

Sensibilidad de trigo y cebada al anegamiento y su interacción con la disponibilidad de nitrógeno

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Romina Paola de San Celedonio
Ingeniera Agrónoma - Universidad de Buenos Aires - 2009

Lugar de trabajo:
Cátedra de Cerealicultura (FAUBA)
IFEVA (CONICET-FAUBA)



FAUBA

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



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Daniel Julio Miralles

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Codirector

Leonor Gabriela Abeledo

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

Gustavo Gabriel Striker

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Daniel Julio Miralles

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Gerardo Rubio

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agrarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Edith Liliana Taleisnik

Bióloga (Universidad Nacional de Córdoba)

Master of Science (Universidad de Stanford, USA)

PhD en Ciencias Biológicas (Universidad Ben Gurion del Negev, Israel)

JURADO

Susana Valle

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Chile)

Doctora en Ciencias Agrarias (Universidad Austral de Chile)

Fecha de defensa de la tesis: 22 de Mayo de 2015

A Pato y a Lauti

A mis padres

Agradecimientos

A Daniel Miralles por darme la posibilidad de ser parte de su grupo de trabajo, por dedicarme su tiempo, por su buena predisposición, y por sus invalorable aportes para la ejecución de la tesis.

A Gabriela Abeledo por su gran apoyo y confianza desde el principio. Por sus valiosos aportes, no solo para mi doctorado, sino para mi formación general, y por su gran dedicación siempre, muchas gracias!

A Gustavo Striker por brindarme su experiencia, por su excelente predisposición siempre que lo necesité, y por su buena onda.

A Gustavo Slafer y Roxana Savín por recibirme en su laboratorio y hacerme sentir parte de él. Por su valioso tiempo y sus aportes en el uso de los modelos de simulación y análisis de los datos.

A Beto Micheloud por brindarme su tiempo y su experiencia en el uso de los modelos de simulación.

A Juan Brihet, Rodrigo Aranguren, Lucio Carbone, Federico Botti y Daniela Becherán por su gran ayuda con los experimentos, y por la buena onda siempre a pesar del cansancio y de las largas horas de trabajo.

A Juan Fuentes, Silvina Enciso, Leandro Cobacho y Julián Boggero por su ayuda durante la realización de los ensayos experimentales.

A mis compañeros de oficina y amigos Florencia Rositano, Mariana López, José Andrade y Germán Wies, por el buen ambiente de trabajo, por tantos mates compartidos, por hacerse siempre un tiempo para escucharme, por todo lo que aprendí en el día a día y por haber sido un gran apoyo siempre. A mi amiga Ale Seco, por brindarme su ayuda con el lavado de raíces y estar presente en los peores momentos.

A toda la gente de las cátedras de Cereales, Cultivos industriales y Producción Vegetal, por el buen ambiente de trabajo que generan día a día.

A la FAUBA, por otorgarme el lugar de trabajo, y por financiar mi viaje a la Universidad de Lleida (España), a CONICET, por otorgarme las becas para la realización del doctorado y a CYTED por financiar mi estadía durante mi estancia en la Universidad de Lleida.

A mis papás, por su apoyo incondicional, por su confianza plena y por alentarme siempre en todo lo que hice.

A Pato, por ser mi compañero incondicional, por su paciencia, por estar siempre al pie del cañón, y por darme lo más lindo de este mundo, Lautaro!

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

Ing. Agr. Romina P. de San Celedonio

Publicaciones derivadas de la tesis

1. de San Celedonio, RP; Abeledo, LG; Miralles, DJ. 2014. Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant and Soil* 378: 265-277.
2. de San Celedonio, RP; Micheloud, JR; Abeledo, LG; Miralles, DJ; Slafer, GA. 2014. Riesgo de anegamiento en trigo (*Triticum aestivum* L.) para distintas localidades de la región triguera argentina. *Ciencia del Suelo* 32: 233-246.

ÍNDICE GENERAL

<i>ÍNDICE DE CUADROS</i>	<i>xi</i>
<i>ÍNDICE DE FIGURAS</i>	<i>xiii</i>
<i>RESUMEN</i>	<i>xx</i>
<i>ABSTRACT</i>	<i>xxi</i>
<i>CAPITULO 1</i>	<i>1</i>
<i>Introducción general</i>	<i>1</i>
<i>1.1. Presentación del problema y revisión de antecedentes</i>	<i>2</i>
1.1.1. Importancia del anegamiento	<i>2</i>
1.1.2. Reducciones sobre el crecimiento y rendimiento de trigo y cebada asociadas al anegamiento	<i>3</i>
1.1.3. Interacción del anegamiento con la disponibilidad de nutrientes	<i>6</i>
<i>1.2. Objetivos de la tesis</i>	<i>7</i>
1.2.1. Objetivo general:	<i>7</i>
1.2.2. Objetivos específicos:	<i>7</i>
<i>1.3. Hipótesis</i>	<i>7</i>
<i>1.4. Estructura de la tesis</i>	<i>8</i>
<i>CAPÍTULO 2</i>	<i>9</i>
<i>Estructura experimental</i>	<i>9</i>
<i>2.1. Descripción general de los experimentos</i>	<i>10</i>
<i>2.2. Respuesta al anegamiento a lo largo del ciclo ontogénico del cultivo</i>	<i>10</i>
1.4.1. Condiciones generales.....	<i>10</i>
1.4.2. Diseño experimental y descripción de los tratamientos	<i>10</i>
1.4.3. Condiciones meteorológicas	<i>11</i>
<i>2.3. Interacción anegamiento x disponibilidad de nitrógeno</i>	<i>12</i>
1.4.4. Condiciones generales.....	<i>12</i>
1.4.5. Diseño experimental y descripción de los tratamientos	<i>13</i>
1.4.6. Condiciones meteorológicas	<i>14</i>
<i>2.4. Mediciones realizadas</i>	<i>15</i>
<i>CAPÍTULO 3</i>	<i>16</i>
<i>¿Afecta el anegamiento la dinámica de aparición de hojas y macollos en trigo y cebada?</i>	<i>16</i>
<i>3.1. Introducción</i>	<i>17</i>
<i>3.2. Materiales y Métodos</i>	<i>18</i>
3.2.1. Diseño Experimental y Tratamientos	<i>18</i>
3.2.2. Mediciones realizadas	<i>19</i>

3.2.3. Análisis de datos	19
3.3. <i>Resultados</i>	20
3.3.1. Fenología y aparición de hojas.....	20
3.3.2. Dinámica de macollaje.....	22
3.3.3. Sincronía entre la dinámica de aparición de hojas y macollos.....	27
3.4. <i>Discusión</i>	28
3.4.1. Retraso de la floración por efecto de anegamientos tempranos en la ontogenia	28
3.4.2. Efecto del anegamiento sobre los atributos que explican el tiempo a floración	28
3.4.3. Efecto del anegamiento sobre la dinámica de macollaje en trigo y cebada ..	29
3.4.4. Reducción de la sincronía entre aparición de hojas y macollos como consecuencia del anegamiento	30
3.5. <i>Conclusión</i>	30
CAPÍTULO 4	32
<i>Identificación del período crítico de anegamiento y la interacción con el nitrógeno para la determinación del rendimiento</i>	32
4.1. <i>Introducción</i>	33
4.2. <i>Materiales y métodos</i>	34
4.2.1. Identificación del período de mayor sensibilidad al anegamiento en trigo y cebada.....	34
4.2.1.1. Diseño experimental y tratamientos.....	34
4.2.1.2. Mediciones realizadas	34
4.2.1.3. Análisis de datos	35
4.2.2. Efecto del anegamiento bajo condiciones contrastantes de disponibilidad nitrogenada.....	35
4.2.2.1. Diseño experimental y tratamientos.....	35
4.2.2.2. Mediciones realizadas	35
4.2.2.3. Análisis de datos	35
4.3. <i>Resultados</i>	36
4.3.1. Identificación del período de mayor sensibilidad al anegamiento en trigo y cebada.....	36
4.3.1.1. Diferencias entre especies en rendimiento para la condición control	36
4.3.1.2. Efecto del anegamiento sobre el rendimiento, la biomasa y su partición	37
4.3.1.3. Efecto del anegamiento sobre los componentes numéricos del rendimiento	39
4.3.2. Efecto del anegamiento sobre el rendimiento y sus componentes en trigo y cebada bajo condiciones contrastantes de disponibilidad nitrogenada	42
4.3.2.1. Interacción anegamiento x nitrógeno sobre el rendimiento, la biomasa y su partición.....	42
4.3.2.2. Interacción anegamiento x nitrógeno sobre los componentes numéricos del rendimiento.....	44
4.4. <i>Discusión</i>	47
4.4.1. Identificación del período crítico para anegamiento en trigo y cebada	47

4.4.2. Cambios en la respuesta al anegamiento en función del ambiente explorado	48
4.4.3. Efecto del anegamiento en distintos momentos de la ontogenia.....	49
4.4.4. Efecto del anegamiento sobre los componentes del rendimiento	50
4.5. <i>Conclusión</i>	52
CAPÍTULO 5	53
<i>Dinámica de acumulación de biomasa aérea y subterránea bajo condiciones contrastantes de anegamiento y disponibilidad nitrogenada</i>	<i>53</i>
5.1. <i>Introducción</i>	54
5.2. <i>Materiales y Métodos</i>	55
5.2.1. Anegamiento a lo largo del ciclo ontogénico de trigo y cebada	55
5.2.1.1. Diseño experimental y tratamientos.....	55
5.2.1.2. Mediciones realizadas	55
5.2.1.3. Análisis de los datos.....	56
5.2.2. Interacción entre anegamiento y disponibilidad de nitrógeno en suelo	56
5.2.2.1. Diseño experimental y tratamientos.....	56
5.2.2.2. Mediciones realizadas	56
5.2.2.3. Análisis de los datos.....	58
5.3. <i>Resultados</i>	58
5.3.1. Dinámica de acumulación de biomasa aérea y su partición en respuesta a anegamientos a lo largo del ciclo	58
5.3.1.1. Acumulación de biomasa aérea y su partición bajo la situación control.....	58
5.3.1.2. Acumulación de biomasa aérea y partición en respuesta al anegamiento	59
5.3.2. Efecto del anegamiento sobre el sistema radical.....	62
5.3.2.1. Dinámica de acumulación de biomasa radical	62
5.3.2.2. Relación raíz:tallo	64
5.3.2.3. Longitud radical por planta	65
5.3.2.4. Clasificación radical por rangos de diámetros	67
5.3.3. Componentes fisiológicos de la biomasa aérea bajo condiciones contrastantes de anegamiento y disponibilidad nitrogenada.....	68
5.3.3.1. Acumulación de biomasa aérea.....	68
5.3.3.2. Generación del área foliar e intercepción y uso de la radiación	71
5.4. <i>Discusión</i>	75
5.4.1. Efecto del anegamiento sobre la dinámica de acumulación de biomasa aérea	75
5.4.2. Efecto del anegamiento sobre el sistema radical y cambios en la relación raíz:tallo.....	77
5.4.3. Efecto del anegamiento sobre la capacidad de interceptar y utilizar la radiación.....	78
5.5. <i>Conclusión</i>	79
CAPÍTULO 6	81
<i>Riesgo de anegamiento en trigo (Triticum aestivum L.) para distintas localidades de la región triguera argentina</i>	<i>81</i>

6.1. <i>Introducción</i>	82
6.2. <i>Materiales y Métodos</i>	83
6.2.1. Localidades	83
6.2.2. Fechas de siembra	84
6.2.3. Disponibilidad de agua a la siembra	84
6.2.4. Cultivar.....	85
6.2.5. Análisis del contenido de agua del suelo y anegamiento.....	85
6.3. <i>Resultados</i>	85
6.3.1. Fenología del cultivo.....	85
6.3.2. Probabilidad de anegamiento diaria durante el ciclo del cultivo	86
6.3.3. Probabilidad de anegamiento diaria durante el período de mayor sensibilidad (espiquilla terminal-floración)	88
6.3.4. Análisis del riesgo de anegamiento durante el periodo de mayor sensibilidad	90
6.4. <i>Discusión</i>	92
6.4.1. Probabilidad de ocurrencia de anegamiento durante el ciclo ontogénico de trigo y cebada	92
6.4.2. Probabilidad de ocurrencia de anegamiento en la etapa de mayor sensibilidad	93
6.5. <i>Conclusiones</i>	95
CAPÍTULO 7	96
<i>Discusión General</i>	96
7.1. <i>Contexto de la problemática abordada</i>	97
7.2. <i>Aportes al conocimiento derivados de esta tesis</i>	97
7.3. <i>Efectos del anegamiento sobre el crecimiento y desarrollo: un modelo conceptual</i>	100
7.4. <i>Nuevos interrogantes surgidos a partir de esta tesis</i>	103
7.4.1. Posibles líneas de investigación futuras	103
7.4.2. Reinterpretación de los resultados encontrados bajo condiciones productivas	104
<i>Bibliografía</i>	106
ANEXO 1	117

