptake and agronomic efficiency of nitrogen in winter barley and winter wheat. *European Journal of Agronomy* 9: 11-20.

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 Research* 64: 249-259.

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 Research* 87: 221-233.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2011. *InfoStat Profesional*. 2011 edn. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina

Dofing, S.M., Karlsson, M.G, 1993. Growth and development of unicum and conventional-tillering barley lines. *Agronomy Journal* 85: 58-61.

Dofing, S.M., Knight, C.W., 1992. Alternative model for path analysis of small-grain yield. *Crop Science* 32: 487-489.

Dreccer, M.F., Schapendonk, A.H.C.M., Slafer, G.A., Rabbinge, R., 2000. Comparative response of wheat and oilseed rape to nitrogen supply: absorption and utilization efficiency of radiation and nitrogen during the reproductive stages determining yield. *Plant and Soil* 220: 189-205.

Duan, J., Wu Y., Zhou Y., Ren X., Shao Y., Feng W., Zhu Y., Wang Y., Guo T., 2018. Grain number responses to pre-anthesis dry matter and nitrogen in improving wheat yield in the Huang-Huai Plain. *Scientific reports*, 8: 7126.

Duggan, B.L., Richards, R.A., Van Herwaarden, A.F., 2005. Agronomic evaluation of a tiller inhibition gene (*tin*) in wheat. II. Growth and partitioning of assimilate. *Crop and Pasture Science* 56: 179-186.

Ehdaie, B., Waines, J.G., 2001. Sowing date and nitrogen rate effects on dry matter and nitrogen partitioning in bread and durum wheat. *Field Crops Research* 73: 47-61.

Ellis, R.P., Russell, G., 1984. Plant development and grain yield in spring and winter barley. *Journal of Agricultural Science* 102: 85-95.

Engledow, F.L., Wadham, S.M., 1923. Investigations on the yield of cereals. Part L. *Journal of Agricultural Science* 21: 391-409.

Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., Struik, P.C., 2006. Cessation of Tillering in Spring Wheat in Relation to Light Interception and Red:Far-red Ratio. *Annals of Botany* 97: 649-658.

FAO, 2013. FAOSTAT Crops Production Database. www.faostat.fao.org.

Farooq, M., Bramley, H., Palta, J.A., Siddique, K.H., 2011. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Critical Reviews in Plant Sciences* 30: 491-507.

Fernández Gómez, J., Wilson, Z.A., 2012. Non-destructive staging of barley reproductive development for molecular analysis based upon external morphology. *Journal of Experimental Botany* 63: 4085-4094.

Ferrante, A., Savin, R., Slafer, G.A., 2010. Floret development of durum wheat in response to nitrogen availability. *Journal of Experimental Botany* 61: 4351-4359.

Fischer, R.A., Maurer, R., 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Crop and Pasture Science* 29: 897-912.

Fischer, R.A., 1983. Wheat. In: Smith, W.H., J., B.S. (Eds.), *Symposium on potential productivity of field crops under different environments* IRRI, Los Baños, Philippines, pp. 129-154.

Fischer, R.A., 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *The Journal of Agricultural Science* 105: 447-461.

Fischer, R.A., Stockman, Y.M., 1986. Increased kernel number in Norin 10-derived dwarf wheat: evaluation of the cause. *Functional Plant Biology* 13: 767-784.

Fischer, R.A., 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. II. Physiology of grain yield response. *Field Crops Research* 33: 57-80.

Fischer, R.A., Howe, G.N., Ibrahim, Z., 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. I. Grain yield and protein content. *Field Crops Research* 33: 37-56.

Fischer, R.A., 2008. The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Research* 105: 15-21.

Fontanetto, H., Gambaudo, S., Keller, O., Albrecht, J., Weder, E., Sillón, M., Gianinetto, G., Merioi, G., Berrone, G., Meyer, M., Cánepa, C., Ruffino, P., 2011. Formas de aplicación, dosis y fuentes nitrogenadas en cebada. Instituto Nacional de Tecnologías Agropecuarias (INTA), editor, *Información técnica de trigo y otros cultivos de invierno, campaña*, 93-99.

