

UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS
ESCUELA DE AGRONOMIA

“Efectos de la Translocación Cromosómica de la Cromatina Lr19 de *Agropyron elongatum* (Host) y de la Relación Fuente-Destino en Pre-Antesis sobre la Producción de Biomasa y Peso de Grano en Trigo (*Triticum aestivum* L.)”.

Tesis presentada como
parte de los requisitos para
optar al grado de Licenciado
en Agronomía.

Marcelo Humberto Labra Fernández

VALDIVIA – CHILE

2007

PROFESOR PATROCINANTE

FIRMA

Daniel Calderini R.
Ing. Agr., Ph. D.

PROFESORES INFORMANTES

Ricardo Riegel S.
Ing. Agr., M.Sc., Dr. Rer. Silv.

Alejandra Zúñiga F.
Lic. Biol., Dr. Cs. Biol.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis padres y hermana, los pilares de mi vida, pues han estado conmigo en todo momento. Mi madre y la *Paika* me entregaron su apoyo incondicional, mientras que mi padre y mi tío Luis me entregaron sus conocimientos (*cada uno a su manera*) para convertirme en el Ingeniero Agrónomo que soy.

A mi profesor Daniel Calderini, no sólo por confiar en mí y entregarme sus conocimientos, sino también por su calidad humana.

Agradezco en especial a personas como Claudia Harcha, Susana Valle, Magda y el *chileno* Pérez, quienes no sólo se involucraron directamente en mi trabajo de tesis sin esperar nada a cambio, sino que también me brindaron su amistad....y eso es genial.

Mis agradecimientos se extienden a Débora Véliz por escucharme y entenderme, a Tere González, Feña y Karin Maragaño, mi segunda familia acá en Valdivia, como así también a Peto Soto, Manolo Vergara, Hardy, Nora Lagos, Paty Miranda, Martín Berrocal, Pato y Carolina, ya que su amistad ha sido una de las cosas más valiosas que he adquirido en mi etapa universitaria.

INDICE DE MATERIAS

Capítulo		Página
1	INTRODUCCION	1
2	REVISION BIBLIOGRAFICA	3
2.1	Antecedentes generales.	3
2.1.1	Evolución del potencial de rendimiento	3
2.1.2	Perspectivas para el incremento de rendimiento	4
2.2	Translocación cromosómica Lr19.	5
2.3	Componentes morfológicos y fisiológicos que determinan el rendimiento	7
2.4	Modelo fisiológico	8
2.4.1	Producción de biomasa	9
2.4.1.1	Intercepción de radiación	10
2.4.1.1.1	Factores que determinan la intercepción de radiación	10
2.4.1.2	Eficiencia en uso de radiación	11
2.4.1.2.1	Factores que determinan la eficiencia en el uso de la radiación	12
2.4.2	Índice de cosecha	14
2.4.3	Posibles efectos de la translocación Lr19 en el modelo fisiológico	15
2.5	Modelo numérico	17
2.5.1	Número de granos	17
2.5.1.1	Determinación del número de granos	18
2.5.2	Peso de grano	19
2.5.2.1	Determinación del peso de grano	20
2.5.3	Relación entre peso y número de granos	22
2.5.4	Posibles efectos de la translocación Lr19 en el modelo numérico	23

3	MATERIAL Y METODOS	24
3.1	Antecedentes generales	24
3.2	Evaluación del rendimiento en base a los modelos fisiológico y numérico.	27
3.2.1	Determinación de los componentes del modelo fisiológico	27
3.2.2	Determinación de los componentes del modelo numérico	29
3.3	Análisis estadístico	30
4	PRESENTACION Y DISCUSION DE RESULTADOS	31
4.1	Efectos de la translocación cromosómica Lr19 y de la manipulación de la relación fuente-destino sobre el rendimiento	31
4.2	Efectos de la translocación cromosómica Lr19 y de la manipulación de la relación fuente-destino sobre los componentes del modelo fisiológico	32
4.2.1	Producción de biomasa	32
4.2.1.1	Determinantes de la producción de biomasa	34
4.2.1.2	Intercepción de radiación	35
4.2.1.2.1	Índice de área foliar	37
4.2.1.3	Eficiencia en el uso de la radiación	37
4.2.2	Índice de cosecha	40
4.2.2.1	Partición espiga-tallo	41
4.2.3	Tasa de crecimiento	43
4.3	Efectos de la translocación cromosómica Lr19 y de la manipulación de la relación fuente-destino sobre los componentes del modelo numérico.	46
4.3.1	Número de granos	46
4.3.1.1	Subcomponentes del número de granos	48
4.3.1.1.1	Número de espigas por metro cuadrado	48
4.3.1.1.2	Número de granos por espiga	49
4.3.2	Peso de grano	52
4.3.3	Integración de los modelos fisiológico y numérico	57

5	CONCLUSIONES	61
6	RESUMEN	62
	SUMMARY	63
7	BIBLIOGRAFIA	64
	ANEXOS	72

INDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Valores máximos de EUR para distintas especies.	13
2	Biomasa aérea producida en antesis y a cosecha para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	33
3	Intercepción de radiación (IR) acumulada en las fases de pre-antesis, post-antesis y ciclo completo de crecimiento para líneas +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	36
4	Eficiencia en el uso de la radiación (EUR) en pre-antesis, post-antesis y ciclo completo de crecimiento para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	38
5	Partición espiga-tallo a antesis y 7 días post-antesis para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	43
6	Tasa de crecimiento (TC) en pre-antesis, post-antesis y durante el ciclo completo de crecimiento para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	44
7	Peso de granos a cosecha (mg) en las distintas posiciones dentro de la espiguilla para líneas +Lr19 y –Lr19, bajo sombra y testigo.	54
8	Peso de carpelos en antesis (mg) en las distintas posiciones dentro de la espiguilla para las líneas +Lr19 y –Lr19, bajo sombra y testigo.	54

INDICE DE FIGURAS

Cuadro		Página
1	Diagrama esquemático de crecimiento y desarrollo en trigo y momento en que se determinan los componentes del rendimiento.	7
2	Diagrama de la generación del rendimiento en base a los modelos fisiológico y numérico.	8
3	Relación entre tasa de crecimiento en función de radiación interceptada.	10
4	Relación entre el rendimiento y el número de granos por unidad de superficie para cultivares liberados en distintos años y países.	18
5	Relación entre rendimiento y peso individual de granos en distintos experimentos y años.	20
6	Tratamiento de relación fuente-destino. a) parcela sometida a sombreado y b) vista general.	24
7	Esquema de la distribución espacial de parcelas en un diseño estadístico de bloques completos al azar	25
8	Distribución de plantas dentro de la parcela.	26
9	Rendimiento a cosecha para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo tratamiento de relación fuente-destino y testigo. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas.	32
10	Dinámica de biomasa aérea como promedio de las líneas +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	33
11	Intercepción de radiación desde elongación de tallo a madurez fisiológica en líneas +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo.	35
12	Dinámica del índice de área foliar desde inicio de elongación de tallo a madurez fisiológica para líneas +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo.	37
13	Eficiencia en el uso de la radiación en pre y post-antesis para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo.	39
14	Índice de cosecha para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	41

15	Dinámica de la partición espiga-tallo para líneas +Lr19 y –Lr19, bajo sombra y testigo.	42
16	Tasa de crecimiento en pre- y post-antesis para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	45
17	Número de granos para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra y testigo.	46
18	Relación entre rendimiento y número de granos para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	47
19	Número de espigas por metro cuadrado para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra y testigo.	48
20	Relación entre número de granos y el número de espigas para líneas +Lr19 y –Lr19, bajo sombra y testigo.	49
21	Número de granos por espiga para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra y testigo.	50
22	Relación entre el número de granos por metro cuadrado (10^3 m^{-2}) y el número de granos por espiga para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra y testigo.	51
23	Peso de mil granos de trigo para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	52
24	Dinámica del peso seco del grano de la línea +Lr19, bajo condiciones normales de radiación.	53
25	Relación entre el rendimiento a cosecha y el peso de mil granos para líneas +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	55
26	Relación entre el peso de mil granos y el número de granos para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	56
27	Relación entre número de granos por metro cuadrado y peso de espiga a antesis para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra y testigo.	57
28	Evolución del peso de espiga en pre-antesis de las líneas +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	58
29	Relación entre eficiencia en el uso de radiación post-antesis y número de granos por gramos de biomasa a antesis para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.	59

INDICE DE ANEXOS

Cuadro		Página
1	Análisis de varianza de rendimiento a cosecha para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	72
2	Análisis de varianza de biomasa en antesis para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	72
3	Análisis de varianza de biomasa a cosecha para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	73
4	Análisis de varianza de la radiación interceptada acumulada en pre-antesis para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	73
5	Análisis de varianza de la radiación interceptada acumulada post-antesis para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	74
6	Análisis de varianza de la radiación interceptada acumulada durante el ciclo completo para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	74
7	Análisis de varianza del índice de área foliar crítico de líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	75
8	Análisis de varianza de la eficiencia en el uso de la radiación en pre-antesis para las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	75
9	Análisis de varianza de la eficiencia en el uso de la radiación en post-antesis para las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	76
10	Análisis de varianza de la eficiencia en el uso de la radiación para el ciclo completo para las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a	76

	manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	
11	Análisis de varianza de la eficiencia en el uso de la radiación entre las fases de pre-y post-antesis para las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo manipulación de la relación fuente-destino y testigo entre pre- y post-antesis.	77
12	Análisis de varianza del índice de cosecha para el ciclo completo para las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	77
13	Análisis de varianza de la partición espiga-tallo en antesis para las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	78
14	Análisis de varianza de la partición espiga-tallo post-antesis para las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	78
15	Análisis de varianza de la tasa de crecimiento del cultivo en pre-antesis de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	79
16	Análisis de varianza de la tasa de crecimiento del cultivo en post-antesis de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	79
17	Análisis de varianza de la tasa de crecimiento del cultivo durante el ciclo completo de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	80
18	Análisis de varianza de la tasa de crecimiento del cultivo entre las fases de pre- y post-antesis de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	80
19	Análisis de varianza del número de granos por metro cuadrado de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	81
20	Análisis de varianza del número de espigas por metro cuadrado de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	81

21	Análisis de varianza del número de granos por espiga de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	82
22	Análisis de varianza del peso de mil granos de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	82
23	Análisis de varianza del peso de grano de la posición 1 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	83
24	Análisis de varianza del peso de grano de la posición 2 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	83
25	Análisis de varianza del peso de grano de la posición 3 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	84
26	Análisis de varianza del peso de grano de la posición 4 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	84
27	Análisis de varianza del peso de carpelo de la posición 1 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	85
28	Análisis de varianza del peso de carpelo de la posición 2 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	85
29	Análisis de varianza del peso de carpelo de la posición 3 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	86
30	Análisis de varianza del peso de carpelo de la posición 4 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	86
31	Análisis de varianza de espiga en antesis de las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.	87

1 INTRODUCCION

La importancia del trigo (*Triticum aestivum* L.) radica en su rol como una de las principales fuentes alimenticias para la humanidad siendo uno de los cultivos de mayor producción a nivel mundial.

Durante la segunda mitad del siglo 20 y a partir de la denominada “revolución verde”, incrementos en rendimiento producto de la introgresión de genes de enanismo (entre otros factores), se tradujeron en incrementos en los índices de cosecha mejorando la partición de asimilados destinados a los órganos reproductivos sin modificar la producción de biomasa.

En la actualidad no existe la posibilidad de incrementar las áreas de cultivo, mientras que durante las últimas dos décadas se produjo una tendencia a la estabilización en los rendimientos (SLAFER *et al.*, 1996). Por lo tanto, es necesario evaluar nuevas estrategias que logren un mejoramiento genético en el potencial de rendimiento para satisfacer las demandas alimenticias de una población en constante crecimiento. Una posible herramienta a utilizar sería la introgresión de la cromatina Lr19 proveniente de *Agropyron elongatum* Host., el cual al ser translocado a determinados genotipos de trigo se asocia con incrementos en rendimiento y biomasa.

El rendimiento en trigo puede definirse como el producto entre el número y el peso de granos. El componente número de granos queda determinado en un extenso período que abarca casi la totalidad del período pre-antesis (FISCHER, 1985), mientras que el peso de grano no solo abarca el período de llenado de grano como tradicionalmente se creía, sino que recientes estudios demuestran la existencia de una fase inmediatamente previa a antesis durante la cual se determina el peso potencial de los granos (CALDERINI *et al.*, 1999a), lo que indica que ambas fases se superponen

durante un breve período de tiempo previo a la antesis en el que los carpelos florales condicionarán el tamaño potencial de los granos y por consiguiente el rendimiento final.

A pesar de reconocerse la influencia que ejerce el período previo a antesis sobre el rendimiento final, aún se desconocen sus efectos sobre la eficiencia en uso de radiación post-antesis y su impacto sobre la producción de biomasa.

Debido a ello, el objetivo general de éste trabajo es evaluar los efectos de la translocación cromosómica Lr19 sobre los componentes del rendimiento, además de establecer la relación entre el tamaño de los destinos en pre-antesis sobre la producción de biomasa y sus determinantes fisiológicos.

Como objetivos específicos se plantea:

- Determinar los efectos de la translocación cromosómica Lr19 de *A. elongatum* en trigo sobre la producción de biomasa y sus determinantes fisiológicos: interceptión de radiación y eficiencia en el uso de radiación en pre y post-antesis.
- Establecer si el tamaño de los destinos durante el período inmediatamente previo a antesis modifica la eficiencia en el uso de radiación post-antesis.
- Establecer los efectos de dicha translocación sobre el peso de los granos y su interacción con el número de granos, analizando las condiciones de crecimiento de la espiga en pre y post- antesis.

Las hipótesis de trabajo son las siguientes:

- La translocación cromosómica de Lr19 incrementa la producción de biomasa aérea producto de un aumento en la eficiencia en el uso de la radiación post-antesis.
- El incremento en la eficiencia en el uso de la radiación post-antesis se asocia a un mayor tamaño en los destinos durante el período inmediatamente previo a antesis.
- Los genotipos portadores de la translocación Lr19 aumentan el número de granos por unidad de superficie, sin afectar el peso de mil granos debido a un mayor peso individual de aquellos ubicados en posiciones distales. Tales incrementos se asocian a un mayor peso de los carpelos florales en líneas portadoras de dicha translocación.

2 REVISION BIBLIOGRAFICA

2.1 Antecedentes generales.

“Existen aproximadamente 350.000 especies de plantas botánicamente identificadas, de las cuales sólo 24 (0,007%) son utilizadas como cultivo para satisfacer los principales requerimientos de alimento y fibra de la humanidad” (Wittwer, 1980 citado por SLAFER y SATORRE, 1999). Dentro de aquellos cultivos que satisfacen los requerimientos alimenticios, el trigo (*Triticum aestivum*, L) es uno de los más importantes ya que una producción de 628 millones de Megagramos métricos durante el año 2005 lo sitúan como el segundo cultivo de mayor producción a nivel mundial, solo superado por el maíz (FAOSTAT, 2006).

En el año 2003 la población mundial alcanzó los 6.300 millones de habitantes y continúa creciendo en forma sostenida, en tanto que la superficie sembrada de trigo es de 217 millones de hectáreas con una clara tendencia a la estabilización e incluso una leve disminución durante los últimos 15 años (FAOSTAT, 2006).

Para el año 2020 se estima que la población mundial llegará a los 8 billones de personas (BYRNES y BUMB, 1998) y para satisfacer sus requerimientos alimenticios se requerirán entre 882 millones (CASSMAN, 1999) a un billón de toneladas métricas de trigo (RAJARAM, 2001), por lo que será necesario incrementar el rendimiento medio mundial desde las 2,5 Mg ha⁻¹ actuales a más de 4 Mg ha⁻¹ (BYRNES y BUMB, 1998; RAJARAM, 2001).

2.1.1 Evolución del potencial de rendimiento. Durante la primera mitad del siglo 20 el rendimiento de trigo en la mayoría de los países no mostró incrementos significativos (CALDERINI y SLAFER, 1998) y los incrementos en la producción durante ésta etapa se relacionan principalmente con la expansión en el área sembrada (SLAFER *et al.*, 1996).

Desde mediados del siglo 20, el área cultivada de trigo no mostró variaciones significativas, en cambio el rendimiento de grano sí se vio incrementado de forma significativa y sostenida producto de múltiples factores entre los que se destaca la introducción de genes de enanismo, que incrementó los índices de cosecha además de reducir las pérdidas por tendeduras debido a la disminución de la altura de las plantas (LOSS y SIDDIQUE, 1994; CALDERINI *et al.*, 1995; SLAFER *et al.*, 1996; SINCLAIR, 1998; EVANS y FISCHER, 1999; RAJARAM, 2001). A ello se agrega la intensificación en manejos de cultivo como el uso de fertilizantes y riego (CASSMAN, 1999), múltiples factores tales como mecanización, uso de herbicidas, fungicidas e insecticidas, además de factores globales socio-económicos (CALDERINI y SLAFER, 1998), todo lo que hizo posible la denominada “revolución verde”.

A partir de los años 80, se observa una nivelación o estancamiento en las ganancias de rendimiento (SLAFER *et al.*, 1996) y los genotipos empleados en la actualidad pueden alcanzar valores de índice de cosecha cercanos al 50% (CALDERINI *et al.*, 1995), muy próximos al máximo teórico de 62% calculado por AUSTIN *et al.* (1980). Esto refleja la escasa probabilidad de continuar a futuro incrementando los rendimientos en base al incremento del índice de cosecha (SLAFER *et al.*, 1996). Además, en la actualidad los genotipos de trigo se encuentran dentro del rango de altura óptima para el rendimiento (RICHARDS, 1992).

2.1.2 Perspectivas para el incremento de rendimiento. La escasa posibilidad de seguir incrementando la producción mediante la expansión de la superficie de cultivo indica que la única alternativa para romper el estancamiento actual en la producción mundial de trigo es lograr incrementos en rendimiento (SLAFER *et al.*, 1996; CASSMAN, 1999).

Para el logro de éste desafío será necesario diseñar nuevas estrategias entre las cuales destaca la utilización de biotecnología (REYNOLDS *et al.*, 1999; RAJARAM, 2001), la que por ejemplo incluye introgresión de genes desde diversas fuentes que pueden complementar los programas de mejoramiento actuales (REYNOLDS *et al.*, 1999).

El programa de mejoramiento del CENTRO INTERNACIONAL DE MEJORAMIENTO DE MAÍZ Y TRIGO (CIMMYT) incluye ésta estrategia, transfiriendo genes de especies diploides silvestres a trigos hexaploides para desarrollar trigos sintéticos resistentes a enfermedades (McIntosh *et al.*, 1993 citados por SINGH *et al.*, 1998). Una promisoría fuente de genes externos es *Agropyron elongatum* Host., ya que provee tolerancia a estrés abiótico y es un reservorio genético para la resistencia a enfermedades fungosas (MONNEVEUX *et al.*, 2003). Recientes trabajos muestran incrementos en rendimiento de trigos asociados a genes provenientes de ésta especie (SINGH *et al.*, 1998; REYNOLDS *et al.*, 2001; MONNEVEUX *et al.*, 2003). Esto último es de gran importancia ya que los actuales programas de mejoramiento incluyen tanto la resistencia a diversos tipos de estrés como incrementos en potenciales de rendimiento (EVANS y FISCHER, 1999).

2.2 Translocación cromosómica Lr19.

La cromatina Lr19 portadora del gen del mismo nombre se encuentra en el cromosoma 7Ag de la especie silvestre *Agropyron elongatum* Host. La translocación genética de Lr19 en trigo genera resistencia a *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. Sp. Tritici, (Sharma y Knott, 1966 citados por MARAIS *et al.*, 2001 y McIntosh *et al.*, 1995 citados por SLIKOVA *et al.*, 2003).

En el año 1966, los científicos canadienses D. Sharma y D.R. Knott realizaron la translocación cromosómica de ésta cromatina a un genotipo de trigo hexaploide utilizando irradiación (SINGH *et al.*, 1998). Durante la meiosis, dicha translocación cromosómica no se iguala con el brazo 7DL de su cromosoma homólogo en trigo, por lo que se transfiere como un único y gran bloque de genes vinculados entre sí (Knott, 1980 citado por MARAIS *et al.*, 2001) dando origen al complejo genético 7DL.7Ag en trigo.

El nuevo genotipo de trigo portador del gen Lr19 fue posteriormente puesto a disposición del CIMMYT. A mediados de la década de los ochenta dicho centro internacional dió origen mediante retrocruza con el cultivar mexicano “Yecora”, a la primera variedad de trigo portadora del gen Lr19 denominada “Oasis 86” (RAJARAM, 2001).

Independientemente de su resistencia a *P. recondita*, la variedad "Oasis 86" obtuvo mayores rendimientos que "Yecora" (RAJARAM 2001). Evaluaciones de las mismas variedades mostraron que "Oasis 86" logró rendimientos un 13% superiores a "Yecora 70" (Singh *et al.*, 1991 citado por SINGH *et al.*, 1998), por lo que se asume que la translocación del locus 7DI.7Ag portador del gen Lr19 tiene efectos positivos sobre el rendimiento en trigo.

Recientes trabajos desarrollados por SINGH *et al.* (1998), REYNOLDS *et al.* (2001) y MONNEVEUX *et al.* (2003), mostraron diferencias en rendimiento entre líneas portadoras de la translocación 7DL.7Ag en relación a genotipos que no la portan en condiciones potenciales. Dichas ganancias genéticas en rendimiento se asociaron a la translocación 7DL.7Ag y no a su resistencia a roya, ya que los ensayos fueron mantenidos libres de enfermedades mediante aplicaciones de fungicida (MONNEVEUX *et al.*, 2003).

Por el contrario, Huerta-Espino y Singh, 1994 citados por SINGH *et al.* (1998) en México y Krupnov, 1996 citado por SINGH *et al.* (1998) en Rusia y MONNEVEUX *et al.* (2003) dieron a conocer efectos negativos en líneas portadoras del gen Lr19 al ser sometidos a condiciones de estrés hídrico, mostrando disminuciones de rendimiento que fluctuaron entre el 12 al 21% en relación a los testigos (MONNEVEUX *et al.*, 2003).

Debido a que en la actualidad, las bases genéticas y principalmente fisiológicas de los efectos de la translocación de 7DI.7Ag no están completamente entendidas (RAJARAM 2001), es necesario realizar investigaciones que expliquen los efectos de dicha translocación sobre los determinantes del rendimiento en trigo, para así poder ser utilizados como criterios en los programas de mejoramiento aumentando la eficiencia de los mismos.

2.3 Componentes morfológicos y fisiológicos que determinan el rendimiento.

El rendimiento final es el resultado de los procesos de desarrollo y crecimiento en donde se determinan los componentes del rendimiento a lo largo de la totalidad del ciclo de cultivo (Fig. 1) (SLAFER, 2003).

