



LIMITANTES AL RENDIMIENTO EN TRIGO Y CEBADA

Gabriela L. Abeledo*; Román A. Serrago; Romina P. de San Celedonio;
Patricio J. Lo Valvo; Daniel J. Miralles

Cátedra de Cerealicultura, Departamento de Producción Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires,
Av. San Martín 4453, C1417DSE, Buenos Aires, Argentina.

*E-mail: abeledo@agro.uba.ar

Recibido: 21/05/2018

Aceptado: 29/06/2018

RESUMEN

Trigo pan y cebada cervecera son los principales cereales de invierno sembrados en Argentina, en consonancia con su relevancia a nivel mundial. Durante el último quinquenio, el rendimiento medio logrado a nivel productivo en Argentina ha sido para trigo de 2972 kg ha⁻¹ y para cebada de 3596 kg ha⁻¹, un -9% y +24% respecto al rendimiento medio mundial para el mismo período en cada cultivo. Desde 1960 a la actualidad, el aumento de rendimiento logrado en Argentina presentó una tasa de 32 kg ha⁻¹ año⁻¹ para trigo y de 51 kg ha⁻¹ año⁻¹ para cebada. Alrededor de un tercio del aumento de rendimiento logrado a campo estuvo dado por el progreso genético, en ambos cultivos, pero con fuertes variaciones a lo largo de los años. Tanto en trigo como en cebada el aumento de rendimiento por progreso genético estuvo asociado a un aumento en el número de granos m⁻², sin una tendencia definida en el peso de los granos. Las deficiencias nitrogenadas, las altas temperaturas, y los eventos de anegamiento son algunos de los estreses abióticos a los que están expuestos ambos cultivos en condiciones de campo. En el presente trabajo se describe el impacto de dichos estreses sobre la definición del rendimiento en trigo y cebada, en base a resultados propios obtenidos por los autores del presente trabajo. El número de granos logrados por m² fue el componente numérico que explicó el rendimiento independientemente de la especie y de la naturaleza del estrés. Dado que la definición del número de granos queda supeditada a la condición ambiental alrededor de anthesis, el uso de modelos de simulación es una herramienta para evaluar cuándo ocurrirá dicho evento.

Palabras claves: estrés abiótico, *Hordeum vulgare* L., número de granos, progreso genético, *Triticum aestivum* L.

GRAIN YIELD DEFINITION UNDER ENVIRONMENTAL RESTRICTIONS

ABSTRACT

Bread wheat and malting barley are the main winter cereals sown in Argentina, in line with its worldwide relevance. During the last five years, the average grain yield achieved in Argentina has been 2972 kg ha⁻¹ for wheat and 3596 kg ha⁻¹ for barley, -9% and +24% relative to worldwide average grain yield for the same period. Yield increase achieved in Argentina from 1960 to the present time presented a rate of 32 kg ha⁻¹ year⁻¹ for wheat and 51 kg ha⁻¹ year⁻¹ for barley. About one third of the yield increase achieved in the field was explained by genetic progress, in both crops, but with strong variability over the years. The increase in grain yield due to genetic progress was associated with an increase in grain number m⁻² in both wheat and barley, without a clear trend in weight grain. Nitrogenous deficiencies, high temperatures periods, and waterlogging events are some of the main abiotic stresses to which both crops are exposed under field conditions. In this work we described the impact of these stresses on the definition of grain yield in wheat and barley crops, based on results achieved by the authors of the present work. The number of grains per m² was the main numerical component that explained grain yield variations, independently of the species and the nature of the stress. The number of grains per m² is defined around anthesis, and the use of simulation models is a tool to evaluate when anthesis date will occur.

Key words: abiotic stress, *Hordeum vulgare* L., grain number, genetic progress, *Triticum aestivum* L.

RELEVANCIA DE TRIGO Y CEBADA CERVECERA COMO CULTIVOS

Los cereales han sido tradicionalmente cultivos altamente relevantes en la alimentación humana. Trigo aporta un 26,3 % de la producción mundial de cereales, mientras que cebada contribuye con un 5,1 % (FAO, 2017). En Argentina, trigo es el cereal invernal de mayor importancia por área y volumen de producción, seguido por la cebada cervecera (FAO, 2017). Durante el último quinquenio (2012-2016), el aporte de Argentina a la producción mundial fue de 1,9 % para trigo y de 3,0 % para cebada (FAO, 2017). En ambos cultivos, las variaciones entre años en los volúmenes de producción de Argentina presen-

taron una estrecha asociación con las variaciones en rendimiento (Fig. 1). Las variaciones en los niveles de producción presentaron una respuesta errática con el área cosechada en el caso de trigo pero una respuesta lineal y positiva en cebada (Fig. 1), consecuencia ello de la expansión que ha presentado este cultivo en los últimos años en Región Pampeana (Abeledo y Miralles, 2011).

La evolución de los rendimientos logrados a nivel productivo a lo largo del período 1961-2016 en Argentina mostró distintas tendencias entre trigo y cebada. En el caso de trigo, la evolución de los rendimientos presentó una ganancia constante a lo largo de los años, con un rendimiento promedio en el quinquenio