Francia, E., Pecchioni, N., Li Destri, O., Paoletta, N.G., Franco, T.V., Odoardi, M., Stanca, A.M., Delogu, G., 2006. Dual-purpose barley and oat in a Mediterranean environment. *Field Crops Research* 99: 158-166.

Frank, A.B., Bauer, A., 1995. Phyllochron differences in wheat, barley, and forage grasses. *Crop Science* 35: 19-23.

Fraser, J., Dougherty, C.T., Langer, R.H.M., 1982. Dynamics of tiller populations of standard height and semi-dwarf wheats. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 25: 321-328.

Frey, K.J., 1959a. Yield components in oats. I. Effect of seeding date. *Agronomy Journal* 51: 381-383.

Frey, K.J., 1959b. Yield components in oats. II. The effect of nitrogen fertilization. *Agronomy Journal* 51: 605-608.

García del Moral, L.F., Ramos, J.M., Recalde, L., 1984. Tillering Dynamics of Water Barley as Influenced by Cultivar and Nitrogen Fertilizer: A Field Study. *Crop Science* 24: 179-181.

García del Moral, L.F., Ramos, J.M., García del Moral, M.B., Jiménez-Tejada M. P., 1991. Ontogenetic Approach to Grain Production in Spring Barley Based on Path-Coefficient Analysis. *Crop Sci.* 31:1179-1185.

García del Moral, M.G., García del Moral, L.G., 1995. Tiller production and survival in relation to grain yield in winter and spring barley. *Field Crops Research* 44: 85-93.

Gardner, F.P., Pearce, R.B., Mitchell, R.I., 1985. *Physiology of Crop Plant*. Iowa State University Press, Ames.

González, F.G., Miralles, D.J., Slafer, G.A., 2002. Vernalization and photoperiod responses in wheat pre-flowering reproductive phases. *Field Crops Research* 74: 183-195.

González, F.G., Miralles, D.J., Slafer, G.A., 2003. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheat. *Field Crops Research* 81: 17-27.

Gooding, R.W., Lafever, H.N., 1991. Yield and yield components of spring oat for various planting dates. *Journal of Production Agriculture* 4: 382-NP.

Grant, C.A., Gauer, L.E., Bailey, L.D., Gehl, D.T., 1991. Yield response of semidwarf and conventional height barley cultivars to nitrogen fertilizer under varying moisture conditions. *Canadian Journal of Plant Science* 71: 361-371.

Green, C.F., Ivins, J.D., 1985. Time of sowing and the yield of winter wheat. *The Journal of Agricultural Science* 104: 235-238.

Guitard, A.A., 1960. The influence of variety, temperature, and stage of growth on the response of spring barley to photoperiod. *Canadian Journal of Plant Science* 40: 65-80.

Guitart, E., Fertig, M., Bottaro, H., Buratovich, O., Villa, M., 2004. Diagnóstico productivo orientado a establecer la capacidad del sector ganadero del Noroeste del Chubut para involucrarse y sostener un proyecto de diferenciación por calidad del producto carne vacuna. Informe final.

Hall, A.J., Savin, R., Slafer, G.A., 2014. Is time to flowering in wheat and barley influenced by nitrogen?: A critical appraisal of recent published reports. *European Journal of Agronomy* 54: 40-46.

Halloran, G.M., 1977. Development basis of maturity differences in spring wheat. *Agronomy Journal* 69: 899-902.

Hamill, M.L., 2002. The effect of cultivar, seeding date, seeding rate and nitrogen fertility on oat (*Avena sativa* L.) yield and milling quality. M.Sc. Thesis, University of Manitoba, Winnipeg, MB.

Haun, J.R., 1973. Visual quantification of wheat development. *Agronomy Journal* 65:116-119.

Hay, R.K.M., Delecolle, R., 1989. The setting of rates of development of wheat plants at crop emergence: Influence of the environment on rates of leaf appearance. *Annals of Applied Biology* 115: 333-341.

Hay, R.K.M., Kirby, E.J.M., 1991. Convergence and synchrony: a review of the coordination of development in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 42: 661-700.