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Resultados de las determinaciones de N-NO ₃ ⁻ (ppm) y P-Bray (ppm) en el sustrato utilizado en los Exp 3 y Exp 4.	13
Cuadro 3.1. Duración en tiempo térmico (°Cd) de las fases emergencia a primer nudo visible (Em-PNV) y primer nudo visible a floración (PNV-Fl), filocrono (Fil; °Cd hoja ⁻¹) y número final de hojas en el vástago principal (NFH; hoja pl ⁻¹) en los cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestos a anegamiento en diferentes momentos del ciclo del cultivo en Exp 1 (fecha de siembra temprana, bajo invernáculo) y Exp 2 (fecha de siembra tardía, bajo condiciones naturales). Los tratamientos de anegamiento (Aneg.) indican el momento del ciclo del cultivo en que el anegamiento fue aplicado: H indica el número de hojas aparecidas en el vástago principal, Fl floración y M madurez. La regresión lineal usada para calcular el filocrono mostró un r ² >0,95 en todas las repeticiones (p<0,001).	22
Cuadro 3.2. Tiempo térmico desde la emergencia de las plántulas hasta comienzo de macollaje (TT CM; °Cd), tasa de aparición de macollos (TAM; macollos pl ⁻¹ °Cd ⁻¹), tiempo térmico desde emergencia hasta el máximo número de macollos (TT MNM; °Cd), máximo número de macollos por planta (MNM; macollos pl ⁻¹), tiempo térmico desde emergencia hasta comienzo de mortalidad de macollos (TT CMM; °Cd), tasa de mortalidad de macollos (TMM; macollos pl ⁻¹ °Cd ⁻¹), tiempo térmico desde emergencia hasta el momento en que se alcanza el número final de macollos (TT NFM; °Cd), y número final de macollos (NFM; macollos pl ⁻¹) en los cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestos a anegamiento en diferentes momentos del ciclo del cultivo en Exp 1 (fecha de siembra temprana, bajo invernáculo) y Exp 2 (fecha de siembra tardía, bajo condiciones naturales). Los tratamientos de anegamiento (Aneg.) indican el momento del ciclo del cultivo en que el anegamiento fue aplicado: H indica el número de hojas aparecidas en el vástago principal, Fl floración y M madurez.....	25
Cuadro 3.3. Sincronía entre la aparición de hojas y macollos (Sinc; macollos hoja ⁻¹), número de hojas aparecidas en el vástago principal al comienzo de la aparición de macollos (HCM; hoja) y número de hojas aparecidas en el vástago principal a la finalización de la aparición de macollos (HFM; hoja) en los cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestos a anegamiento en diferentes momentos del ciclo del cultivo en Exp 1 (fecha de siembra temprana, bajo invernáculo) y Exp 2 (fecha de siembra tardía, bajo condiciones naturales). Los tratamientos de anegamiento (Aneg.) indican el momento del ciclo del cultivo en que el anegamiento fue aplicado: H indica el número de hojas aparecidas en el vástago principal, Fl floración y M madurez.....	27
Cuadro 4.1. Rendimiento en grano (Rto), biomasa aérea total a madurez (BTM), índice de cosecha (IC), número de granos por planta (NG pl ⁻¹), peso individual promedio del grano (PG), número de espigas por planta (Esp pl ⁻¹) y número de granos por espiga (NGE) medido en el total de la planta y discriminado entre vástagos principales y macollos en trigo y cebada para el tratamiento control (sin anegamiento) en dos experimentos (Exp 1: fecha de siembra temprana bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). Los valores corresponden a la media ± error estándar.	37

- Cuadro 5.1.** Relación raíz:tallo (biomasa radical:biomasa verde) en distintos estados ontogénicos (4 hojas, 7 hojas y 10 hojas cuantificadas sobre el vástago principal, y floración) para plantas de los cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestas a distintos tratamientos de anegamiento (Aneg., indicados los momentos de anegamiento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) en los Exp 1 y 2..... 65
- Cuadro 5.2.** Tasas de crecimiento del cultivo ($\text{g m}^{-2} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$) para la totalidad del ciclo del cultivo (Em-M), el período prefloración (Em-Fl) y el período postfloración (Fl-M) para cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuesto a dos momentos de anegamiento (Aneg., indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y condiciones contrastantes de disponibilidad nitrogenada en el suelo para los Exp 3 y 4..... 71
- Cuadro 5.3.** Duración del área foliar verde (cm^2 de hoja verde cm^{-2} de suelo $^\circ\text{Cd}^{-1}$) para la totalidad del ciclo del cultivo (Em-M), el período prefloración (Em-Fl) y el período postfloración (Fl-M) para cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuesto a dos momentos de anegamiento (Aneg., indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y condiciones contrastantes de disponibilidad nitrogenada en el suelo para los Exp 3 y 4. Los valores fueron calculados como el área bajo la curva del IAF en función de la duración en TT desde emergencia de la fase en cuestión (Figuras 5.11 y 5.12)..... 74
- Cuadro 5.4.** Radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (RFAI; MJ), eficiencia de intercepción máxima (e_i ; %), y eficiencia en el uso de la radiación para la producción de biomasa (EUR; g MJ^{-1}) para la totalidad del ciclo del cultivo (Em-M), para cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestos a dos momentos de anegamiento (Aneg., indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y condiciones contrastantes de disponibilidad nitrogenada en el suelo para los Exp 3 y 4. 75
- Cuadro 6.1.** Sitios analizados, ubicación (latitud, longitud) de la estación meteorológica utilizada, tipo de suelo, contenidos de arcilla + limo ($< 50 \mu\text{m}$) en el horizonte superficial, capacidad de agua útil (AU), profundidad de suelo y lluvias acumuladas (media, máxima, mínima) desde el 1ro de abril hasta madurez fisiológica (determinada como una fecha promedio de las 33 campañas simuladas)..... 84
- Cuadro 6.2.** Contenido de agua útil (mm) para la totalidad del perfil del suelo al momento de la siembra del trigo para cada localidad y fecha de siembra. Los valores bajo, medio y alto de contenido de agua útil en el suelo se calcularon como el promedio de los 7 años (20% de los años) con datos más bajos, medios y más altos respectivamente para los 33 años analizados. 85
- Cuadro 6.3.** Duración en días de las fases siembra-floración (S-Fl) y espiguilla terminal-floración (ET-Fl) para cada localidad y fecha de siembra. Los datos corresponden al promedio de los 33 años simulados \pm un desvío estándar. 86

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 2.1.** Condiciones meteorológicas durante el ciclo del cultivo en el Exp 1 (fecha de siembra temprana bajo invernáculo; panel superior) y el Exp 2 (fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales; panel inferior). Los valores corresponden a los promedios cada 10 días de la temperatura media (Tmed), máxima (Tmax) y mínima (Tmin), radiación global incidente (Rad), fotoperíodo (Fotop) y evapotranspiración potencial (ETP; Penman-Monteith-FAO). Las barras horizontales indican los momentos en que cada tratamiento de anegamiento fue impuesto, donde H refiere al número de hojas aparecidas en el vástago principal cuando los tratamientos fueron aplicados, Fl refiere a floración y M a madurez. 12
- Figura 2.2.** Condiciones meteorológicas durante el ciclo del cultivo en el Exp 3 (fecha de siembra tardía; panel superior) y el Exp 4 (fecha de siembra temprana; panel inferior). Los valores corresponden a los promedios cada 10 días de la temperatura media (Tmed), máxima (Tmax) y mínima (Tmin), radiación global incidente (Rad), fotoperíodo (Fotop) y evapotranspiración potencial (ETP; Penman-Monteith-FAO). Las barras horizontales indican los momentos en que cada tratamiento de anegamiento fue impuesto, donde H refiere al número de hojas aparecidas en el vástago principal cuando los tratamientos fueron aplicados, Fl refiere a floración y M a madurez..... 14
- Figura 3.1.** Esquema teórico de los modelos utilizados para determinar en trigo y cebada los parámetros de: a) filocrono ($^{\circ}\text{Cd hoja}^{-1}$) según Ec. 1 (a, ordenada al origen; b, tasa de aparición de hojas), estimado como la inversa del parámetro b; b) dinámica de macollaje, según Ec. 2 (a, ordenada al origen, b tasa de aparición de macollos; c tiempo térmico en que se alcanza el número máximo de macollos; d tiempo térmico al comienzo de la mortalidad de macollos; e tasa de mortalidad de macollos; f tiempo térmico en que se define el número de final de macollos) , y c) la sincronía entre el número de macollos aparecidos por planta y el número de hojas aparecido en el vástago principal según Ec. 3 (a, ordenada al origen; b, sincronía; c, número de hojas en el que se alcanza el máximo número de macollos)..... 20
- Figura 3.2.** Dinámica de aparición y mortalidad de macollos a lo largo del ciclo ontogénico desde la emergencia de las plántulas para trigo (Tr) y cebada (Cb) expuestos a anegamiento durante distintos momentos del ciclo en dos experimentos (Exp 1, paneles izquierdos y Exp 2, paneles derechos). Los símbolos bi-color en H1-4, Exp 1 corresponden a la emergencia de nuevos macollos durante el llenado de los granos que no fueron considerados en el ajuste. Las barras sombreadas sobre el eje X indican el momento en que se aplicó el anegamiento en cada tratamiento. Los ajustes se hicieron siguiendo la Ec. 2. Los resultados de los ajustes se muestran en el Cuadro 3.2.23
- Figura 3.3.** Número de espigas por planta a la madurez del cultivo y supervivencia de los macollos, cuantificado como la proporción entre el número máximo de macollos y el número de macollos fértiles a madurez (macollos con espiga) en los cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestos a anegamiento en diferentes momentos del ciclo del cultivo en Exp 1 (panel superior) y Exp 2 (panel inferior). Los tratamientos de anegamiento indican el momento del ciclo del cultivo en que el anegamiento fue aplicado: H indica el número de hojas aparecidas en el vástago principal, Fl floración y M madurez. 26

Figura 4.1. Variaciones en rendimiento (a-c), biomasa aérea total a madurez (d-f) e índice de cosecha (g-i) medido en la planta total (paneles izquierdos), en los vástagos principales (paneles centrales) y en macollos (paneles derechos) relativas a la situación control para diferentes momentos de anegamiento aplicados a lo largo del ciclo ontogénico de trigo y cebada. Cada punto indica el momento medio del período de anegamiento en días desde floración para los dos experimentos (Exp 1: fecha de siembra temprana, bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). La duración de los tratamientos de anegamiento fue de 20 días en Exp 1 y 15 días en Exp 2. Las barras verticales indican \pm error estándar. La línea punteada vertical indica el día de floración. 38

Figura 4.2. Rendimiento en función de la biomasa aérea total a madurez (a) y el índice de cosecha (b) para cultivares de trigo y cebada expuestos a tratamientos de anegamiento a lo largo del ciclo de cultivo en dos condiciones experimentales (Exp 1: fecha de siembra temprana, bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). Las líneas sólidas representan las regresiones lineales para los diferentes conjuntos de datos. 39

Figura 4.3. Variaciones en el número de granos por planta (NG; a-c), espigas por planta (d-f) y número de granos por espiga (NGE; g-i) medido en la planta total (paneles izquierdos), en los vástagos principales (paneles centrales) y en macollos (paneles derechos) relativas a la situación control para diferentes momentos de anegamiento aplicados a lo largo del ciclo ontogénico de trigo y cebada. Cada punto indica el momento medio del período de anegamiento en días desde floración para los dos experimentos (Exp 1: fecha de siembra temprana, bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). La duración de los tratamientos de anegamiento fue de 20 días en Exp 1 y 15 días en Exp 2. Las barras verticales indican \pm error estándar. La línea punteada vertical indica el día de floración. 40