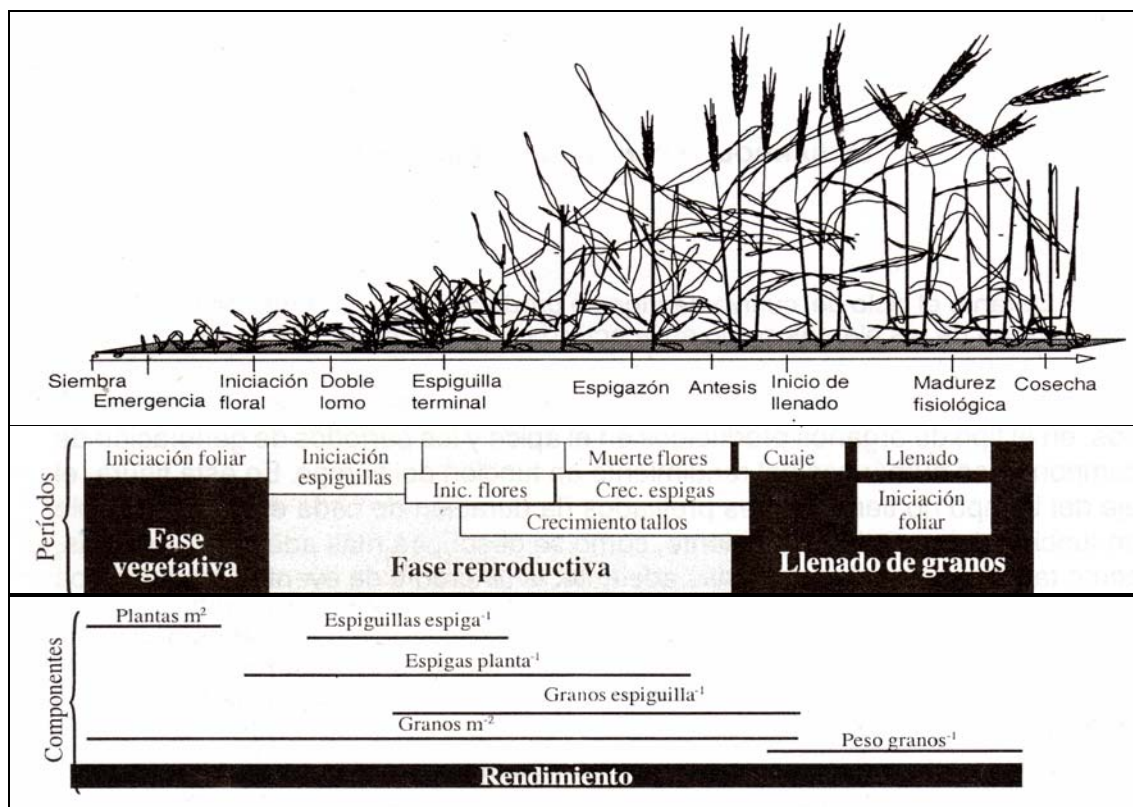


FIGURA 1 Diagrama esquemático de crecimiento y desarrollo en trigo y momento en que se determinan los componentes del rendimiento.

FUENTE: SLAFER (2003).

La regulación de los procesos de desarrollo en trigo es compleja, ya que involucra tanto a factores genéticos como ambientales, además de interacciones entre ambos (MIRALLES *et al.*, 2003), afectando el rendimiento potencial del cultivo. En efecto, FISCHER (2001) señala que por definición, el rendimiento potencial está determinado por la interacción del genotipo y su ambiente, considerando como limitantes ambientales la radiación, temperatura y fotoperíodo. Otros estreses manejables agrónomicamente como déficit hídrico, nutrientes, enfermedades, malezas o tenceduras no son considerados como limitantes, ya que no modifican de forma significativa el rendimiento en condiciones potenciales (Evans, 1993 citado por EVANS y FISCHER, 1999).

Con el propósito de realizar un análisis de los mecanismos involucrados en los efectos de la translocación cromosómica 7D1.7Ag y la relación fuente-destino en pre-antesis, sobre la generación del rendimiento en trigo, se realizará un desglose mediante dos modelos: un **modelo fisiológico** (Donald y Hamblin, 1976 citados por LOSS y SIDDIQUE, 1994) y un **modelo numérico** (Mitchell, 1970 citado por SLAFER *et al.*, 1996) (Figura 2).

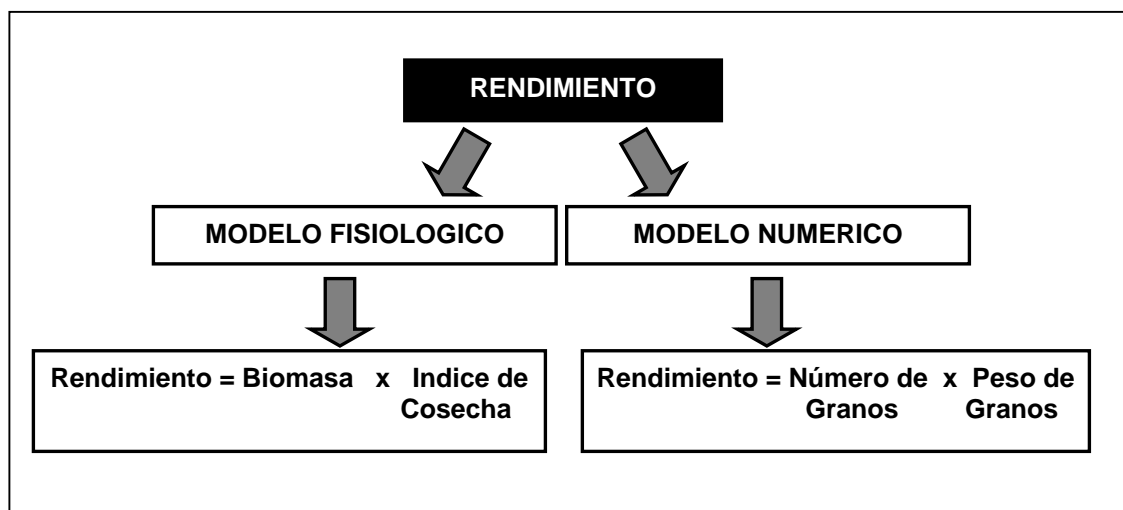


FIGURA 2 Diagrama de la generación del rendimiento en base a los modelos fisiológico y numérico.

FUENTE: Adaptado de Donald y Hamblin, 1976 citados por LOSS y SIDDIQUE (1994) y de Mitchell, 1970 citado por SLAFER *et al.* (1996) .

2.4 Modelo fisiológico.

El modelo fisiológico permite analizar la generación del rendimiento a partir de los caracteres biomasa e índice de cosecha (Ecuación 2.1 y figura 2) (Donald y Hamblin, 1976 citados por LOSS y SIDDIQUE, 1994).

$$\text{Rendimiento (kg ha}^{-1}\text{)} = \text{Biomasa (kg ha}^{-1}\text{)} * \text{Índice de cosecha} \quad (2.1)$$

La biomasa está determinada por la intercepción de radiación y la eficiencia en el uso de la radiación (ecuación 2.2) (Gallagher y Biscoe, 1977 citados por LOSS y

SIDDIQUE, 1994) mientras que el índice de cosecha es la proporción de materia seca que se acumula en los granos en relación a la biomasa total (SINCLAIR, 1998).

$$\text{Biomasa} = \text{IR} * \text{EUR} \quad (2.2)$$

La intercepción de radiación (IR) es la relación entre la radiación incidente y la transmitida, mientras que la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) es la habilidad del cultivo para transformar la radiación interceptada en materia seca (Monteith *et al.*, 1981 citados por SINCLAIR y MUCHOW, 1999).

$$\text{Rendimiento} = \text{IR} * \text{EUR} * \text{IC} \quad (2.3)$$

En síntesis, el rendimiento es función de la radiación interceptada por la eficiencia en el uso de la radiación y el índice de cosecha (Ecuación 2.3) (Gallagher y Biscoe, 1977 citados por LOSS y SIDDIQUE, 1994) en donde cada uno de los caracteres que lo componen serán descritos a continuación.

2.4.1 Producción de biomasa. Se define como la tasa de acumulación de materia seca por unidad de área (Wilson, 1967 citado por KEMANIAN *et al.*, 2004) producto de la acumulación de fotoasimilados del proceso de fotosíntesis y de los nutrientes absorbidos desde el suelo (LOOMIS y AMTHOR, 1996). La mayoría de las investigaciones referidas a biomasa se basan exclusivamente en la producción de materia seca aérea neta, por lo que no se consideran a las raíces ni a las hojas caídas sobre el suelo como parte de la biomasa cuantificada (SINCLAIR y MUCHOW, 1999; CARCOVA *et al.*, 2003).

La producción de biomasa depende de la fotosíntesis, por lo tanto depende de la recepción y captura de la radiación solar (LOOMIS y AMTHOR, 1996). Esto puede apreciarse en la ecuación 2.2, la cual indica que la biomasa está determinada por la radiación interceptada y por la eficiencia en el uso de la radiación (Gallagher y Biscoe, 1977 citados por LOSS y SIDDIQUE, 1994).

2.4.1.1 Intercepción de radiación. Uno de los primeros investigadores en señalar una relación entre el crecimiento del cultivo y la radiación solar interceptada fue Wilson en 1967, citado por KEMANIAN *et al.* (2004). En efecto, la Fig. 3 muestra la relación lineal y positiva entre la tasa de crecimiento (biomasa acumulada por unidad de tiempo) y la radiación interceptada acumulada (Monteith, 1977 citado por SINCLAIR y MUCHOW, 1999; Gallagher y Biscoe, 1978 citados por CARCOVA *et al.*, 2003).

La intercepción de radiación (IR) es uno de los principales determinantes de la producción de biomasa (SINCLAIR y MUCHOW, 1999), sobre todo en etapas iniciales del desarrollo en donde la fotosíntesis está limitada básicamente por la habilidad de las plantas para interceptar radiación (LOSS y SIDDIQUE, 1994).

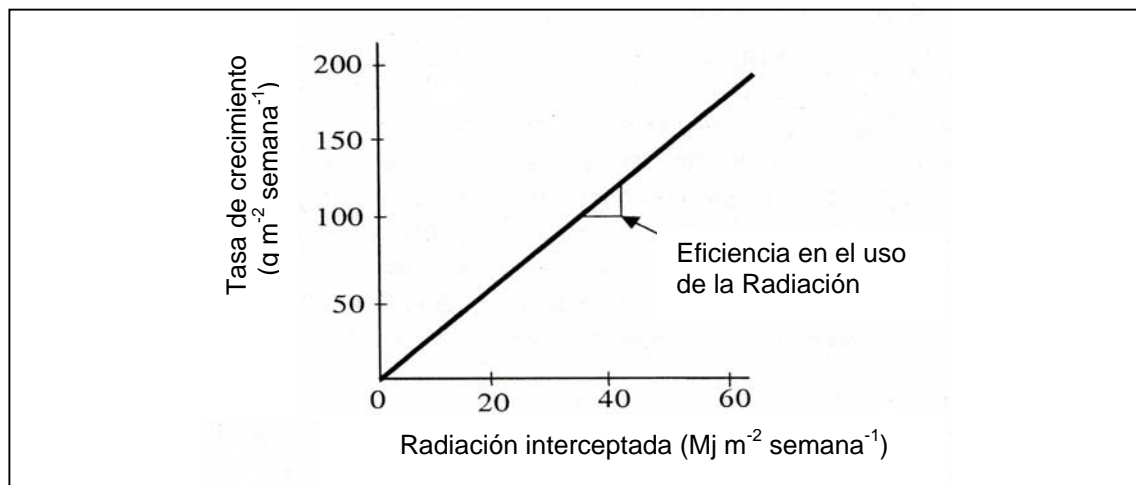


FIGURA 3 Relación entre tasa de crecimiento en función de radiación interceptada.

FUENTE: Gallagher y Biscoe, 1978 citados por CARCOVA *et al.* (2003).

No toda la radiación solar es utilizada por las plantas para la fotosíntesis, ya que se estima que de la radiación directa incidente el 45% es radiación fotosintéticamente activa (400 a 700 nm). A esto es necesario adicionar la contribución de la radiación difusa, por lo que normalmente se considera radiación fotosintéticamente interceptada al 50% de la radiación incidente (SINCLAIR y MUCHOW, 1999).

2.4.1.1.1 Factores que determinan la intercepción de radiación. La fracción de radiación interceptada por la canopia es el resultado de la eficiencia con que la

radiación incidente es interceptada por la canopia (CARCOVA *et al.*, 2003). Esta eficiencia es dependiente tanto de la duración del ciclo de cultivo como de la dinámica de IR, la cual se relaciona con el “índice de área foliar” y “el coeficiente de atenuación lumínica”, a través de la siguiente ecuación:

$$IR = a * (1 - e^{-k * IAF}) \quad (2.4)$$

En la ecuación 2.4, *IR* es la fracción de radiación interceptada, *a* es el valor máximo de intercepción de radiación, *IAF* es el índice de área foliar definido como la superficie foliar fotosintéticamente activa por m² y *k* es el coeficiente de atenuación lumínica relacionado con la arquitectura de la canopia (CARCOVA *et al.*, 2003).

A partir de ésta ecuación de tipo exponencial se deduce que a bajos niveles de *IAF*, un leve incremento del mismo se traducirá en incrementos significativos en la *IR* mientras que a mayores niveles de *IAF* dicho incremento en la *IR* es comparativamente menor. Por otra parte, al incrementarse *k* será mayor la proporción de radiación interceptada por unidad de área foliar (CARCOVA *et al.*, 2003).

La distribución de la radiación dentro de la canopia es otro elemento de gran importancia en la *IR*, en donde además de los factores antes mencionados, autores como Monteith, 1969 citado por SINCLAIR y MUCHOW (1999) destacan al ángulo de la radiación incidente o el tipo de radiación (Ej. difusa vs directa), mientras que para LOOMIS y WILLIAMS (1969) los patrones de distribución de la clorofila en los distintos niveles de la canopia son determinantes en la *IR*.

El mejoramiento genético no ha afectado la *IR*. En comparaciones de series de cultivares de distintas épocas no se encontraron cambios en sus *IAF*, señalando que el mejoramiento genético no afectó la *IR* ni sus determinantes (CALDERINI *et al.*, 1997).

2.4.1.2 Eficiencia en uso de radiación. La eficiencia en uso de radiación (*EUR*) refleja la habilidad del cultivo para transformar la radiación interceptada en biomasa, estimándose mediante una regresión lineal entre materia seca acumulada y radiación interceptada acumulada (Fig. 3). Otra definición frecuentemente utilizada es la de

LOOMIS y AMTHOR (1999) en la cual la EUR representa la proporción de la energía incidente total presente en la biomasa de un cultivo a través de su ciclo de crecimiento.

La EUR es el concepto más apropiado para describir en forma teórica el crecimiento de un cultivo (Monteith, 1977 citado por SINCLAIR y MUCHOW, 1999) ya que permite comparar la productividad de las plantas bajo distintas condiciones, sistemas de cultivo y climas (SINCLAIR y MUCHOW, 1999) y su importancia radica en que actualmente los niveles máximos de EUR están siendo sub-utilizados (LOOMIS y AMTHOR, 1996), por lo que se le señala como una importante fuente para el mejoramiento.

2.4.1.2.1 Factores que determinan la eficiencia en el uso de la radiación. Existen diferencias en la EUR entre especies debido al tipo de metabolismo del carbono. Especies con metabolismo C_3 (ej. Trigo y cebada) muestran valores más bajos de EUR que las C_4 (Ej. Maíz), lo que se debe a que las C_3 presentan fotorespiración, una menor eficiencia en el uso del agua y una menor eficiencia fotosintética bajo altos niveles de intensidad lumínica, lo que se traduce en una menor fotosíntesis neta en relación a las C_4 (Cuadro 1) (LOOMIS y AMTHOR, 1996).

También existen diferencias importantes de EUR entre especies atribuibles a diferencias bioquímicas. Cereales como el maíz tienen una mayor EUR que leguminosas como la soya (Cuadro 1) ya que sus granos acumulan una mayor proporción de carbohidratos, cuya síntesis es de un menor costo energético para la planta que los lípidos y proteína acumulados en el grano de soya (SINCLAIR y MUCHOW, 1999).

Por otra parte, la concentración de nitrógeno foliar y su patrón de distribución dentro de la canopia se relacionan con la tasa de fotosíntesis (LOOMIS y WILLIAMS, 1969) por lo que se convierte en una potencial fuente de variación de la EUR (SINCLAIR y MUCHOW, 1999)

CUADRO 1 Valores máximos de EUR para distintas especies.

Especie	Período	EUR **	Fuente *
Maiz	Vegetativo	3,17 g MJ ⁻¹	Andrade <i>et al.</i> (1993)
	Ciclo total	3,39 g MJ ⁻¹	Otegui <i>et al.</i> (1995)
Trigo	Vegetativo	1,46 g MJ ⁻¹	Gregory <i>et al.</i> (1992)
	Vegetativo	2,50 g MJ ⁻¹	Calderini <i>et al.</i> (1997)
	Reproductivo	2,04 g MJ ⁻¹	Calderini <i>et al.</i> (1997)
Cebada	Vegetativo	1,79 g MJ ⁻¹	Gregory <i>et al.</i> (1992)
	Ciclo total	2,33 g MJ ⁻¹	Jamieson <i>et al.</i> (1995)
Soya	Ciclo total	1,72 g MJ ⁻¹	Leadley <i>et al.</i> (1990)
Lupino	Ciclo total	1,16 g MJ ⁻¹	Gregory y Eastham (1996)
Arveja	Vegetativo	1,43 g MJ ⁻¹	Martin <i>et al.</i> (1994)

* Todos los autores citados por SINCLAIR y MUCHOW (1999).

** Eficiencia en el uso de radiación (EUR) expresada en gramos de materia seca por Megajoule de radiación interceptada (g MJ⁻¹).

FUENTE: Adaptado de SINCLAIR y MUCHOW (1999)

La EUR también depende de la etapa de desarrollo en la cual se encuentra el cultivo. García *et al.*, 1988 y Fischer, 1993 citados por SINCLAIR y MUCHOW (1999) indican que en etapas tempranas de desarrollo, las plantas tienen bajos niveles de EUR, lo que se revierte a medida que avanza el ciclo de cultivo. A partir de antesis se produce una brusca caída en la EUR en trigo (CALDERINI *et al.*, 1997), mientras que en cebada ésta eficiencia se mantiene relativamente constante desde macolla hasta bastante avanzado el llenado de grano (KEMANIAN *et al.*, 2004).

Finalmente, la existencia de una estrecha relación entre el balance fuente-destino a antesis y la EUR post-antesis (MIRALLES y SLAFER, 1997) además de la relación positiva entre la EUR post-antesis y rendimiento final, sugieren que la fuerza de los destinos reproductivos juega un rol importante en la determinación de la EUR post-antesis y por consiguiente una posible fuente de mejoramiento en el rendimiento (CALDERINI *et al.*, 1997). De hecho, la posibilidad de que la actividad fotosintética sea

regulada por la demanda de los destinos por carbohidratos ya ha sido reconocida previamente (Neales y Incoll, 1968 y Austin, 1989 citados por CALDERINI *et al.*, 1997) por lo que en el presente trabajo se buscará evaluar el efecto de la fuerza de los destinos sobre la EUR post-antesis.

2.4.2 Índice de cosecha. El índice de cosecha (IC) representa la partición diferencial de la materia seca entre los órganos reproductivos y los no reproductivos de la planta (SINCLAIR, 1998 y RICHARDS *et al.*, 2001).

El IC varía con el genotipo, el ambiente y la interacción entre ambos, pero dicha variación es de menor magnitud que las experimentadas por la producción de biomasa (CARCOVA *et al.*, 2003). De hecho, las mediciones de IC bajo condiciones potenciales son más estables que las de rendimiento y biomasa, por lo cual es de gran utilidad para evaluaciones entre distintos genotipos (RICHARDS *et al.*, 2001). Sin embargo, el conocimiento actual de los factores que modifican el IC es limitado, ya que se restringe exclusivamente a descripciones de la partición de asimilados en las etapas del ciclo de desarrollo, así como de la actividad y capacidad de los destinos. En términos generales, en etapas iniciales de desarrollo las raíces son el destino principal de fotoasimilados, posteriormente las hojas y el tallo son el destino prioritario. Cuando el ápice deja de diferenciar hojas, y comienza a desarrollar órganos florales se produce una superposición en el crecimiento de las distintas estructuras, siendo destinos simultáneos las hojas jóvenes, el tallo, las raíces y las estructuras reproductivas (espigas). Una vez iniciada la antesis, el destino dominante de fotoasimilados son los granos (CARCOVA *et al.*, 2003).

Bajo condiciones potenciales, es posible que caracteres que incrementan el IC sin sacrificar la producción de biomasa (RICHARDS *et al.*, 2001) y sin reducir la altura de la planta (FISCHER, 2001) contribuyan a incrementar los rendimientos. Sin embargo, debido a que en el siglo pasado los incrementos en rendimiento de trigo se basaron casi exclusivamente en la modificación de éste índice, los cultivares modernos de trigo tienen valores de IC muy cercanos a su máximo teórico de 62% (AUSTIN *et al.*, 1980).

2.4.3 Posibles efectos de la translocación Lr19 en el modelo fisiológico.

El mejoramiento en el rendimiento durante las últimas décadas se ha asociado principalmente al incremento del índice de cosecha ya que la producción de biomasa no se ha visto afectada en forma significativa (AUSTIN *et al.*, 1980; SLAFER *et al.*, 1996). Con respecto a los determinantes de la biomasa, los genotipos modernos no poseen una mayor EUR que los cultivares antiguos en pre-antesis (CALDERINI *et al.*, 1997; REYNOLDS *et al.*, 1999) mientras que la introducción de genes de enanismo no ha modificado la habilidad de los cultivos para interceptar la radiación incidente (CALDERINI *et al.*, 1997; MIRALLES y SLAFER, 1997). Por ello, se asume que ni la EUR ni la IR han sido modificadas por el mejoramiento durante los últimos cincuenta años.

Los primeros resultados positivos sobre incrementos en biomasa y rendimiento se desprenden de los trabajos de SINGH *et al.* (1998), REYNOLDS *et al.* (2001) y MONNEVEUX *et al.* (2003), quienes evaluaron los efectos de la translocación 7DL.7Ag, portadora del gen Lr19 sobre una amplia gama de genotipos a nivel de campo en condiciones potenciales, observando incrementos significativos en el rendimiento cercanos al 10% en relación a aquellos que no lo portan. Además encontraron incrementos de biomasa en un rango que varió entre el 6,4 (MONNEVEUX *et al.*, 2003) al 9% (SINGH *et al.*, 1998; REYNOLDS *et al.*, 2001).

En teoría, dicha ganancia genética sería producto de la translocación cromosómica 7DL.7Ag, la cual modificaría el modelo fisiológico a través del:

- Incremento en la producción de biomasa mediante aumentos en la radiación interceptada y/o en la eficiencia en uso de la radiación.
- Incremento en el IC a través de un aumento en la partición de materia seca destinada al rendimiento y/o optimizando el balance fuente-destino que permita incrementar la demanda de los destinos (REYNOLDS *et al.*, 2005).

REYNOLDS *et al.* (2001) evaluaron la interceptación de radiación en líneas portadoras del gen Lr19 no encontrando diferencias en la IR en el período previo a antesis. Sin embargo, en dicho trabajo no se midió la IR, sino que se estimó en forma indirecta mediante mediciones de biomasa poco después de cierre de canopia.

Estimaciones de EUR pre-antesis de REYNOLDS *et al.* (2001) a partir de la acumulación de biomasa entre cierre de canopia y antesis (sin realizar mediciones de IR), mostraron una menor producción de biomasa a antesis en cultivares portadores de la translocación cromosómica Lr19 en relación a los testigos, lo que indicaría una menor EUR pre-antesis en genotipos portadores de la translocación. Experimentos realizados por MONNEVEAUX *et al.* (2003) mostraron que la biomasa acumulada durante la misma fase de crecimiento bajo similares condiciones de crecimiento fue un 12,8% mayor en genotipos que portan la translocación 7DL.7Ag. En ninguno de estos experimentos hubo efectos significativos de la translocación cromosómica Lr19 sobre los caracteres asociados a la fotosíntesis.

En las evaluaciones del período post-antesis, REYNOLDS *et al.* (2001) realizaron un análisis similar en el cual el principal efecto asociado a 7DL.7Ag fue el de incrementar la EUR en un 35%, aumentando también en ésta etapa la producción de biomasa y la fotosíntesis en relación a los testigos. MONNEVEAUX *et al.* (2003) también obtuvieron incrementos en biomasa en genotipos portadores de 7DL.7Ag, pero en menor grado que en pre-antesis (6,4%), mientras que los efectos sobre la fotosíntesis fueron limitados.

Los efectos de la translocación de Lr19 sobre el índice de cosecha son contradictorios, ya que REYNOLDS *et al.* (2001) obtuvieron incrementos cercanos al 2%, mientras que SINGH *et al.* (1998) obtuvieron disminuciones del IC que fluctuaron entre el 6,8 al 7,7% en genotipos portadores del gen Lr19 en relación a los testigos no portadores. Sin embargo, evaluaciones de la partición de asimilados al momento de antesis evidencian una mayor partición de biomasa (13%) destinada a las espigas, lo que incrementaría el número de granos por espiga y con ello la fuerza de los destinos en post-antesis (REYNOLDS *et al.*, 2001).