Hunt, L.A., Poorten, G.V.D., Pararajasingham, S., 1991. Postanthesis temperature effects on duration and rate of grain filling in some winter and spring wheat. *Canadian Journal of Plant Science* 71: 609-617.

Jackson, G.D., Berg, R.K., Kushnak, G.D., Blake, T.K., Yarrow, G.I., 1994. Nitrogen effects on yield, beta-glucan content, and other quality factors of oat and waxy hulless barley 1. *Communications in Soil Science & Plant Analysis* 25: 3047-3055.

Jackson, L., Williams, J., 2006. *Small Grain Production Manual*. University of California.

Jamieson, P. D., Brooking, I. R., Porter, J. R., Wilson, D. R., 1995. Prediction of leaf appearance in wheat: a question of temperature. *Field Crops Research* 41: 35-44.

Jessop, R.S., Ivins, J.D., 1970. The effect of date of sowing on the growth and yield of spring cereals. *The Journal of Agricultural Science* 75: 553-557.

Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M., León, R.J.C, 1995. Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral* 5: 47-53.

Juskiw, P.E., Helm, J.H., 2003. Barley response to seeding date in central Alberta. *Canadian Journal of Plant Science* 83: 275-281.

Kichey, T., Hirel, B., Heumez, E., Dubois, F., Le Gouis, J., 2007. In winter wheat (*Triticum aestivum* L.), post-anthesis nitrogen uptake and remobilisation to the grain correlates with agronomic traits and nitrogen physiological markers. *Field Crops Research* 102: 22-32.

Kirby, E.J.M., Eisenberg B.E., 1966. Some effects of photoperiod on barley. *Journal of Experimental Botany* 17: 204-213.

Kirby, E.J.M., Jones, H.G., 1977. The relations between the main shoot and tillers in barley plants. *The Journal of Agricultural Science* 88: 381-389.

Kirby, E.J.M., Riggs, T.J., 1978. Developmental consequences of two-row and six-row ear type in spring barley. 2. Shoot apex, leaf and tiller development. *Journal of Agricultural Science* 91: 207-216.

Kirby, E.J.M., Ellis, R.P., 1980. A comparison of spring barley grown in England and Scotland. 1. Shoot apex development. *Journal of Agricultural Science* 95: 101-110.

Kirby, E.J.M., Appleyard, M., Fellowes, G., 1985. Effect of sowing date and variety on main shoot leaf emergence and number of leaves of barley and wheat. *Agronomie* 5: 117-126.

Lafond, G.P., 1994. Effects of row spacing, seeding rate and nitrogen on yield of barley and wheat under zero-till management. *Canadian Journal of Plant Science* 74: 703-711.

Langer, R.H.M., Liew, F.K.Y., 1973. Effects of varying nitrogen supply at different stages of the reproductive phase on spikelet and grain production and on grain nitrogen in wheat. *Crop and Pasture Science* 24: 647-656.

Landriscini, M.R., Lázzari, M.A., Galantini, J.A., 2010. Fertilización nitrogenada y balance de nutrientes en cebada cervecera. *Ciencia del Suelo* 28: 201-214.

Large, E.C., 1954. Growth stages in cereals illustration of the Feekes scale. *Plant Pathology* 3: 128-129.

Lauer, J.G., Partridge, J.R., 1990. Planting date and nitrogen rate effects on spring malting barley. *Agronomy Journal* 82: 1083-1088.

Lauer, J.G., Simmons, S.R., 1985. Photoassimilate partitioning of main shoot leaves in field-grown spring barley. *Crop Science* 25: 851-855.

Lawlor, D.W., Boyle, F.A., Keys, A.J., Kendall, A.C., Young, A.T., 1988. Nitrate nutrition and temperature effects on wheat: a synthesis of plant growth and nitrogen uptake in relation to metabolic and physiological processes. *Journal of Experimental Botany* 39: 329-343.

Lawlor, D.W., 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of Experimental Botany* 53: 773-787.

Lázzari, M.A., Landriscini, M.R., Echagüe, M., 2005. Patrones de absorción de nitrógeno nativo y del fertilizante en cebada cervecera con fertilizaciones cercanas a la siembra. *Ciencia del Suelo* 23: 69-77

Lázzari, M.A., Landriscini, M.R., Echagüe, M., 2007. Nitrogen uptake by malting barley grown under conditions found in Buenos Aires province, Argentina. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 38: 371-388.