Figura 4.4. Variaciones en el peso individual de los granos (PG; a-c) medido en el total de la planta (panel izquierdo), en los vástagos principales (panel central) y en macollos (panel derecho) relativas a la situación control para diferentes momentos de anegamiento aplicados a lo largo del ciclo ontogénico de trigo y cebada. Cada punto indica el momento medio del período de anegamiento en días desde floración para los dos experimentos (Exp 1: fecha de siembra temprana, bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). La duración de los tratamientos de anegamiento fue de 20 días en Exp 1 y 15 días en Exp 2. Las barras verticales indican \pm error estándar. La línea punteada vertical indica el día de floración. 41

Figura 4.5. Rendimiento en función del número de granos por planta (a) y el peso de los mismos (b) y el número de granos por planta en función del número de espigas por planta (c) y del número de granos por espiga (d) para cultivares de trigo y cebada expuestos a tratamientos de anegamiento a lo largo del ciclo de cultivo en dos experimentos (Exp 1: fecha de siembra temprana, bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). Las líneas sólidas representan las regresiones lineales para los diferentes conjuntos de datos. 42

Figura 4.6. Rendimiento (a-b), biomasa aérea total a madurez (c-d) e índice de cosecha (IC; e-f) para trigo y cebada para la situación sin anegamiento (Ctl), anegado de 4 a 7 hojas aparecidas en el vástago principal (H4-7) y anegado de 10 hojas aparecidas en el vástago principal hasta floración (H10-FI) ante condiciones de baja (N0) y alta

disponibilidad nitrogenada (N1). Los paneles izquierdos corresponden al Exp 3 y los paneles derechos corresponden al Exp 4. Las columnas representan los valores absolutos (media \pm error estándar) y los valores sobre cada columna indican el porcentaje respecto a la condición control. La línea vertical dentro de cada panel corresponde a la diferencia mínima significativa entre tratamientos para la interacción especie \times anegamiento \times nitrógeno (Tukey; $p < 0,05$). 44

Figura 4.7. Número de granos por m^2 (NG; a-b), número de espigas por m^2 (NE; c-d) y número de granos por espiga (NGE; e-f) para trigo y cebada para la situación sin anegamiento (Ctl), anegado de 4 a 7 hojas aparecidas en el vástago principal (H4-7) y anegado de 10 hojas aparecidas en el vástago principal hasta floración (H10-Fl) ante condiciones de baja (N0) y alta disponibilidad nitrogenada (N1). Los paneles izquierdos corresponden al Exp 3 y los paneles derechos corresponden al Exp 4. Las columnas representan los valores absolutos (media \pm error estándar) y los valores sobre cada columna indican el porcentaje respecto a la condición control. La línea vertical dentro de cada panel corresponde a la diferencia mínima significativa entre tratamientos para la interacción especie \times anegamiento \times nitrógeno (Tukey; $p < 0,05$). 46

Figura 4.8. Peso individual promedio del grano (PG) para trigo y cebada para la situación sin anegamiento (Ctl), anegado de 4 a 7 hojas aparecidas en el vástago principal (H4-7) y anegado de 10 hojas aparecidas en el vástago principal hasta floración (H10-Fl) ante condiciones de baja (N0) y alta disponibilidad nitrogenada (N1). El panel izquierdo corresponde al Exp 3 y el derecho al Exp 4. Las columnas representan los valores absolutos (media \pm error estándar), y los valores sobre cada columna indican el porcentaje respecto a la condición control. La línea vertical dentro de cada panel corresponde a la diferencia mínima significativa entre tratamientos (Tukey; $p < 0,05$). 47

Figura 5.1. Dinámica de acumulación de la biomasa aérea total y su partición en los distintos órganos (tallos+vaina; hoja verde, hoja senescente, chaff y granos) en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$, $T_b = 0$). Los datos corresponden a la situación sin anegamiento para trigo (paneles izquierdos) y cebada (paneles derechos) para el Exp 1 (paneles superiores) y Exp 2 (paneles inferiores). La línea punteada vertical indica el momento de floración en cada condición. 59

Figura 5.2. Dinámica de acumulación de biomasa aérea total en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-e) y cebada (k-o) expuestos a distintos momentos de anegamiento a lo largo del ciclo (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, Fl floración y M madurez) y la condición control sin anegar (Ctl) en el Exp 1. Los paneles inferiores (f-j y p-t) muestran el porcentaje de pérdida de biomasa en cada momento de muestreo respecto a la situación control (el cuarto muestreo correspondió al de floración y se realizó en el momento que cada tratamiento alcanzó el 50% de las espigas en floración). Dentro de cada barra se muestra cómo fue la proporción de biomasa de los distintos órganos en cada momento. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento y las líneas llenas horizontales sobre el eje X indican el período en que se aplicó anegamiento en cada caso. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n=4$). 60

Figura 5.3. Dinámica de acumulación de biomasa aérea total en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-e) y cebada (k-o) expuestos a distintos momentos de anegamiento a lo largo del ciclo (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, Fl floración y M madurez) y la condición control sin anegar (Ctl) en el Exp 2. Los paneles inferiores (f-j y p-t) muestran el porcentaje de pérdida de biomasa en cada momento respecto a la situación control. Dentro de cada barra se muestra cómo fue la proporción de biomasa de los distintos órganos en cada momento. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento y las líneas llenas horizontales sobre el eje X indican el período en que se aplicó anegamiento en cada caso. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$). 62

Figura 5.4. Dinámica de acumulación de biomasa radical en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-d) y cebada (i-l) expuestos a distintos momentos de anegamiento a lo largo del ciclo (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) en el Exp 1. Los paneles inferiores (e-h y m-p) muestran el porcentaje de pérdida de biomasa radical en cada momento de muestreo respecto a la situación control (el cuarto muestreo correspondió al de floración y se realizó en el momento en que cada tratamiento alcanzó el 50% de las espigas en floración). Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento y las líneas llenas horizontales sobre el eje X indican el período en que se aplicó anegamiento en cada caso. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 4$)..... 63

Figura 5.5. Biomasa radical en distintos estados ontogénicos al momento de finalización de cada uno de los tratamientos de anegamiento (barras vacías) y para la condición control (Ctl) en ese momento (barras llenas) para trigo (panel izquierdo) y cebada (panel derecho) en el Exp 2. Los momentos de anegamiento son indicados como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración). Los números sobre las barras indican el porcentaje de pérdida respecto al control en ese momento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$). 64

Figura 5.6. Dinámica de acumulación de longitud radical en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-d) y cebada (i-l) expuestos a distintos momentos de anegamiento a lo largo del ciclo (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) en el Exp 1. Los paneles inferiores (e-h y m-p) muestran el porcentaje de pérdida de biomasa radical en cada momento de muestreo respecto a la situación control (el cuarto muestreo correspondió al de floración y se realizó en el momento que cada tratamiento alcanzó el 50% de las espigas en floración). Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento y las líneas llenas horizontales sobre el eje X indican el período en que se aplicó anegamiento en cada caso. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 4$)..... 66

Figura 5.7. Longitud radical en distintos estados ontogénicos al momento de finalización de cada uno de los tratamientos de anegamiento (barras vacías) y para la condición control (Ctl) en ese momento (barras llenas) para trigo (panel izquierdo) y cebada (panel derecho) en el Exp 2. Los momentos de anegamiento son indicados como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración). Los números sobre las barras indican el porcentaje de pérdida respecto al control en ese momento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$). 67

Figura 5.8. Clasificación por rangos de diámetro de la longitud radical por planta en distintos estados ontogénicos al momento de finalización de cada uno de los tratamientos de anegamiento y para la condición control (Ctl) en ese momento para trigo (paneles izquierdos) y cebada (paneles derechos) en el Exp 1 (paneles superiores) y Exp 2 (paneles inferiores). Los momentos de anegamiento son indicados como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración). 68

Figura 5.9. Dinámica de acumulación de biomasa aérea en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-d) y cebada (e-h) expuestos a dos momentos de anegamiento (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y disponibilidades contrastantes de N en suelo en el Exp 3. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$). 69

Figura 5.10. Dinámica de acumulación de biomasa aérea en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-d) y cebada (e-h) expuestos a dos momentos de anegamiento (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y disponibilidades contrastantes de N en suelo en el Exp 4. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$). 70

Figura 5.11. Índice de área foliar (cm^2 de hoja verde cm^{-2} de suelo) en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-d) y cebada (e-h) expuestos a dos momentos de anegamiento (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y disponibilidades contrastantes de N en suelo en el Exp 3. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$). 72

Figura 5.12. Índice de área foliar (cm^2 de hoja verde cm^{-2} de suelo) en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-d) y cebada (e-h) expuestos a dos momentos de anegamiento (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición

control sin anegar (Ctl) y disponibilidades contrastantes de N en suelo en el Exp 4. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$). 73

Figura 6.1. Probabilidad de ocurrencia de anegamiento diaria en el ciclo del cultivo de trigo sembrado en una fecha temprana (FS Temprana) y una tardía (FS Tardía) en cinco localidades (Bordenave, Capitán Sarmiento, Gualaguaychú, Junín y Tandil) para una condición media de contenido hídrico a la siembra. La línea continua horizontal indica la probabilidad media de anegamiento para todo el ciclo del cultivo y las líneas punteadas verticales indican el rango de las fechas de floración para los 33 años analizados. 87

Figura 6.2. Probabilidad de ocurrencia de anegamiento diaria durante el período de mayor sensibilidad al anegamiento (i.e. espiguilla terminal a floración) para un cultivo de trigo sembrado en una fecha temprana (FS Temprana) y una tardía (FS tardía) en cinco localidades (Bordenave, Capitán Sarmiento, Gualaguaychú, Junín y Tandil) para tres condiciones de contenido hídrico del suelo a la siembra del cultivo (bajo, medio y alto). La línea continua horizontal indica la probabilidad media de anegamiento para el período analizado. 89

Figura 6.3. Probabilidad acumulada del número de días con anegamiento durante el período de mayor sensibilidad al anegamiento (i.e. espiguilla terminal a floración) para un cultivo de trigo sembrado en una fecha temprana (FS Temprana) y una tardía (FS tardía) en cinco localidades (Bordenave, Capitán Sarmiento, Gualaguaychú, Junín y Tandil) para tres condiciones de contenido hídrico del suelo a la siembra del trigo (bajo, medio y alto). Las líneas punteadas horizontales indican las probabilidades del 50 y 90%. 91

Figura 6.4. Probabilidad de anegamiento para el ciclo del cultivo de trigo en función de las precipitaciones caídas durante el ciclo. Los datos de precipitaciones corresponden a los mm de lluvia acumulados en 10 días consecutivos, y el valor de probabilidad de anegamiento es el promedio diario de esos 10 días para la fecha de siembra temprana y contenido hídrico medio del suelo a la siembra para las cinco localidades (Bordenave, Capitán Sarmiento, Gualaguaychú, Junín y Tandil). 93

Figura 7.1. Esquema simplificado que muestra las principales variables ecofisiológicas que determinan el rendimiento, así como aquellas variables que controlan las llaves de flujo que regulan la dinámica de pasaje de un atributo a otro en los cultivos de trigo y cebada. Las flechas punteadas indican las variables que fueron afectadas por los tratamientos de anegamiento, las cuales parten de la caja de raíces por ser las que están en contacto directo con la situación de estrés y las primeras en afectarse. Las figuras esquemáticas indican de qué manera anegamientos aplicados en preencañazón y postencañazón modificaron las variables respecto de la situación control. Las flechas dentro de cada figura indican el momento de floración para las distintas situaciones (TTDE, tiempo térmico desde emergencia; DDE, días desde emergencia; NH, número de hojas por planta; Mac pl^{-1} , número de macollos por planta; IAF, índice de área foliar; Ei, eficiencia de interceptación de radiación; RFAI, radiación fotosintéticamente activa interceptada ($MJ m^{-2}$); R:T relación raíz:tallo; IC, índice de cosecha; EUR, eficiencia en el uso de la radiación). Los símbolos a la izquierda de cada variable indican si se

detectaron interacciones entre el anegamiento, la especie y la disponibilidad de
nitrógeno. 101

Sensibilidad de trigo y cebada al anegamiento y su interacción con la disponibilidad de nitrógeno