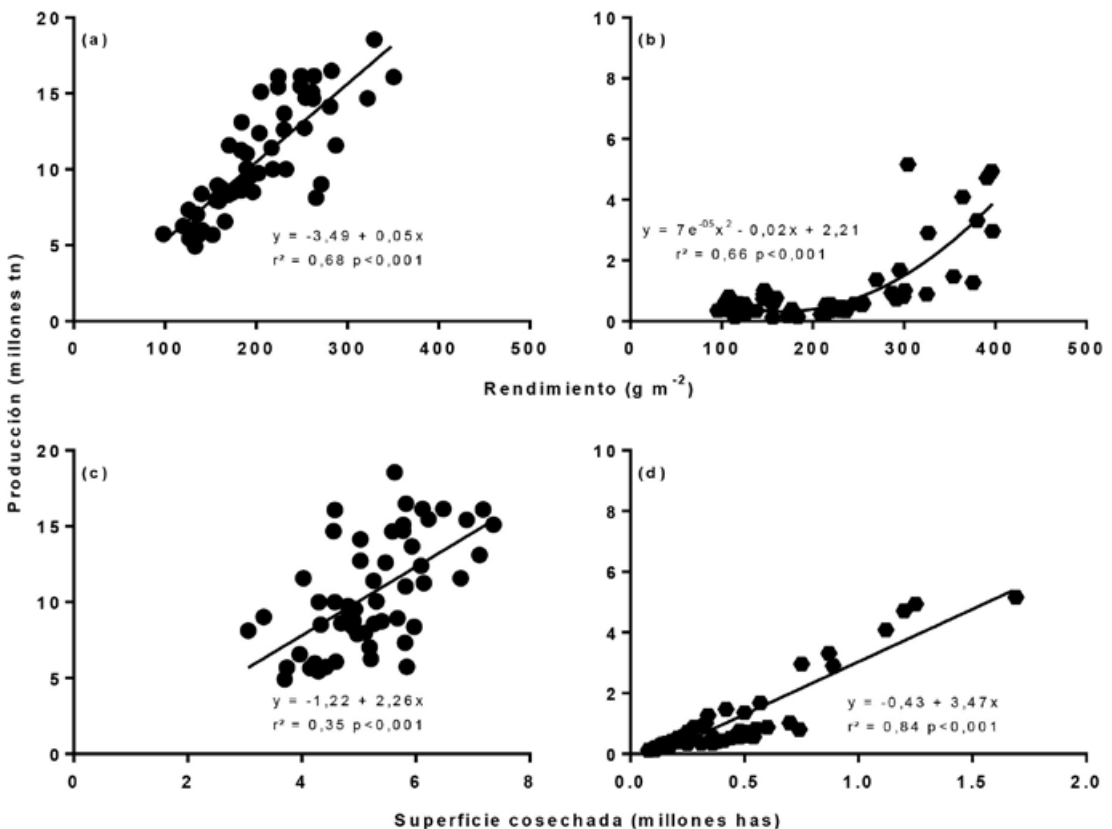


Figura 1. Relación para Argentina entre el volumen de producción y el rendimiento (a, b) y la superficie cosechada (c, d) en el período 1961-2016 para trigo (a, c) y cebada (b, d). Las líneas llenas representan el ajuste del análisis de regresión. Datos adaptados de FAO (2017). Nota: para facilitar la lectura de los datos, los ejes de volumen de producción y de superficie cosechada presentan distinta escala entre trigo y cebada.

1961-1965 de 1510 kg ha⁻¹ versus 2972 kg ha⁻¹ para el quinquenio 2012-2016, representando ello una tasa de ganancia anual de rendimiento de 32 kg ha⁻¹ año⁻¹. En cebada, los rendimientos logrados se mantuvieron constantes hasta la década de 1980 en ca. 1250 kg ha⁻¹, para luego a partir de allí aumentar a una tasa de 62 kg ha⁻¹ año⁻¹ hasta alcanzar durante el último quinquenio un rendimiento medio de 3596 kg ha⁻¹ (Fig. 2). En términos relativos, la tasa anual de aumento de rendimiento en Argentina fue de 1,58 % año⁻¹ para trigo y de 2,88 % año⁻¹ para cebada (calculada como la pendiente de la regresión lineal entre el rendimiento medio de cada año y el rendimiento promedio general en función de los años). La dinámica de rendimiento en ambos cultivos determinó que hasta ca. 1980 trigo siempre presentó un rendimiento superior a cebada (media nacional), tendiendo de allí en adelante a revertirse la tendencia (Fig. 3).

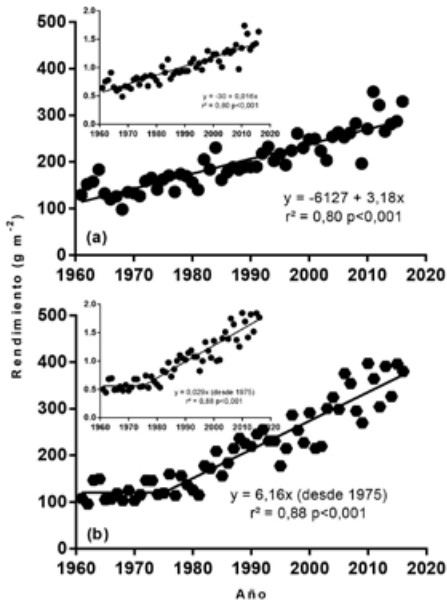


Figura 2. Rendimiento medio logrado a nivel productivo en Argentina en el período 1961-2016 para trigo (a) y cebada (b). Los *inset* muestran la evolución de los rendimientos en términos relativos respecto al rendimiento medio para cada cultivo en el período 1961-2016. Las líneas llenas representan el ajuste del análisis de regresión. Datos adaptados de FAO (2017).

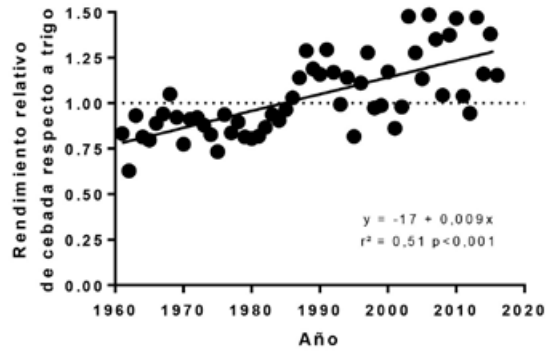


Figura 3. Rendimiento logrado a nivel productivo en Argentina de cebada versus trigo en el período 1961-2016. La línea llena representa el ajuste del análisis de regresión. La línea de puntos representa $Y=1$ Datos adaptados de FAO (2017).