Longnecker, N., Kirby, E.J.M., Robson, A., 1993. Leaf Emergence, Tiller Growth, and Apical Development of Nitrogen-Deficient Spring Wheat. *Crop Science* 33: 154-160.

López-Castañeda, C., Richards, R.A., 1994. Variation in temperate cereals in rainfed environments I. Grain yield, biomass and agronomic characteristics. *Field Crops Research* 37: 51-62.

Lorencetti, C., Carvalho, F.I.F.D., Oliveira, A.C.D., Valério, I.P., Hartwig, I., Benin, G., Schmidt, D.A.M., 2006. Applicability of phenotypic and canonic correlations and path coefficients in the selection of oat genotypes. *Scientia Agricola* 63: 11-19.

Ludlow, M.M., Muchow, R.C., 1989. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water limited environments. *Advances in Agronomy* 43: 107-153.

Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 1996. Leaf area, light interception, and crop development in maize. *Field Crops Research* 48: 81-87.

Mahadevan, M., Calderini, D.F., Zwer, P.K., Sadras, V.O., 2016. The critical period for yield determination in oat (*Avena sativa* L.). *Field Crops Research* 199: 109-116.

Mäkelä, P., Väärälä, L., Peltonen-Sainio, P., 1996. Agronomic comparison of Minnesota-adapted dwarf oat with semi-dwarf, intermediate, and tall oat lines adapted to northern growing conditions. *Canadian Journal of Plant Science* 76: 727-734.

Marshall, H.G., Kolb, F.L., Roth, G.W., 1987. Effects of nitrogen fertilizer rate, seeding rate, and row spacing on semidwarf and conventional height spring oat. *Crop Science* 27: 572-575.

Martin, J., 1996. The effect of sowing date on growth and yield of two cultivars of oats. *Agronomy New Zealand* 26: 51-59.

Martini, M.Y., McKenzie, B.A., Moot, D.J., Hill, G.D., de Ruiter, J.M., 2009. Dry matter accumulation of oats sown at five different sowing dates. *Agronomy New Zealand* 39: 71-80.

Matthiess, W., Serre, M., Cattáneo M., 2002. Fertilización nitrogenada en una variedad de cebada cervecera de alto potencial de rendimiento en la Argentina. *Anales de la XXII Reunión Anual de Pesquisa de Cevada. Passo Fundo, Brasil.*

May, W.E., Mohr, R.M., Lafond, G.P., Johnston, A.M., Craig Stevenson, F., 2004. Effect of nitrogen, seeding date and cultivar on oat quality and yield in the eastern Canadian prairies. *Canadian Journal of Plant Science* 84: 1025-1036.

McDonald, G.K., Sutton, B.G., Ellison, F.W., 1983. The effect of time of sowing on the grain yield of irrigated wheat in the Namoi Valley, New South Wales. *Crop and Pasture Science* 34: 229-240.

McFadden, A.D., 1970. Influence of seeding dates, seeding rates, and fertilizers on two cultivars of barley. *Canadian Journal of Plant Science* 50: 693-699.

McKenzie, R.H., Middleton, A.B., Bremer, E., 2005. Fertilization, seeding date, and seeding rate for malting barley yield and quality in southern Alberta. *Canadian Journal of Plant Science* 85: 603-614.

McLeod, J.G., Campbell, C.A., Dyck, F.B., Vera, C.L., 1992. Optimum seeding date for winter wheat in southwestern Saskatchewan. *Agronomy Journal* 84: 86-90.

McTaggart, I.P., Smith, K.A., 1995. The effect of rate, form and timing of fertilizer N on nitrogen uptake and grain N content in spring malting barley. *Journal of Agricultural Science* 125: 341-353.

Mera, M., Lizana, C., Calderini, D.F., 2015. Cropping systems in environments with high yield potential of southern Chile. Pp. 111-140. In: Sadras, V.O., Calderini, D. F. (ed.). *Crop Physiology (Second Edition)*. Academic Press.