RESUMEN

El anegamiento impone una restricción importante al crecimiento y producción de los cultivos a nivel mundial, y su importancia está prevista que aumente dado el proyectado aumento a futuro en la frecuencia de eventos climáticos extremos. La mayoría de los trabajos que han evaluado el efecto del anegamiento en trigo y cebada se centraron en un momento particular del ciclo del cultivo y las aproximaciones son preferentemente a nivel de planta u órgano, pero son muy escasos los trabajos que evaluaron variables de crecimiento a nivel de cultivo y a lo largo del ciclo ontogénico. El objetivo de esta tesis fue *evaluar la respuesta de los componentes ecofisiológicos que definen el rendimiento y la acumulación de biomasa de trigo y cebada sometidos a anegamiento prolongado en distintos momentos de su ciclo ontogénico y con dosis contrastantes de disponibilidad nitrogenada*. Utilizando una aproximación a nivel de planta, se identificó que el período de mayor sensibilidad al anegamiento en lo que respecta a pérdidas de rendimiento, se centra previo a floración tanto en trigo como en cebada, y las pérdidas de rendimiento fueron de similar magnitud en ambas especies. También se detectó que la ocurrencia de anegamiento en estados tempranos del desarrollo produjo un alargamiento del período emergencia-floración, redujo la tasa de macollaje y prolongó el período de aparición de macollos, y este efecto fue más marcado en cebada que en trigo. Además, el anegamiento produjo una severa pérdida de la biomasa de raíces y longitud radical por planta en ambas especies, y afectó la acumulación y mantenimiento de la biomasa aérea, en donde los efectos del anegamiento se observaron más tardíamente. Utilizando una aproximación a nivel de microcultivo se observó que un incremento en la disponibilidad de nitrógeno al inicio del cultivo no mitigó de manera significativa la respuesta al anegamiento, o incluso magnificó los efectos negativos del anegamiento en el caso de cebada. Las pérdidas de biomasa por anegamiento se dieron tanto por caídas en la capacidad de captura de radiación (por pérdidas del área foliar) como por caídas en su eficiencia de uso en ambas especies. Para la Región Pampeana se determinó, utilizando el modelo de simulación CERES-Wheat, una probabilidad de ocurrencia de anegamiento durante el período crítico de hasta el 25%. En conclusión, el anegamiento afecta la producción de trigo y cebada en Argentina y provoca efectos inmediatos y a largo plazo sobre la producción de biomasa y rendimiento en ambos cultivos, cuya magnitud depende del estado ontogénico del cultivo durante la ocurrencia del estrés.

Palabras clave: exceso hídrico, *Triticum aestivum* L., *Hordeum vulgare* L., rendimiento, biomasa, floración, macollaje, raíces, intercepción de radiación, EUR

Sensitivity of wheat and barley to waterlogging and its interaction with nitrogen availability

ABSTRACT

Waterlogging imposes a major constraint on growth and crop production worldwide, and its importance is expected to be intensified due to a future increase in the frequency of extreme weather events. Most studies that evaluated the effect of waterlogging on wheat and barley focused on a particular moment of the crop cycle and evaluated traits at the plant or organ level, but very few studies have evaluated growth variables at the crop level and throughout the whole ontogenic cycle. The main objective of this thesis was to evaluate the response of the ecophysiological components that define yield and biomass accumulation in wheat and barley under prolonged waterlogging events imposed at different periods of the ontogenic cycle and under contrasting rates of nitrogen availability. Using a plant-level approximation, it was identified that the greatest sensitivity to waterlogging in wheat and barley focused on the immediately pre-flowering period (measured as grain yield loss respect to the control), and the magnitude of yield losses was similar between species. Using the same approach, it was found that the occurrence of waterlogging in early stages of development produced a delay in flowering time and affected tillering dynamics, especially for barley. In addition, it was found that waterlogging caused a severe loss of root system on both species (*i.e.* root biomass, root length per plant) and affected the accumulation and maintenance of aboveground biomass, in which the effects of waterlogging were observed thereafter. Furthermore, using a micro-crop level approach, it was observed that an improvement in the nitrogen availability at the beginning of the crop cycle did not mitigate significantly the response to waterlogging, or even magnified its negative effects in the case of barley. Loss of biomass as a result of waterlogging occurred due to reductions on the ability of the crop to capture radiation (by loss of leaf area) as well as a decline in its use efficiency in both species. Using a crop simulation model, the probability of occurrence of waterlogging during the critical period for different sites of the Pampean region was up to 25%. In conclusion, waterlogging affects wheat and barley production in Argentina, and causes immediate and long-term effects on biomass and yield production in both crops, which magnitude depends on the developmental stage of the crop when waterlogging occurs.

Keywords: water excess, *Triticum aestivum* L., *Hordeum vulgare* L., yield, biomass, flowering, tillering, roots, radiation interception, RUE

Introducción general

1.1. Presentación del problema y revisión de antecedentes

1.1.1. Importancia del anegamiento

El anegamiento es una restricción que afecta a los cultivos a nivel global, y cuya importancia está prevista que aumente debido a la mayor frecuencia de eventos climáticos extremos (Wollenweber *et al.*, 2003). Muchos países del mundo (por ejemplo, Australia, Canadá, Estados Unidos) presentan regiones agrícolas que sufren con frecuencia anegamientos. A nivel mundial, entre 10 y 15 millones de hectáreas de trigo (*ca.* 10% del área destinada al cultivo) sufren anegamiento ocasional o frecuente cada año, limitando los rendimientos obtenidos bajo condiciones productivas (Sayre *et al.*, 1994). En Argentina, la producción de trigo y cebada es afectada por eventos de anegamiento que provocan pérdidas importantes de rendimiento en ambos cultivos (Bolsa de Cereales de Buenos Aires, 2013). Sin embargo, pese a que la distribución de precipitaciones se conoce para muchas zonas de la Región Pampeana, el impacto de las mismas sobre el balance hídrico de los cultivos, en ambientes con características edafoclimáticas contrastantes genera incertidumbre, y revela la importancia de caracterizar el riesgo de anegamiento en dichas regiones (Reussi Calvo y Echeverría, 2006).

El suelo se considera anegado cuando el exceso de agua satura los poros de aire, macroporos, presentes en el perfil (que incluye en algunos casos una muy delgada capa de agua sobre la superficie del suelo), inhibiendo así el intercambio de gases entre las raíces y la atmósfera (Hillel, 1998; Striker, 2012b). El origen más frecuente de este fenómeno es cuando las precipitaciones o el agua de riego se acumulan en la superficie del suelo por un período dado, como consecuencia de deficiencias en la capacidad de infiltración del perfil. En estos casos se produce un desbalance entre la cantidad de agua aportada al suelo en un tiempo determinado y la salida ó pérdida de agua del sistema, ya sea horizontalmente (escurrimiento superficial y/o subsuperficial) o verticalmente (evapotranspiración, infiltración, etc.). Ciertas características del suelo que contribuyen a este efecto incluyen la formación de costras en la superficie, que impiden la infiltración de agua, o la presencia de una capa de baja permeabilidad en el subsuelo (pan de arcilla, tosca) que imposibilita el drenaje profundo. La acción del hombre también afecta este balance, por ejemplo, mediante la compactación superficial y subsuperficial del suelo generada por el excesivo tránsito de rodados. Aún en suelos irrigados puede ocurrir anegamiento debido a la ausencia de adecuados sistemas de drenaje (Van Ginkel *et al.*, 1997), incluso si el sistema de riego es por mantos o inundación, el anegamiento se puede producir aún en suelos bien drenados, por al menos un par de días.

El efecto negativo del anegamiento para las plantas se asocia principalmente a disminuciones en la concentración de oxígeno en suelo, ya que la difusión de gases en el agua disminuye drásticamente (5000-10000 veces) bajo estas condiciones (Armstrong, 1980). En suelos anegados, el intercambio de gases con la atmósfera queda restringida a la superficie del suelo, mientras que dentro del perfil, el oxígeno puede estar completamente ausente (Hillel, 1998). De esta manera, la respiración de las raíces y los microorganismos aeróbicos agotan rápidamente el oxígeno y el suelo se vuelve hipóxico y luego anóxico en pocas horas (Ponnamperuma, 1984). Así, el ambiente anóxico generado por el anegamiento induce una serie de alteraciones metabólicas, fisiológicas y morfológicas en las plantas relacionadas con su supervivencia bajo

condiciones anaeróbicas (Koslowski y Pallardy, 1984; Colmer y Voesenek, 2009; Voesenek y Bailey-Serres, 2015). La reducción de la respiración radical, que es una de las primeras respuestas de las plantas a estas condiciones (Huang y Johnson, 1995; Liao y Lin, 2001), es consecuencia del cambio del metabolismo aeróbico hacia vías fermentativas y deriva en una disminución de la producción de ATP y suministro de energía (Saglio *et al.*, 1980; Gibbs y Greenway, 2003). La capacidad de fermentación de las raíces, como un mecanismo para mantener la producción de energía en condiciones de anoxia, ha sido relacionada por muchos autores con la habilidad de las plantas de sobrevivir a condiciones de anegamiento (Jackson y Drew, 1984; Mohanty *et al.*, 1993), y depende principalmente de un continuo suministro de azúcares solubles (Liao y Lin, 2001) ya sea provenientes de la actividad fotosintética actual o de las reservas. Otros mecanismos de tolerancia al anegamiento incluyen la formación de tejido aerenquimático en las raíces (*i.e.* aumentos de porosidad radical, Justin y Armstrong, 1987; Seago *et al.*, 2005; Jiang *et al.*, 2010) y la suberización de las raíces (para arroz, Colmer *et al.*, 1998). Ante eventos de anegamiento, trigo y cebada son capaces de generar aerénquima lisígeno, observándose amplios rangos de variabilidad entre cultivares (Thomson *et al.*, 1990; Jiang *et al.*, 2010; Malik *et al.*, 2011) y ha sido relacionado con la habilidad de los cultivares de tolerar las condiciones de anegamiento (Hossain y Uddin, 2011; Broughton *et al.*, 2015). Asimismo, el mantenimiento del sistema radical y su funcionalidad parece estar involucrado en el mejoramiento de la productividad de trigo bajo condiciones de anegamiento (Hayashi *et al.*, 2013). Las condiciones de anoxia debido a anegamiento causan también el cierre estomático (Malik *et al.*, 2001), reducciones en la concentración de CO₂ de las hojas y, consecuentemente, una disminución en la tasa de fotosíntesis a nivel de hoja (Malik *et al.*, 2001; Yordanova y Popova, 2001; Li *et al.*, 2011), reduciendo la producción de fotoasimilados.

1.1.2. Reducciones sobre el crecimiento y rendimiento de trigo y cebada asociadas al anegamiento

Las variaciones en rendimiento en trigo y cebada se asocian en general a cambios en el número de granos más que a cambios en el peso de los granos (Fischer, 1993; Slafer y Andrade, 1993; Abeledo *et al.*, 2003; Prystupa *et al.*, 2004). En trigo, se definió el período crítico para la determinación del número de granos como el periodo que media entre 20 días antes y 10 días después de la floración (Fischer, 1975), y depende tanto del número de espigas establecido a madurez como del número de granos por espiga (Slafer, 2003). El período crítico para la determinación del número de granos en cebada (de 40 a 10 días antes de la espigazón) se produce antes que en trigo y se asocia frecuentemente con la determinación del número de espigas por m² (Arisnabarreta y Miralles, 2008). Las distintas estrategias entre ambas especies para generar el rendimiento sugieren que la etapa ontógena en que se produce el anegamiento puede determinar diferencias en las respuestas del rendimiento de trigo y cebada ante eventos de anegamiento. Desde el punto de vista agronómico, la tolerancia al anegamiento radica en el mantenimiento de la producción de biomasa y del rendimiento en grano respecto de un cultivo sin dicha limitación, haciendo que el cultivo pueda ser viable en áreas con probabilidad de riesgo de anegamiento. Pese a ello, el número de estudios referidos al impacto del anegamiento sobre la ecofisiología de la generación del rendimiento en trigo y cebada es sensiblemente menor que los estudios realizados trabajando con niveles de organización menores (planta, órgano).

A escala productiva, cebada es considerado un cultivo altamente susceptible al anegamiento (Broughton *et al.*, 2015), mientras que trigo se considera que posee mayor

grado de tolerancia (Hoffman y Viega, 2011). Sin embargo, son escasos los trabajos *ad hoc* donde se haya puesto a prueba de manera comparativa el efecto del anegamiento en cebada y trigo bajo las mismas condiciones ambientales. En este sentido, en un relevamiento de 6 variedades de trigo y 8 de cebada bajo anegamientos naturales (4 semanas de anegamiento intermitente) se observaron reducciones en el rendimiento del 19-82% en trigo y 51-84% en cebada, dependiendo de la variedad (Setter *et al.*, 1999). Para anegamientos aplicados a inicios de macollaje, las pérdidas relativas de trigo variaron de 0 a 30% y en cebada de 9 al 42% dependiendo del cultivar (Hoffman y Viega, 2011). Las caídas en rendimiento en ambas especies se asociaron generalmente a una menor cantidad de espigas establecidas a madurez (Cannell *et al.*, 1984; Collaku y Harrison, 2002).