El aumento de los rendimientos logrados a campo es producto de la mejora en las prácticas agronómicas, de la mejora genética y de su interacción (Slafer *et al.*, 1994). Un aspecto adicional a considerar es que la superficie destinada al cultivo de cebada en Argentina se incrementó marcadamente durante los últimos veinte años, debido a la expansión geográfica del cultivo dentro de Región Pampeana en particular en zonas ambientalmente contrastantes: (i) una caracterizada por restricciones hídricas de severas a moderadas (sudoeste bonaerense), y (ii) otra definida como de alta potencialidad (sudeste bonaerense) (Abeledo y Miralles, 2011). Una estrategia para analizar el efecto del mejoramiento genético sobre el aumento de rendimiento es hacer crecer al unísono, en el mismo sitio y bajo las mismas condiciones de manejo, cultivares liberados al mercado en distintos años (Slafer y Andrade, 1989). Un aspecto importante a mencionar es que los resultados de estos ensayos corresponden a condiciones de rendimiento potencial (i.e. un cultivo creciendo sin limitaciones hídrico-nutricionales y sin efecto de adversidades bióticas; Evans y Fischer, 1999). En base a esta estrategia, diferentes trabajos analizaron el impacto del mejoramiento genético sobre el rendimiento en trigo (Calderini *et al.*, 1995; Lo Valvo *et al.*, 2018) y en cebada (Abeledo *et al.*, 2003; Gi-

ménez, 2017) en Argentina. Para el caso de trigo, Calderini *et al.* (1995) evaluaron una serie histórica correspondiente al período 1920-1990 y encontraron que el progreso genético fue de $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ($0,96 \% \text{ año}^{-1}$) (Fig. 4; Tabla 1). Posteriormente Lo Valvo *et al.* (2018) ampliaron el período en estudio a 1918-2011 y hallaron que la evolución del rendimiento a causa del mejoramiento genético presentó tres fases: (i) una primer fase correspondiente a los años 1918-1944 en la que la tasa de aumento de rendimiento fue muy baja ($0,8 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; $0,02 \% \text{ año}^{-1}$), (ii) una segunda fase con aumento lineal y positivo del rendimiento ($51 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; $1,17 \% \text{ año}^{-1}$), y (iii) una tercer y última fase con nuevamente baja tasa de aumento de rendimiento ($14 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; $0,18 \% \text{ año}^{-1}$) (Fig. 4; Tabla 1). De forma tal que para el período central en el cual los estudios de Calderini *et al.* (1995) y de Lo Valvo *et al.* (2018) se solapan, ambos describen tasas de aumento de rendimiento de ca. $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ($1,06 \% \text{ año}^{-1}$; Tabla 1); sin embargo, en los últimos 15 años el progreso genético de trigo en Argentina fue muy pobre, con ganancias menores al $0,2 \% \text{ año}^{-1}$, y comparable a la obtenida en los últimos 30 años ($0,1 \% \text{ año}^{-1}$) en sorgo, un

cereal de menor relevancia productiva a nivel nacional (Gizzi y Gambin, 2016). En cebada, Abeledo *et al.* (2003) observó que el proceso de mejora genética no modificó el rendimiento durante 1944-1970, obteniéndose a partir de allí un progreso genético de $41 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ($0,72 \% \text{ año}^{-1}$) (Fig. 4; Tabla 1). En un estudio reciente, y ampliando el análisis para el período 1931-2007, el progreso genético en rendimiento para cebada en Argentina fue en promedio de $37 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ($0,67 \% \text{ año}^{-1}$), pero a partir de 1990 la tasa alcanzó valores de $115 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ($2,1 \% \text{ año}^{-1}$) (análisis del rango de rendimientos máximos a partir de Giménez, 2017) (Fig. 4; Tabla 1). Estos resultados demuestran que el progreso genético en el cultivo de cebada en Argentina en los últimos años fue de casi 10 veces mayor que el observado en trigo.

Es posible preguntarse qué proporción de la ganancia de rendimiento lograda a campo puede ser adjudicada al progreso genético. De la comparación de los rendimientos medios de Argentina a nivel productivo (FAO, 2017) y los obtenidos en condiciones potenciales en estudios de progreso genético (para trigo: Calderini *et al.*, 1995; Lo Valvo *et al.*,

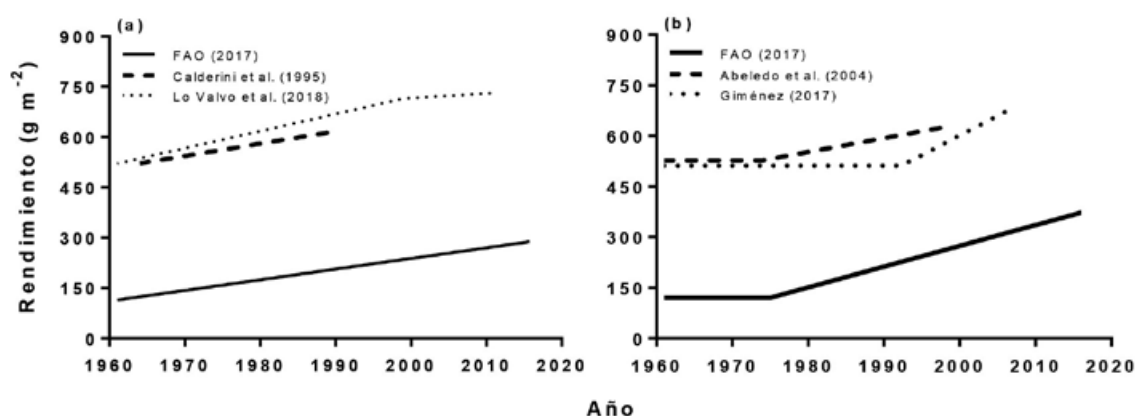


Figura 4. Rendimiento medio logrado a nivel productivo en Argentina en el período 1961-2016 (FAO, 2017) y en trabajos en los que se analizó el efecto del mejoramiento genético sobre el rendimiento para trigo (a) y cebada (b). Las líneas llenas representan el ajuste de regresión, que se detallan en la Tabla 1. Datos adaptados de FAO (2017), Calderini *et al.* (1995), Abeledo *et al.* (2003), Giménez (2017) y Lo Valvo *et al.* (2018).

Tabla 1. Progreso genético (PrG) absoluto y relativo para trigo y cebada en Argentina, estimado a través de diferentes fuentes.