Michiels, C., Degenhart, S., 2004. Ensayo de fertilización en cebada cervecera, var. Scarlett. *Informaciones agronómicas del Cono Sur* 22: 18-20.

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 Breeding* 114: 392-396.

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 Research* 59: 21-30.

Miralles, D.J., Richards, R.A., 2000. Responses of Leaf and Tiller Emergence and Primordium Initiation in Wheat and Barley to Interchanged Photoperiod. *Annals of Botany* 85: 655-663.

Miralles, D.J., Ferro, B.C., Slafer, G.A., 2001. Developmental responses to sowing date in wheat, barley and rapeseed. *Field Crops Research* 71: 211-223.

Miralles, Daniel J., González F.G., Abeledo L.G., Serrago R.A., Alzueta I., García G.A., de San Caledonio, R.P., Lo Valvo P., 2014. Manual de trigo y cebada para el Cono Sur: procesos fisiológicos y bases de manejo. 56 p.

Monteith, J.L., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Transactions of the Royal Society of London Series B* 281: 277-294.

Moreno, A., Moreno, M., Ribas, F., Cabello, M.J., 2003. Influence of nitrogen fertilizer on grain yield of barley (*Hordeum vulgare* L.) under irrigated conditions. *Spanish Journal of Agricultural Research* 1: 91-100.

Moreyra, F., Giménez, F., López, J.R., Tranier, E., Ortellado, M., Krüger, H., Mayo, A., Labarthe, F., 2014. Verdeos de invierno: utilización de verdes de invierno en planteos ganaderos del sudoeste bonaerense. Primera edición. Bordenave, Buenos Aires. Ediciones INTA. E-Book. 52 p.

Motulsky, H., Christopoulos, A., 2003. Fitting models to biological data using linear and nonlinear regression. A practical guide to curve fitting, GraphPad Software Inc., San Diego CA, USA.

Nass, H.G., Reiser, B., 1975. Grain filling period and grain yield relationships in spring wheat. *Canadian Journal of Plant Science* 55: 673-678.

Nass, H.G., Johnson, H.W., McLeod, J.A., Sterling J.D.E., 1975. Effects of seeding date, seed treatment and foliar sprays on yield and other agronomic characters of wheat, oats and barley. *Canadian Journal of Plant Science* 55:41-47.

Novoa, R., Loomis, R., 1981. Nitrogen and plant production. *Plant and Soil* 58: 177-204.

Ohm, H.W., 1976. Response of 21 oat cultivars to nitrogen fertilization. *Agronomy Journal* 68: 773-775.

Oscarsson, M., Andersson, R., Åman, P., Olofsson, S., Jonsson, A., 1998. Effects of cultivar, nitrogen fertilization rate and environment on yield and grain quality of barley. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 78: 359-366.

Ozturk, A., Caglar, O., Bulut, S., 2006. Growth and yield response of facultative wheat to winter sowing, freezing sowing and spring sowing at different seeding rates. *Journal of Agronomy and Crop Science* 192: 10-16.

Papastylianou, I., 1993. Productivity and nitrogen fertilizer requirements of barley in rotation systems in rainfed Mediterranean conditions. *European Journal of Agronomy* 2: 119-129.

Passarella, V.S., Savin, R., Slafer, G.A., 2002. Grain weight and malting quality in barley as affected by brief periods of increased spike temperature under field conditions. *Crop and Pasture Science* 53: 1219-1227.

Peltonen, J., 1992. Ear development stage used for timing supplemental nitrogen application to spring wheat. *Crop Science* 32: 1029-1033.

Peltonen-Sainio, P., 1994. Response to Daylength in Oats: Pre-Anthesis Development and Set of Spikelets and Florets. *Journal of Agronomy and Crop Science* 172: 104-112.

Peltonen-Sainio, P., Granqvist, M., Säynäjärvi, A., 1993. Yield formation in modern and old oat cultivars under high and low nitrogen regimes. *Journal of Agronomy and Crop Science* 171: 268-273.

Peltonen-Sainio, P., Peltonen, J., 1995. Floret set and abortion in oat and wheat under high and low nitrogen regimes. *European Journal of Agronomy* 4: 253-262.