Por lo tanto, a pesar de la existencia de estudios previos que analizan los efectos de la translocación cromosómica Lr19 sobre el incremento de rendimiento en trigo (SINGH *et al.*, 1998; REYNOLDS *et al.*, 2001 y MONNEVEUX *et al.*, 2003) no existe una comprensión clara de sus efectos sobre los caracteres fisiológicos que lo determinan.

2.5 Modelo numérico.

A través de un segundo modelo (ecuación 2.4 y figura 2), Mitchell, en 1970 citado por SLAFER *et al.* (1996) describe al rendimiento como el producto del número de granos por unidad de superficie y el peso promedio individual de los granos:

$$\text{Rendimiento} = \text{Número de granos (m}^{-2}\text{)} * \text{Peso promedio de granos (g)} \quad (2.4)$$

Siendo posible desglosar el número de granos en los siguientes subcomponentes:

$$\text{Número Granos} = \text{n}^{\circ} \text{ plantas m}^{-2} * \text{n}^{\circ} \text{ ESP planta}^{-1} * \text{n}^{\circ} \text{G ESP}^{-1} \quad (2.5)$$

En donde $\text{n}^{\circ} \text{G ESP}^{-1}$ es número de granos por espiga, $\text{n}^{\circ} \text{ESP planta}^{-1}$ es el número de espigas por planta y $\text{n}^{\circ} \text{plantas m}^{-2}$ es el número de plantas por metro cuadrado, por lo que es posible expresar el rendimiento como el producto de la ecuación 2.6 (Mitchell, 1970 citado por SLAFER *et al.*, 1996).

$$\text{Rendimiento} = (\text{n}^{\circ} \text{ plantas m}^{-2} * \text{n}^{\circ} \text{ ESP planta}^{-1} * \text{n}^{\circ} \text{G ESP}^{-1}) * \text{Peso promedio de grano} \quad (2.6)$$

Éste modelo es una herramienta teórica de gran importancia, ya que su simpleza permite jerarquizar los distintos componentes de acuerdo a su importancia o motivo de estudio (CARCOVA *et al.*, 2003).

2.5.1 Número de granos. El número de granos es el componente más importante en la determinación del rendimiento en trigo (Evans, 1978 y Midmore *et al.*, 1984 citados por DEMOTES-MAINARD *et al.*, 1999), lo que explica que cultivares modernos alcancen elevados rendimientos en relación a los antiguos debido principalmente a que son capaces de establecer un mayor número de granos por metro cuadrado (Fig. 4) (CALDERINI *et al.*, 1995).

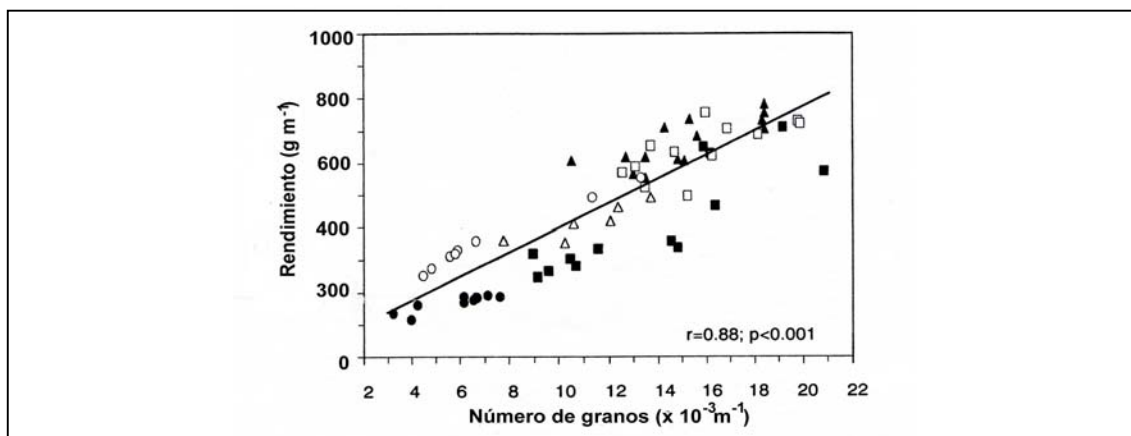


FIGURA 4 Relación entre el rendimiento y el número de granos por unidad de superficie para cultivares liberados en distintos años y países.

FUENTE: Argentina (□) (Calderini *et al.*, 1995); Australia (●) (Siddique *et al.*, 1989); India (○) (Kulshrestha y Jain, 1982); Italia (△) (Canevara *et al.*, 1994); México (▲) (Waddington *et al.*, 1986) y Reino Unido (■) (Austin *et al.*, 1989) citados por CALDERINI *et al.* (1999b).

2.5.1.1 Determinación del número de granos. El número de granos por metro cuadrado se define durante un extenso período del ciclo de cultivo, a partir del cual FISCHER (1985) identifica un “período crítico” que abarca desde iniciación floral hasta antesis, mientras que SLAFER *et al.* (2003) destacan el período de 20 días pre-antesis a 10 días post-antesis como el período crítico para la determinación del número de granos y por consiguiente del rendimiento.

Debido a que el número de granos por unidad de superficie está determinado por el número el número de granos por espiga, además del número de plantas y el de espigas por metro cuadrado (Ecuación 2.5), los factores que modifiquen dichos componentes serán los que determinen el número de granos por metro cuadrado (FREDERICK y BAUER, 1999).

Entre los factores que determinan el número de granos por espiga en pre-antesis se encuentra la partición de asimilados hacia las estructuras reproductivas, ya que al comparar los genotipos de distintas épocas, los actuales cultivares poseen una

mayor partición de asimilados destinados hacia las espigas y menos hacia los órganos vegetativos previo a antesis (Slafer *et al.*, 1990 citados por FREDERICK y BAUER, 1999), favoreciendo así el número de flores fértiles a antesis con el concomitante incremento en el número de granos por espiga (MIRALLES *et al.*, 1998).

A lo anterior se suman las condiciones ambientales a las que el cultivo estuvo expuesto durante ese período (CARCOVA *et al.*, 2003 y SLAFER *et al.*, 2003) tales como la radiación absorbida, que afecta al número de granos a través de su relación lineal con la tasa de crecimiento; o la temperatura, que lo afecta negativamente acelerando la tasa de desarrollo (SLAFER *et al.*, 2003).

Por otra parte, factores como el genotipo determinan el número de vástagos fértiles, mientras que otros factores agronómicos que incrementan la suplementación de asimilados durante la etapa crítica, tales como la fecha de siembra, densidad de siembra o el nivel de fertilidad del suelo, determinarán el momento de aparición de macollos y su fertilidad (FREDERICK y BAUER, 1999), ya que en general aquellos que aparecen en etapas tempranas del desarrollo son capaces de producir espigas fértiles mientras que los tardíos no lo son (Kirby, 1983 citado por FREDERICK y BAUER, 1999).

2.5.2 Peso de grano. El concepto “peso potencial de grano” es la capacidad intrínseca del grano de acumular materia seca (Bremner y Rawson, 1978 citados por CALDERINI *et al.*, 1999a) expresándose como el producto entre la tasa de acumulación de materia seca y la duración de la etapa de llenado (CARCOVA *et al.*, 2003).

El peso individual de grano es considerado el componente menos variable del rendimiento (FISCHER, 1985) y en contraste con el número de granos por metro cuadrado, parece estar poco relacionado al rendimiento ya que de acuerdo a la Fig. 5 ésta correlación es de solo de un 69 % (FREDERICK y BAUER, 1999). Sin embargo, una vez establecido el número de granos, el peso de grano es la principal fuente de variación en el rendimiento final (CALDERINI *et al.*, 1999a; CARCOVA *et al.*, 2003).

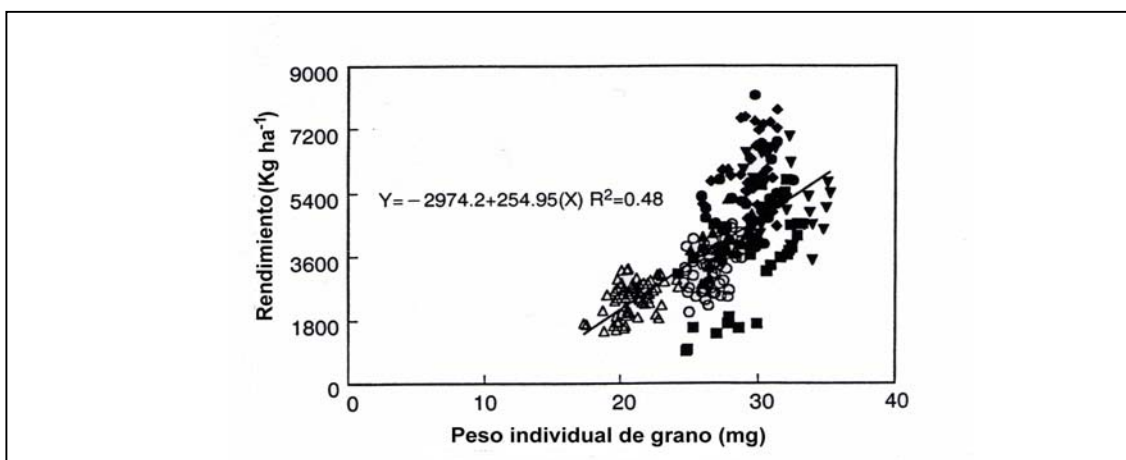


FIGURA 5 Relación entre rendimiento y peso individual de granos en distintos experimentos y años.

FUENTE: Años 1994 (●) y 1995 (▼) (Frederick, 1997); años 1992 (◆) y 1993 (■) (Frederick y Camberato 1995a); años 1994 (▲) y 1995 (Δ) (Frederick y Bauer 1997); 1996 (O) citados por FREDERICK y BAUER (1999).

Con respecto a la evolución que ha tenido el estudio del peso de grano, la mayoría de los trabajos que han evaluado cultivares de trigo liberados en distintas épocas coinciden en que el mejoramiento ha reducido el peso promedio de los granos o no lo ha modificado de manera importante (Waddington *et al.*, 1986; Perry y D`antuono; 1989, Siddique *et al.*, 1989a citados por SLAFER *et al.*, 1999). Por lo tanto en muchos casos los cultivares modernos muestran un menor peso individual de grano que los antiguos.

2.5.2.1 Determinación del peso de grano. A pesar de que es ampliamente difundido que el proceso de llenado de grano se encuentra bajo el control genético y ambiental (YANG y ZHANG, 2005), el conocimiento acerca de los determinantes del peso de los granos es bastante limitado (BROCKLEHURST, 1977; FREDERICK y BAUER, 1999; CALDERINI *et al.*, 2001) ya que sólo se conoce con certeza que el peso final de grano es el resultado de los factores que modifican la duración y/o la tasa del llenado de grano (Chowdbury y Wardlaw, 1978 citados por CARCOVA *et al.*, 2003).

El “período de llenado de grano” es una etapa crucial en la determinación del peso de grano por lo que la mayoría de los trabajos se han enfocado a analizar los determinantes del peso de grano exclusivamente en éste período (SIMMONS *et al.*, 1982; FREDERICK y BAUER, 1999; YANG *et al.*, 2003; YANG y ZHANG, 2005). Sin embargo, trabajos recientes demuestran que su determinación no sólo abarca el período de llenado sino que además existe un breve período previo a antesis que regula el peso potencial de los granos (CALDERINI *et al.*, 1999a; CALDERINI y REYNOLDS, 2000; CALDERINI *et al.*, 2001).

Este período breve de pre-antesis que abarca específicamente desde los estadios de bota a antesis, coincide con la etapa de crecimiento de los carpelos florales en la cual la temperatura media (CALDERINI *et al.*, 1999a y CALDERINI *et al.*, 2001) y la disponibilidad de asimilados (CALDERINI y REYNOLDS, 2000) son los principales factores que definen el peso final del grano. A partir de estos resultados se ha demostrado que el peso de los carpelos en antesis está asociado con la regulación del peso potencial del grano y que dicha relación es curvilínea (CALDERINI *et al.*, 1999a; CALDERINI y REYNOLDS, 2000).

A partir de antesis, la tasa de llenado de grano es el principal determinante del peso de grano y está asociada al número de células endospermáticas, las cuales durante su desarrollo son limitadas por el nivel de asimilados disponibles (BROCKLEHURST, 1977). Estos asimilados dependen hipotéticamente del peso potencial del grano o lo que CALDERINI *et al.* (1997), REYNOLDS *et al.* (2001) y BORRAS *et al.* (2004) denominan “fuerza de los destinos”, definida como el producto del tamaño de los granos y de la actividad de éstos (Warren, 1972 citado por YANG *et al.*, 2003). En éste sentido, se ha encontrado una asociación positiva entre la tasa de llenado de grano y el tamaño de los carpelos florales en antesis (CALDERINI *et al.*, 1999a).

Entre los factores ambientales que modifican la tasa de llenado de grano, la temperatura y la disponibilidad hídrica son los más importantes, ya que incrementos en la temperatura media determinarán un incremento en la tasa de llenado de grano (CARCOVA *et al.*, 2003) mientras que el estrés hídrico aumenta la removilización de

carbohidratos no estructurales desde los órganos vegetativos hacia los granos incrementando la tasa de llenado de grano en trigo, aunque dicho incremento no logra compensar la disminución en el peso final del grano (YANG y ZHANG, 2005).

Por otra parte, los factores ambientales de mayor impacto en la duración del llenado de grano son: una elevada temperatura media que actúa acortando el período de llenado de grano (CARCOVA *et al.*, 2003), el estrés por déficit hídrico que acorta el período de llenado de grano mediante el incremento en la tasa de senescencia de los tejidos vegetativos (YANG y ZHANG, 2005), a lo que se suman las enfermedades y el “status” de nitrógeno que también pueden afectar la senescencia foliar (FREDERICK y BAUER, 1999).

2.5.3 Relación entre peso y número de granos. Evidencias históricas acerca de la evolución del rendimiento, demuestran que el mejoramiento genético ha incrementado el número de granos en desmedro del peso promedio de grano (SLAFER *et al.*, 1996), lo cual queda en evidencia en genotipos modernos que han incrementado sus rendimientos en base a un mayor número de granos, provocando una reducción en el peso de mil granos (RAJARAM y VAN GINKEL, 1996). Como consecuencia es común encontrar una correlación negativa entre el peso y el número de granos, la cual sin embargo, no es directamente proporcional (SLAFER *et al.*, 1999).

La explicación a esta relación es que un mayor número de granos de posiciones distales tienen un peso potencial menor, disminuyendo el peso promedio de los granos (EVANS y FISCHER, 1999). Esto no es producto de una competencia por asimilados entre los destinos durante el llenado de grano, ya que el peso potencial de los granos en ésta etapa está limitado principalmente por los destinos reproductivos (KRUK *et al.*, 1997; BORRAS *et al.*, 2004), indicando la posibilidad de continuar incrementando los rendimientos mediante el aumento en la capacidad de los destinos reproductivos sin afectar en forma significativa el número de granos (CALDERINI *et al.*, 1999a).

2.5.4 Posibles efectos de la translocación Lr19 en el modelo numérico.

El número de granos es el componente numérico que más explica los incrementos de rendimiento en genotipos portadores de la translocación cromosómica Lr19, ya que estos cultivares muestran un mayor número de granos asociado a un mayor número de granos por espiga y no a un mayor número de espigas o de plantas por unidad de superficie (REYNOLDS *et al.*, 2001 y MONNEVEUX *et al.*, 2003).

Con respecto al componente peso de grano los resultados son contradictorios, ya que MARAIS *et al.* (2001) señalan que uno de los efectos asociados a la translocación de la cromatina Lr19 es la disminución en el peso de hectolitro y en el tamaño de los granos. Al mismo tiempo, SLIKOVA *et al.* (2003) mostraron una disminución en el peso de mil granos. Sin embargo, en los trabajos de REYNOLDS *et al.* (2001) y MONNEVEUX *et al.* (2003) no se aprecian efectos significativos de dicha translocación sobre el peso de granos.

Debido a que los modelos fisiológico y numérico son complementarios y no excluyentes entre sí (CARCOVA *et al.*, 2003), es posible describir los efectos de la translocación integrando ambos modelos. Por lo tanto, asumiendo que en post-antesis el rendimiento es regulado principalmente por la fuerza de los destinos (KRUK *et al.*, 1997; BORRAS *et al.*, 2004) y que en genotipos modernos de trigo la EUR post-antesis es sub-utilizada (LOOMIS y AMTHOR, 1999; REYNOLDS *et al.*, 2005), es posible incrementar la EUR post-antesis incrementando la fuerza de los destinos (CALDERINI *et al.*, 1997 y REYNOLDS *et al.*, 2000). Precisamente, genotipos portadores de la translocación cromosómica Lr19 tendrían una mayor producción de biomasa, lo que se asociaría a una mayor partición de asimilados destinados a la espiga en antesis lo que incrementaría el número de granos por metro cuadrado y la EUR post-antesis con un consiguiente incremento en rendimiento (REYNOLDS *et al.*, 2001 y REYNOLDS *et al.*, 2005). Sin embargo, los mecanismos regulatorios de esta partición de asimilados no han sido establecidos, aunque los resultados publicados no parecen asociarlos a una mayor EUR o a la fenología en pre-antesis (REYNOLDS *et al.*, 2001).

3 MATERIAL Y METODOS

3.1 Antecedentes generales.

El experimento se estableció el 19 de Agosto de 2004 en la Estación Experimental Santa Rosa (39°45' S y 73°14' O) distante a 3 Km de la Universidad Austral de Chile.

El suelo pertenece al tipo Trumao (medial mesic typic dystrandept), serie Valdivia y algunas de sus características son humedad aprovechable 20% en base volumen, densidad aparente de 0,85 g/cc y 65% de porosidad total (Nissen 1974, citado por DURAN, 2002).

El experimento consistió en la combinación de los siguientes tratamientos: dos genotipos de trigo (cv. "Borlaug" con y sin la translocación Lr19) y dos niveles de relación fuente-destino (testigo y sombreado) entre los estadíos de bota y anthesis, mediante el uso de mallas que interceptan el 50% de la radiación incidente (Fig. 6).

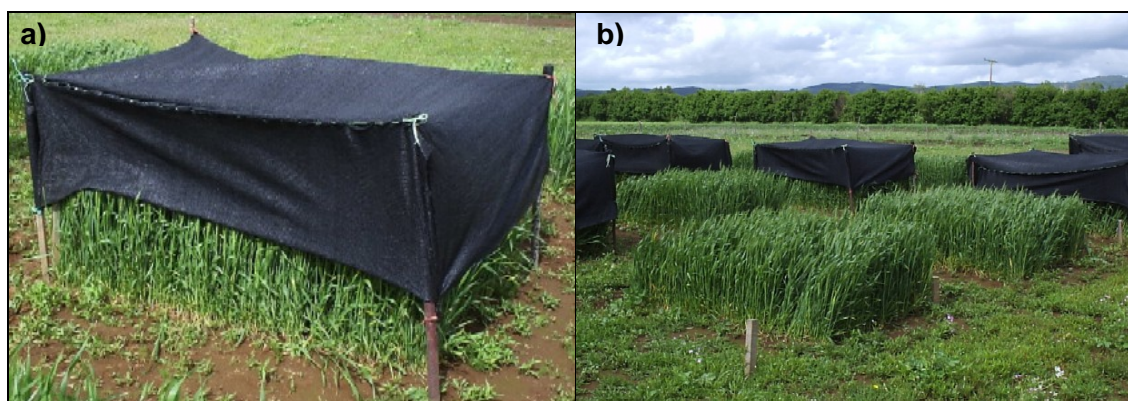


FIGURA 6 Tratamiento de relación fuente-destino a) parcela sometida a sombreadamiento y b) vista general.

Los tratamientos fueron establecidos en una combinación factorial mediante un diseño experimental de bloques completos al azar con 3 repeticiones, distribución que puede apreciarse en la Fig. 7.

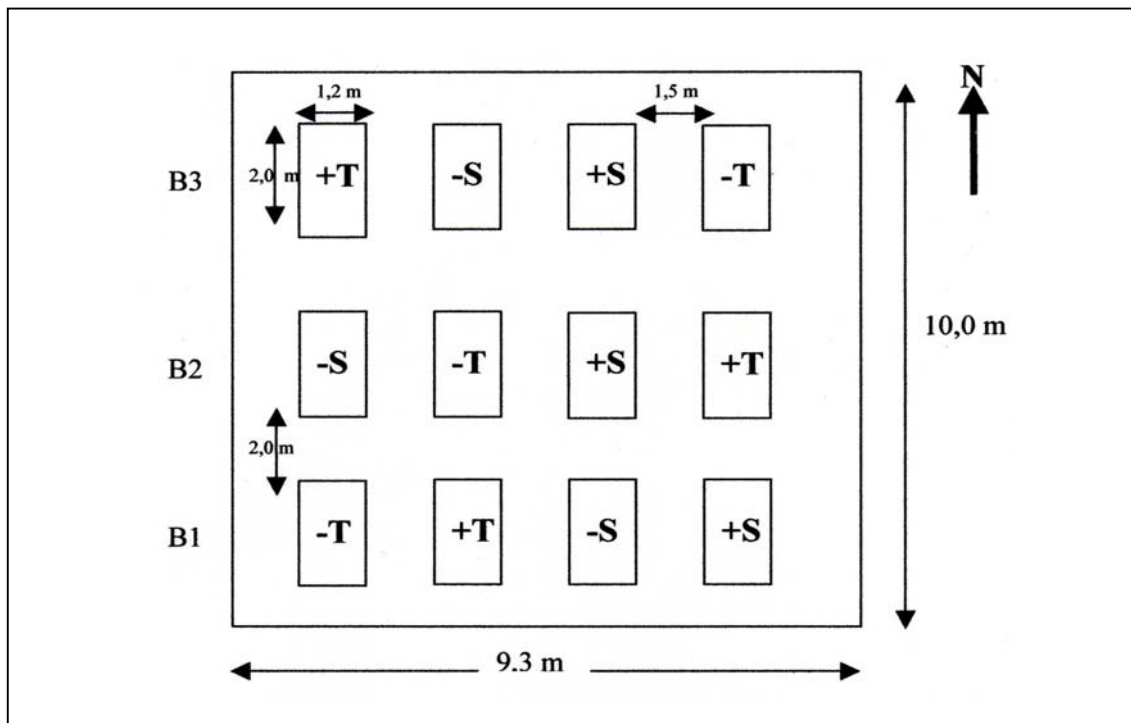


FIGURA 7 Esquema de la distribución espacial de parcelas en un diseño estadístico de bloques completos al azar.

En donde: +T = testigo, portador de Lr19; -T = testigo, sin Lr19; +S = Sombreado, portador de Lr19 y -S = Sombreado, sin Lr19. B1, B2 y B3 son los distintos bloques.

El cultivar primaveral "Borlaug" suministrado por el CENTRO INTERNACIONAL PARA EL MEJORAMIENTO DE MAÍZ Y TRIGO (CIMMYT), fue escogido como receptor de la cromatina Lr19 debido a su alto potencial de rendimiento.

Las parcelas tuvieron las siguientes características: 2 m de largo por 1,2 m de ancho, distancia sobre hilera de 1,5 m y entre hilera 15 cm, orientación Norte-Sur y una densidad de 400 plantas m^{-2} (Fig. 8).



FIGURA 8 Distribución de plantas dentro de la parcela.

Se fertilizó con 200 kg de nitrógeno ha^{-1} , 150 kg de fosfato ha^{-1} y 70 kg de potasio ha^{-1} . El P_2O_5 y el K_2O fueron aplicados en su totalidad a la siembra, mientras que el N se parcializó en 3 etapas: 70 kg N ha^{-1} a la siembra, 80 kg N ha^{-1} al estado de 3 hojas y 50 kg N ha^{-1} a macolla.

Los ensayos fueron mantenidos libre de enfermedades fungosas, para lo cual previo a la siembra las semillas fueron desinfectadas con el fungicida tebuconazole (RAXIL 2 % ^{MR}) y con el objeto de prevenir daños por áfidos se realizaron aplicaciones del insecticida lambdacihalotrina (KARATE 5 % ^{MR}) mientras que las malezas fueron removidas periódicamente en forma manual. Para evitar estrés hídrico, las parcelas fueron regadas periódicamente a lo largo del ciclo de cultivo.