Cultivo	Fuente	Período	PrG absoluto (kg ha ⁻¹ año ⁻¹)	PrG relativo (% año ⁻¹)
Trigo	Calderini <i>et al.</i> (1995)	1964-1990	50	0,96
	Lo Valvo <i>et al.</i> (2017)	1918-1944	0,80	0,02
		1944-1999	51	1,17
		1999-2011	14	0,18
Cebada	Abeledo <i>et al.</i> (2003)	1944-1970	ns ^(*)	ns
		1970-1999	41	0,72
	Adaptado de Giménez (2017)	1961-1992	ns ^(*)	ns
		1992-2007	115	2,10
		1961-2007	37	0,67

(*)ns, no significativo ($p > 0,10$)

2017; para cebada: Abeledo *et al.*, 2003; Giménez, 2017), surge que tanto en trigo como en cebada ha habido un fuerte paralelismo entre ambos grupos de datos. Ello implica que un avance en el progreso genético conllevó un avance en los rendimientos logrados a nivel productivo. Sin embargo, la magnitud del aporte del proceso de mejoramiento genético al rendimiento productivo difirió entre cultivos y entre períodos. En el caso de trigo, durante el período 1961-1999 alrededor de dos tercios del rendimiento logrado a campo podría ser explicado por el progreso genético, pero a partir de 1999 esa proporción se redujo a una décima parte (proporción calculada como el cociente entre la tasa de rendimiento relativo a campo y la tasa de progreso genético relativa; Slafer y Andrade, 1991) (Fig. 4). En el caso de cebada, hasta 1990 el aporte del progreso genético al rendimiento logrado a campo representó alrededor de un tercio, mientras que a partir de 1990 representó dos tercios (Fig. 4). De forma tal que trigo y cebada mostraron tendencias contrapuestas en el impacto del progreso genético sobre los rendimientos a nivel productivo: alto impacto en trigo del progreso genético en la etapa intermedio-inicial del período en estudio y menor impacto en los últimos años y a la inversa en cebada.

PERÍODO CRÍTICO PARA LA DEFINICIÓN DEL RENDIMIENTO POTENCIAL

El rendimiento es un carácter complejo cuyo análisis se simplifica si se lo desglosa en elementos que lo componen. El rendimiento puede ser desglosado en dos grandes componentes numéricos: el número de granos por unidad de superficie y el peso de los granos; de forma tal que:

$$R = NG \times PG$$

donde R es el rendimiento (g m⁻²), NG el número de granos a madurez por unidad de superficie (número de granos granos m⁻²), y PG el peso promedio de los granos (g). El número de granos m⁻² es el principal componente numérico que explica las variaciones en rendimiento tanto en trigo como en cebada (Slafer *et al.*, 2003; Miralles *et al.*, 2011). El peso de los granos es un componente numérico que presenta un grado de variación sensiblemente menor que el número de granos m⁻² (Sadras, 2007). A su vez, el número de granos puede ser desglosado en subcomponentes que lo definen:

$$NG = N_{PL} \times N_{ESP} \times NG_{ESP}$$

donde NG el número de granos a madurez por unidad de superficie (granos m⁻²), N_{PL} es el

número de plantas por m^2 ($pl\ m^{-2}$), N_{ESP} es el número de espigas por planta ($granos\ esp^{-1}$), y NG_{ESP} es el número de granos por espiga ($granos\ esp^{-1}$). Los subcomponentes que conforman el número de granos m^{-2} se definen en forma sucesiva en distintos momentos ontogénicos del ciclo de cada cultivo. La magnitud del subcomponente a definirse depende de la relación entre la disponibilidad ambiental de recursos y la demanda de recursos por parte del cultivo durante el momento ontogénico en el que tiene lugar su definición. De forma tal que el impacto de la disponibilidad de recursos sobre la definición del número de granos no es igual a lo largo de todo el ciclo del cultivo, depende del período ontogénico que atraviese el cultivo. Una estrategia para determinar cuál es el período intrínseco del cultivo de mayor sensibilidad a la definición del número de granos por m^2 es analizar la generación del rendimiento en cultivos creciendo ante condiciones potenciales (i.e. sin limitaciones hídrico-nutricionales ni presencia de adversidades bióticas). En el caso del cultivo de trigo se determinó que el período alrededor de antesis (desde los 20 días previos a antesis hasta los 10 días posteriores a antesis) es crítico en definir la cantidad de granos establecidos por m^2 . Reducciones en la captura de radiación por parte del cultivo durante dicho período provoca reducciones en la cantidad de granos logrados (Fischer, 1985). En cebada cervecera, el período crítico para la definición del número de granos fue identificado ca. 30 días previos a antesis (Arisnaba-

rreta y Miralles, 2008). Vale aclarar que en cebada la antesis antecede al estadio de espigazón y se identifica con la aparición de las aristas de la espiga 3-4 cm por sobre la vaina de la hoja bandera; Fernández-Gómez y Wilson, 2012).

RELACIÓN FUENTE: DESTINO Y SU EFECTO A CAUSA DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO

Desde etapas tempranas del ciclo hasta la cosecha de los cultivos de trigo y cebada ocurren diferentes eventos de crecimiento y desarrollo que determinan el rol que cumplen los diferentes órganos de la planta. Estos dos cultivos están constituidos por órganos encargados de abastecer de azúcares (fuente) a diferentes órganos que son demandantes (destinos) en diferentes momentos del ciclo de los cultivos. En este sentido, podemos encontrar diferencias en los roles (fuente o destino) que cumple el mismo órgano dependiendo del estado ontogénico (Tabla 2). En las diferentes etapas del cultivo, los órganos que actúan como destinos demandan asimilados con distinta "fuerza" y cada órgano ocupa una posición distinta en este ranking de prioridad de asimilados que determinarán las limitaciones por parte del cultivo en cada momento de su ciclo.

En la literatura encontramos innumerables trabajos que abordaron las limitaciones impuestas al rendimiento de los cultivos de trigo

Tabla 2. Rol como fuente o destino de diferentes órganos durante el ciclo de los cultivos de trigo y cebada.

Estado ontogénico	Fuente	Destino
Germinación-Emergencia	Reservas almacenadas en el endosperma durante su desarrollo en la planta madre.	Crecimiento del embrión y la radícula.
Emergencia-Iniciación foliar	Sistema radical provee de recursos edáficos.	Desarrollo y crecimiento del canopeo.
Iniciación Foliar-Antesis	Sistema radical y el área foliar establecida por los cultivos.	Crecimiento de estructuras reproductivas, tallos y macollos.
Antesis-Madurez fisiológica	Canopeo generado hasta floración y carbohidratos almacenados en los tallos.	Peso de los granos.

y cebada (limitaciones por fuente, por destinos o co-limitación) (Ma *et al.*, 1990; Slafer y Savin, 1994; Kruk *et al.*, 1997; Borrás *et al.*, 2004; Lo Valvo, 2017). La manera más sencilla para estos análisis, tanto por su facilidad para imponer los tratamientos como en la prolijidad de los datos colectados, es a través de manipulaciones en la relación fuente:destino (desespiguillados como estrategia para incrementar la relación fuente:destino, defoliados o sombreos como estrategia para reducirla) durante el llenado de los granos y su efecto sobre el peso de grano. Los resultados encontrados en la literatura para el cultivo de trigo son diversos y en algunos casos contradictorios. Sin embargo, la mayor proporción de las evidencias publicadas acerca de este aspecto (Jenner y Rathjen, 1978; Slafer y Andrade, 1991; Slafer y Savin, 1994; Kruk *et al.*, 1997; Borrás *et al.*, 2004; Beed *et al.*, 2007) concluyen que el trigo es un cultivo principalmente limitado por destinos o levemente co-limitado por fuente y por destinos.