Si bien las pérdidas de rendimiento parecen ser mayores en cebada que en trigo, la variabilidad genética dentro de cada especie es amplia. Una evaluación a nivel de cultivo de 15 variedades de trigo expuestas a anegamiento mostró pérdidas de rendimiento de entre el 15 y 60%, dependiendo del cultivar, respecto a la situación sin anegar (Collaku y Harrison, 2002). Musgrave (1994) reportó pérdidas de rendimiento como respuesta al anegamiento de entre 37 y 45% para distintos cultivares de trigo. Para cebada, la información es más escasa. En un estudio en macetas Pang *et al.* (2004) encontraron diferencias entre genotipos de cebada en sus respuestas al anegamiento y en su recuperación una vez que las macetas fueron drenadas. En ese estudio, el peso seco de los vástagos disminuyó entre 20-35% y el de raíces entre 30-50%, respecto del tratamiento control, luego someter a las plantas a tres semanas de anegamiento.

En relación con el desarrollo de los cultivos, se sabe que la temperatura, el fotoperíodo y la vernalización son los factores principales que gobiernan la tasa de desarrollo de trigo y cebada, y determinan la duración de las distintas fases fenológicas (Hay y Kirby, 1991; Slafer y Rawson, 1994; Kernich *et al.*, 1995). Sin embargo, numerosas evidencias muestran que estreses abióticos, como las deficiencias nutricionales, pueden modificar también la duración de las fases, aunque las respuestas son controvertidas (Rodríguez *et al.*, 1998; Prystupa *et al.*, 2003; Arisnabarreta y Miralles, 2004; Guarda *et al.*, 2004; Salvagiotti y Miralles, 2007; Alzueta *et al.*, 2012; Hall *et al.*, 2014). En los casos en que se produce un atraso en la floración como consecuencia de un estrés abiótico, este en general se debe a un aumento en el filocrono, sin cambios evidentes en el número final de hojas (Longnecker *et al.*, 1993; Rodríguez *et al.*, 1998; Prystupa *et al.*, 2003; Arisnabarreta y Miralles, 2004; Salvagiotti y Miralles, 2007;). Similares resultados se encontraron en trigo bajo condiciones de déficit de agua (Cabeza *et al.*, 1993) y toxicidad por Al (Valle y Calderini, 2010), aunque en este caso si se evidenciaron cambios en el número final de hojas, pero solo en uno de los experimentos. Con respecto a los efectos del anegamiento sobre el desarrollo del cultivo, Robertson *et al.* (2009) demostraron que anegamientos en trigo durante el macollaje indujeron la aparición de macollos de órdenes superiores, retrasando la espigazón del cultivo. Sin embargo, son escasos los trabajos que evaluaron el efecto del anegamiento sobre el desarrollo de trigo y cebada, y sobre los atributos que determinan la duración de las fases fenológicas.

La sensibilidad de trigo y cebada al anegamiento a lo largo de su ontogenia ha sido caracterizada en función de la recopilación de ensayos donde el anegamiento se aplicó en momentos particulares del desarrollo (Setter y Waters, 2003). Setter y Waters (2003) sugieren que las etapas reproductivas del ciclo de trigo y cebada son más sensibles al anegamiento que las etapas vegetativas. Sin embargo, dicha sensibilidad no

ha sido analizada en ensayos *ad hoc* donde periodos sucesivos de anegamiento hayan sido generados desde la siembra a la madurez del cultivo. Desde el punto de vista temporal, el período entre la germinación y la emergencia del cultivo es uno de los más afectados por el anegamiento, y sobre el cual se han centrado muchos de los estudios realizados sobre el tema. En ausencia de oxígeno, semillas embebidas de arroz, una especie tolerante a la anoxia, son capaces de sintetizar la enzima α -amilasa y germinar, mientras que semillas de trigo en las mismas condiciones son incapaces de sintetizar dicha enzima, impidiendo la germinación (Perata *et al.*, 1992). Para etapas vegetativas, en trigos de 3-4 hojas observaron reducciones del crecimiento radical de hasta el 70% luego de 2 semanas de anegamiento, y una disminución en la producción de biomasa aérea de hasta el 60% como consecuencia de una menor producción de macollos y reducciones en el área foliar (Huang *et al.*, 1994a; Malik *et al.*, 2001). En cebada, luego de 3 semanas de anegamiento en 3-4 hojas se encontraron reducciones de 20-57% en la biomasa de tallos y 30-68% en raíces para distintos cultivares, respecto de la situación sin anegar (Pang *et al.*, 2004).

Son más escasos los trabajos que evalúan el efecto del anegamiento en momentos particulares de la ontogenia sobre el rendimiento, especialmente para cebada. En este sentido, anegamientos en 3-4 hojas en trigo produjeron mermas de rendimiento de entre 6 y 67% respecto a la situación sin anegamiento (Collaku y Harrison, 2002; Robertson *et al.*, 2009; Yaduvanshi *et al.*, 2012). Para el período de encañazón, se reportaron pérdidas de rendimiento en trigo de entre 20 y 80%, dependiendo del cultivar, respecto del control sin anegar (Yavas *et al.*, 2012). Anegamientos durante postantesis también produjeron pérdidas significativas de rendimiento en trigo como consecuencia de caídas en el peso de los granos (Jiang *et al.*, 2008; Hossain *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2011). El anegamiento durante el llenado de los granos no sólo redujo la acumulación de materia seca durante ese período, sino también la capacidad de removilización de las reservas previamente acumuladas en tallos y hojas hacia los granos (Jiang *et al.*, 2008).

El rendimiento de los cultivos de trigo y cebada se cuantifica al momento de madurez; sin embargo, la generación de dicho rendimiento es un proceso continuo que comienza a gestarse desde la siembra del cultivo. En términos asociados a la economía del carbono, la biomasa total a madurez puede ser explicada en función de la radiación interceptada (la cual depende de la generación y mantenimiento de área foliar verde) y de la eficiencia en el uso de la radiación (la cual es genotipo dependiente y variable a lo largo de la ontogenia) (Sinclair y Muchow, 1999). El anegamiento reduce la acumulación de biomasa, y en muchos casos esa reducción se asocia con una menor aparición o mantenimiento de macollos (Malik *et al.*, 2001; Collaku y Harrison, 2002). La reducción en la capacidad de macollaje, afecta la generación de área foliar, disminuyendo la capacidad del cultivo de interceptar radiación solar. Sin embargo, el efecto de eventos de anegamiento sobre las variables determinantes de la acumulación de biomasa (*i.e.* interceptación de radiación, eficiencia en el uso de la radiación) no ha sido hasta el momento analizado ni en trigo ni en cebada.

La duración del período de anegamiento está asociada a la magnitud del efecto negativo que produce en el rendimiento y sus componentes. En trigo, aumentos en la duración del anegamiento, desde 5 hasta 50 días en floración, produjeron disminuciones lineales en el rendimiento y sus componentes (espigas por m², peso y número de granos) así como en el contenido de proteína en grano (Olgun *et al.*, 2008). Similares resultados fueron reportados recientemente por Marti *et al.* (2015), quienes encontraron reducciones de rendimiento en trigo de ca. 2% por día de anegamiento durante el

período de elongación del tallo. Más aún, períodos muy cortos de anegamientos (3 días) redujeron severamente el crecimiento en plantas de trigo a las tres semanas desde emergencia. Este efecto fue más visible durante el período posterior al anegamiento (período de recuperación), mostrando una senescencia acelerada, disminución en el largo de hojas, menor área foliar, y disminución en la producción de macollos (Malik *et al.*, 2002). En cebada, aumentos en la duración del anegamiento de 72 a 120 horas, en 2-3 hojas aparecidas, produjeron reducciones progresivas en conductancia estomática, tasa de transpiración y fotosíntesis neta (Yordanova y Popova, 2001).

En resumen, tanto en trigo como en cebada, distintos trabajos analizaron el impacto del anegamiento en estados ontogénicos particulares de cada especie sobre variables preferentemente a escala de órgano o planta; sin embargo, en ninguna de las dos especies (pese a su relevancia productiva) el efecto del anegamiento ha sido contemplado considerando *ad hoc* las sucesivas etapas ontogénicas de emergencia a madurez y su impacto sobre los componentes que definen el rendimiento sea en términos de generación de biomasa o de sus componentes numéricos.

1.1.3. Interacción del anegamiento con la disponibilidad de nutrientes

La condición de anoxia producida en el suelo por efecto del anegamiento, trae como consecuencia reacciones de reducción, que altera la disponibilidad de nutrientes para los cultivos. Entre esas reacciones se encuentra la desnitrificación (proceso mediante el cual el nitrato es reducido a nitrito, luego a óxido nítrico, y eventualmente a nitrógeno elemental), y la reducción del hierro, manganeso y sulfatos (Hillel, 1998). Como consecuencia, algunos suelos anegados se vuelven ricos en Mn^{2+} y Fe^{2+} y pobres en NO_3^- y SO_4^{2-} (Malik *et al.*, 2002). El nitrógeno es uno de los macronutrientes fundamentales para generar una adecuada biomasa. La forma más frecuente de absorción de nitrógeno por parte de los cultivos es como NO_3^- . La desnitrificación es uno de los principales procesos de pérdida de NO_3^- en suelos anegados (Ponnamperuma, 1984), que sumado a la lixiviación contribuyen a la pérdida de la mayor parte del nitrógeno del sistema. De esta manera, en suelos deficitarios en nitrógeno se potencia el efecto adverso del anegamiento como consecuencia de un efecto sobre la disponibilidad del nutriente; sin embargo, dicha interacción no ha sido clarificada debido a escasez de estudios sobre el tema. El anegamiento también condiciona la economía del nitrógeno a nivel de cultivo, afectando en forma negativa la asimilación o transporte del nutriente dentro de la planta (Huang *et al.*, 1995). La nitrato reductasa (NR) es la enzima encargada de la reducción del nitrato para su posterior asimilación. Este proceso puede ocurrir tanto en raíces como en hojas. Hay indicios de que la actividad de la NR en condiciones de anegamiento disminuye en plantas intolerantes a este estrés, mientras que aumenta en las tolerantes. Esta respuesta ha sido atribuida a una menor captación de nitratos por parte de las raíces (Liao y Lin, 2001; Alaoui-Sossé *et al.*, 2005). Tanto en trigo como en cebada se encontró que la concentración de N, P, K, Mg, Cu, Zn, y Mn de los tallos disminuye significativamente bajo tratamientos de anegamiento (Steffens *et al.*, 2005). Sin embargo, existen resultados en trigo que indicarían un efecto negativo del anegamiento sobre el transporte del nitrógeno desde las raíces hacia los tallos, debido a que la concentración de nitrógeno disminuye en hojas, pero no se afecta en las raíces cuando las plantas crecen en suelos anegados (Malik *et al.*, 2001).

A modo de resumen, es posible inferir a partir de las evidencias descriptas que el anegamiento puede afectar el crecimiento de los cultivos (biomasa) o partición (rendimiento) de asimilados a través de diferentes vías. Sin embargo, no son bien conocidos los mecanismos ecofisiológicos de respuesta que tienen las especies en estudio (trigo y cebada) para tolerar en mayor o menor medida una situación de anegamiento, considerando que aún períodos breves de anegamiento afectan el crecimiento del cultivo (Malik *et al.*, 2002). Conocer dichos mecanismos sería de gran ayuda para intervenir con mayor probabilidad de éxito sobre el manejo agronómico de estos cultivos, y tendría un uso potencial para futuros programas de mejoramiento de modo de diseñar materiales adaptados a las restricciones mencionadas (Zhou *et al.*, 2007).

1.2. Objetivos de la tesis

1.2.1. Objetivo general:

Evaluar la respuesta de los componentes ecofisiológicos que definen el rendimiento y la acumulación de biomasa de trigo (*Triticum aestivum L.*) y cebada (*Hordeum vulgare L.*) sometidos a períodos prolongados de anegamiento (de 15 a 20 días consecutivos de anegamiento) en distintos momentos de su ciclo ontogénico y con dosis contrastantes de disponibilidad nitrogenada.