3.2 Evaluación del rendimiento en base a los modelos fisiológico y numérico.

A continuación se describe la metodología empleada para la determinación de los componentes del rendimiento en base a los modelos fisiológico y numérico.

3.2.1 Determinación de los componentes del modelo fisiológico. Durante el ciclo de cultivo, los estados fenológicos del cultivo (ANEXO 1) fueron determinados de acuerdo a la escala propuesta por ZADOKS *et al.* (1974) mientras que los caracteres fisiológicos que determinan el rendimiento fueron estimados como se señala a continuación.

Para medir la evolución de la biomasa aérea, con posterioridad a emergencia se delimitaron en cada parcela zonas de muestreo de 50 cm lineales las cuales fueron muestreadas en los siguientes estadios fenológicos:

- Inicio de elongación de tallo (1º nudo visible)
- Elongación de tallo (3º nudo visible)
- Bota
- Espigazón
- Antesis
- Grano lechoso
- Grano pastoso
- Grano duro
- Grano maduro

El muestreo consistió en extraer las plantas del área antes señalada sin considerar las raíces, registrando el número de plantas, número de tallos y número de espigas. Posteriormente se separaron las plantas en tallos, hojas verdes, espigas y hojas senescentes (las dos últimas dependiendo del momento del muestreo) para ser secadas a 60°C durante 48 horas en una estufa de secado para la obtención de peso seco.

En el caso de las hojas verdes, antes de ser sometidas a secado se tomó una alícuota del 30% del peso fresco del total para la medición del área foliar mediante el areafolímetro LI-COR (LI 3100; LI-COR, Lincoln, Nebraska) para determinar el índice de área foliar (IAF) calculado como el área foliar por unidad de superficie ($m^2 m^{-2}$).

A la cosecha, se tomó una muestra de 1m lineal por parcela para estimar el peso seco final de tallos, espigas y hojas senescentes, además se separó los granos del resto de la espiga con el objeto de calcular el índice de cosecha (IC).

La evolución de la IR fue estimada mediante mediciones de radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente y transmitida, al menos dos veces por semana en horas de mediodía solar durante días despejados, para lo cual se empleó un radiómetro lineal (LI-191 S, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska) que mide la RFA recibida mediante un termófilo que emite un impulso eléctrico proporcional a la diferencia entre la temperatura de los segmentos blanco y negro de su superficie, lo que equivale a la fracción de radiación incidente que es interceptada (Muchow y Davis, 1988, citados por SINCLAIR y MUCHOW, 1999). La metodología empleada en las mediciones de IR se basó en la utilizada por CALDERINI *et al.* (1997), consistente en ubicar el radiómetro sobre la canopia para medir radiación incidente, posteriormente a nivel del suelo en la entre-hilera se realizó 3 mediciones paralelas para minimizar el error experimental (a la derecha, centro e izquierda de la entre-hilera) promediando éstas 3 mediciones lo que equivale a la radiación transmitida. Para evitar sobreestimar la intercepción de radiación por parte de los tejidos senescentes, las mediciones realizadas durante la fase de llenado de grano siguieron la “línea verde” de la canopia. La radiación interceptada por la canopia se estimó como la proporción de la diferencia entre las radiaciones incidente y la transmitida, como sugiere Monteith *et al.*, 1981 citados por SINCLAIR y MUCHOW (1999).

La eficiencia en el uso de la radiación (EUR) fue calculada como el coeficiente de regresión entre la biomasa aérea acumulada y la intercepción de radiación acumulada (SINCLAIR y MUCHOW, 1999) y se expresó en términos de biomasa producida por unidad de radiación fotosintéticamente activa acumulada (g MJ^{-1}). Los mismos autores señalan que la EUR es calculada como el promedio de los valores desde siembra a madurez y como el máximo valor de EUR antes que la capacidad fotosintética decline en llenado de grano.

Los datos de temperatura y precipitaciones durante el ciclo de cultivo fueron obtenidos de los registros de la Estación Meteorológica Isla Teja, Instituto de

Geociencias de la Universidad Austral de Chile, mientras que los datos de radiación fotosintéticamente activa fueron proporcionados por el Instituto de Física de la misma Universidad, ambos distantes a 3 Km de la Estación Experimental Santa Rosa.

3.2.2 Determinación de los componentes del modelo numérico. Para evaluar los efectos de la translocación cromosómica Lr19 y de la limitación por fuente a través del establecimiento de sombras sobre los componentes numéricos del rendimiento, se realizó un seguimiento al peso de los carpelos florales (en pre-antesis) y de los granos (en post-antesis).

El seguimiento del desarrollo y peso seco de carpelos florales se inició a partir del estado fenológico de bota (Waddington 8,5) realizándose muestreos cada 5 días, en donde se seleccionó 5 espigas por parcela en forma aleatoria pero con similar estado de desarrollo y tamaño. De las dos espiguillas centrales de cada espiga se extrajeron los carpelos florales de cada una de las 4 posiciones florales y se sometieron a secado a 60°C por 48 horas para posteriormente registrar el peso seco. Los estadios de desarrollo de los carpelos florales se determinaron de acuerdo a la escala propuesta por WADDINGTON *et al.* (1983).

A partir de antesis y hasta la cosecha, se realizó un seguimiento del peso fresco y seco de grano, para lo cual dos veces por semana se seleccionó en forma aleatoria y homogénea 2 espigas por parcela, de las cuales se extrajeron los granos correspondientes a las dos espiguillas centrales. La diferencia entre el peso fresco y seco permitió un seguimiento de la evolución del contenido hídrico del grano y de ésta forma se estimó el momento de madurez fisiológica, la cual se alcanzó cuando el grano registró un 37% del contenido hídrico (CALDERINI *et al.*, 2000). Para establecer el peso final del grano individual, se seleccionaron 10 espigas por parcela al momento de cosecha y se extrajeron los granos correspondientes a las cinco espiguillas centrales, registrándose el peso seco de los granos ubicados en sus distintas posiciones.

El número de granos se determinó a cosecha de forma indirecta como el cociente entre rendimiento final y el peso de mil granos, los cuales fueron obtenidos mediante una trilla manual de las espigas existentes en 1 m lineal de cada parcela. El

rendimiento fue determinado mediante el peso de la totalidad de los granos cosechados en cada parcela, mientras que el peso de 1000 granos se estimó mediante el promedio de 3 alícuotas independientes de 50 granos cada una.

3.3 Análisis estadístico.

Los resultados obtenidos fueron sometidos a análisis de varianza utilizando el programa estadístico “Statgraphics Plus” versión 2.0, con el cual se evaluaron las diferencias entre los tratamientos y la interacción entre los distintos tratamientos tanto para rendimiento como para sus componentes morfológicos y fisiológicos anteriormente descritos, además del peso de carpelos florales. Las diferencias entre medias individuales se calcularon mediante la prueba de Tukey al 5% de significancia.

El grado de asociación entre las distintas variables fue estimado mediante análisis de regresión utilizando el mismo programa estadístico.

Debido a que el experimento presentó la pérdida de una parcela, para estimar los valores de rendimiento y de sus componentes se utilizó la fórmula de parcela perdida descrita por OSTLE (1977) (ecuación 3.6).

$$M = \frac{t T + bB - S}{(t - 1)(b - 1)} \quad (3.6)$$

En donde:

t = número de tratamientos.

b = número de bloques.

T = suma de observaciones con el mismo tratamiento como la observación faltante.

B = suma de observaciones en el mismo bloque como la observación faltante.

S = suma de todas las observaciones reales.

4 PRESENTACION Y DISCUSION DE RESULTADOS

4.1 Efectos de la translocación cromosómica Lr19 y de la manipulación de la relación fuente-destino sobre el rendimiento.

Los rendimientos fluctuaron entre 824 g m⁻² y 1092 g m⁻² (para los tratamientos -Lr19 sombreado y +Lr19 testigo respectivamente) dependiendo del genotipo y del tratamiento de manipulación fuente-destino al cual fue sometido en pre-antesis (Fig. 9).

El cultivar +Lr19 superó ($p < 0,05$) en rendimiento entre un 7 a un 9% (sombreado y testigo respectivamente) a -Lr19 (Fig. 9). Esta ganancia genética fue levemente inferior a las dadas a conocer en trabajos previos, observándose incrementos en torno al 10% sobre una amplia gama de genotipos (SINGH *et al.*, 1998; REYNOLDS *et al.*, 2001; MONNEVEUX *et al.*, 2003) mientras que al considerar exclusivamente la variedad "Borlaug", los incrementos del presente trabajo se encuentran dentro del amplio rango del 3,4 al 27% obtenido con anterioridad (MONNEVEUX *et al.*, 2003 y REYNOLDS *et al.*, 2001 respectivamente).

El sombreado en pre-antesis redujo ($p < 0,05$) los rendimientos entre un 18 a un 19% (para las líneas -Lr19 y +Lr19 respectivamente) en relación al testigo no sombreado. Experimentos similares realizados en Argentina (GONZALEZ *et al.*, 2005) hacían esperable una caída en el rendimiento aunque de mayor magnitud (aprox. 30%). En éste caso la diferencia puede estar dada por (i) la proporción de la radiación que interceptaron las mallas empleadas en dicho experimento (67%) en relación a las utilizadas en el presente trabajo (50%), (ii) a que GONZALEZ *et al.* (2005) iniciaron el tratamiento a inicios de elongación de tallo y no desde el estadio de bota y (iii) la sensibilidad a limitaciones de radiación del cultivar utilizado en Argentina ("Buck Manantial") en comparación a los utilizados en Chile ("Borlaug" con y sin Lr19).

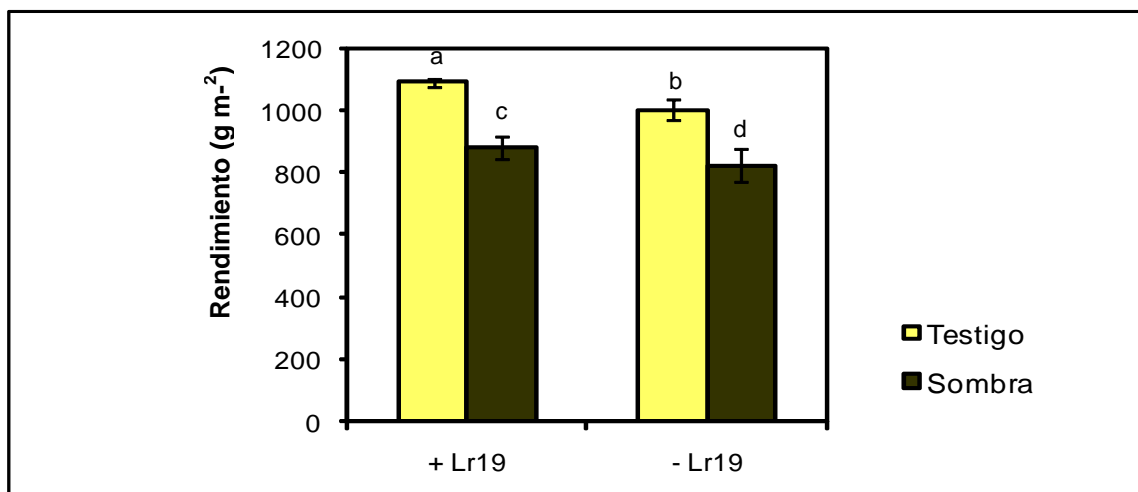


FIGURA 9. Rendimiento a cosecha para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo tratamiento de relación fuente-destino y testigo. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey).

Las diferencias existentes entre los tratamientos no pueden ser atribuidas a diferencias en la fenología, puesto que no hubo efectos de los genotipos ni del tratamiento de limitación de radiación sobre la longitud de las fases ($p > 0,05$; datos no mostrados).

4.2 Efectos de la translocación cromosómica Lr19 y de la manipulación de la relación fuente-destino sobre los componentes del modelo fisiológico.

De acuerdo al modelo fisiológico (Ecuación 2.1), el rendimiento está determinado por la producción de biomasa y por el índice de cosecha.

4.2.1 Producción de biomasa. La biomasa aérea es uno de los principales determinantes del modelo fisiológico y su evolución mostró 3 fases: la primera entre emergencia e inicio de elongación de tallo de lento crecimiento en donde se acumuló menos del 15% de la biomasa final, una segunda fase entre inicio de elongación de tallo y madurez fisiológica de rápido crecimiento y una tercera que se inició a partir de madurez fisiológica en donde se produjo la estabilización en la producción de biomasa (Fig. 10).

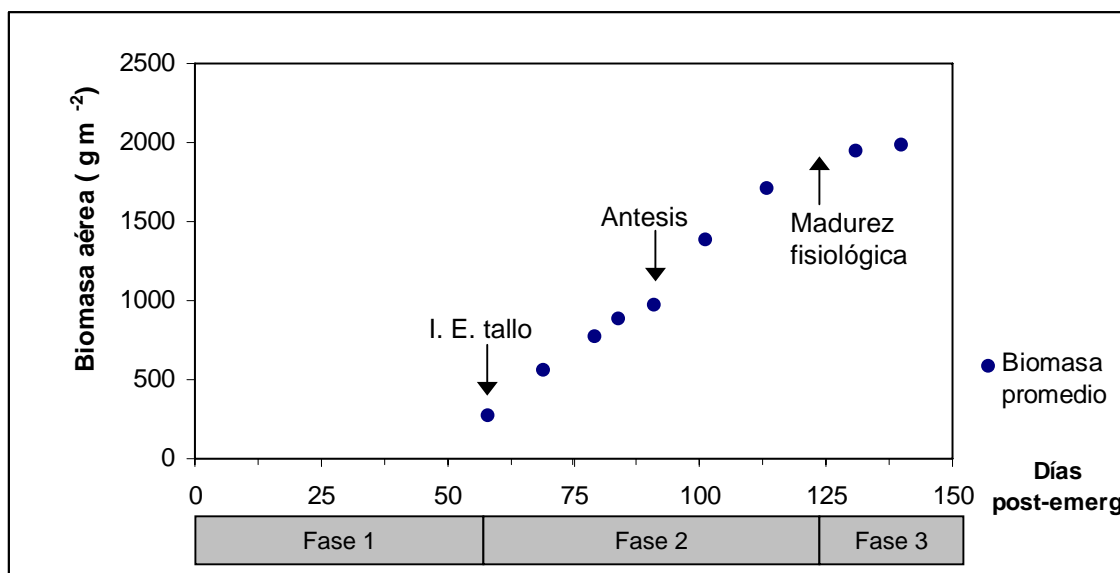


FIGURA 10. Dinámica de biomasa aérea como promedio de las líneas +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.

Un análisis de dos de los estadíos más representativos del ciclo (Cuadro 2) reveló que en antesis la línea +Lr19 tuvo una biomasa entre un 12 y un 15% mayor a la de –Lr19 (para sombreado y testigo respectivamente), incremento que fue sólo levemente significativo ($p=0,080$). A cosecha el diferencial alcanzó al 8% (tanto para sombreados como para testigos) incremento que al igual que en antesis fue sólo levemente significativo ($p=0,065$).

CUADRO 2. Biomasa aérea producida en antesis y a cosecha para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.

Genotipo	Tratamiento Fuente-destino	Biomasa a antesis (g m ⁻²)	Biomasa a cosecha (g m ⁻²)
+ Lr19	Testigo	1171,97 a	2271,36 a
	Sombreado	909,33 b	1861,96 b
- Lr19	Testigo	1018,40 a	2108,18 a
	Sombreado	809,11 b	1720,22 b
Error estándar		60,21	67,69

Diferentes letras en las columnas indican diferencias significativas ($p<0,05$; Tukey)

Estas ganancias en biomasa asociadas a +Lr19, son similares a las obtenidas por MONNEVEAUX *et al.* (2003), mientras que de acuerdo a REYNOLDS *et al.* (2001), los genotipos portadores de la translocación cromosómica Lr19 en general producen menos biomasa a antesis que los no portadores. Estas diferencias se diluyen a través del tiempo hasta hacerse cero a madurez fisiológica. En el caso específico de “Borlaug” los datos de RAJARAM (2001) indican que se observaron incrementos en la biomasa de antesis superiores al 21% alcanzando a cosecha un 15%, lo que en el primer caso es ampliamente superior y en el segundo caso coincide con lo obtenido en el presente estudio.

Otra observación acerca de los incrementos en biomasa en +Lr19 es que éstos fueron mayores en antesis que en el momento de cosecha, lo cual es consistente con los resultados de MONNEVEAUX *et al.* (2003), quienes también observaron que amplias diferencias entre genotipos en etapas tempranas de desarrollo se redujeron al momento de cosecha.

Con respecto al efecto de la manipulación fuente-destino, al momento de antesis se produjo una disminución significativa ($p < 0,05$) de la biomasa de los tratamientos sombreados en 20 y 22% (para -Lr19 y +Lr19 respectivamente) en comparación a los testigos no sombreados (Cuadro 2). Reducciones similares en la biomasa de antesis fueron obtenidas por GONZALEZ *et al.* (2005) debido al sombreado. A cosecha el sombreado redujo la biomasa en 18% para ambos cultivares ($p < 0,05$).

4.2.1.1 Determinantes de la producción de biomasa. De acuerdo a la ecuación 2.2, los determinantes de la producción de biomasa son la intercepción de radiación (IR) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), los que fueron estimados para las distintas fases.

4.2.1.2 Intercepción de radiación. Fue posible diferenciar tres fases en la dinámica de la IR (Fig. 11): i) desde elongación de tallo hasta 12 días previo a antesis en la cual la IR fue creciente, ii) una fase de estabilización en la cual el cultivo alcanzó la máxima intercepción de radiación para posteriormente comenzar a decrecer dando inicio a iii) la

tercera fase que se inició con el período de llenado de grano y finalizó en madurez fisiológica, posterior de lo cual no hubo IR por parte de los tejidos fotosintéticos.

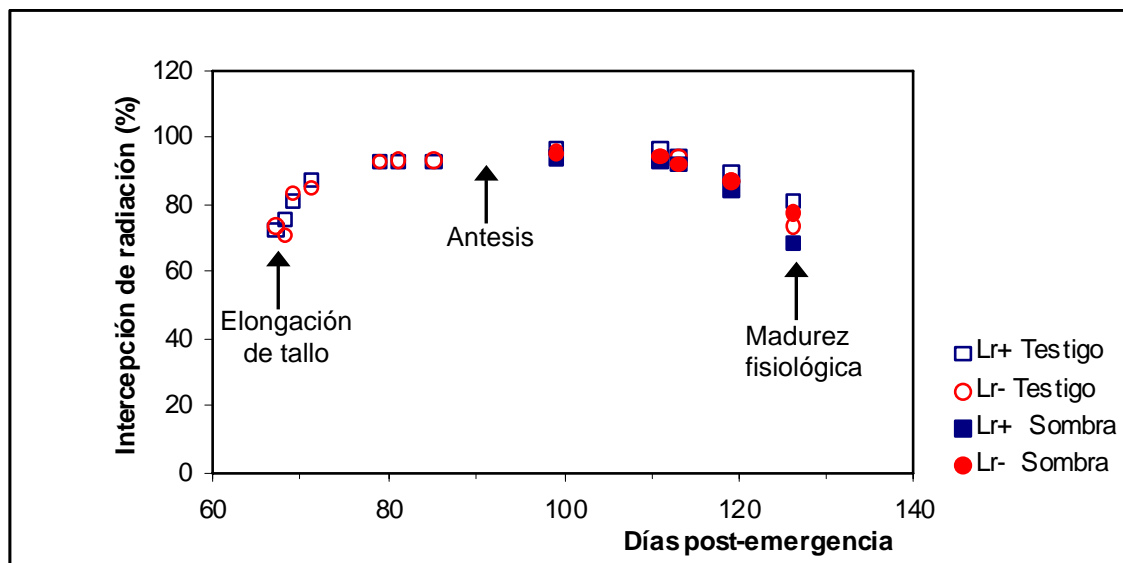


FIGURA 11. Intercepción de radiación desde elongación de tallo a madurez fisiológica en líneas +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo. Se indican las fases de elongación de tallo, antesis y madurez fisiológica.

La diferencia entre la tendencia sigmoidea que normalmente sigue la IR en cereales (KEMANIAN *et al.*, 2004) y la mostrada en el presente trabajo se explica porque en el segundo caso la IR fue medida desde la fase de elongación de tallo ya que razones climatológicas y el escaso desarrollo del cultivo imposibilitaron la determinación de la IR en etapas previas del desarrollo.

La radiación interceptada acumulada de las líneas +Lr19 y -Lr19 (Cuadro 3) fue similar en pre-antesis así como en post-antesis ($p < 0,05$), mientras que como producto del sombreamiento hubo una reducción de 29% en la radiación interceptada acumulada de pre-antesis (para los dos genotipos) en relación a los testigos, diferencia que no se observó en post-antesis ($p > 0,05$) debido a la ausencia de limitaciones de radiación posterior a antesis.

Al considerar la radiación interceptada acumulada al final del ciclo (desde el inicio de elongación de tallo a madurez fisiológica) tampoco se observaron diferencias atribuibles a la translocación cromosómica Lr19 ($p < 0,05$).

Por otra parte, el sombreado no sólo redujo la IR acumulada en pre-antesis sino que también la del ciclo de cultivo, reduciéndose entre 53 a 111 MJ m⁻² s⁻¹ en +Lr19 y -Lr19 respectivamente ($p < 0,05$). La fase de elongación de tallo es la más sensible al sombreado (GONZALEZ *et al.*, 2005), por lo que se asume que reducciones en los niveles de radiación durante ésta etapa tendrán un mayor impacto sobre la biomasa acumulada al final del ciclo.

CUADRO 3. Intercepción de radiación (IR) acumulada en las fases de pre-antesis, post-antesis y ciclo completo de crecimiento para líneas +Lr19 y – Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.

Genot.	Tratamiento Fuente-destino	IR pre-antesis (MJ m ⁻² s ⁻¹)	IR post-antesis (MJ m ⁻² s ⁻¹)	IR ciclo completo (MJ m ⁻² s ⁻¹)
+ Lr19	Testigo	283,0 a	430,0 a	713,0 a
	Sombreado	201,6 b	458,3 a	659,9 b
- Lr19	Testigo	281,9 a	487,0 a	768,9 a
	Sombreado	200,8 b	456,6 a	657,5 b
Error estándar		4,9	13,1	13,8

Diferentes letras en las columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey)

Son pocos los trabajos que han estimado la IR en trigos portadores de la cromatina Lr19 y aquellos que la han estimado (REYNOLDS *et al.*, 2001) no han encontrado diferencias entre +Lr19 y –Lr19. Sin embargo, como se analizará en el capítulo referente a eficiencia en el uso de radiación, estos trabajos no utilizaron la metodología sugerida en trabajos previos (SINCLAIR y MUCHOW, 1999) por lo que la posibilidad de compararlos es limitada.

4.2.1.2.1 Índice de área foliar. El índice de área foliar (IAF) es uno de los principales determinantes de la IR (Thorne *et al.*, 1988 citados por CARCOVA *et al.*, 2003). La dinámica del IAF mostró un rápido incremento entre los estadios de inicio de elongación de tallo y bota, momento en el cual alcanzó su valor máximo o IAF crítico (momento en el cual la canopia intercepta el 95% de la radiación incidente) que se

mantuvo por un breve período de tiempo para posteriormente declinar hasta hacerse cero (Fig. 12).