Peltonen-Sainio, P., 1997. Nitrogen fertilizer and foliar application of cytokinin affect spikelet and floret set and survival in oat. *Field Crops Research* 49: 169-176.

Peltonen-Sainio, P., 1999. Growth and Development of Oat with Special Reference to Source-Sink Interaction and Productivity. In: *Crop Yield: Physiology and Processes*. Pp. 39-66.

Peltonen-Sainio, P., Rajala, A., 2007. Duration of vegetative and generative development phases in oat cultivars released since 1921. *Field Crops Research* 101: 72-79.

Peltonen-Sainio, P., Kangas, A., Salo, Y., Jauhiainen, L., 2007. Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Research* 100: 179-188.

Peltonen-Sainio, P., Muurinen, S., Rajala, A., Jauhiainen, L., 2008. Variation in harvest index of modern spring barley, oat and wheat cultivars adapted to northern growing conditions. *Journal of Agricultural Science* 146: 35-47.

Perry, M.W., Siddique, K.H.M., Wallace, J.F.I., 1987. Predicting phenological development for Australian wheats. *Australian Journal of Agricultural Research* 38: 809-819.

Photiades, I., Hadjichristodoulou, A., 1984. Sowing date, sowing depth, seed rate and row spacing of wheat and barley under dryland conditions. *Field Crops Research* 9: 151-162.

Power, J.F., Alessi, J., 1978. Tiller development and yield of standard and semidwarf spring wheat varieties as affected by nitrogen fertilizer. *The Journal of Agricultural Science* 90: 97-108.

Prystupa, P., Savin, R., Slafer, G.A., 2003. Leaf appearance, tillering and their coordination in response to N x P fertilization in barley. *Plant and Soil* 255: 587-594.

Prystupa, P., Savin, R., Slafer, G.A., 2004. Grain number and its relationship with dry matter, N and P in the spikes at heading in response to N x P fertilization in barley. *Field Crops Research* 90: 245-254.

Prystupa, P., Ferraris, G., Bergh, R., Loewy, T., Ventimiglia, L., Couretot L., Gutiérrez Boem, F., 2008. Fertilización de cebada cervecera cv. Scarlett: IV. Estimación de la respuesta del contenido proteico a la fertilización nitrogenada. XXI Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. Potrero de los Funes, Pcia. de San Luis.

Prystupa, P., Ferraris, G., 2011. Nutrición mineral y fertilización. En: Miralles D., Benech-Arnold R., Abeledo, L. (eds.) *Cebada cervecera*. Pp. 35-62. Editorial Facultad de Agronomía. Buenos Aires.

Prystupa, P., Ferraris, G., Ventimiglia, L., Loewy, T., Couretot, L., Bergh, R., Gutiérrez-Boem, F., 2016. Fertilización nitrogenada y azufrada de cebada cervecera cv. Scarlett en la provincia de Buenos Aires.