1.2.2. Objetivos específicos:

- (i) Analizar la respuesta de los atributos que determinan el tiempo a floración (*i.e.* número de hojas y tasa de aparición), la dinámica de la aparición de macollos, y la sincronía entre la aparición de hojas y macollos en plantas de trigo y cebada expuestas a períodos prolongados de anegamiento aplicados en diferentes momentos del ciclo de cultivo.
- (ii) Establecer cuál es el período del ciclo de los cultivos de trigo y cebada de mayor sensibilidad al anegamiento, cuantificada esa sensibilidad como pérdida de rendimiento respecto a un testigo, y evaluar el rol del nitrógeno sobre la magnitud de ese efecto.
- (iii) Analizar el efecto de períodos prolongados de anegamiento y su interacción con el nitrógeno sobre la acumulación de biomasa total (aérea y de raíces), sus componentes ecofisiológicos (captación y uso de la radiación) y su partición entre órganos en trigo y cebada.
- (iv) Cuantificar la probabilidad de ocurrencia de anegamientos temporarios a lo largo del ciclo ontogénico de trigo para distintas localidades de la Región Pampeana

1.3. Hipótesis

- (i) Anegamientos prolongados aplicados en prefloración (15 a 20 días consecutivos de anegamiento) retrasan la floración como consecuencia de un aumento en el valor de filocrono, ya que el número final de hojas no se ve afectado.
- (ii) Eventos prolongados de anegamiento afectan la fase de la dinámica de macollaje que tiene lugar durante la ocurrencia del estrés (*i.e.* anegamientos tempranos reducen la tasa de aparición de macollos y anegamientos tardíos disminuyen el porcentaje de supervivencia de los mismos).

- (iii) Tanto en trigo como en cebada el momento de mayor sensibilidad al anegamiento es alrededor de floración, coincidiendo con el período crítico de generación de rendimiento potencial.
- (iv) El aumento en la disponibilidad nitrogenada reduce el efecto negativo de eventos prolongados de anegamiento sobre el rendimiento, incrementando el número de espigas por unidad de área (en trigo y cebada) y el número de granos por espiga (en trigo) logrados a madurez, y por lo tanto, promoviendo un mayor número de granos por unidad de área.
- (v) Eventos prolongados de anegamiento generan una reducción en la acumulación de biomasa total respecto a una condición sin anegamiento, independientemente de la etapa ontogénica en que tengan lugar, reduciendo la generación biomasa aérea como consecuencia de una previa pérdida en la biomasa radical.
- (vi) El aumento en la disponibilidad nitrogenada reduce el efecto negativo del anegamiento sobre la producción de biomasa, como consecuencia del mantenimiento del área foliar verde. De este modo, la biomasa aérea por unidad de área se afecta por una disminución en la radiación interceptada acumulada más que por cambios en la eficiencia de uso de la radiación.

1.4. Estructura de la tesis

A lo largo de la presente tesis doctoral se estudian aspectos relacionados con el impacto del anegamiento sobre la producción de biomasa y generación del rendimiento en trigo y cebada cervecera, siguiendo una aproximación desde la ecofisiología de los cultivos. Para ello se realizó una serie de ensayos en macetas y en microcultivos a lo largo de tres años experimentales (2010/11, 2011/12, y 2013/14), y se complementó la información generada con el uso de modelos de simulación.

La tesis se encuentra estructurada en 7 capítulos. El presente Capítulo 1 (Introducción General) reseña los principales antecedentes sobre el tema y describe el alcance del trabajo. El Capítulo 2 describe la estructura experimental utilizada para llevar a cabo los objetivos (i) a (iii). Los resultados derivados de esos ensayos constituyen el cuerpo de los Capítulos 3 a 5, en los que se estudia el efecto del anegamiento en trigo y cebada sobre la fenología y dinámica de hojas y macollos (Capítulo 3), se identifica para cada cultivo el período del ciclo en el que eventos de anegamiento generan las mayores pérdidas de rendimiento respecto a una condición sin anegamiento y las bases funcionales que lo explican (Capítulo 4), y se estudia la dinámica de acumulación de biomasa aérea y de raíces en respuesta al anegamiento y su interacción con la disponibilidad de nitrógeno (Capítulo 5). Posteriormente, en el Capítulo 6 se utilizó el modelo de simulación agronómica CERES-Wheat (Tsuji *et al.*, 1994) para cuantificar la probabilidad de ocurrencia de anegamiento durante el ciclo del cultivo de trigo en distintas localidades de la región triguera argentina, respondiendo al objetivo (iv). Finalmente, en el Capítulo 7, se realiza una discusión general de la temática abordada enmarcando el conjunto de resultados obtenidos y se lleva a cabo la aceptación o rechazo de las hipótesis planteadas.

Estructura experimental

2.1. Descripción general de los experimentos

Para cumplir con los objetivos propuestos y poner a prueba las hipótesis planteadas se llevaron a cabo experimentos en invernáculo y en condiciones semi-controladas bajo condiciones de campo. Durante el primer año experimental (2010) se determinaron las variaciones en la sensibilidad al anegamiento a lo largo del ciclo del cultivo de trigo y cebada (Experimentos 1 y 2). En los siguientes dos años experimentales (2011 y 2013) se analizó la interacción entre anegamiento y disponibilidad de nitrógeno considerando dos momentos contrastantes en la respuesta al anegamiento (según los resultados de los experimentos 1 y 2) y dos disponibilidades nitrogenadas contrastantes (Experimentos 3 y 4). Con los experimentos 1 al 4 se dio respuesta a los objetivos específicos (i), (ii) y (iii).

2.2. Respuesta al anegamiento a lo largo del ciclo ontogénico del cultivo

1.4.1. Condiciones generales

En el primer año experimental (2010) se realizaron dos ensayos en el Campo Experimental del Departamento de Producción Vegetal de la FAUBA (34°35'S, 58°29'O). Ambos experimentos se realizaron en macetas, bajo condiciones semi-controladas y ambientes diferentes. El experimento 1 (Exp 1) fue sembrado el 02 de julio bajo invernáculo. El experimento 2 (Exp 2) se sembró el 06 de septiembre (con el objetivo de exponer a las plantas a un ambiente contrastante por condición termofotoperiódica y de mayor demanda ambiental) y se condujo con condiciones naturales de radiación y temperatura. Ambos experimentos se llevaron a cabo utilizando macetas de 12 L rellenas con suelo franco arcilloso en Exp 1 y una mezcla de arena y suelo franco arcilloso en una proporción 3:1 en Exp 2, con una densidad de 6 plantas por maceta. En el Exp 2, bajo condiciones de campo, se utilizó una mezcla con arena con el fin de mantener las macetas testigo con una alta tasa de drenaje en caso de lluvias prolongadas o muy intensas, y para facilitar la extracción y lavado de las raíces. En ambos experimentos se colocó una capa de grava (leca) de 5 cm en la parte inferior de las macetas para mejorar las condiciones de drenaje.

Ambos experimentos se llevaron a cabo sin estrés biótico, para lo cual se realizaron aplicaciones de insecticidas y fungicidas a lo largo del ciclo. Las malezas fueron removidas a mano. La fertilización se realizó a siembra con 2,5 g de Triple 15 (Yara) (15% N - 15% P₂O₅ - 15% K₂O) por maceta, de manera alcanzar una disponibilidad de nutrientes que sature la respuesta en incremento de rendimiento.

1.4.2. Diseño experimental y descripción de los tratamientos

El diseño experimental fue completamente aleatorizado con arreglo factorial. Los tratamientos surgen de la combinación de un cultivar de trigo y uno de cebada con distintos momentos de anegamiento.

Los cultivares de trigo y cebada utilizados en Exp 1 fueron Klein Chajá y Scarlett, respectivamente, mientras que en el Exp 2 se utilizaron Baguette 13 (debido a la imposibilidad de poder contar con semillas del cultivar Klein Chajá) y Scarlett como cultivares comerciales de trigo y cebada, respectivamente. El cultivar de cebada elegido representa más del 95% del área total de la cebada en Argentina y los cultivares de trigo

fueron elegidos debido a la similitud con Scarlett, y entre si, en potencial de rendimiento y fenología (similar tiempo a floración).

En ambos experimentos se impusieron seis tratamientos de anegamiento: uno control, sin restricción hídrica y con buen drenaje durante todo el ciclo del cultivo, y 5 tratamientos de anegamiento aplicados en diferentes momentos del ciclo del cultivo: (i) anegamiento desde la aparición en el vástago principal de la hoja 1 hasta la aparición de la hoja 4 (H1-4), (ii) desde la aparición de la hoja 4 hasta la aparición de la hoja 7 (H4-7), (iii) desde la aparición de la hoja 7 hasta la aparición de la hoja 10 (H7-10), (iv) desde la aparición de la hoja 10 hasta floración (H10-FI), y (v) desde floración hasta madurez fisiológica (FI-M). El número de hojas y los distintos estados ontogénicos en los que se aplicó el anegamiento siempre se midió en el tallo principal. La duración de los anegamientos fue de 20 días en Exp 1 y 15 días en Exp 2, ya que experimentos preliminares demostraron que 20 días de anegamiento producían síntomas severos pero no producían mortandad plantas, y además son duraciones acordes a las utilizadas en la literatura para trigo (Malik *et al.* 2001; Robertson *et al.*, 2009; Hossain *et al.*, 2011) y cebada (Pang *et al.*, 2004). Las distintas duraciones de anegamiento entre experimentos se eligieron con el fin de garantizar la coincidencia de las etapas fenológicas al comienzo y al final de cada tratamiento de anegamiento entre los experimentos, dado que las temperaturas más altas y fotoperíodos más largos en Exp 2, comparado con Exp 1 (Figura 2.1), causaron una aceleración en el desarrollo. La fenología del cultivo se determinó siguiendo el código decimal de Zadoks *et al.* (1974). La floración en la cebada se determinó mediante la apertura de las espiguillas y visualización de la liberación del polen.

Para imponer los tratamientos de anegamiento, las macetas se colocaron en contenedores con agua (1m x 1m x 0,5m) logrando una capa de 1 cm de agua libre por encima de la superficie de las macetas durante todo el período de cada tratamiento de anegamiento. Al final de cada tratamiento, las macetas fueron retiradas de los contenedores y se mantuvieron con drenaje libre y sin riego durante aproximadamente diez días, luego de los cuales volvieron a ser regadas normalmente. Las macetas control, desde la siembra hasta la madurez fisiológica, así como las macetas anegadas antes y después de la aplicación de los tratamientos se mantuvieron con drenaje libre. El contenido de humedad volumétrica en la parte superior e inferior de las macetas se monitoreó continuamente con un equipo TDR (AT Theta Kit HH2 Moisture content, Delta Devices, UK), y el riego se aplicó cuando fue necesario (aproximadamente cada tres días en la situación sin anegar), con un sistema de riego por goteo.

1.4.3. Condiciones meteorológicas

Los datos meteorológicos (temperatura media, mínima y máxima del aire, radiación global, humedad relativa, presión atmosférica y velocidad del viento) se registraron cada hora durante todo el ciclo de cultivo en ambos experimentos utilizando una estación meteorológica automática (Davis Vantage Pro2, EE.UU.) colocada en el mismo sitio donde se realizó cada experimento. La evapotranspiración potencial (ETP) se determinó según la ecuación de FAO Penman-Monteith (Allen, 2006). Los datos de temperatura, fotoperíodo, radiación y ETP a lo largo de cada experimento se presentan en la Figura 2.1. La temperatura media para el ciclo del cultivo durante el Exp 1 fue de 15°C, mientras que en el Exp 2 fue de 19°C, y las diferencias estuvieron dadas principalmente por un aumento en la temperatura mínima de 5,3°C promedio para todo el experimento. La radiación global incidente acumulada durante el Exp 1 fue de 959

MJ m^{-2} , mientras que en el Exp 2 fue de 1810 MJ m^{-2} . La mayor radiación acumulada en el Exp 2 respecto al Exp 1 se debió a la que el Exp 1 fue realizado bajo invernáculo, donde la radiación incidente era un 30% menor comparado con la situación de campo, y sembrado más temprano (con menor radiación incidente diaria aún en condiciones naturales). El fotoperíodo promedio de todo el ciclo fue casi 2 horas más largo en el Exp 2 que en el Exp 1 y la demanda atmosférica (ETP) promedio fue 3,5 veces mayor en Exp 2 que en Exp 1.