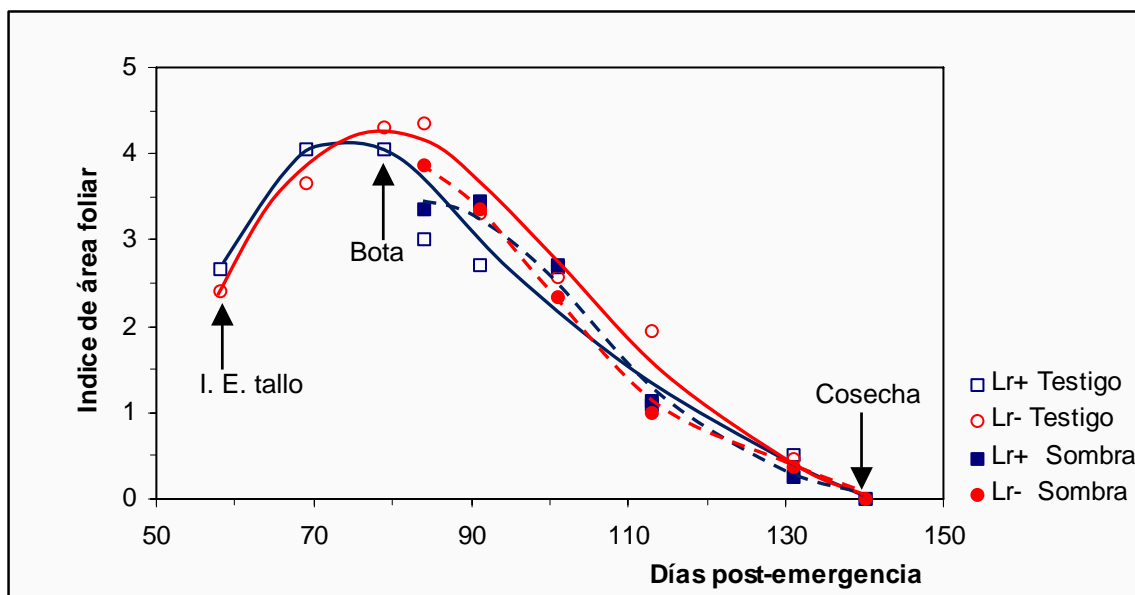


FIGURA 12. Dinámica del índice de área foliar desde inicio de elongación de tallo (I.E. tallo) a madurez fisiológica para líneas +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo. Líneas continuas y discontinuas corresponden a tendencias de testigos y sombreados respectivamente.

La dinámica del IAF fue similar para todos los tratamientos alcanzando un valor crítico de 4 en el caso de +Lr19 y de 4,3 para -Lr19, no registrándose diferencias significativas entre los tratamientos en éste momento como tampoco en el resto del ciclo ($p > 0,05$) (Anexo 7). Dicha similitud no sorprende, puesto que al no manifestarse diferencias en la IR ni en el coeficiente de atenuación lumínica (datos no mostrados) el IAF no debería verse afectado.

4.2.1.3 Eficiencia en el uso de la radiación. La eficiencia en el uso de la radiación (EUR) es el otro determinante de la producción de biomasa y se determinó como la pendiente de la regresión lineal entre la biomasa aérea acumulada y la radiación interceptada acumulada (SINCLAIR y MUCHOW, 1999) para las distintas fases del desarrollo (Cuadro 4).

En la fase de pre-antesis no se registraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en la EUR entre genotipos como tampoco entre tratamientos de sombra y testigo, la cual fluctuó entre 2,8 y 3,2 $\text{g MJ}^{-1}\text{m}^{-2}$ (-Lr19 sombreado y +Lr19 testigo respectivamente). En general estos valores fueron similares a los registrados por Yunusa *et al.*, 1993 y por Fischer 1993, citados por SINCLAIR y MUCHOW (1999), mientras que se encuentran por sobre los 2,5 $\text{g MJ}^{-1}\text{m}^{-2}$ registrados por CALDERINI *et al.* (1997) o el 1,46 $\text{g MJ}^{-1}\text{m}^{-2}$ de Gregory *et al.*, 1992, citados por SINCLAIR y MUCHOW (1999).

En post-antesis, las líneas +Lr19 y -Lr19 difirieron sólo levemente en éste caracter ($p = 0,084$), a pesar de que +Lr19 mostró una EUR mayor a -Lr19 en 12 y 23% (testigo y sombreado respectivamente), mientras la limitación por radiación no tuvo efectos sobre la EUR post-antesis ($p < 0,05$). Durante ésta etapa la EUR fluctuó entre 1,86 y 2,33 $\text{g MJ}^{-1}\text{m}^{-2}$, valores similares a los observados por CALDERINI *et al.* (1997), mientras que ambos fueron mayores al 1,6 $\text{g MJ}^{-1}\text{m}^{-2}$ de MIRALLES y SLAFER (1997).

Al considerar el ciclo de crecimiento completo (desde inicio de elongación de tallo hasta madurez fisiológica) la línea +Lr19 mostró una EUR mayor a -Lr19 en 11,6 y 13,7% (sombreado y testigo respectivamente), aunque dicha diferencia fue sólo levemente significativa ($p = 0,071$). Los valores de EUR durante ésta etapa que fluctuaron entre 2,25 y 2,56 $\text{g MJ}^{-1}\text{m}^{-2}$, fueron superiores al registrado por Gregory y Eastham, 1996 citados por SINCLAIR y MUCHOW (1999) de 1,68 $\text{g MJ}^{-1}\text{m}^{-2}$.

CUADRO 4. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR) en pre-antesis, post-antesis y ciclo completo de crecimiento para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.

Genot.	Tratamiento Fuente-destino	EUR pre-antesis ($\text{g MJ}^{-1}\text{m}^{-2}$)	EUR post-antesis ($\text{g MJ}^{-1}\text{m}^{-2}$)	EUR ciclo completo ($\text{g MJ}^{-1}\text{m}^{-2}$)
+ Lr19	Testigo	2,94 a	2,08 a	2,56 a
	Sombra	3,18 a	2,33 a	2,51 a
- Lr19	Testigo	2,92 a	1,86 a	2,25 a
	Sombra	2,84 a	1,90 a	2,25 a
Error estándar		0,27	0,16	0,13

Diferentes letras en las columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey)

Con anterioridad, sólo REYNOLDS *et al.* (2001) habían estimado EUR en líneas portadoras de la translocación cromosómica Lr19, dando a conocer que en pre-antesis la EUR de las líneas +Lr19 fue menor a las de -Lr19, mientras que en post-antesis fue mayor en un 35%, dando como resultado que al final del ciclo la EUR de ambos genotipos fuera similar. Sin embargo, no se determinó la EUR, sino que se estimó a partir de la acumulación de biomasa sobre un período de tiempo. Esta metodología es bastante cuestionable, ya que existe consenso en que la EUR se define como la pendiente entre la biomasa y la IR acumulada (SINCLAIR y MUCHOW, 1999), tal como se determinó en el presente trabajo.

Una comparación entre las fases de pre- y post-antesis (Fig. 13, Anexo 11) mostró una caída significativa en la EUR ($p < 0,05$) desde $2,97 \text{ g MJ}^{-1} \text{ m}^{-2}$ en pre-antesis a $2,04 \text{ g MJ}^{-1} \text{ m}^{-2}$ en post-antesis.

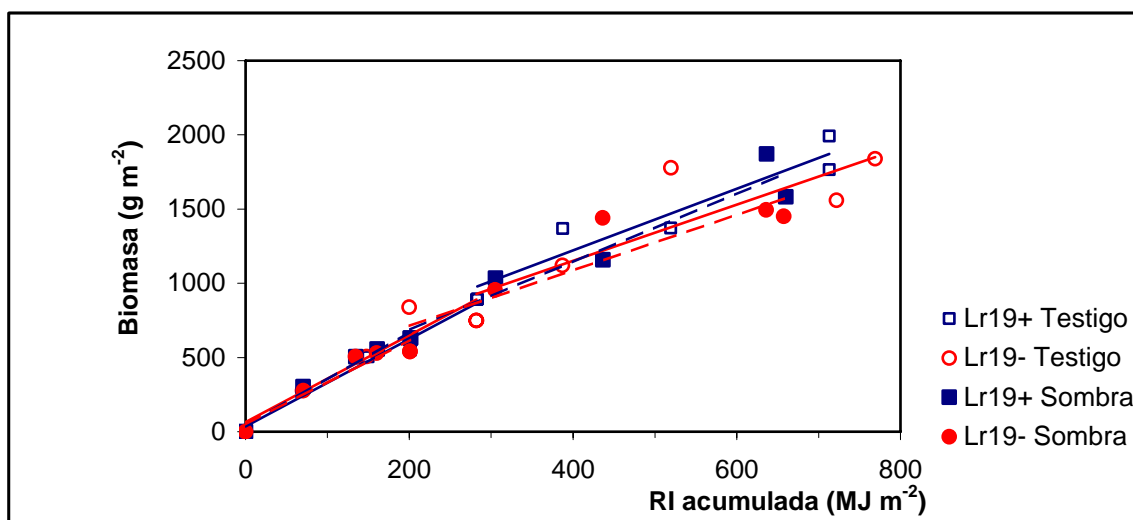


FIGURA 13. Eficiencia en el uso de la radiación en pre y post-antesis para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo. Líneas continuas y discontinuas corresponden a tendencias de testigos y sombreados respectivamente.

Al igual que en el presente trabajo, CALDERINI *et al.* (1997) y MIRALLES y SLAFER (1997) observaron una disminución de la EUR de post-antesis respecto de pre-antesis, difiriendo sólo en su magnitud. La caída en la EUR del presente trabajo fue

de 31%, superior al 18% registrado por CALDERINI *et al.* (1997) e inferior a la reducción del 40% observada por MIRALLES y SLAFER (1997) en genotipos modernos. KEMANIAN *et al.* (2004) difiere de estos resultados, ya que en trabajos desarrollados en cebada, la EUR disminuyó sólo levemente y al momento de cosecha.

Uno de los factores que contribuye a enmascarar posibles diferencias en la EUR de los distintos tratamientos, es que el análisis de varianza no considera el error implícito en la regresión lineal producto de la dispersión de los datos, enmascarando posibles las diferencias entre distintas fases y/o entre tratamientos. Por lo tanto, la ausencia de diferencias estadísticamente significativas no necesariamente indicarían una similitud entre los tratamientos desde el punto de vista biológico.

Además, el presente trabajo asume que todos los tratamientos acumularon la misma proporción y tipo de carbohidratos. Sin embargo, el tipo de fotoasimilados que acumulan las plantas es una importante fuente de variación en la EUR (SINCLAIR y MUCHOW, 1999), por lo que si los genotipos o los tratamientos de manipulación de la relación fuente-destino mostraran diferencias en un análisis que evaluara la proporción y el tipo de carbohidratos, sería un indicador de diferencias en la EUR.

4.2.2 Índice de cosecha. El segundo componente del modelo fisiológico es el índice de cosecha (IC), que alcanzó un 48% independientemente del tratamiento ($p < 0,05$; Fig. 14), superior al registrado por REYNOLDS *et al.* (2001) del 44 y 47% en “Borlaug” (+Lr19 y -Lr19 respectivamente) y al 43 al 40% de SINGH *et al.* (1998) como promedio de una amplia gama de genotipos.

Los antecedentes referentes al efecto de la translocación cromosómica Lr19 sobre el IC de estos genotipos son contradictorios. De acuerdo a SINGH *et al.* (1998), el IC de líneas +Lr19 es menor al de -Lr19, mientras que REYNOLDS *et al.* (2005) no muestra diferencias entre estos genotipos, e incluso en presencia de la translocación cromosómica Lr19 el IC de la variedad “Borlaug” tuvo un IC un 7% mayor al de su testigo no portador de la cromatina Lr19.

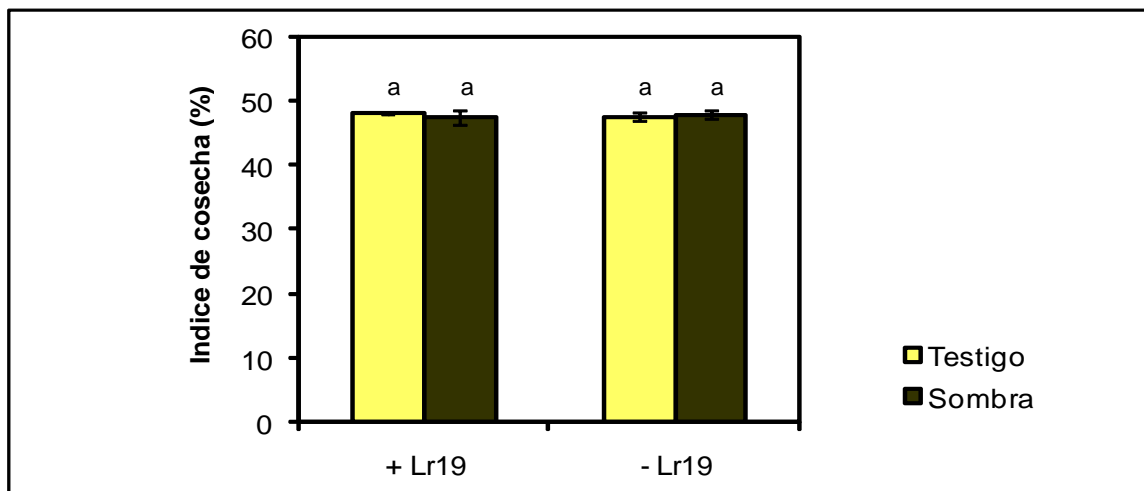


FIGURA 14. Índice de cosecha para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey).

Las causas que explican la ausencia de diferencias en el IC al reducir los niveles de radiación, serán explicadas a continuación mediante sus efectos sobre la partición espiga-tallo previo a cosecha.

4.2.2.1 Partición espiga-tallo. Con el objeto de evaluar el origen de la similitud en el IC de los distintos tratamientos se realizó un seguimiento de la partición espiga-tallo previo a cosecha.

La dinámica de la partición espiga-tallo (Fig. 15) comienza con la elongación del tallo, fase en la que también se inició el crecimiento de la espiga. La primera fase de la partición espiga-tallo es de crecimiento rápido, que tiende a estabilizarse poco antes de antesis. Esta breve fase de estabilización finalizó poco después de antesis, en donde la partición se incrementó de manera sostenida hasta el momento de cosecha. Esta tendencia fue similar a la dada a conocer previamente por SLAFER y ANDRADE (1993).

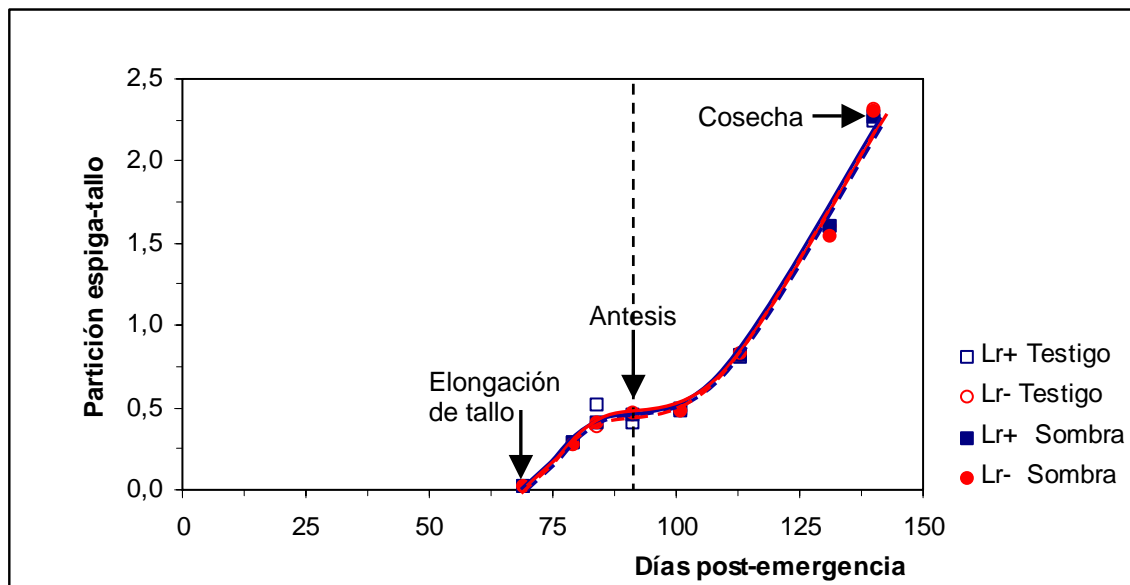


FIGURA 15. Dinámica de la partición espiga-tallo para líneas +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo. Líneas continuas y discontinuas corresponden a tendencias de testigos y sombreados respectivamente.

De acuerdo al Cuadro 5, al momento de antesis la línea +Lr19 tuvo una partición espiga-tallo menor a la de -Lr19, mientras que el sombreado incrementó la partición en relación a los testigos ($p < 0,05$). Sin embargo, estas diferencias no se evidenciaron en las mediciones posteriores a antesis ni en el resto del ciclo. Esto se contrapone a la hipótesis planteada por REYNOLDS *et al.* (2001) en la cual se sugiere que el principal efecto de la translocación cromosómica Lr19 sería la optimización de la relación fuente-destino, la cual debería reflejarse en un incremento de la partición espiga-tallo, lo que no se manifestó en el presente trabajo.

El sombreadamiento incrementó ($p < 0,05$) la partición espiga-tallo en líneas sometidas respecto de los testigos. Sin embargo, dichas diferencias no se repitieron en las mediciones posteriores (Cuadro 5).

CUADRO 5. Partición espiga-tallo a antesis y 7 días post-antesis para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.

Genotipo	Tratamiento Fuente-destino	Espiga-tallo a antesis (%)	Espiga-tallo post-antesis (%)
+ Lr19	Testigo	41,59 d	80,57 a
	Sombreado	45,81 b	82,19 a
- Lr19	Testigo	45,39 c	82,61 a
	Sombreado	47,65 a	82,79 a
Error estándar		1,04	1,10

Diferentes letras en las columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey)

Las diferencias existentes en antesis coinciden con las observadas por FISCHER (1985), en donde la partición espiga-tallo a antesis se incrementó al reducirse la tasa de crecimiento del cultivo por efecto del sombreado. Este fenómeno se explicaría por la removilización de carbohidratos solubles en agua desde los tallos hacia las espigas en crecimiento, como forma de neutralizar la reducción en el suplemento de asimilados (Wall, 1979 citado por FISCHER, 1985). Por lo tanto, la no existencia de diferencias en la partición espiga-tallo post-antesis y finalmente en el IC observadas en el presente trabajo, se deberían a la similitud en las tasas de crecimiento del cultivo post-antesis (Cuadro 6; Fig. 16) debido a la finalización del tratamiento de limitación de fuente de asimilados.

Todo esto indica que independientemente del tratamiento al cual los cultivares fueron sometidos, el IC y la partición espiga-tallo post-antesis no fueron afectados por la translocación cromosómica Lr19 ni por limitaciones de radiación.

4.2.3 Tasa de crecimiento. Representa la acumulación de biomasa a través del tiempo y se determina como la pendiente de la regresión entre la biomasa y el tiempo.

En pre-antesis, las líneas +Lr19 y -Lr19 no difirieron en la tasa de crecimiento del cultivo ($p > 0,05$), la que fue cercana a $25 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (Cuadro 6). El sombreado redujo ($p < 0,05$) la tasa de crecimiento del cultivo en 23 y 30% en las líneas +Lr19 y -Lr19 respectivamente, reducción que no se observó post-antesis ($p > 0,05$).

CUADRO 6. Tasa de crecimiento (TC) en pre-antesis, post-antesis y durante el ciclo completo de crecimiento para líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.

Genot.	Tratamiento Fuente-destino	TC pre-antesis (g m ⁻² día ⁻¹)	TC post-antesis (g m ⁻² día ⁻¹)	TC ciclo completo (g m ⁻² día ⁻¹)
+ Lr19	Testigo	24,93 a	22,56 a	26,34 a
	Sombra	19,23 b	25,60 a	22,94 c
- Lr19	Testigo	24,66 a	20,87 a	23,05 b
	Sombra	17,23 b	20,91 a	20,71 d
Error estándar		1,71	1,60	1,11

Diferentes letras en las columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey)

La reducción en la tasa de crecimiento en pre-antesis está directamente relacionada a la reducción de los niveles de radiación a partir del momento en el cual el cultivo alcanza el IAF crítico (FISCHER 1985), lo que explica que estas diferencias no se hayan manifestado en post-antesis.

Un análisis de la tasa de crecimiento a través del ciclo completo del cultivo mostró que la tasa de crecimiento de la línea +Lr19 fue mayor ($p < 0,05$) en 11 y 14% (sombreado y testigo respectivamente) en comparación a –Lr19, mientras que la reducción en los niveles de radiación produjo una caída ($p < 0,05$) de entre el 10 al 13% (para –Lr19 y +Lr19 respectivamente) en comparación al testigo no sombreado.

A diferencia de las fases antes mencionadas, la tasa de crecimiento del ciclo de cultivo mostró un incremento del 14,3 y del 11% (testigo y sombreado respectivamente) de la línea +Lr19 comparada con –Lr19, y una reducción del 13 y 10,2% (+Lr19 y –Lr19) de los sombreados en relación a los testigos. Al igual que en el caso de la EUR, estas diferencias pueden no haber sido detectadas al analizar las fases de pre- y post-antesis en forma individual debido a la dispersión de los datos, error no considerado por el análisis de varianza.

Al comparar las fases de pre- y post-antesis, independientemente del tratamiento, la tasa de crecimiento de pre-antesis fue de 21,51 g m⁻² día⁻¹ no difiriendo de los 22,49 g m⁻² día⁻¹ ($p > 0,05$) alcanzados en post-antesis (Fig. 16, Anexo 18). No obstante, en el cuadro 7 se observa una considerable disminución en la tasa de

crecimiento de post-antesis respecto de pre-antesis bajo condiciones normales de radiación, mientras que bajo sombra en pre-antesis se produjo el efecto inverso, incrementándose la tasa de post-antesis en relación a la de pre-antesis, lo que se explica por la existencia de una interacción significativa ($p < 0,05$) entre la fase de crecimiento y el tratamiento de manipulación fuente-destino.

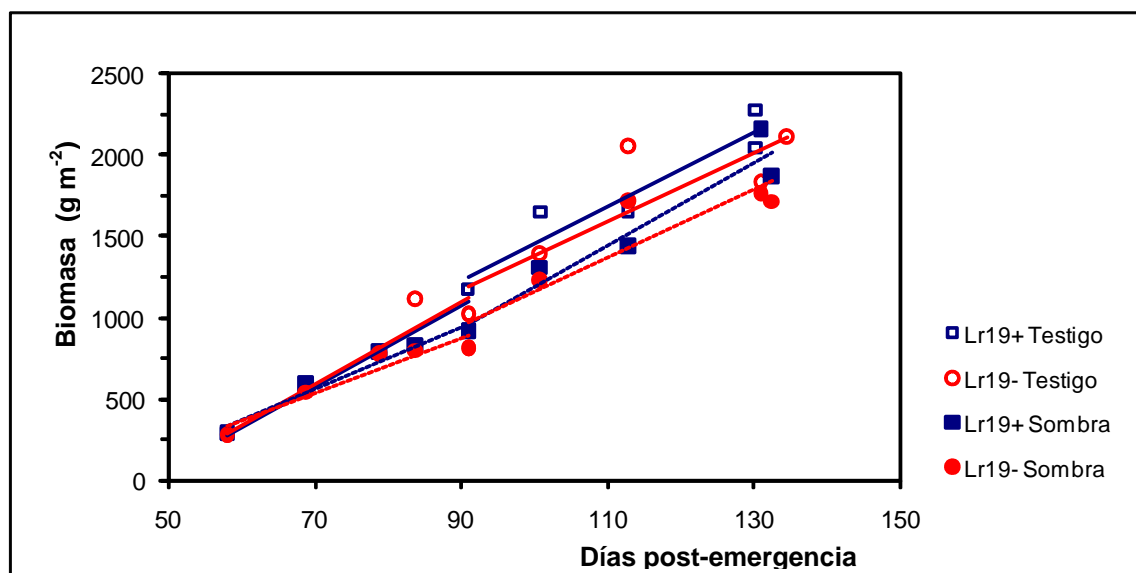


FIGURA 16. Tasa de crecimiento en pre- y post-antesis para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo. Líneas continuas y discontinuas corresponden a tendencias de testigos y sombreados respectivamente.

En síntesis, a partir del modelo fisiológico, los mayores rendimientos obtenidos por las líneas portadoras de la translocación cromosómica Lr19 fueron producto de una producción de biomasa levemente superior a la de líneas no portadoras, lo que deriva de un incremento (aunque no significativo) en la eficiencia en el uso de la radiación post-antesis. Por otra parte, la manipulación de la relación fuente-destino, redujo la disponibilidad de asimilados debido a una menor interceptación de radiación, causando una disminución en la tasa de crecimiento del cultivo en pre-antesis.

4.3 Efectos de la translocación cromosómica Lr19 y de la manipulación de la relación fuente-destino sobre los componentes del modelo numérico.