- Przulj, N.M., Momcilovic, V.M., 2013. Effect of cultivar and year on phyllochron in winter barley. *Matica Srpska Journal for Natural Sciences* 125: 95-102.
- Quiroz Mercado, J., 2010. Rendimiento y producción de biomasa de trigo, cebada y triticale bajo riego y secano durante el llenado de grano en el sur de Chile (Tesis de Magíster). Universidad Austral de Chile.
- Ramos, J., Moral, L., Recalde, L., 1982. The influence of pre- and post-anthesis periods on yields of winter barley varieties in southern Spain. *The Journal of Agricultural Science* 99: 521-523.
- Rausch, A., Lázzari, A., Landriscini, M.R., 2003. Disponibilidad de nitrógeno en el suelo y su influencia en el rendimiento en este cultivo con buena calidad maltera. *Fertilizar* 32: 13-17.
- Rawson, H.M., 1988. Constraints associated with rice-wheat rotations. Effects of High Temperatures on the Development and Yield of Wheat and Practices to Reduce Deleterious Effects. En A.R. Klatt (ed.). *Wheat productions constraints in Tropical environments*. Pp. 44-62. CIMMYT, México.
- Richards, R.A., Rebetzke, G.J., Condon, A.G., van Herwaarden, A.F., 2002. Breeding Opportunities for Increasing the Efficiency of Water Use and Crop Yield in Temperate Cereals. *Crop Science* 42: 111-121.
- Rodríguez, D., Andrade, F.H., Goudriaan, J., 1999. Effects of phosphorus nutrition on tiller emergence in wheat. *Plant and Soil* 209: 283-295.
- Ross, F., Massigoe, J., Zamora, M., 2011. Fertilización de cebada cervecera en ambientes con tosca en el sur de Buenos Aires, Argentina. www.ipni.net/9. Verificado agosto 2017.
- Salman, A.A., Brinkman, M.A., 1992. Association of pre-and post-heading growth traits with grain-yield in oats. *Field Crops Research* 28: 211-221.
- Salvagiotti, F., Miralles, D.J., 2007. Wheat development as affected by nitrogen and sulfur nutrition. *Crop and Pasture Science* 58: 39-45.
- Salvagiotti, F., Miralles, D.J., 2008. Radiation interception, biomass production and grain yield as affected by the interaction of nitrogen and sulfur fertilization in wheat. *European Journal of Agronomy* 28: 282-290.
- Sandaña, P.A., Harcha, C.I., Calderini, D.F., 2009. Sensitivity of yield and grain nitrogen concentration of wheat, lupin and pea to source reduction during grain filling. A comparative survey under high yielding conditions. *Field Crops Research* 114: 233-243.
- Sasani S., Hemming, M.N., Oliver, S.N., Greenup, A., Tavakkol-Afshari, R., Mahfoozi, S., Poustini, K., Sharifi, H., Dennis, E.S., Peacock, W.J. Trevaskis, B., 2009. The influence of vernalization and daylength on expression of flowering-time genes in the shoot apex and leaves of barley (*Hordeum vulgare*). *Journal of Experimental Botany* 60: 2169-2178.
- Savin, R., Slafer, G.A., 1991. Shading effects on the yield of an Argentinian wheat cultivar. *The Journal of Agricultural Science* 116: 1-7.

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 Phytologist* 123: 233-245.

Scott, W.R., Appleyard, M., Fellowes, G., Kirby, E.J.M., 1983. Effect of genotype and position in the ear on carpel and grain growth and mature grain weight of spring barley. *The Journal of Agricultural Science* 100: 383-391.

Shahzad, K., Bakht, J., Ali Shah, W., Shafi, M., Jabeen, N., 2002. Yield and yield components of various Wheat cultivars as affected by different sowing dates. *Asian Journal of Plant Sciences* 5: 522-525.

Sharma, D.L., D'Antuono, M.F., Anderson, W.K., Shackley, B.J., Zaicou-Kunesch, C.M., Amjad, M., 2008. Variability of optimum sowing time for wheat yield in Western Australia. *Crop and Pasture Science* 59: 958-970.

Shaykewich, C.F., 1995. An appraisal of cereal crop phenology modelling. *Canadian Journal of Plant Science* 75: 329-341.

SIIA, 2015. Sistema de Información Agropecuaria. www.siiia.gov.ar.

Simane, B., Struik, P. C., Nachit, M. M., Peacock, J. M., 1993. Ontogenetic analysis of yield components and yield stability of durum wheat in water-limited environments. *Euphytica*, 71: 211-219.

Simmons, S.T, Crookston, R.K., Kurle, J.E., 1982. Growth of spring wheat kernels as influenced by reduced kernel number per spike and defoliation. *Crop Science* 22: 983-988.

Sinclair, T.R., Jamieson, P.D., 2006. Grain number, wheat yield, and bottling beer: an analysis. *Field Crops Research* 98: 60-67.

Skinner, R.H., Nelson, C.J., 1994. Epidermal cell division and the coordination of leaf and tiller development. *Annals of Botany* 74: 9-15.

Slafer, G.A., Connor, D.J., Halloran, G.M., 1994. Rate of leaf appearance and final number of leaves in wheat: effects of duration and rate of change of photoperiod. *Annals of Botany* 74: 427-436.

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. *Functional Plant Biology* 21: 393-426.