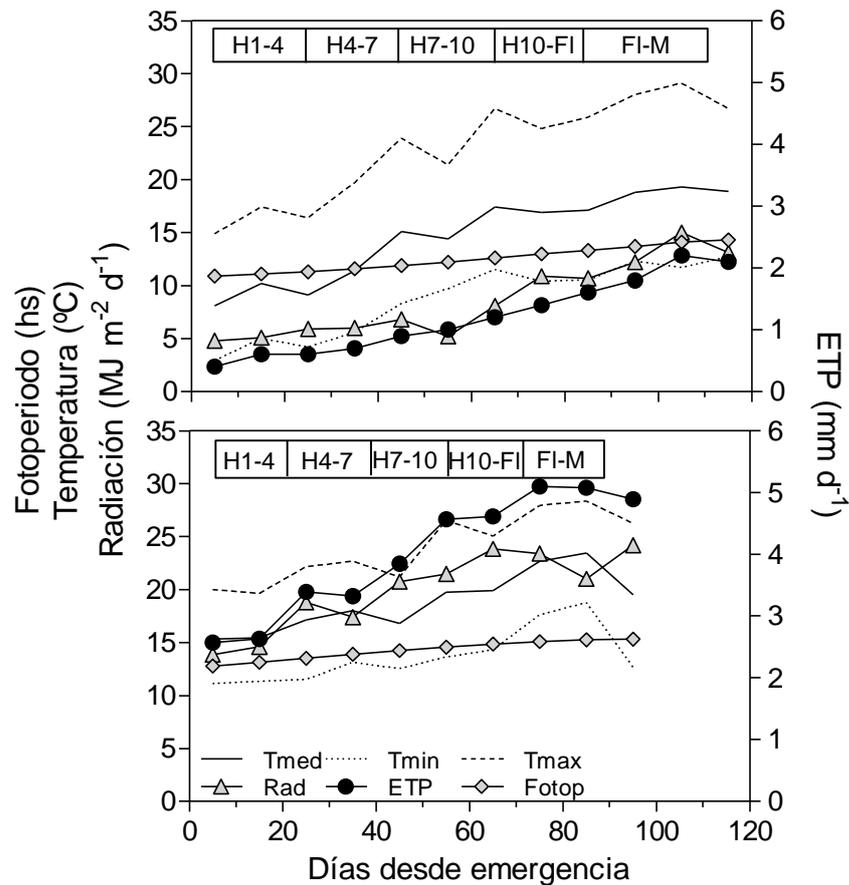


Figura 2.1. Condiciones meteorológicas durante el ciclo del cultivo en el Exp 1 (fecha de siembra temprana bajo invernáculo; panel superior) y el Exp 2 (fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales; panel inferior). Los valores corresponden a los promedios cada 10 días de la temperatura media (Tmed), máxima (Tmax) y mínima (Tmin), radiación global incidente (Rad), fotoperíodo (Fotop) y evapotranspiración potencial (ETP; Penman-Monteith-FAO). Las barras horizontales indican los momentos en que cada tratamiento de anegamiento fue impuesto, donde H refiere al número de hojas aparecidas en el vástago principal cuando los tratamientos fueron aplicados, FI refiere a floración y M a madurez.

2.3. Interacción anegamiento x disponibilidad de nitrógeno

1.4.4. Condiciones generales

Durante el segundo y tercer año experimental (2011 y 2013) se realizaron dos ensayos en el Campo Experimental del Departamento de Producción Vegetal de la FAUBA. Los ensayos se realizaron bajo condiciones climáticas naturales (*i.e.* radiación

y temperatura) en contenedores de 1 m³ (1 m x 1 m x 1 m) siguiendo una estructura de cultivo. Los experimentos fueron sembrados en líneas distanciadas a 0,10 m (10 líneas) para lograr una densidad final de 240 pl m⁻². La siembra se realizó mediante el uso de cintas biodegradables donde se colocaron las semillas manualmente de forma equidistante a lo largo de la línea con el objetivo de obtener una siembra uniforme. El experimento llevado a cabo en 2011 (Exp 3) fue sembrado el 29 de julio, mientras que el experimento llevado a cabo en 2013 (Exp 4) fue sembrado el 10 de junio. El sustrato en ambos ensayos fue una mezcla de arena y un suelo franco arcilloso en proporción 3:1 y se colocó una capa de 15 cm de grava en la parte inferior de los contenedores para mejorar las condiciones de drenaje. Los contenedores estaban provistos de una válvula manual en la parte inferior que permitían regular el drenaje, lo que permitía generar las condiciones de anegamiento cuando fuese necesario. Previo a la siembra se tomaron muestras del sustrato en toda la profundidad de 8 contenedores al azar y se hicieron determinaciones de N-NO₃⁻ y P-Bray (Cuadro 2.1). En ambos ensayos se alcanzó una disponibilidad de 20 ppm de P mediante una aplicación de superfosfato simple (0% N - 21% P₂O₅ - 0% K₂O - 12% S - 20% Ca) a la siembra.

Cuadro 2.1. Resultados de las determinaciones de N-NO₃⁻ (ppm) y P-Bray (ppm) en el sustrato utilizado en los Exp 3 y Exp 4.

Experimento	N-NO ₃ ⁻ (ppm)	P-Bray (ppm)
Exp 3	5,54	6,07
Exp 4	2,31	5,02

1.4.5. Diseño experimental y descripción de los tratamientos

El diseño experimental en Exp 3 y Exp 4 fue DCA con arreglo factorial. Los tratamientos surgieron de la combinación de un cultivar de trigo (Baguette 13) y uno de cebada (Scarlett), distintos momentos de anegamiento y distintas disponibilidades de nitrógeno (N) a la siembra.

Se impusieron tres tratamientos de anegamiento: uno control, con buen drenaje durante todo el ciclo del cultivo, y dos tratamientos de anegamiento aplicados en diferentes momentos del ciclo del cultivo: (i) desde la aparición de la hoja 4 hasta la aparición de la hoja 7 (H4-7), y (ii) desde la aparición de la hoja 10 hasta floración (H10-FI). Al momento de imponer los tratamientos de anegamiento, los estados fenológicos se midieron en el tallo principal. Los dos momentos de anegamiento se eligieron en base a los resultados obtenidos durante el primer año experimental. La duración de los anegamientos fue de aproximadamente 20 días. La aplicación de los tratamientos de anegamiento se logró mediante el cierre de las válvulas de desagote de cada unidad experimental y la aplicación de riegos por goteo hasta alcanzar un pelo de un cm de agua por encima de la superficie del sustrato. Los tratamientos control, desde la siembra y hasta la madurez fisiológica, junto con los tratamientos anegados antes y después de la aplicación de los tratamientos, se mantuvieron con drenaje libre y regaron cada dos días aproximadamente a través de un sistema de riego por goteo.

En ambos experimentos se utilizaron dos niveles contrastantes de disponibilidad nitrogenada en el suelo: (i) disponibilidad baja (sin agregado de N adicional; N0) y (ii) disponibilidad alta (con agregado de N; N1). Los tratamientos de baja disponibilidad de N no recibieron fertilización nitrogenada, manteniéndose con una disponibilidad de N a siembra de *ca.* 40 kg N ha⁻¹, mientras que los tratamientos de alta disponibilidad de N

fueron fertilizados con urea. En el caso del Exp 3 la fertilización se realizó a la siembra, y se llevó a una disponibilidad de 150 kg N ha^{-1} y en el caso de Exp 4 se llevó a 200 kg N ha^{-1} con una dosis dividida: 30% a la siembra, 30% a inicios de macollaje (equivalente al momento de aplicación del tratamiento H4-7) y 40% a comienzo de encañazón (equivalente al momento de finalización del tratamiento H4-7).

1.4.6. Condiciones meteorológicas

Los datos meteorológicos (temperatura media, mínima y máxima del aire, radiación global, humedad relativa, presión atmosférica y velocidad del viento) se registraron cada hora durante todo el ciclo de cultivo en ambos experimentos utilizando una estación meteorológica automática (Davis Vantage Pro2, EE.UU.) colocada en el sitio experimental. La evapotranspiración potencial (ETP) se determinó según la ecuación de FAO Penman-Monteith (Allen, 2006). Los datos de temperatura, fotoperíodo, radiación y ETP a lo largo de cada experimento se presentan en la Figura 2.2. La temperatura media durante el Exp 3 fue de 18°C , mientras que en el Exp 4 fue de 15°C . La radiación global acumulada durante el ciclo fue similar entre experimentos (1997 MJ m^{-2} en el Exp 3 y 1954 MJ m^{-2} en el Exp 4), mientras que el fotoperíodo promedio del ciclo fue 1 hora más largo en el Exp 3 que en el Exp 4. La demanda atmosférica (ETP) promedio para el ciclo del cultivo fue un 30% mayor en Exp 3 que en Exp 4 ($3,6$ vs. $2,7 \text{ mm d}^{-1}$).

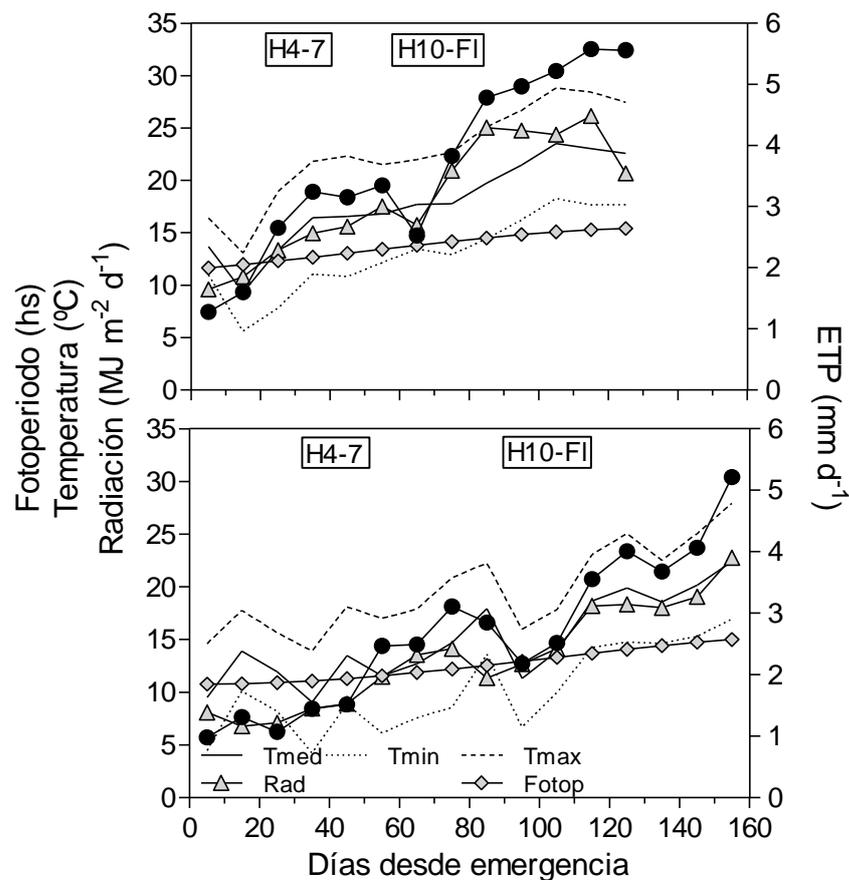


Figura 2.2. Condiciones meteorológicas durante el ciclo del cultivo en el Exp 3 (fecha de siembra tardía; panel superior) y el Exp 4 (fecha de siembra temprana; panel inferior). Los valores corresponden a los promedios cada 10 días de la temperatura media (Tmed), máxima (Tmax) y mínima (Tmin), radiación global incidente (Rad), fotoperíodo (Fotop) y evapotranspiración potencial (ETP; Penman-Monteith-

FAO). Las barras horizontales indican los momentos en que cada tratamiento de anegamiento fue impuesto, donde H refiere al número de hojas aparecidas en el vástago principal cuando los tratamientos fueron aplicados, Fl refiere a floración y M a madurez.

2.4. Mediciones realizadas

Las mediciones ejecutadas en los Exp 1 a 4 se detallan en los capítulos siguientes (Capítulos 3, 4 y 5) en función de los resultados presentados en cada capítulo.