Este modelo define al rendimiento como el producto entre el número de granos por unidad de superficie y el peso de grano (Ecuación 2.4).

4.3.1 Número de granos. El análisis del número de granos por metro cuadrado (Fig. 17) reveló incrementos del 8,6 al 8,8% (sombreado y testigo respectivamente) de la línea +Lr19 en relación a -Lr19 ($p < 0,05$), mientras que la limitación en los niveles de radiación lo redujo en un 21% (para ambos cultivares) en comparación al testigo no sombreado ($p < 0,05$).

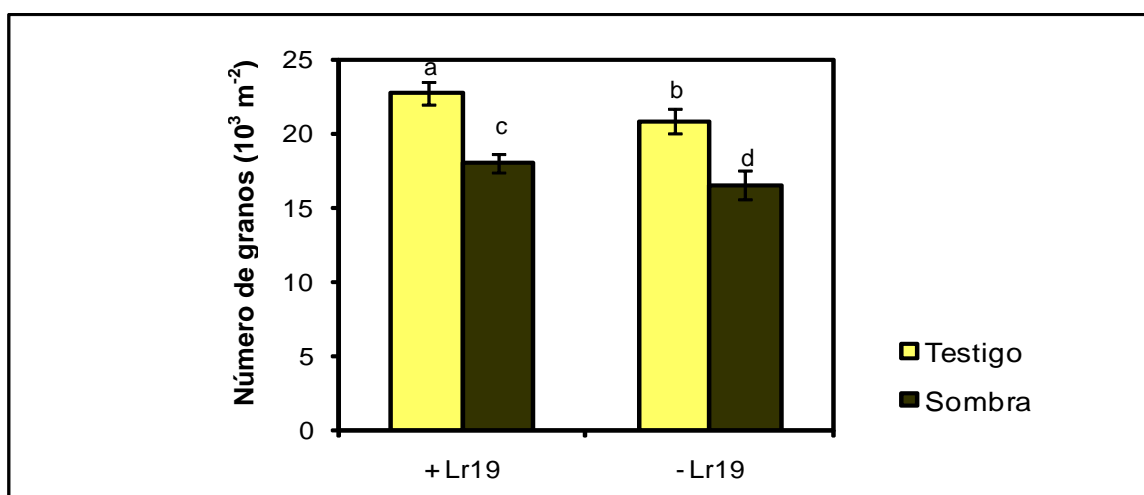


FIGURA 17. Número de granos para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey).

Existe consenso en que el principal efecto de la translocación cromosómica Lr19 en el rendimiento del trigo es el incremento en el número de granos, que puede ser tan amplio como del 16% (REYNOLDS *et al.*, 2001; MONNEVEUX *et al.*, 2003) o tan escaso como del 2% (SINGH *et al.*, 1998) dependiendo de la variedad receptora de la cromatina y del ambiente en el cual se desarrolló el experimento.

En lo referente al sombreado, los antecedentes indican que ésta limitación causa disminuciones en el número de granos que pueden alcanzar el 27% (GONZALEZ *et al.*, 2005), cifra cercana al 21% del presente trabajo. Disminuciones de ésta magnitud son esperables debido a que el sombreado realizado entre bota y antesis está dentro del período considerado más sensible a reducciones en los niveles de radiación, ya que de acuerdo con FISCHER, (1985), el número de granos por metro cuadrado está estrechamente relacionado con la radiación incidente en los 30 días previos a antesis.

Dentro del modelo numérico, el número de granos por unidad de superficie es el principal determinante del rendimiento (CALDERINI *et al.*, 1995; SLAFER *et al.*, 1996). Esta afirmación ha sido corroborada en el presente estudio mediante la asociación positiva entre el rendimiento y el número de granos por metro cuadrado (Fig. 18).

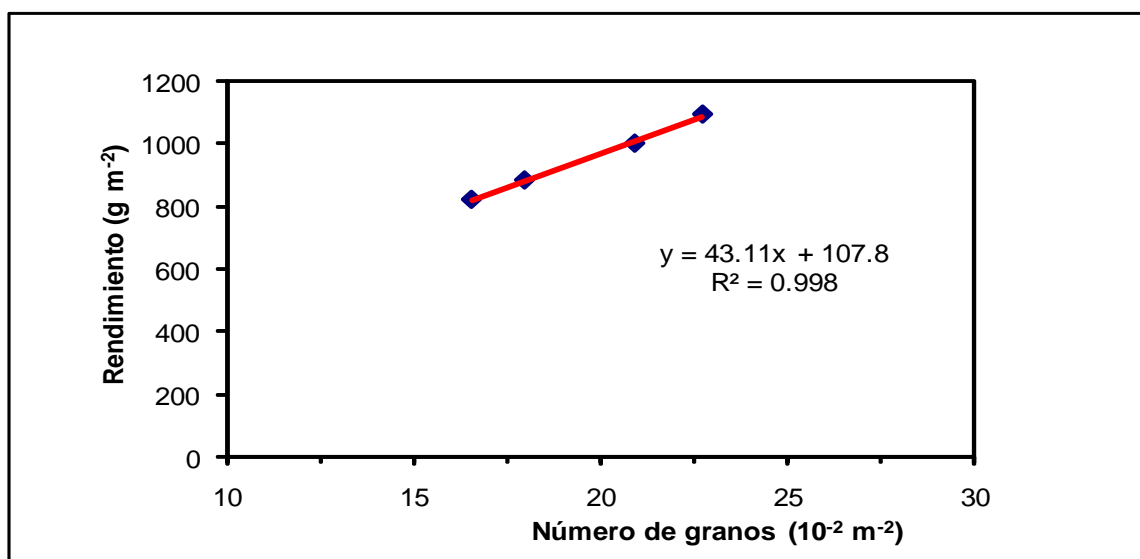


FIGURA 18. Relación entre rendimiento y número de granos para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.

El siguiente paso será identificar mediante un análisis de los subcomponentes del número de granos, el carácter fisiológico de mayor importancia en su determinación.

4.3.1.1 Subcomponentes del número de granos. A partir de la ecuación 2.5 es posible desglosar el número de granos por metro cuadrado en los subcomponentes: i) número de plantas por metro cuadrado, ii) número de espigas por planta y iii) número de granos por espiga. Sin embargo, debido a que el trigo consta de una única estructura reproductiva por vástago (espiga), es posible fusionar i) y ii) en el número de espigas por metro cuadrado (CARCOVA *et al.*, 2003).

4.3.1.1.1 Número de espigas por metro cuadrado. El análisis del número de espigas por metro cuadrado (Fig. 19) no mostró diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las líneas +Lr19 y -Lr19 como tampoco entre sombreados y testigos.

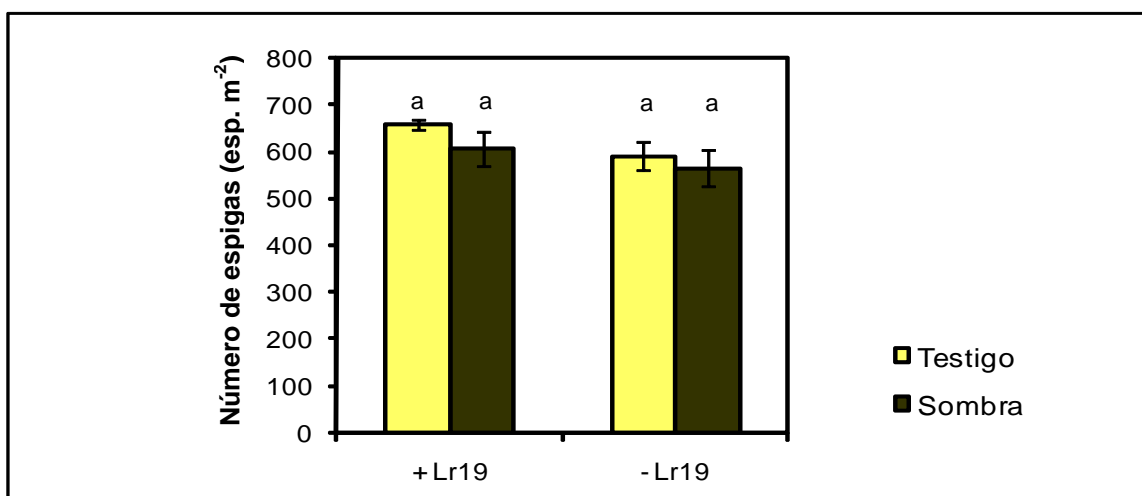


FIGURA 19. Número de espigas por metro cuadrado para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey).

No obstante, existieron diferencias porcentuales entre genotipos del orden del 7,5 al 11,6% (sombreado y testigo respectivamente) y entre los tratamientos de limitación de radiación del 4,5 al 8% (-Lr19 y +Lr19 respectivamente). Estas diferencias se vieron enmascaradas por la variabilidad que presentaron los datos, lo que se refleja en los errores estándar (representados en la Fig. 19 como barras verticales) que fluctuaron entre las 10 a las 39 espigas por metro cuadrado (+Lr19 testigo y -Lr19 sombreado).

La relación entre el número de granos por metro cuadrado con éste subcomponente fue lineal y positiva (Fig. 20).

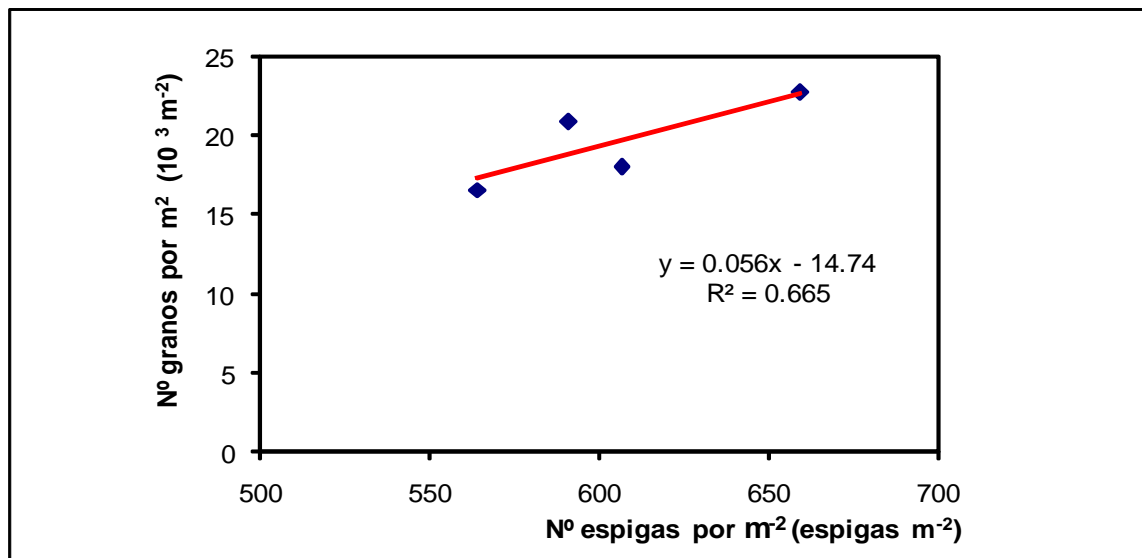


FIGURA 20. Relación entre número de granos y el número de espigas para líneas +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo.

Esta relación indica que incrementos en el número de espigas por unidad de superficie (producto por ejemplo de un aumento en la capacidad de macollaje), se traducen en incrementos en el número de granos por unidad de superficie.

4.3.1.1.2 Número de granos por espiga. El segundo subcomponente analizado fue el número de granos por espiga (Fig. 21), que no mostró diferencias entre genotipos ($p > 0,05$). La limitación de radiación, produjo una caída significativa en el número de granos por espiga del 14 y del 17,3% para las líneas +Lr19 y -Lr19 respectivamente ($p < 0,05$).

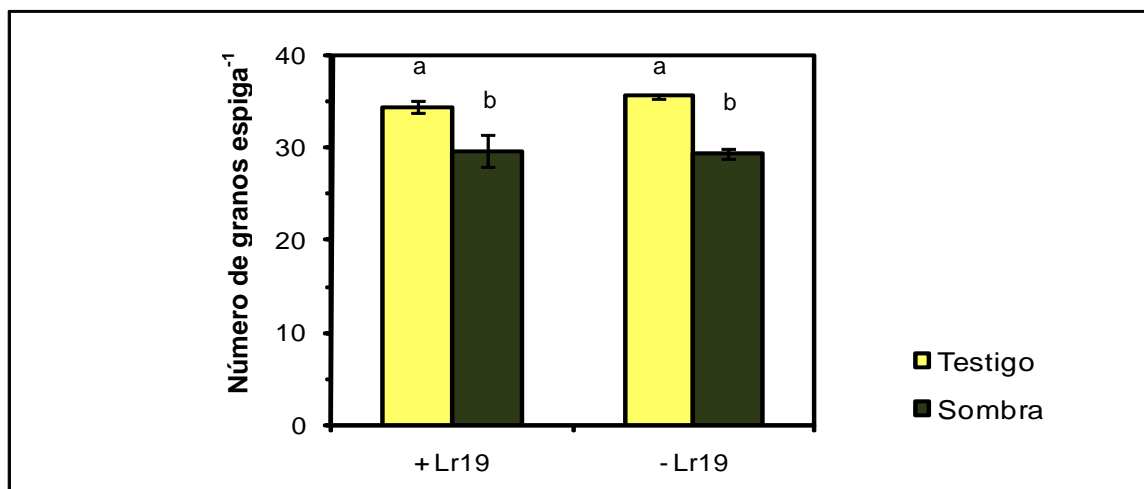


FIGURA 21. Número de granos por espiga para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey).

La disminución en el número de granos por espiga es atribuible al efecto negativo del sombreado sobre el número de flores fértiles al momento de anthesis (GONZALEZ *et al.*, 2005) a través de la disminución en el número de granos por espiguilla, ya que el número de espiguillas por espiga no habría sufrido variaciones sustanciales al momento de establecer los experimentos (FISCHER, 1985).

Al igual que el subcomponente anterior, la asociación con el número de granos por metro cuadrado mostró una relación positiva (Fig. 22), similar a la observada con anterioridad por SLAFER y ANDRADE (1993). Sin embargo, el grado de ajuste de ésta regresión lineal ($r=0,90$), fue forzado por los tratamientos de manipulación de la relación fuente-destino, ya que se identifican claramente dos grupos de datos agrupados en los extremos opuestos de la recta de regresión.

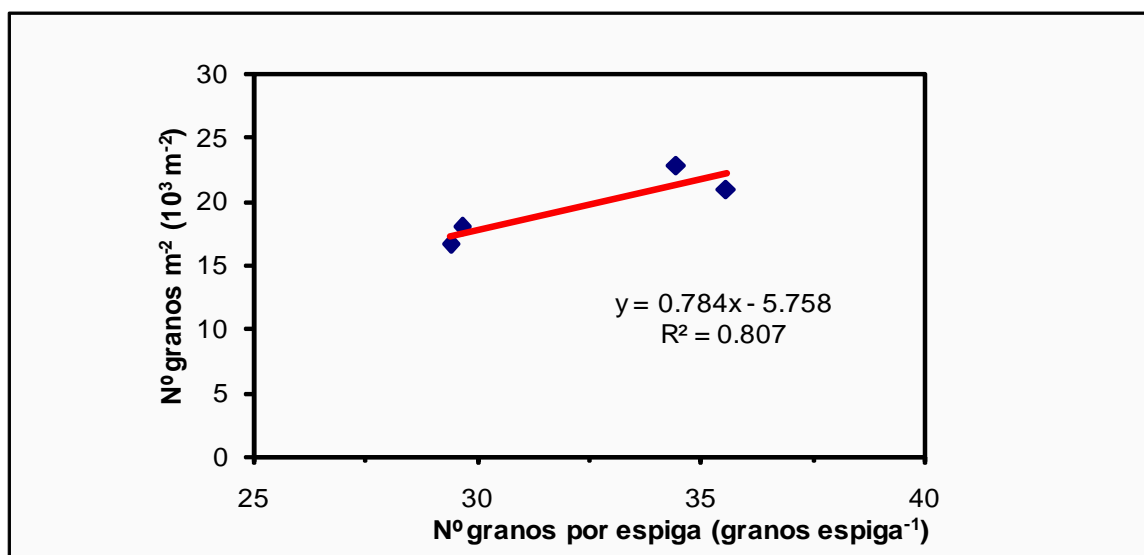


FIGURA 22. Relación entre el número de granos por metro cuadrado (10^3 m^{-2}) y el número de granos por espiga para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra y testigo.

Si bien tanto el número de espigas como el número de granos por espiga son importantes en la determinación del número de granos por unidad de superficie, a partir del coeficiente de regresión y principalmente de la distribución de los datos, se deduce que el número de espigas por unidad de superficie fue el subcomponente que más explicó el número de granos por unidad de superficie en éste experimento.

Por lo tanto, puede afirmarse que tanto los efectos de la translocación cromosómica Lr19 como los de la limitación por radiación son producto de modificaciones en el número de granos por unidad de superficie. En el caso de la translocación cromosómica Lr19, el número de granos por unidad de superficie fue determinado principalmente por el número de espigas por unidad de superficie mientras que el caso del tratamiento de sombreado, fue determinado tanto por el número de espigas como por el número de granos por espiga.

4.3.2 Peso de grano. Como forma de evaluar el peso promedio de los granos a cosecha se utilizó el peso de 1000 granos, que considera un importante número de granos siendo por lo tanto más representativo del total.

No se encontraron diferencias ($p > 0,05$) en el peso de 1000 granos entre los genotipos +Lr19 y -Lr19 como tampoco entre sombreados y testigos (Fig. 23).

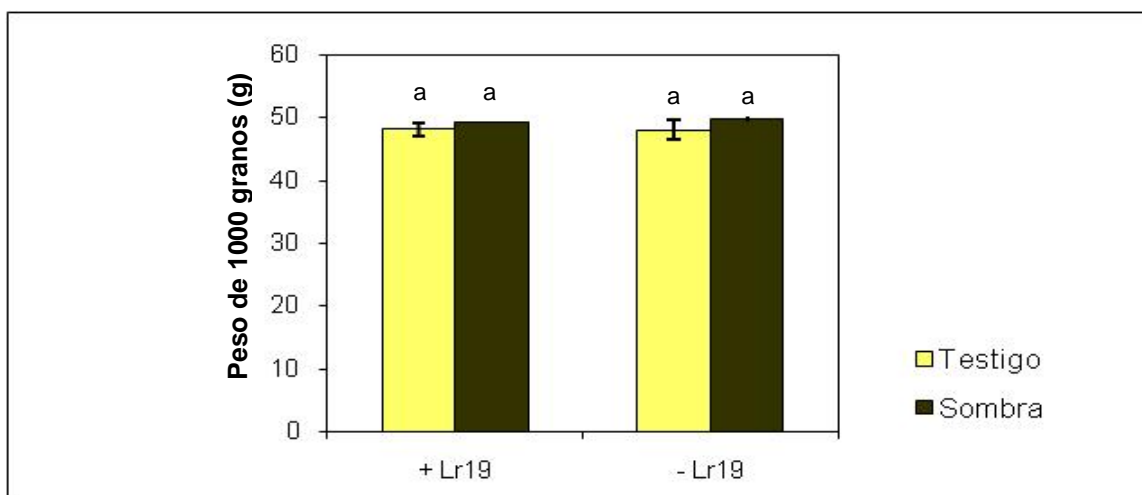


FIGURA 23. Peso de mil granos de trigo para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey).

Las evidencias referentes al peso de grano en genotipos portadores de la translocación cromosómica Lr19 son contradictorias, ya que por ejemplo SINGH *et al.* (1998), REYNOLDS *et al.* (2001) y MONNEVEUX *et al.* (2003) encontraron incrementos en peso de grano que en promedio no superaron el 3%. Por otra parte, SLIKOVA *et al.* (2003) observaron una caída superior al 20%, mientras que al considerar exclusivamente el cultivar “Borlaug” REYNOLDS *et al.*, (2001) encontraron ganancias en torno al 10%.

Tampoco se manifestaron efectos del sombreado en pre-antesis sobre éste componente, a pesar de que la limitación por radiación se efectuó dentro del período considerado crítico para la determinación del peso de grano (CALDERINI *et al.*, 1999a).

La tendencia sigmoidea del peso de grano mostrada por la línea +Lr19 no sometida a sombreado (Fig. 24) es representativa de todos los tratamientos y es similar a la observada en trabajos previos (CARCOVA *et al.*, 2003; YANG *et al.*, 2003). A partir de ella es posible identificar i) una fase de 7 días post-antesis de lento crecimiento seguida de ii) una fase de rápido crecimiento hasta el día 38, posterior de lo cual se produjo un iii) “plateau” en donde no hubo nuevas ganancias de peso.

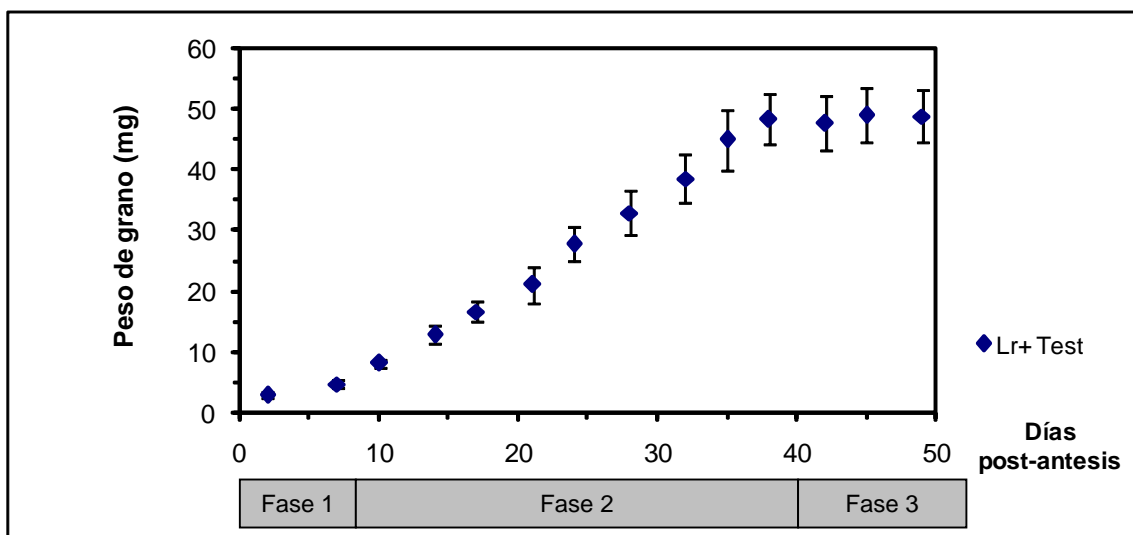


FIGURA 24. Dinámica del peso seco del grano de la línea +Lr19, bajo condiciones normales de radiación. Las barras verticales representan el error estándar.

Con respecto al peso de grano en posiciones particulares de la espiguilla (Cuadro 7), hubo similitud ($p < 0,05$) en los granos ubicados en las posiciones 1, 2 y 3 al ser sometidos a los distintos tratamientos, exceptuando la posición 4, en la cual el peso de +Lr19 fue mayor al de -Lr19 ($p < 0,05$). Esta diferencia se hizo evidente en los tratamientos sometidos a sombreado (6,4%) ya que los testigos mostraron diferencias porcentuales negligibles (0,5%).

CUADRO 7. Peso de granos a cosecha (mg) en las distintas posiciones dentro de la espiguilla para líneas +Lr19 y –Lr19, bajo sombra y testigo.

Genot.	Tratamiento fuente-destino	Peso de grano			
		Grano 1 (mg)	Grano 2 (mg)	Grano 3 (mg)	Grano 4 (mg)
+ Lr19	Testigo	54,91 a	56,70 a	52,13 a	40,98 ab
	Sombra	55,59 a	57,72 a	53,48 a	42,01 a
-Lr19	Testigo	55,29 a	57,83 a	53,73 a	40,76 ab
	Sombra	55,64 a	56,85 a	52,69 a	39,50 b
Error estándar		0,75	0,90	0,66	0,46

Diferentes letras en las columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey).