Slafer, G.A., Calderini, D.F., Miralles, D.J., 1996. Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential. En: *Increasing yield potential in wheat: Breaking the Barriers*. Pp. 101-133. CIMMYT, México.

Slafer, G.A., Sadras, V.O., Savin, R., 2010. Retroalimentación entre componentes del rendimiento en trigo. *Avances en ecofisiología de cultivos de granos*. Pp. 277-285. Editorial Facultad Agronomía, Buenos Aires (Argentina).

Smid, A.E., Jenkinson, R.C., 1979. Effect of rate and date of seeding on yield and yield components of two winter wheat cultivars grown in Ontario. *Canadian Journal of Plant Science* 59: 939-943.

Sofield, I., Evans, L.T., Cook, M.G., Wardlaw, I.F., 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Functional Plant Biology* 4: 785-797.

Sonego, M., Jamieson, P.D., Moot, D.J., Martin, R.J., 1999. Development and growth of oat leaves at different temperatures and nitrogen levels. *Agronomy New Zealand* 29: 75-81.

Sonego, M., Moot, D.J., Jamienson, P.D., Martin, R.J., Scout, W.R., 2000. Apical development in oats predicted by leaf stage. *Fields Crops Research* 65: 79-86.

Sparkes, D.L., Holme, S.J., Gaju, O., 2006. Does light quality initiate tiller death in wheat? *European Journal of Agronomy* 24: 212-217.

Stapper, M., Fischer, R. A., 1990. Genotype, sowing date and plant spacing influence on high-yielding irrigated wheat in southern New South Wales. I. Phasic development, canopy growth and spike production. *Australian Journal of Agricultural Research*, 41: 997-1019.

Stone, P.J., Savin, R., 1999. Grain quality and its physiological determinants. En: *Wheat: ecology and physiology of yield determination*. Pp. 85-120.

Takeda, K., Frey, K.J., 1980. Tertiary Seed Set in Oat Cultivar. *Crop Science* 20: 771-774.

Thorne, G.N., 1962. Survival of tillers and Distribution of Dry Matter between ear and shoot of barley varieties. *Annals of Botany* 26: 37-54

Thorne, G.N., Wood, D.W., 1988. Effects of radiation and temperature on tiller survival. *Annals of Botany* 59: 413-426.

Trudgill, D.L., Honek, A., van Straalen, N.M., 2005. Thermal time - concepts and utility. *Annals of Applied Biology* 146: 1-14.

Ugarte, C., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 2007. Grain weight and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Research* 100: 240-248.

Van Herwaarden, A.F., Angus, J.F., Richards, R.A., Farquhar, G.D., 1998. 'Haying-off', the negative grain yield response of dryland wheat to nitrogen fertiliser. II. Carbohydrate and protein dynamics. *Australian Journal of Agricultural Research* 49: 1083-1093.

Ventimiglia, L., Torrens Baudrix, L., 2012. Variedades de cebada cervecera: Como afecta la fecha de siembra al rendimiento y a la calidad del grano. <http://inta.gob.ar/Documentos/>.

Wardlaw, I.F., 1994. The effect of high temperature on kernel development in wheat: variability related to pre-heading and post-anthesis conditions. *Functional Plant Biology* 21: 731-739.

Weston, D.T., Horsley, R.D., Schwarz, P.B., Goos, R.J., 1993. Nitrogen and planting date effects on low-protein spring barley. *Agronomy Journal* 85: 1170-1174.

Whingwiri, E.E., Kemp, D.R., 1980. Spikelet development and grain yield of the wheat ear in response to applied nitrogen. *Crop and Pasture Science* 31: 637-647.

Wilhelm, W.W., McMaster, G.S., 1995. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Science* 35: 1-3.

Willey, R., Holliday, R., 1971. Plant population and shading studies in barley. *The Journal of Agricultural Science* 77: 445-452.

Youngs, V.L., Shands, H.L., 1974. Variation in oat kernel characteristics within the panicle. *Crop Science* 14: 578-580.

Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14: 415-421.

Zubriski, J.C., Vasey, E.H., Norum, E.B., 1970. Influence of nitrogen and potassium fertilizers and dates of seeding on yield and quality of malting barley. *Agronomy Journal* 62: 216-219.