Como fue expuesto anteriormente, el objetivo del mejoramiento en trigo ha sido incrementar el rendimiento principalmente a través de aumentos en el número de granos. En el caso de los trigos en Argentina, Lo Valvo *et al.* (2018) mostraron recientemente que el mejoramiento local ha priorizado el incremento en el número de granos por unidad de área, mientras que la capacidad de la fuente (medida como la biomasa aérea) no sufrió grandes cambios. Por lo tanto, y a partir de estos resultados, era posible especular que los cultivares modernos de trigo presentarían mayores limitaciones en la fuente disponible por grano fijado durante el llenado de grano respecto de los cultivares antiguos. Para contestar esta especulación Lo Valvo (2017) realizó diferentes manipulaciones en el cultivo de trigo con el objetivo de modificar la relación fuente:destino utilizando cultivares liberados en diferentes décadas en el mercado local. La modificación de la relación fuente:destino consistió en: (i) control, (ii) defoliado total (remoción de la totalidad de

las hojas), y (iii) desespiguillado (remoción del 50% de las espiguillas de cada espiga de forma transversal a la espiga). Los tratamientos (ii) y (iii) fueron realizados a los 10 días post-antesis de cada uno de los cultivares. La respuesta de los cultivares se analizó clasificándolos en: antiguos (liberados al mercado previo a 1940), intermedios (1941-1998), y modernos (posteriores a 1999). Cuando se observó la respuesta al tratamiento de desespiguillado (incremento de la relación fuente:destino) o al tratamiento de defoliación total (disminución de la relación fuente:destino), se encontró que los cultivares modernos tuvieron una respuesta cercana al 20% en el peso de los granos cuando su relación fuente:destino fue modificada, con variaciones significativas menores en los cultivares intermedios (menor al 15%) y antiguos (menor al 10%) (Fig. 5). Por lo tanto, los cultivares modernos liberados en Argentina se encuentran con un mayor grado de limitación por fuentes, respecto a los cultivares antiguos e intermedios (Lo Valvo, 2017).

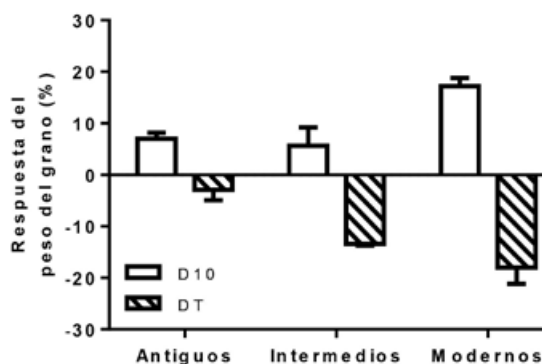


Figura 5. Respuesta del peso del grano (%) a tratamientos de desespiguillado (aumento de la relación fuente:destino por desespiguillado al 50% a los 10 días después de antesis, D10) y de defoliado total (disminución de la relación fuente:destino por remoción total de las hojas a los 10 días después de antesis, DT) en cultivares antiguos (liberados al mercado previo a 1940), intermedios (entre 1941-1998) y modernos (posteriores a 1999) de trigo en Argentina. Las barras indican un error estándar. Datos tomados de Lo Valvo (2017).

DEFINICIÓN DEL RENDIMIENTO ANTE RESTRICCIONES AMBIENTALES

En condiciones de campo es frecuente que los cultivos de trigo y cebada se encuentren expuestos a condiciones de estrés sea a lo largo de todo su ciclo o, al menos, en algún período en particular. Por estrés abiótico se entiende a aquella condición ambiental que restringe el crecimiento del cultivo y su rendimiento por debajo del óptimo (Cramer *et al.*, 2011). Ejemplos de estreses abióticos que restringen la definición del rendimiento son deficiencia hídrica, anegamiento, salinidad, deficiencia nutricional, altas temperaturas, heladas. La deficiencia hídrica es el principal estrés abiótico que limita la producción de trigo y cebada en la Región Pampeana (Satorre y Slafer, 1999) y su impacto sobre el rendimiento ha sido tradicionalmente estudiado (e.g. Passioura, 1977; Fischer y Maurer, 1978). En los últimos años ha habido en la literatura un creciente número de publicaciones sobre el efecto de los estreses abióticos sobre los sistemas biológicos (Cramer *et al.*, 2011), dado que se proyecta que la producción de los principales cultivos de granos a nivel mundial (arroz, maíz, soja, trigo) disminuirá a futuro como consecuencia de una reducción en el área cultivable, y del aumento de la intensidad y frecuencia de estreses abióticos como producto del calentamiento global (Lobell *et al.*, 2011).

La respuesta de las plantas al estrés responde a diferentes mecanismos: (a) estrés como la sequía, la salinidad, y las altas temperaturas provocan deshidratación a nivel celular y el mecanismo de respuesta de las plantas frente a dichos estreses involucra el transporte de agua (activación de acuaporinas, acumulación de iones en la vacuola) (Bohnert y Sheveleva, 1992; Maurel *et al.*, 2008), (b) otra respuesta frente al estrés incluye la síntesis de moléculas protectoras (e.g. heat shock protein; Schlesinger, 1990; Feder y Hofmann, 1999) y osmolitos (e.g. prolina; Handa *et al.*, 1986; Hare y Cress, 1997), así como