Un determinante importante del peso individual de los granos es el peso de los carpelos florales en antesis (CALDERINI *et al.*, 1999a; CALDERINI y REYNOLDS, 2000; CALDERINI *et al.*, 2001), los cuales no difirieron ($p > 0,05$) en ninguna de las cuatro posiciones dentro de la espiguilla en los distintos genotipos. Por otra parte, el sombreado, redujo ($p < 0,05$) el peso 13% en la línea +Lr19 y superior al 24% en la línea –Lr19 en comparación a los testigos, lo que no se manifestó en las posiciones 3 y 4 los carpelos florales ubicados en las posiciones 1 y 2 sometidos a sombreado (Cuadro 8).

CUADRO 8. Peso de carpelos en antesis (mg) en las distintas posiciones dentro de la espiguilla para las líneas +Lr19 y –Lr19, bajo sombra y testigo.

Genot.	Tratamiento fuente-destino	Peso de carpelo en antesis			
		Carpelo 1 (mg)	Carpelo 2 (mg)	Carpelo 3 (mg)	Carpelo 4 (mg)
+ Lr19	Testigo	0,6751 a	0,5056 a	0,2353 a	0,1342 a
	Sombra	0,5617 b	0,4371 b	0,2479 a	0,1257 a
-Lr19	Testigo	0,7233 a	0,5238 a	0,2546 a	0,1346 a
	Sombra	0,5483 b	0,3850 b	0,1922 a	0,1129 a
Error estándar		0,0356	0,0343	0,0122	0,0077

Diferentes letras en las columnas indican diferencias significativas ($p < 0,05$; Tukey).

De acuerdo a los resultados de GONZALEZ *et al.* (2005), se esperaba que una limitación por fuente de asimilados en pre-antesis redujera el número de carpelos florales, incrementándose con ello el peso de los carpelos florales producto del incremento en la disponibilidad de asimilados destinados al crecimiento de las flores

fértiles restantes. Por el contrario, la limitación de fuente de asimilados produjo un incremento en el peso de los carpelos florales a antesis.

Lo sorprendente es que las variaciones en el peso de los carpelos florales se manifestaron en las posiciones 1 y 2, las que se asumen como menos sensibles a limitaciones de fuente de asimilados, y no en las posiciones distales (3 y 4) que son más sensibles a variaciones en la disponibilidad de asimilados (CALDERINI y REYNOLDS, 2000). Además estas diferencias en el peso de los carpelos florales de las posiciones 1 y 2 no se tradujeron en variaciones en el peso de los respectivos granos a cosecha, por el contrario, la posición 4 que no mostró diferencias en el peso de carpelos fue la única que evidenció algún grado de variación en el peso final de grano.

A diferencia del número de granos por metro cuadrado, el rendimiento se relacionó en forma negativa con el peso promedio de los granos, con una pendiente que evidencia un alto grado de sensibilidad del rendimiento a variaciones en el peso de grano (Fig. 25).

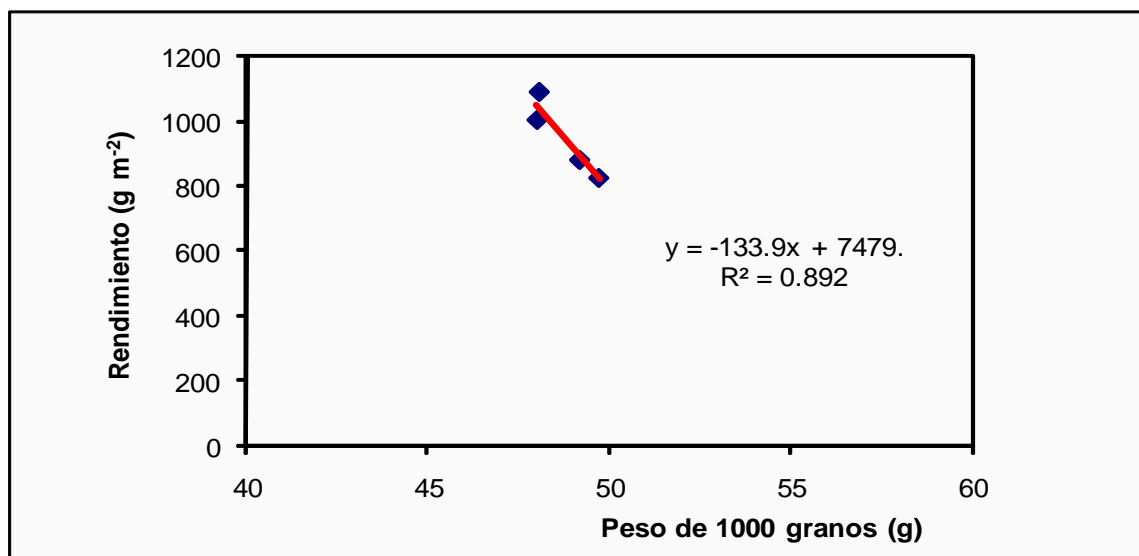


FIGURA 25. Relación entre el rendimiento a cosecha y el peso de mil granos para líneas +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.

De allí podría desprenderse que incrementos en rendimiento necesariamente involucrarían una disminución en el peso promedio de los granos. Sin embargo, los incrementos en el rendimiento asociados a la translocación cromosómica Lr19 o disminuciones producto de sombreado encontrados en éste estudio no afectaron el peso promedio de los granos.

Por otra parte, la relación entre el peso de grano y el número de granos por unidad de superficie (Fig. 26) también fue negativa ($r= 0,96$) aunque en éste caso sólo se observó una leve pendiente.

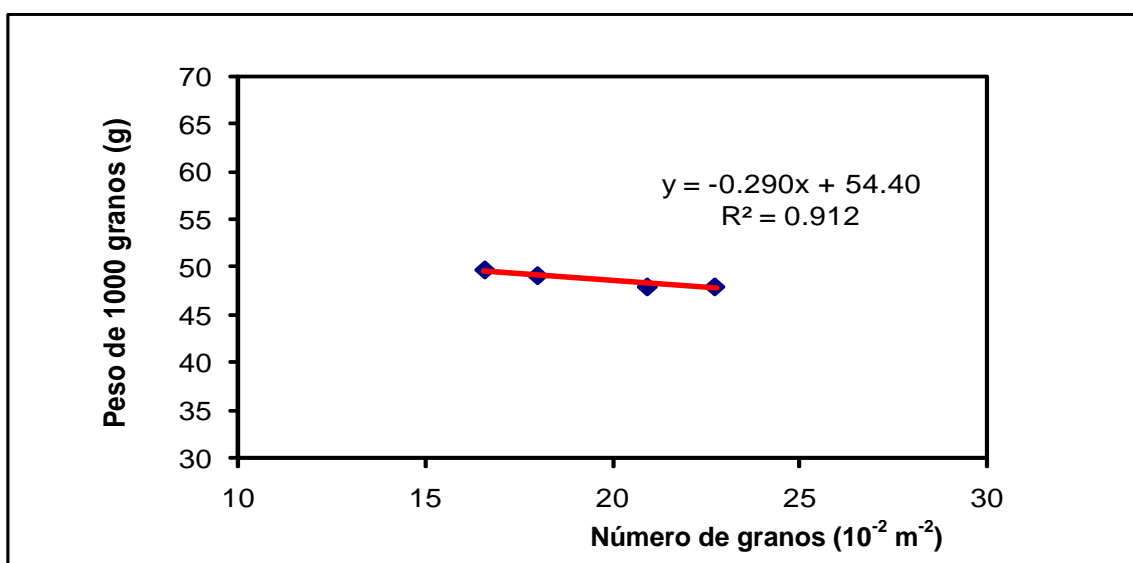


FIGURA 26. Relación entre el peso de mil granos y el número de granos para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.

Si bien en el pasado también se ha demostrado la existencia de una relación negativa entre estas variables (RAJARAM y VAN GINKEL, 1996; SLAFER *et al.*, 1996), de acuerdo a SLAFER *et al.* (1999), existe la posibilidad de que el mejoramiento incremente el número de granos sin afectar en forma significativa el peso.

Precisamente, el cultivar portador de la translocación cromosómica Lr19 evidenció incrementos en el número de granos cercanos al 7% (Fig. 17), mientras que la caída en el peso de grano no superó el 1% (Cuadro 7) indicando que la variación en el número de granos fue de mayor magnitud que la del peso de grano. Esto sugiere

que genotipos portadores de la translocación cromosómica Lr19 podrían ser beneficiosos desde el punto de vista estabilidad del peso de grano, respondiendo la interrogante de que incrementos en el rendimiento asociados a la translocación cromosómica Lr19 o disminuciones producto de sombreamiento no afectarían el peso promedio de los granos.

4.3.3 Integración de los modelos fisiológico y numérico. De acuerdo a REYNOLDS *et al.* (2001), es posible que el efecto de la translocación cromosómica Lr19 sobre el rendimiento, sea producto de un incremento en la eficiencia en el uso de la radiación post-antesis debido a un mayor tamaño de los destinos a antesis, relación que será evaluada integrando los modelos fisiológico y numérico.

El destino reproductivo al momento de antesis son las espigas, y su relación con el número de granos por metro cuadrado es estrecha (Fig. 27).

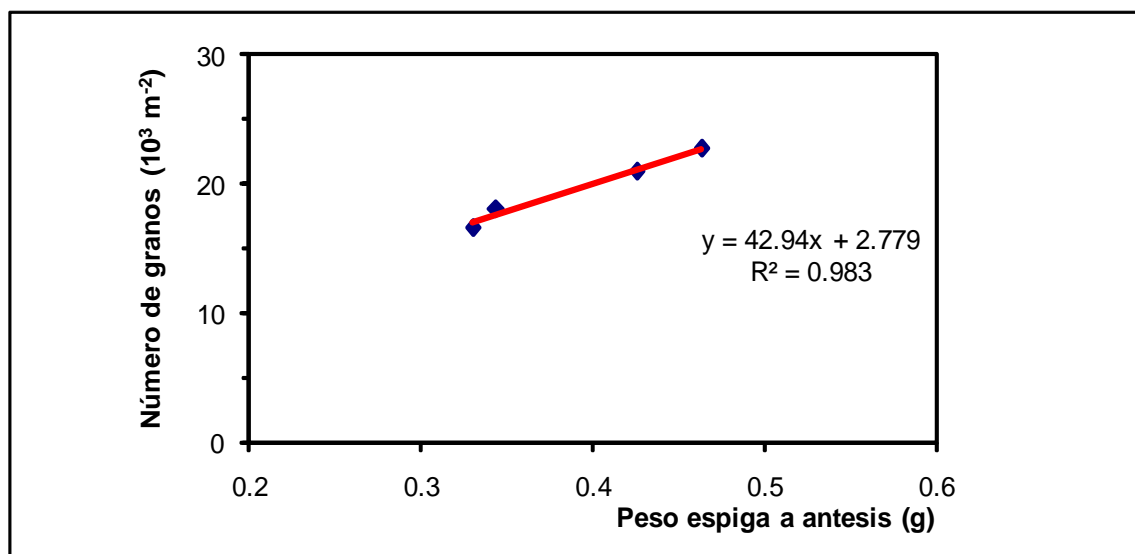


FIGURA 27. Relación entre número de granos por metro cuadrado y peso de espiga a antesis para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.

De ésta relación se desprende que un aumento en el peso de espiga en antesis incrementaría el número de granos por metro cuadrado, incrementándose con ello la fuerza de los destinos en post-antesis.

Si como postula REYNOLDS *et al.* (2001), la translocación cromosómica Lr19 incrementa el tamaño de los destinos en antesis, éste efecto debería manifestarse durante la fase de crecimiento de la espiga.

La evolución del peso de espiga hasta antesis (Fig. 28), evidenció un lento crecimiento de la espiga a inicio de elongación de tallo, lo que se revirtió posteriormente a través de un incremento sostenido que continuó, aunque a una tasa menor, hasta estabilizarse inmediatamente previo a antesis. Esta dinámica fue similar a la mostrada por DEMOTES-MAINARD *et al.* (1999).

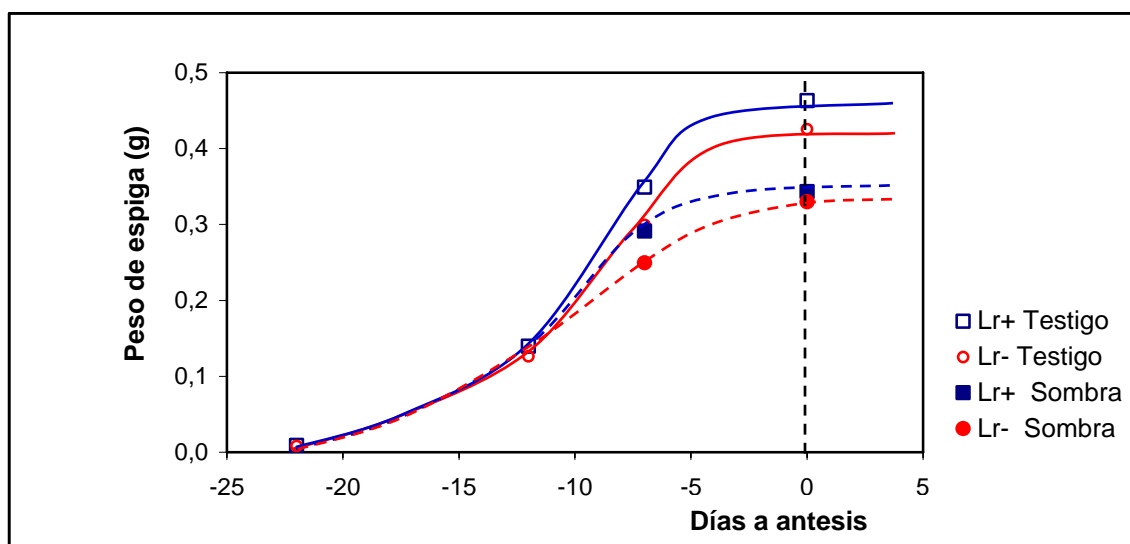


FIGURA 28. Evolución del peso de espiga en pre-antesis de las líneas +Lr19 y – Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo. Las líneas de tendencia continua y discontinua (ajustadas en forma manual) corresponden a testigos y sombreados respectivamente.

No se advierten diferencias significativas ($p > 0,05$, Anexo 31) en el peso de espigas en antesis entre genotipos, a pesar que bajo condiciones de radiación normal el peso de las espigas de la línea +Lr19 fue mayor en 9% al de –Lr19 y que bajo sombra éstas diferencias alcanzaron al 4% (Fig. 27). Por otra parte, la limitación de radiación redujo el peso de espiga a antesis significativamente ($p < 0,05$) en un 26% en la línea +Lr19 y en un 22,4% para -Lr19.

Si bien, en trabajos previos se han observado incrementos en el peso de espiga asociados a la translocación cromosómica Lr19 cercanos al 13% (REYNOLDS *et al.*, 2001), en el presente trabajo no se encontraron diferencias significativas, por lo que no fue posible confirmar que el efecto de la translocación cromosómica sea incrementar el tamaño de los destinos en antesis.

Con respecto a la respuesta de la espiga a limitaciones de radiación, las disminuciones en el peso de espiga observadas en éste trabajo se asemejan a las obtenidas en trabajos anteriores (DEMOTES-MAINARD *et al.*, 1999; GONZALEZ *et al.*, 2005), las que de acuerdo a GONZALEZ *et al.* (2005) son consecuencia de una reducción en el número de flores fértiles a antesis, que finalmente se traduce en una menor biomasa de espiga a antesis.

No se observó relación entre la EUR post-antesis y el tamaño de los destinos al momento de antesis, considerando como tamaño de los destinos, al igual que MIRALLES y SLAFER (1997), al número de granos producido por unidad de biomasa de espiga a antesis (Fig. 29) como tampoco al considerar como destino exclusivamente al peso de las espigas (datos no mostrados).

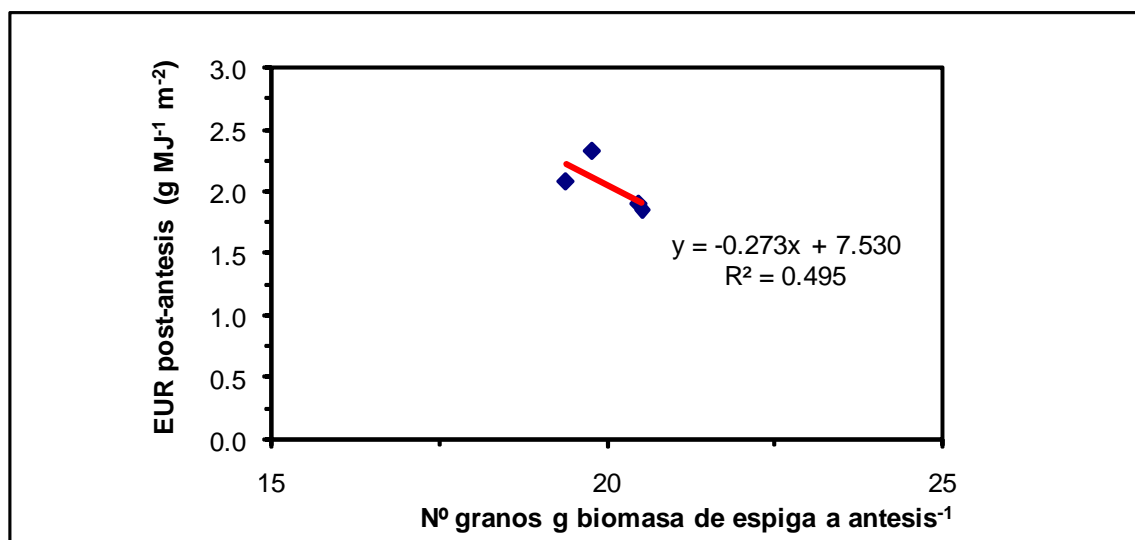


FIGURA 29. Relación entre eficiencia en el uso de radiación post-antesis y número de granos por gramos de biomasa a antesis para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, bajo sombra en pre-antesis y testigo.

A diferencia del trabajo de MIRALLES y SLAFER (1997), en el presente trabajo no se observó una relación entre la EUR post-antesis y el tamaño de los destinos al momento de antesis. Las razones que podrían explicar la no asociación entre ambas variables se indican a continuación.

Como se detalló en el capítulo referente a la eficiencia en el uso de la radiación, existe un error implícito en la regresión lineal producto de la dispersión de los datos alrededor de la recta de regresión lineal, que puede enmascarar diferencias en la EUR entre los distintos tratamientos.

Es posible que los tratamientos tuvieran diferencias en la proporción y en el tipo de fotoasimilados acumulados. Sin embargo, en el presente trabajo se asumió que todos los tratamientos acumularon la misma proporción y tipo de carbohidratos, lo que puede convertirse en una fuente de error potencial en la determinación de la EUR.

Finalmente, existe la posibilidad que una parte importante de los asimilados generados por el genotipo portador de la translocación cromosómica Lr19, haya sido depositada en otros órganos que no necesariamente fueron las espigas en crecimiento (Ej.: tallos y/o raíces), por lo que en éste caso, considerar como destino en antesis exclusivamente a las espigas no revelaría diferencias en el tamaño de los destinos.

5 CONCLUSIONES

- La translocación cromosómica Lr19 de *A. elongatum*, incrementó el rendimiento en genotipos de trigo portadores de dicha translocación cromosómica respecto de los no portadores.
- Esta translocación cromosómica no afectó significativamente la producción de biomasa a cosecha, como tampoco la interceptación de radiación o la eficiencia en el uso de la radiación en pre- ni en post-antesis.
- Independientemente del genotipo o de los tratamientos de manipulación en la relación fuente-destino, la eficiencia en el uso de la radiación post-antesis disminuyó en forma significativa respecto de pre-antesis.
- En el presente trabajo no se observó una relación entre la EUR post-antesis y el tamaño de los destinos al momento de antesis.
- El incremento en el número de granos por unidad de superficie en el genotipo portador de la translocación cromosómica Lr19, no afectó de manera significativa el peso promedio de los granos.
- Los granos distales en genotipos portadores de la translocación Lr19 presentaron una mayor estabilidad a variaciones en el peso de grano producto de la manipulación en la relación fuente-destino.

6 RESUMEN

Recientes trabajos han mostrado que la introgresión de la cromatina Lr19 de *Agropyron elongatum* en germoplasma de trigo incrementa la producción de biomasa y el rendimiento del cultivo, sin embargo las bases fisiológicas de ésta ganancia genética no han sido establecidas.

El objetivo general del presente trabajo fue evaluar los efectos de la translocación cromosómica Lr19 en el rendimiento y la biomasa. Además, de establecer la relación entre el tamaño de los destinos en pre-antesis sobre la producción de biomasa y sus determinantes fisiológicos durante pre y post antesis.

Se realizó un ensayo en campo durante la temporada 2003-2004, cuyo diseño experimental consistió en la combinación de dos líneas casi-isogénicas para la translocación Lr19 (sin y con presencia de la cromatina Lr19) y dos niveles de relación fuente-destino (testigo y sombra). Durante el ciclo de cultivo se midió biomasa y se realizó un seguimiento de la interceptación de radiación mediante un radiómetro lineal. A cosecha, se midieron el rendimiento, el número de granos y el peso de grano.

El rendimiento fue mayor en la línea portadora de la translocación cromosómica Lr19. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre los genotipos a cosecha. Además, la eficiencia en el uso de la radiación y la interceptación de radiación fue similar entre las líneas. El rendimiento a cosecha se asoció con el número de granos. No se encontró relación entre el número y el peso de los granos.

En el presente trabajo no se observó una relación entre la eficiencia en el uso de la radiación post-antesis y el tamaño de los destinos al momento de antesis.

SUMMARY

Recent works have shown that the introgression of the chromatin Lr19 of *Agropyron elongatum* in wheat germoplasm increased the production of biomass and yield of this crop, however the physiologic basis of this genetic gain has not been established.

The general objective of the present work was to evaluate the effects of the chromosomal translocation Lr19 on the yield and biomass. In addition, to establish the relationship among the size of the sink in pre-anthesis on the production of biomass and its physiologic determinant during the grain filling period.

A field experiment was carried out during the season 2003-3004, whose experimental design consisted on the combination of two near-isogenics lines for the translocation of Lr19 (without and with presence of the chromatin Lr19) and two levels of source-sink ratio (control and shade). Biomass was measured throughout the crop cycle and radiation interception was followed by a linear radiometer. At harvest, grain yield, grain number and weight grain was measurement.

Grain yield was higher in the line with Lr19 translocation. However, no significant differences between lines were found in biomass at harvest. In addition, similar radiation use efficiency and interception radiation was found between lines. Grain yield was associated with grain number. No relationship between grain number and weight number was found.

In the present work was not observed a relationship among the radiation use efficiency post-anthesis and the size of the sink to the anthesis moment.

7 BIBLIOGRAFIA

- AUSTIN, R., BINGHAM, J., BLACKWELL, R., EVANS, L., FORD, M., MORGAN, C. y TAYLOR, M. 1980. Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*. 94: 675-689.
- BORRAS, L., SLAFER, G. y OTEGUI, M. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*. 83: 131-146.
- BYRNES, B. y BUMB, B. 1998. Population growth, food production and nutrients requirements. *Journal of Crop Production*. 2: 1-27.
- BROCKLEHURST, P. 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature*. 266:348-349.
- CALDERINI, D., DRECCER, M. y SLAFER, G. 1995. Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and the latest trends. *Plant Breeding*. 114: 108-112.
- CALDERINI, D., DRECCER, M. y SLAFER, G. 1997. Consequences of breeding on biomass, radiation-use efficiency in wheat. *Field Crops Research*. 52: 271-281.
- CALDERINI, D. y SLAFER, G. 1998. Changes in yield stability in wheat during the 20th century. *Field Crops Research*. 57: 335-347.