(c) la síntesis de especies reactivas al oxígeno (reactive oxygen species, ROS; Alscher *et al.*, 1997; Gill y Tuteja, 2010) con oxidantes tales como flavonoides y compuestos fenólicos (Chalker-Scott, 1999; Munné-Bosch, 2005), y enzimas tales como la superóxido dismutasa (SOD) (Bowler *et al.*, 1992; Alscher *et al.*, 2002). Es decir que a nivel fisiológico la respuesta de las plantas frente al estrés es diverso cuando se lo analiza a nivel celular. La pregunta a respondernos en el contexto del presente trabajo es cuan diversa es la respuesta de las plantas frente al estrés a escala de cultivo teniendo en cuenta la definición del rendimiento en función de sus componentes numéricos (número de granos m^{-2} y peso de los granos). Para ello, se procedió a analizar el efecto de estreses tan diversos como el estrés por alta temperatura, por anegamiento y por deficiencia nitrogenada sobre los componentes numéricos del rendimiento, partiendo de datos de García *et al.* (2015), de San Celedonio *et al.* (2014) y Mignone (2006), respectivamente. El estrés por alta temperatura (ca. $+3,9$ °C por sobre la temperatura ambiente nocturna) fue impuesto desde mediados de encañazón (tercer nudo) hasta 10 días después de antesis, a través de cámaras portátiles de polietileno ubicadas sobre el cultivo y con control de temperatura a través de una resistencia con sensor de temperatura conectada a un calientador (García *et al.*, 2015; dos años experimentales). El estrés por anegamiento abarcó períodos sucesivos de 20 días de anegamiento (ca. 1 cm de agua por sobre la superficie del suelo) a lo largo del ciclo del cultivo: (i) control sin anegamiento, (ii) anegado de 1 a 4 hojas aparecidas en el vástago principal, (iii) de 4 a 7 hojas, (iv) de 7 a 10 hojas, (v) de 10 hojas a antesis, (vi) de antesis a madurez fisiológica, y (vii) control sin anegar (de San Celedonio *et al.*, 2014; dos años experimentales, en macetas asumiendo una densidad de plantas equivalente a 200 $pl\ m^{-2}$). El estrés por nitrógeno fue evaluado considerando disponibilidades de nitrógeno en suelo a siembra de baja (50-70 $kg\ ha^{-1}$) y

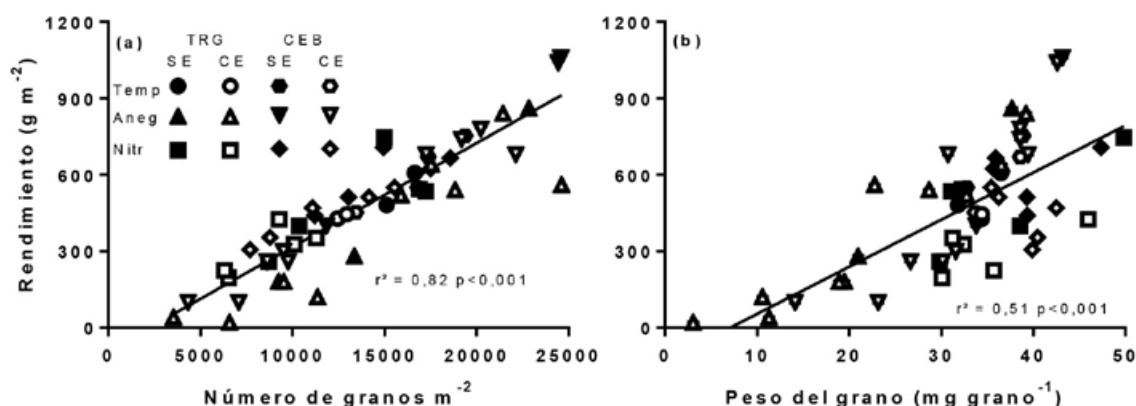


Figura 6. Relación entre el rendimiento logrado y el número de granos por m² (a), y el peso de los granos (b), en trigo (TRG) y cebada (CEB) ante condiciones control (sin estrés, SE) y con estrés (CE) por alta temperatura (Temp), por anegamiento (Aneg) y por deficiencia nitrogenada (Nitr). Las líneas llenas representan el ajuste del análisis de regresión. Datos tomados de García *et al.* (2015), de San Celedonio *et al.* (2014), y Mignone (2006).

alta (160-180 kg ha⁻¹) disponibilidad (Mignone, 2006; dos años experimentales). Dentro de cada grupo de ensayos (García *et al.*, 2015; de San Celedonio *et al.*, 2014; Mignone, 2006), los cultivos de trigo y cebada fueron sembrados en la misma fecha y densidad, y presentaban entre sí similar fecha a antesis y potencialidad de rendimiento. Los resultados relevados de dichos trabajos muestran que la reducción del rendimiento a causa del estrés fue explicada por un menor número de granos logrados por m⁻² más que por variaciones en el peso de los granos (Fig. 6), indepen-

dientemente de la especie y del tipo y momento de imposición del estrés.

El subcomponente explicativo de las variaciones en el número de granos dependió del factor especie y fue independiente del tipo de estrés. Ante cualquier estrés, las caídas en el número de granos logrados por m² en trigo fueron principalmente explicadas por variaciones en el número de granos logrados por espiga, mientras que en cebada las caídas en el número de granos por m² se debieron a variaciones en la cantidad de espigas por m² (Fig. 7).

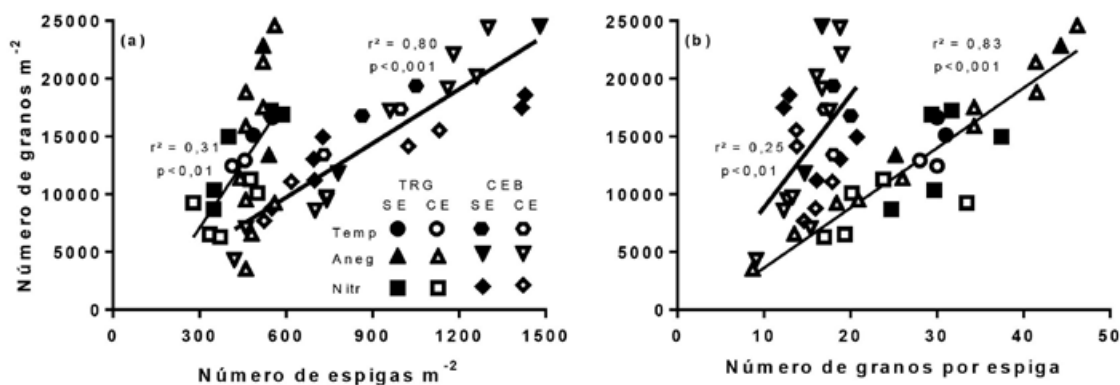


Figura 7. Relación entre el número de granos por m² y el número de espigas por m² (a), y el número de granos por espiga (b), en trigo (TRG) y cebada (CEB) ante condiciones control (sin estrés, SE) y con estrés (CE) por alta temperatura (Temp), por anegamiento (Aneg) y por deficiencia nitrogenada (Nitr). Las líneas llenas representan el ajuste del análisis de regresión para trigo (línea fina) y cebada (línea gruesa). Datos tomados de García *et al.* (2015), de San Celedonio *et al.* (2014), y Mignone (2006).