- CALDERINI, D., ABELEDO, L., SAVIN, R. y SLAFER, G. 1999a. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *Journal of Agricultural Science*. 132: 453-459.
- CALDERINI, D., REYNOLDS, M. y SLAFER, G. 1999b. Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. In: Satorre, E. y Slafer, G. *Wheat: Ecology and physiology of yield determination*. The Harworth Press Inc. New York. pp 351-377.
- CALDERINI, D., ABELEDO, L. y SLAFER, G. 2000. Physiological maturity in wheat based on kernel water and dry matter. *Agronomy Journal*. 92:895-901.
- CALDERINI, D. y REYNOLDS, M. 2000. Changes in grain weight as a consequence of degrading treatments at pre- and post-anthesis in synthetic hexaploid lines of wheat (*Triticum durum* x *T. tauschii*). *Australian Journal of Plant Physiology*. 27:183-191.
- CALDERINI, D., SAVIN, R., ABELEDO, L., REYNOLDS, M. y SLAFER, G. 2001. The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat. *Euphytica*. 119: 199-204.
- CARCOVA, J., ABELEDO, G. y LOPEZ-PEREIRA, M. 2003. Análisis de la generación del rendimiento: Crecimiento, partición y componentes. In: Satorre, E., Benech Arnold, R., Slafer, G., De La Fuente, E., Miralles, D., Otegui, M. y Savin, R. *Producción de granos. Bases funcionales para su manejo*. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía. pp 75-95.
- CASSMAN, K. 1999. Ecological intensification of cereal production systems: yield potential, soil quality and precision agriculture. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*. 96: 5952-5959.

- DEMOTES-MAINARD, S., JEUFFROY, M. y 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.
- DURAN, M. 2002. Determinación del daño causado por larvas de *Hylamorpha elegans* (Burmeister) en trigo *Triticum aestivum* L. Tesis Lic. Agr. Valdivia. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias. 77 p.
- EVANS, L y FISCHER, R. 1999. Yield potential: its definition, measurement, and significance. *Crop Science*. 39: 1544-1551.
- FAOSTAT. 2006. <<http://faostat.fao.org/faostat.htm>> (6 de Junio 2006)
- FISCHER, R. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Science*. 105: 447-461.
- FISCHER, R. 2001. Selection traits for improving yield potential. In: Reynolds M., Ortiz-Monasterio J. y McNab A. Application of physiology in wheat breeding. CIMMYT. Mexico, D.F. pp 148-159.
- FREDERICK, J. y BAUER, P. 1999. Physiological and numerical components of wheat yield. In: Satorre, E. y Slafer, G. Wheat: Ecology and physiology of yield determination. The Harworth Press Inc. New York. pp 45-65.
- GONZALEZ, F., SLAFER, G. y MIRALLES, D. 2005. Photoperiod during stem elongation in wheat: is its impact on fertile floret and grain number determination similar to that of radiation?. *Functional Plant Biology*. 32: 181-188.
- KEMANIAN, A., STOCKLE, C. y HUGGINS, D. 2004. Variability of barley radiation-use efficiency. *Crops Science*. 44: 1662-1672.

- KRUK, B., CALDERINI, D. y SLAFER, G. 1997. Grain weight in wheat cultivars released from 1920 to 1990 as affected by post-anthesis defoliation. *Journal of Agricultural Science*. 128: 237-281.
- LOOMIS, R. y WILLIAMS, W. 1969. Productivity and the morphology of the crop stand: Patterns with leaves. In: Easten J., Haskins F., Sullivan C., y Van Bavel C. *Physiological aspects of crops yield*. American Society of Agronomy and Crops Science Society of America. Wisconsin, EE.UU. pp 27-45.
- LOOMIS, R. y AMTHOR, J. 1996. Limits of yield revisited. In: Reynolds, M., Rajaram, S. y McNab, A. *Increasing yield potential in wheat: Breaking the barriers*. Ciudad Obregón, México; CIMMYT Int. Simposio. pp 78-89.
- LOOMIS, R. y AMTHOR, J. 1999. Yield potential, plant assimilatory capacity and metabolic efficiencies. *Crop Science*. 39(6): 1584-1596.
- LOSS, S. y SIDDIQUE, K. 1994. Morphological and physiological traits associated with wheat yield increases in mediterranean environment. *Advances in Agronomy*. 52: 229-276.
- MARAIS, G., MARAIS, A. y GROENEWALD, J., 2001. Evaluation and reduction of Lr19-149, a recombined form of the Lr19 translocation of wheat. *Euphytica*. 121:289-295.
- MIRALLES, D. y SLAFER, G. 1997. Radiation interception and radiation use efficiency of near-isogenic wheat lines with different height. *Euphytica*. 97:201-208.
- MIRALLES, D., KATZ, S., COLLOCA, A. y SLAFER, G. 1998. Floret development in near isogenic wheat lines differing in plant height. *Field Crops Research*. 59:21-30.
- MIRALLES, D., WINDAUER, L. y GOMEZ, N. 2003. Factores que regulan el desarrollo de los cultivos de grano. In: Satorre, E., Benech Arnold, R., Slafer, G., De La

Fuente, E., Miralles, D., Otegui, M. y Savin, R. Producción de granos. Bases funcionales para su manejo. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía. pp 61-71.

MONNEVEUX, P., REYNOLDS, M., GONZALEZ AGUILAR, J. y SINGH, P. 2003. Effects of the 7Dl.7Ag translocation from *Lophopyrum elongatum* on wheat yield and related morphophysiological traits under different environments. *Plant Breeding*. 122: 379-384.

OSTLE, B. 1977. Estadística aplicada. Técnicas de la estadística moderna, cuando y donde aplicarla. Editorial Limusa. México. 629 p

RAJARAM, S. y VAN GINKEL, M. 1996. Yield potential debate: Germplasm vs. Methodology, or both. In: Reynolds M, Rajaram S y McNab A. Increasing yield potential in wheat: Breaking the barriers. Ciudad Obregón, México; CIMMYT Int. Simposio. pp 11-18.

RAJARAM, S. 2001. Prospects and promise of wheat breeding in the 21st century. *Euphytica*. 119: 3-15

REYNOLDS, M., RAJARAM, S. y SAYRE, K. 1999. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop Science*. 39: 1611-1621.

REYNOLDS, M., VAN GINKEL, M. y RIBAUT, J. 2000. Avenues for genetic modification of radiation use efficiency in wheat. *Journal of Experimental Botany*. 51: 459-473.

REYNOLDS, M., CALDERINI, D., CONDON, A. y RAJARAM, S. 2001. Physiological basis of yield gains in wheat associated with the LR19 translocation from *Agropyron elongatum*. *Euphytica*. 119: 137-141.

- REYNOLDS, M., PELLEGRINESCHI, A. y SKOVMAND, B. 2005. Sink-limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat. *Annals of Applied Biology*. 146: 39-49.
- RICHARDS, R., CONDON, A. y REBETZKE, G. 2001. Traits to improve yield in dry environments. In: Reynolds, M., Ortiz-Monasterio, J. y McNab, A. *Application of physiology in wheat breeding*. CIMMYT. México, D.F. pp 148-159.
- RICHARDS, R. 1992. The effect of dwarf genes in spring wheat in dry environments. *Australian Journal Agricultural Research*. 43:517-523.
- SIMMONS, S., CROOKSTON, R. y KURLE, J. 1982. Growth of spring wheat kernels as influenced by reduced kernel number per spike and defoliation. *Crop Science*. 22:983-988
- SINCLAIR, T. 1998. Historical changes in harvest index and crop nitrogen accumulation. *Crop Science*. 38(3): 638-645.
- SINCLAIR, T. y MUCHOW, R. 1999. Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy*. 65: 217-265.
- SINGH, R., HUERTA-ESPINO, J., RAJARAM, S. y CROSSA, J. 1998. Agronomic effects from chromosome translocations 7DL.7Ag y 1BL.1RS in spring wheat. *Crop Science*. 38: 27-33.
- SLAFER, G. y ANDRADE, F. 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crops Research*. 31: 351-367.
- SLAFER, G., CALDERINI, D. y MIRALLES, D. 1996. Yield Components and compensation in wheat: Opportunities for further increasing yield potential. In: Reynolds M, Rajaram S y McNab A. *Increasing yield potential in wheat*:

Breaking the barriers. Ciudad Obregón, México; CIMMYT Int. Simposio. pp 101-134.

SLAFER, G., ARAUS, J. y RICHARDS, R. 1999. Physiological traits that increase the yield potential of wheat. In: Satorre, E. y Slafer, G. Wheat: Ecology and physiology of yield determination. The Harworth Press Inc. New York. pp 379-401.

SLAFER, G. y SATORRE, E. 1999. An introduction to the physiological-ecological análisis of wheat yield. In: Satorre, E. y Slafer, G. Wheat: Ecology and physiology of yield determination. The Harworth Press Inc. New York. pp 3-13.

SLAFER, G., MIRALLES, G., SAVIN, R., WHITECHURCH, E. y GONZALEZ, F. 2003. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad en trigo. In: Satorre, E., Benech Arnold, R., Slafer, G., De La Fuente, E., Miralles, D., Otegui, M. y Savin, R. Producción de granos. Bases funcionales para su manejo. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía. pp 101-132.

SLAFER, G. 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Annals of Applied Biologists*. 142: 117-128.

SLIKOVA, S., GREGOVA, E., BARTOS, P. y KRAIC, J. 2003. Marker-assisted selection for leaf rust resistance in wheat by transfer of gene Lr19. *Plant Protect Science*. 39: 13-17.

WADDINGTON, S., CARTWRIGHT, P. y WALL, P. 1983. A quantitative scale of spike initial and pistil development in barley and wheat. *Annals of Botany Company*. 51: 119-130.

YANG, J., ZHANG, J., WANG, Z. y ZHU, Q. 2003. Hormones in the grains in relation to sink strength and post-anthesis development of spikelets in rice. *Plant Growth Regulation*. 41: 185-195.

YANG, J. y ZHANG, J. 2005. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*. 169:223-236.

ZADOCKS, J., CHANG, T. y KONZAK, C. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*. 14: 415-421.

ANEXOS

ANEXO 1. Análisis de varianza de rendimiento a cosecha para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	16339.3	1	16339.3	6.62	0.0422
B: Fuente-destino	112861	1	112861	45.71	0.0005
C: Bloque	15427.1	2	7713.56	3.12	0.1176
INTERACCIONES					
AB	632.201	1	632.201	0.26	0.6309
RESIDUAL	14814.5	6	2469.08		
TOTAL (Corregido)	160075	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 2. Análisis de varianza de biomasa en antesis para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A:Genotipo	48308	1	48308	4.44	0.0796
B:Fuente-Destino	167036	1	167036	15.36	0.0078
C:Bloque	151606	2	75802.8	6.97	0.0272
INTERACCIONES					
AB	2134.52	1	2134.52	0.2	0.6733
RESIDUAL	65247.1	6	10874.5		
TOTAL (Corregido)	434331	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 3. Análisis de varianza de biomasa a cosecha para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	69731.5	1	69731.5	5.07	0.0652
B: Fuente-Destino	476841	1	476841	34.7	0.0011
C: Bloque	130494	2	65246.8	4.75	0.0581
INTERACCIONES					
AB	345.138	1	345.138	0.03	0.8793
RESIDUAL	82462.7	6	13743.8		
TOTAL (Corregido)	759874	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 4. Análisis de varianza de la radiación interceptada acumulada en pre-antesis para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	2.34967	1	2.34967	0.03	0.8621
B: Fuente-destino	19815.3	1	19815.3	277.12	0.0000
C: Bloque	220.077	2	110.038	1.54	0.2887
INTERACCIONES					
AB	0.0884083	1	0.0884083	0.00	0.9731
RESIDUAL	429.033	6	71.5055		
TOTAL (Corregido)	20466.8	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 5. Análisis de varianza de la radiación interceptada acumulada post-antesis para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Cal	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	2292.19	1	2292.19	4.44	0.0798
B: Fuente-destino	3.11101	1	3.11101	0.01	0.9407
C: Bloque	945.721	2	472.861	0.92	0.4498
INTERACCIONES					
AB	2588.08	1	2588.08	5.01	0.0665
RESIDUAL	3099.36	6	516.56		
TOTAL (Corregido)	8928.46	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 6. Análisis de varianza de la radiación interceptada acumulada durante el ciclo completo para líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Cal	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	2148.03	1	2148.03	3.74	0.1013
B: Fuente-destino	20317.4	1	20317.4	35.36	0.001
C: Bloque	1879.16	2	939.578	1.64	0.2711
INTERACCIONES					
AB	2558.21	1	2558.21	4.45	0.0794
RESIDUAL	3447.17	6	574.529		
TOTAL (Corregido)	30350	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 7. Análisis de varianza del índice de área foliar crítico de líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	2.60224	1	2.60224	5.93	0.0507
B: Fuente-destino	0.01617	1	0.01617	0.04	0.8540
C: Bloque	5.67626	2	2.83813	6.47	0.0318
INTERACCIONES					
AB	0.520458	1	0.520458	1.19	0.3178
RESIDUAL	2.63087	6	0.438478		
TOTAL (Corregido)	11.446	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 8. Análisis de varianza de la eficiencia en el uso de la radiación en pre-antesis para las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.0984279	1	0.098428	0.46	0.5248
B: Fuente-destino	0.0165763	1	0.016576	0.08	0.7911
C: Bloque	1.37324	2	0.68662	3.18	0.1145
INTERACCIONES					
AB	0.0740727	1	0.074073	0.34	0.5795
RESIDUAL	1.29616	6			
TOTAL (Corregido)	2.85848	11	0.216026		

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 9. Análisis de varianza de la eficiencia en el uso de la radiación en post-antesis para las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.31997	1	0.31997	4.27	0.0843
B: Fuente-destino	0.0586461	1	0.0586461	0.78	0.4104
C: Bloque	0.890522	2	0.445261	5.94	0.0378
INTERACCIONES					
AB	0.0330015	1	0.0330015	0.44	0.5316
RESIDUAL	0.449558	6	0.0749264		
TOTAL (Corregido)	1.7517	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 10. Análisis de varianza de la eficiencia en el uso de la radiación para el ciclo completo para las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.234137	1	0.234137	4.8	0.0709
B: Fuente-destino	0.0020856	1	0.0020856	0.04	0.843
C: Bloque	0.400685	2	0.200342	4.11	0.0751
INTERACCIONES					
AB	0.00154587	1	0.00154587	0.03	0.8645
RESIDUAL	0.292472	6	0.0487453		
TOTAL (Corregido)	0.930925	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 11. Análisis de varianza de la eficiencia en el uso de la radiación entre las fases de pre-y post-antesis para las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, bajo manipulación de la relación fuente-destino y testigo entre pre- y post-antesis.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Fase	5.1431	1	5.1431	18.34	0.0008
B: Genotipo	0.386664	1	0.386664	1.38	0.2599
C: Fuente-destino	0.0687903	1	0.0687903	0.25	0.6281
D: Bloque	0.0825649	2	0.0412825	0.15	0.8645
INTERACCIONES					
AB	0.0317336	1	0.0317336	0.11	0.7416
AC	0.0064321	1	0.0064321	0.02	0.8818
BC	0.102979	1	0.102979	0.37	0.5543
ABC	0.00409509	1	0.00409509	0.01	0.9055
RESIDUAL	3.92691	14	0.280494		
TOTAL (Corregido)	9.75327	23			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 12. Análisis de varianza del índice de cosecha para el ciclo completo para las líneas de trigo +Lr19 y –Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	8.01E-07	1	8.01E-07	0.01	0.924
B: Fuente-destino	6.02083E-06	1	6.02083E-06	0.07	0.7942
C: Bloque	0.000655445	2	0.000327722	4.05	0.0771
INTERACCIONES					
AB	5.67675E-05	1	5.67675E-05	0.7	0.4345
RESIDUAL	0.000485768	6	8.09614E-05		
TOTAL (Corregido)	0.0012048	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 13. Análisis de varianza de la partición espiga-tallo en antesis para las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.00238854	1	0.00238854	7.42	0.0344
B: Fuente-destino	0.00315901	1	0.00315901	9.82	0.0202
C: Bloque	0.000249887	2	0.000124943	0.39	0.6941
INTERACCIONES					
AB	0.000287141	1	0.000287141	0.89	0.3813
RESIDUAL	0.00193099	6	0.000321832		
TOTAL (Corregido)	0.00801557	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 14. Análisis de varianza de la partición espiga-tallo post-antesis para las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.000267908	1	0.000267908	0.65	0.4509
B: Fuente-destino	0.000532001	1	0.000532001	1.29	0.2993
C: Bloque	0.00114841	2	0.000574207	1.39	0.3185
INTERACCIONES					
AB	3.16875E-05	1	3.16875E-05	0.08	0.7909
RESIDUAL	0.00247325	6	0.000412209		
TOTAL (Corregido)	0.00445326	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 15. Análisis de varianza de la tasa de crecimiento del cultivo en pre-antesis de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	3.86922	1	3.86922	0.44	0.5309
B: Fuente-destino	129.455	1	129.455	14.78	0.0085
C: Bloque	63.2415	2	31.6208	3.61	0.0934
INTERACCIONES					
AB	2.23431	1	2.23431	0.26	0.6315
RESIDUAL	52.538	6	8.75634		
TOTAL (Corregido)	251.338	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 16. Análisis de varianza de la tasa de crecimiento del cultivo en post-antesis de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	30.5443	1	30.5443	3.96	0.0939
B: Fuente-destino	7.11018	1	7.11018	0.92	0.3744
C: Bloque	96.186	2	48.093	6.23	0.0344
INTERACCIONES					
AB	6.73651	1	6.73651	0.87	0.3864
RESIDUAL	46.337	6	7.72284		
TOTAL (Corregido)	186.914	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 17. Análisis de varianza de la tasa de crecimiento del cultivo durante el ciclo completo de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	22.8225	1	22.8225	6.16	0.0476
B: Fuente-destino	24.7251	1	24.7251	6.68	0.0415
C: Bloque	26.8461	2	13.4231	3.62	0.0929
INTERACCIONES					
AB	0.82635	1	0.82635	0.22	0.6533
RESIDUAL	22.2193	6	3.70321		
TOTAL (Corregido)	97.4392	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 18. Análisis de varianza de la tasa de crecimiento del cultivo entre las fases de pre- y post-antesis de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A:Fase	5.69693	1	5.69693	0.32	0.5827
B:Genotipo	28.0779	1	28.0779	1.56	0.2322
C: Fuente-destino	37.9438	1	37.9438	2.11	0.1686
D:Bloque	6.22404	2	3.11202	0.17	0.843
INTERACCIONES					
AB	6.33557	1	6.33557	0.35	0.5625
AC	98.6217	1	98.6217	5.48	0.0346
BC	8.36502	1	8.36502	0.46	0.5066
ABC	0.60579	1	0.60579	0.03	0.8571
RESIDUAL	252.079	14	18.0056		
TOTAL (Corregido)	443.949	23			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 19. Análisis de varianza del número de granos por metro cuadrado de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	7.90563	1	7.90563	6.82	0.04
B: Fuente-destino	61.744	1	61.744	53.28	0.0003
C: Bloque	8.67755	2	4.33877	3.74	0.088
INTERACCIONES					
AB	0.124033	1	0.124033	0.11	0.7547
RESIDUAL	6.95305	6	1.15884		
TOTAL (Corregido)	85.4043	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 20. Análisis de varianza del número de espigas por metro cuadrado de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A:Genotipo	9197.64	1	9197.64	4.7	0.0733
B: Fuente-Destino	4755.66	1	4755.66	2.43	0.1700
C:Bloque	11223.7	2	5611.83	2.87	0.1336
INTERACCIONES					
AB	518,622	1	518.622	0.27	0.6251
RESIDUAL	11740.1	6	1956.69		
TOTAL (Corregido)	37435.7	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 21. Análisis de varianza del número de granos por espiga de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.563333	1	0.563333	0.18	0.6894
B: Fuente-Destino	89.6533	1	89.6533	28.02	0.0018
C: Bloque	2.40135	2	1.20068	0.38	0.7022
INTERACCIONES					
AB	1.41453	1	1.41453	0.44	0.5308
RESIDUAL	19.1967	6	3.19944		
TOTAL (Corregido)	113.229	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 22. Análisis de varianza del peso de mil granos de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.177804	1	0.177804	0.06	0.8148
B: Fuente-destino	6.01248	1	6.01248	2.03	0.2046
C: Bloque	3.63113	2	1.81556	0.61	0.5732
INTERACCIONES					
AB	0.263351	1	0.263351	0.09	0.7759
RESIDUAL	17.8145	6	2.96908		
TOTAL (Corregido)	27.8992	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 23. Análisis de varianza del peso de grano de la posición 1 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0,26025	1	0,26025	0,16	0,7067
B: Fuente-destino	104,265	1	104,265	0,62	0,4596
C: Bloque	349,467	2	174,733	10,46	0,0111
INTERACCIONES					
AB	0,165158	1	0,165158	0,10	0,7639
RESIDUAL	100,252	6	167,086		
TOTAL (Corregido)	464,399	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 24. Análisis de varianza del peso de grano de la posición 2 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0,0500521	1	0,0500521	0,02	0,8899
B: Fuente-destino	0,00091875	1	0,00091875	0,00	0,9850
C: Bloque	343,626	2	171,813	7,15	0,0258
INTERACCIONES					
AB	297505	1	297505	1,24	0,3083
RESIDUAL	14,41	6	240,166		
TOTAL (Corregido)	517,986	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 25. Análisis de varianza del peso de grano de la posición 3 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0,494427	1	0,494427	0,38	0,5612
B: Fuente-destino	0,0683728	1	0,0683728	0,05	0,8267
C: Bloque	113,935	2	569,674	4,36	0,0678
INTERACCIONES					
AB	427906	1	427906	3,27	0,1205
RESIDUAL	784,616	6	130,769		
TOTAL (Corregido)	240,815	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 26. Análisis de varianza del peso de grano de la posición 4 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	551431	1	551431	8,73	0,0255
B: Fuente-destino	0,0406935	1	0,0406935	0,06	0,8081
C: Bloque	586,385	2	293,193	46,42	0,0002
INTERACCIONES					
AB	394614	1	394614	6,25	0,0465
RESIDUAL	37,893	6	0,631551		
TOTAL (Corregido)	71,929	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 27. Análisis de varianza del peso de carpelo de la posición 1 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.000910021	1	0.000910021	0.24	0.6420
B: Fuente-destino	0.0623953	1	0.0623953	16.41	0.0067
C: Bloque	0.0945017	2	0.0472509	12.43	0.0074
INTERACCIONES					
AB	0.00284284	1	0.00284284	0.75	0.4204
RESIDUAL	0.022813	6	0.00380216		
TOTAL (Corregido)	0.183463	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 28. Análisis de varianza del peso de carpelo de la posición 2 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.000861908	1	0.000861908	0.24	0.6392
B: Fuente-destino	0.0322092	1	0.0322092	9.10	0.0235
C: Bloque	0.0578187	2	0.0289093	8.17	0.0194
INTERACCIONES					
AB	0.00370657	1	0.00370657	1.05	0.3456
RESIDUAL	0.021232	6	0.00353867		
TOTAL (Corregido)	0.115828	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 29. Análisis de varianza del peso de carpelo de la posición 3 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.000995541	1	0.000995541	2.23	0.1858
B: Fuente-destino	0.00185754	1	0.00185754	4.16	0.0874
C: Bloque	0.00169303	2	0.000846517	1.90	0.2298
INTERACCIONES					
AB	0.004215	1	0.004215	9.45	0.0218
RESIDUAL	0.00267614	6	0.000446024		
TOTAL (Corregido)	0.0114373	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 30. Análisis de varianza del peso de carpelo de la posición 4 dentro de la espiguilla de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Calc	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.000115941	1	0.000115941	0.65	0.4515
B: Fuente-destino	0.000685541	1	0.000685541	3.83	0.0980
C: Bloque	0.00108393	2	0.000541963	3.03	0.1232
INTERACCIONES					
AB	0.000131341	1	0.000131341	0.73	0.4245
RESIDUAL	0.00107354	6	0.000178923		
TOTAL (Corregido)	0.00309029	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.

ANEXO 31. Análisis de varianza de espiga en antesis de las líneas de trigo +Lr19 y -Lr19, sometidas a manipulación de la relación fuente-destino y testigo.

Fuente	Suma de cuadrados	GL	Cuadrado medio	F-Ratio	P-Valor
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: Genotipo	0.00195075	1	0.00195075	2.4	0.1725
B: Fuente-destino	0.0347979	1	0.0347979	42.76	0.0006
C: Bloque	0.00195836	2	0.000979178	1.2	0.3636
INTERACCIONES					
AB	0.000448963	1	0.000448963	0.55	0.4857
RESIDUAL	0.00488223	6	0.000813705		
TOTAL (Corregido)	0.0440382	11			

P < 0,05 indica diferencias significativas.