¿CÓMO OPTIMIZAR LA UBICACIÓN DEL DÍA DE ANTESIS?

El número de granos es el componente numérico que explica el rendimiento sea ante condiciones potenciales o ante condiciones de estrés, e independientemente de la naturaleza del estrés (Fig. 6). Dado que la definición del número de granos queda supeditada a la condición ambiental alrededor de antesis, optimizar la ubicación del día de antesis constituye una de las premisas al definir prácticas de manejo tales como la elección de la fecha de siembra y del cultivar (de trigo o cebada) a utilizar en un plantío productivo, por definir cuándo transcurrirá el período crítico de cada cultivo y las condiciones bajo las cuales tendrá lugar el llenado de los granos. A tal efecto, el uso de modelos de simulación es una estrategia para evaluar cuándo ocurrirá antesis. Algunos de esos modelos incluyen una caracterización de la fenología de los cultivares en estudio, lo cual permite calcular la fecha de siembra en función de la fecha de floración o de espigazón objetivo. Los modelos CRONOS® (<http://cronos.agro.uba.ar/>; Alzueta *et al.*, 2014) son un ejemplo de estos modelos, los cuales se caracterizan por su practicidad y sencillez de uso. Los modelos CRONOS® son un grupo de modelos de simulación conformados por un software on-line en el cual los usuarios deben elegir la especie con la que trabajarán, el cultivar y el sitio (dentro de Región Pampeana). En función de una fecha de siembra propuesta, el modelo arrojará como variable respuesta la fecha de antesis media esperada. Dichos modelos también permiten predecir el momento de ocurrencia, tanto en días calendarios como en unidades térmicas, de otros eventos ontogénicos (emergencia, madurez) así como la probabilidad de riesgo de heladas de distinta intensidad en antesis y la probabilidad de golpes de calor durante el llenado de los granos. Los modelos CRONOS® para trigo y para cebada se fundamentan en la respuesta que presentan los distintos cultivares a la temperatura y al fotoperíodo, como factores reguladores del desarrollo del cultivo (Alzueta *et al.*, 2014).

CONCLUSIONES

Trigo y cebada son los principales cultivos de invierno en Argentina y relevantes también como cultivos a nivel mundial. A lo largo del presente trabajo se han presentado algunos de los principales resultados derivados de trabajos realizados dentro de la Cátedra de Cerealicultura de la Facultad de Agronomía UBA en trigo y cebada. El impacto del mejoramiento genético sobre la evolución de los rendimientos logrados a nivel productivo en Argentina durante el período 1961-2016 difirió entre especies; con alto impacto para trigo en la etapa intermedio-inicial del período en estudio y bajo impacto en los últimos años, presentándose para cebada un comportamiento opuesto. Los aumentos en rendimiento asociados al mejoramiento genético fueron explicados por un aumento en el número de granos logrados. La ocurrencia de altas temperaturas, eventos de anegamiento y deficiencias nutricionales son estreses frecuentes a los que se encuentran expuestos los cultivos de trigo y cebada en condiciones de campo. Dichos estreses provocan cambios diversos a nivel celular; sin embargo, a nivel de cultivo el impacto de cada uno de dichos estreses confluyó en un menor rendimiento por menor número de granos establecidos, independientemente de la naturaleza del estrés y de la especie. Sin embargo, el subcomponente numérico que definió al número de granos por m² difirió entre especies cuando fueron expuestas a distintos estreses. Trigo dependió fuertemente del número de granos logrados por espiga, mientras que en cebada los cambios en el número de granos por unidad de área como consecuencia de un estrés dependió de variaciones en el número de espigas logradas por m². El uso de modelos de simulación es una herramienta para analizar la ubicación del día de antesis, período en el cual se define el número de granos logrado por m² en ambas especies.

REFERENCIAS

- Abeledo, L.G.; D.F. Calderini and G.A. Slafer. 2003. Genetic improvement of barley yield potential and its physiological determinants in Argentina (1944-1998). *Euphytica* 130: 325-334.
- Abeledo, L.G. y D.M. Miralles. 2011. ¿Qué cambios presentaron en los últimos años los sistemas de producción de trigo y cebada en Argentina? En: *Sistemas de Producción de Trigo y Cebada: Decisiones de manejo en base a conceptos ecofisiológicos para optimizar el rendimiento, la calidad y el uso de los recursos*. Eds. Valle S., Lizana C., Calderini D., Universidad de Valdivia - CYTED, Valdivia, Chile. Pp. 39-54. <http://www.metrice.udl.cat/es/>
- Alscher, R.G.; J.L. Donahue and C.L. Cramer. 1997. Reactive oxygen species and antioxidants: Relationships in green cells. *Physiologia Plantarum* 100: 224-233.
- Alscher, R.G.; N. Erturk and L.S. Heath. 2002. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany* 53: 1331-1341.
- Alzueta, I.; S. Arisnabarreta; L.G. Abeledo and D.J. Miralles. 2014. A simple model to predict phenology in malting barley based on cultivar thermo-photoperiodic response. *Computers and Electronics in Agriculture* 107: 8-19.
- Arisnabarreta, S. and D.J. Miralles. 2008. Critical period for grain number establishment of near isogenic lines of two- and six-rowed barley. *Field Crops Research* 107: 196-202.
- Beed, F.D.; N.D. Paveley and R. Sylvester-Bradley. 2007. Predictability of wheat growth and yield in light-limited conditions. *The Journal of Agricultural Science* 145: 63-79.
- Bohnert, H.J. and E. Sheveleva. 1992. Plant stress adaptations - making metabolism move. *Current Opinion in Plant Biology* 1: 267-274.
- Borrás, L.; G.A. Slafer and M.E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86: 131-146.
- Bowler, C.; M.V. Montagu y D. Inze. 1992. Superoxide Dismutase and Stress Tolerance. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43: 83-116.
- Calderini, D.F.; M.F. Dreccer and G.A. Slafer. 1995. Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and latest trends. *Plant Breeding* 114: 108-112.
- Chalker-Scott, L. 1999. Environmental Significance of Anthocyanins in Plant Stress Responses. *Photochemistry and Photobiology* 70: 1-9.
- Cramer, G.R.; K. Urano; S. Delrot; M. Pezzotti y K. Shinozaki. 2011. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. *BMC Plant Biology* 11: 163-177.

- de San Celedonio, R.P.; L.G. Abeledo and D.J. Miralles. 2014. Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant and Soil* 378: 265-277.
- Evans, L.T. and R.A. Fischer. 1999. Yield potential: its definition, measurement, and significance. *Crop Science* 39: 1544-1551.
- FAO, 2017. FAOSTAT. www.fao.org/faostat/ Verificado febrero 2017.
- Feder, M.E. and G.E. Hofmann. 1999. Heat-Shock Proteins, Molecular Chaperones, and The Stress Response: Evolutionary and Ecological Physiology. *Annual Review of Physiology* 61: 243-282.
- Fernández-Gómez, J. and Z.A. Wilson. 2012. Non-destructive staging of barley reproductive development for molecular analysis based upon external morphology. *Journal of Experimental Botany* 63: 4085-4094.
- Fischer, R.A. and Maurer R. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research* 29: 897-912.
- Fischer, R.A. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Science* 105: 447-461.
- García, G.A.; M.F. Dreccer; D.J. Miralles and R.A. Serrago. 2015. High night temperatures during grain number determination reduce wheat and barley grain yield: a field study. *Global Change Biology* 21: 4153-4164.
- Gill, S.S. and N. Tuteja. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 48: 909-930.
- Giménez, F. J. 2017. Ganancia Genética en Cebada Cervecera (*Hordeum vulgare* L.) en Argentina durante el período 1931-2007. Tesis de Doctor en Agronomía, Universidad Nacional del Sur. <http://repositoriodigital.uns.edu.ar/handle/123456789/3973>. Verificado marzo 2018.
- Gizzi, G. and B. L. Gambin. 2016. Eco-physiological changes in sorghum hybrids released in Argentina over the last 30 years. *Field Crops Research* 188: 41-49.
- Handa, S.; A.K. Handa; P.M. Hasegawa; R.A. Bressan. 1986. Proline Accumulation and the Adaptation of Cultured Plant Cells to Water Stress. *Plant Physiology* 80: 938-945.
- Hare, P.D. and W.A. Cress. 1997. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulation* 21: 79-102.
- Jenner, C. and A. Rathjen. 1978. Physiological basis of genetic differences in the growth of grains of six varieties of wheat. *Australian Journal Plant Physiology* 5: 249 - 262
- Kruk, B.C.; D.F. Calderini and G.A. Slafer. 1997. Grain weight in wheat cultivars released from 1920 to 1990 as affected by post-anthesis defoliation. *The Journal of Agricultural Science* 128: 273-281.
- Lo Valvo, P.J. 2017. Cambios en la productividad y en la respuesta a enfermedades foliares de cultivares de trigo liberados entre 1918 y 2011 en Argentina. Tesis Doc-

- toral, Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Lo Valvo, P.J.; D.J. Miralles and R.A. Serrago. 2018. Genetic progress in Argentine bread wheat varieties released between 1918 and 2011: Changes in physiological and numerical yield components. *Field Crops Research* 221: 314-321.
- Lobell, D.B.; W. Schlenker and J. Costa-Roberts. 2011. Climate trends and global crop production since 1980. *Science* 333: 616-620.
- Ma, Y.-Z.; C. MacKown; D. Van Sanford. 1990. Sink manipulation in wheat: Compensatory changes in kernel size. *Crop Science*. 30: 1099-1105.
- Maurel, C.; L. Verdoucq; D.T. Luu and V. Santoni. 2008. Plant Aquaporins: Membrane Channels with Multiple Integrated Functions. *Annual Review of Plant Biology* 59: 595-624.
- Mignone, C.M., 2006. Rendimiento comparado de trigo pan y cebada cervecera en condiciones contrastantes de disponibilidad nitrogenada. Trabajo de Intensificación para acceder al título de Ingeniero Agrónomo. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Miralles, D.J.; S. Arisnabarreta e I. Alzueta. 2011. Desarrollo ontogénico y generación del rendimiento. En: Cebada Cervecera. Eds. Miralles D.J., Benech-Arnold R.L., Abeledo L.G., Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina. ISBN 978-987-9260-84-5. Pp. 1-34.
- Munné-Bosch, S. 2005. The role of -tocopherol in plant stress tolerance. *Journal of Plant Physiology* 162: 743-748.
- Passioura, J.B. 1977. Grain yield, harvest index, and water use of wheat. *The Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 43: 117-121
- Sadras, V.O. 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Research* 100: 125-138.
- Satorre, E.H. and G.A. Slafer, G.A. 1999. Wheat Production Systems of the Pampas. En: Wheat. Ecology and physiology of yield determination. Eds. Satorre E.H., Slafer G.A., Food Product Press, New York. ISBN 978-156-0228-74-5. Pp. 333-348.
- Schlesinger, M.J. 1990. Heat shock proteins. *The Journal of Biological Chemistry* 265: 12111-12114.
- Slafer, G.A. and F.H. Andrade. 1989. Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) yield in Argentina. *Field Crops Research* 21: 289-296.
- Slafer, G.A. and F.H. Andrade. 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. A review. *Euphytica* 58: 37-49.
- Slafer, G.A.; E.H. Satorre and F.H. Andrade. 1994. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. En: Genetic Improvement of Field Crops. Ed. Slafer, G.A. Marcel Dekker, New York, Estados Unidos. ISBN 0-8247-8980-6. Pp.1-68.

Slafer, G.A. and R. Savin. 1994. Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Research*. 37: 39-49.

Slafer, G.A.; D.J. Miralles; R. Savin; E.M. Whitechurch y F.G. González., 2003. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad en trigo. En: Producción de Granos. Eds. Satorre, E.H.; R.L. Benech-Arnold; G.A. Slafer; E. de la Fuente; D.J. Miralles; M.E. Otegui y R. Savin. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina. ISBN 950-29-0713-2. Pp. 99-132.