¿Afecta el anegamiento la dinámica de aparición de hojas y macollos en trigo y cebada?¹²

¹ Parte de los contenidos de este capítulo formaron parte de la tesis de grado del Ing. Agr. Juan Martín Brihet: Efecto del anegamiento sobre la dinámica de aparición de órganos vegetativos en trigo y cebada (2012).

² El contenido de este capítulo fue aceptado con revisiones menores para su publicación en *Journal of Agronomy and Crop Science*: de San Celedonio, RP; Abeledo, LG; Brihet, JM; Miralles, DJ. Waterlogging affects leaf and tillering dynamics in wheat and barley. (ID JAC-10-2014-0345).

3.1. Introducción

Los efectos negativos del anegamiento sobre los atributos relacionados con el crecimiento (es decir la acumulación de biomasa y su partición) han sido ampliamente descritos en la literatura (Cannell *et al.*, 1980; Musgrave, 1994; Setter y Waters, 2003). Sin embargo, sus efectos sobre el desarrollo de los cultivo fueron escasamente analizados. El número final de hojas aparecidas en el vástago principal, así como la tasa de aparición de hojas, determinan la duración de las fases del ciclo de cultivo hasta floración en trigo y cebada. La aparición de hojas también tiene influencia en la dinámica de aparición de macollos (Hay y Kirby, 1991), y por lo tanto afecta el rendimiento a través de la determinación del número de espiga por planta.

La dinámica de macollaje es un proceso que tiene lugar a lo largo de todo el ciclo del cultivo. En trigo y cebada bajo condiciones potenciales (es decir, un cultivo creciendo sin adversidades bióticas o abióticas), el primer macollo generalmente aparece cuando el cultivo presenta 2-3 hojas aparecidas en el vástago principal, momento a partir del cual continúan apareciendo regularmente, a través de un proceso que puede caracterizarse por medio de la tasa de aparición de macollos, hasta que se alcance el número máximo de macollos. Una vez alcanzado el número máximo de macollos, comienza la mortalidad de los mismos, proceso cuantificado a través de la tasa de mortalidad de macollos, hasta que queda definido el número final de macollos (Kirby y Riggs, 1978; Hay y Kirby, 1991; Ishag *et al.*, 1998; Alzueta *et al.*, 2012). El anegamiento reduce significativamente la acumulación de biomasa de trigo y cebada, asociado con efectos negativos sobre la iniciación y el crecimiento de macollos (Malik *et al.*, 2001; Collaku y Harrison, 2002). La reducción del macollaje, como consecuencia de anegamiento, no sólo afecta el área foliar, reduciendo la capacidad del cultivo para interceptar la radiación solar, sino que también determina una disminución en el número de espigas por planta, afectando el rendimiento (Capítulo 4). En trigo y cebada varios trabajos mostraron una compensación entre la tasa de aparición y la tasa de mortalidad de los macollos, ya que cuanto mayor es el número de macollos aparecidos menor es la supervivencia (García del Moral y García del Moral, 1995; Berry *et al.*, 2003; Salvagiotti y Miralles, 2007). Así, el impacto de una situación particular de estrés sobre la dinámica de macollaje dependerá del estado fenológico en el cual éste tenga lugar.

La exposición de plantas de trigo a 14 días de anegamiento durante el macollaje redujo el número de macollos iniciados entre el 50 y el 62% (Malik *et al.*, 2001; Malik *et al.*, 2002; Robertson *et al.*, 2009). Incluso 3 días de anegamiento produjeron una reducción del 40% en el número de macollos iniciados en trigo (Malik *et al.*, 2002). Bajo condiciones de campo, Collaku y Harrison (2002) encontraron reducciones en el número de macollos de entre 8 y 66%, dependiendo del genotipo, como consecuencia de anegamientos durante el macollaje. Algunas evidencias en la cebada mostraron reducciones de 60 a 80% en el número de macollos establecidos por planta después de 2 semanas de anegamiento durante el macollaje (Pang *et al.*, 2004). Robertson *et al.* (2009) reportaron una disminución del 50% en el número de macollos iniciados en plantas de trigo que sufrieron anegamiento durante el macollaje, pero en la madurez no encontraron diferencias en el número de macollos fértiles entre los tratamientos anegados y drenados debido a la producción de macollos de órdenes superiores en las plantas anegadas. Esto demuestra la necesidad de evaluar toda la dinámica de macollaje, desde la aparición de los macollos hasta que queda definido el número final de macollos.

Respecto al desarrollo del cultivo, tal como fue indicado en el Capítulo 1, es sabido que la temperatura, la duración del día y la vernalización son los principales factores ambientales que regulan la tasa de desarrollo en trigo y cebada, y determinan la duración de las diferentes fases fenológicas (Hay y Kirby, 1991; Slafer y Rawson, 1994; Kernich *et al.*, 1995). Sin embargo, varias evidencias demostraron que los estreses abióticos, tales como deficiencias de nutrientes, también pueden modificar la duración de las fases fenológicas en trigo y cebada, aunque las respuestas son controvertidas (Rodríguez *et al.*, 1998; Prystupa *et al.*, 2003; Arisnabarreta y Miralles, 2004; Guarda *et al.*, 2004; Salvagiotti y Miralles, 2007). En una revisión publicada recientemente, Hall *et al.* (2014) concluyeron que las evidencias disponibles no respaldan la idea de una respuesta plástica del tiempo a floración en función de N disponible en ambas especies, lo que confirma la respuesta controvertida de los estreses abióticos sobre el desarrollo de trigo y cebada.

A pesar de que existen numerosos trabajos sobre el efecto de los nutrientes en el desarrollo de los cultivos, muy pocas evidencias han estudiado el efecto del anegamiento sobre el desarrollo. En este sentido, algunas evidencias muestran que en plantas de trigo anegadas durante macollaje, si bien disminuye el número de macollos iniciados, aumenta la producción de macollos de órdenes superiores, lo que contribuye al retraso de emergencia de las espigas (Robertson *et al.*, 2009). Recientemente, Amri *et al.* (2014) reportaron un retraso en la espigazón de 10 días en promedio al exponer a seis cultivares de trigo a anegamiento durante el macollaje. Sin embargo, no se conoce cuál de los atributos que regulan la fenología (es decir, el número final de hojas iniciadas en el ápice y/o el filocrono) es afectado por el anegamiento.

El proceso de aparición de hojas también afecta a la dinámica de emergencia de macollos (Kirby *et al.*, 1985). La sincronía entre la aparición de hojas y macollos es en general afectada por el ambiente, ya que el proceso de macollaje está fuertemente influenciado por la disponibilidad de recursos. En general, cebada posee una sincronía más alta que trigo, y se propuso que la mayor sincronía podría estar relacionada con la capacidad de cebada de generar macollos de órdenes superiores (Alzueta *et al.*, 2012). Por otra parte, diferentes evidencias mostraron que el número de macollos aparecidos por hoja en trigo y cebada es mayor bajo condiciones de alta disponibilidad de nutrientes (Abeledo *et al.*, 2004; Salvagiotti y Miralles, 2007; Alzueta *et al.*, 2012). Sin embargo, la sincronía entre la aparición de hojas y la emergencia de los macollos no ha sido evaluada bajo condiciones de anegamiento.

El objetivo de trabajo en el marco de este capítulo de la tesis (objetivo específico i) fue analizar la respuesta de los atributos que determinan el tiempo a floración (*i.e.* número de hojas y tasa de aparición), la dinámica de la aparición de macollos, y la sincronía entre la aparición de hojas y macollos en plantas de trigo y cebada expuestas a tratamientos de anegamiento aplicados en diferentes momentos del ciclo de cultivo.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Diseño Experimental y Tratamientos

Los ensayos referidos en este capítulo corresponden a los realizados en macetas (Exp 1 y Exp 2), bajo condiciones ambientales contrastantes. Los tratamientos consistieron en la aplicación de anegamientos en distintos estados de desarrollo en un cultivar de trigo y uno de cebada, que abarcaron desde la emergencia hasta la madurez. Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado con 4 repeticiones por

tratamiento en el Exp 1 y 3 repeticiones en el Exp 2. Los detalles de los tratamientos y las condiciones experimentales fueron descritos en el Capítulo 2 (Estructura experimental).

3.2.2. Mediciones realizadas

La fenología del cultivo se determinó siguiendo el código decimal de Zadoks *et al.* (1974). Las etapas fenológicas medidas fueron emergencia (Em), primer nudo visible (PNV, inicio de encañazón, exclusivamente en el Exp. 1) y floración (Fl). Como en el caso de cebada la verdadera floración (*i.e.* cuando el polen de las anteras se libera sobre el estigma del ovario) se produce cuando la espiga se encuentra dentro de la vaina de la hoja bandera (Fernández Gómez y Wilson, 2012), la fecha de floración en el cultivar de cebada se determinó mediante la apertura de las espiguillas y la visualización de la liberación del polen. Al momento de emergencia, se marcó una planta por maceta para seguir la dinámica de aparición de hojas y macollos a lo largo del ciclo de cultivo. El número de hojas aparecidas en el vástago principal se midió dos veces por semana, desde la emergencia de las plántulas y hasta la aparición de la hoja bandera, usando la escala propuesta por Haun (1973). Dos veces por semana se midió el número de macollos por planta desde la aparición del primer macollos hasta la madurez de los cultivos. La dinámica de macollos por planta se realizó en las mismas plantas en las cuales se caracterizó el número de hojas. Los macollos contabilizados fueron aquellos que tenían al menos una hoja verde.

3.2.3. Análisis de datos

La duración de las etapas fenológicas se expresó en unidades de tiempo térmico, calculado como la diferencia entre la temperatura media diaria acumulada y una temperatura base de 0 °C (Cao y Moss, 1989).

El filocrono se calculó como la inversa de la pendiente de la relación lineal entre el número acumulado de hojas emergidas en el vástago principal y el tiempo térmico desde la emergencia de las plántulas (Figura 3.1a), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$Y = a + bx \quad \text{Ec. 1}$$

donde, Y representa el número de hojas en el vástago principal (hoja pl^{-1}), x el tiempo térmico acumulado desde la emergencia de las plántulas ($^{\circ}\text{Cd}$), a la ordenada al origen (hoja pl^{-1}), y b la tasa de aparición de hojas (hoja $\text{pl}^{-1} \text{ } ^{\circ}\text{Cd}^{-1}$). El filocrono ($^{\circ}\text{Cd hoja}^{-1}$; FIL) se calculó como la inversa del parámetro b .

La dinámica de macollaje durante el ciclo del cultivo se analizó usando un modelo tetra-lineal (Figura 3.1b), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$Y = a + bx (x \leq c) + bc(x > c) + e(x - d) (x \geq d) + e(f - x)(x \geq f) \quad \text{Ec. 2}$$

donde, Y representa el número de macollos por planta (macollos pl^{-1}), x el tiempo térmico acumulado desde la emergencia de las plántulas ($^{\circ}\text{Cd}$), a la ordenada al origen (macollos pl^{-1}), b la tasa de aparición de macollos (macollos $\text{pl}^{-1} \text{ } ^{\circ}\text{Cd}^{-1}$; TAM), c el tiempo térmico en el que se alcanza el número máximo de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$; TT NMM), d el tiempo térmico al comienzo de la mortalidad de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$; TT CMM), e la tasa de mortalidad de macollos (macollos muertos $\text{pl}^{-1} \text{ } ^{\circ}\text{Cd}^{-1}$; TMM) y f el tiempo térmico en el que se define el número final de macollos ($^{\circ}\text{Cd}$; TT NFM). Este modelo también

permitió determinar el tiempo térmico al comienzo del macollaje ($^{\circ}\text{Cd}$; TT CM), el número máximo de macollos (NMM, macollos pl^{-1}) y el número final de macollos (NFM, macollos pl^{-1}). La supervivencia de macollos (%; TS) se calculó como la relación entre el número máximo de macollos y el número de macollos fértiles (es decir, con espiga) a madurez (como un promedio de cada unidad experimental).

La sincronía entre la aparición de hojas y macollos se estimó ajustando un modelo de regresión bi-lineal entre el número de macollos aparecido por planta y el número de hojas aparecido en el vástago principal (Figura 3.1c), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$Y = a + bx(x \leq c) + bc(x > c) \quad \text{Ec. 3}$$

donde, Y representa el número de macollos por planta (macollos pl^{-1}), x el número de hojas en el vástago principal, a la ordenada al origen (macollos pl^{-1}), b la sincronía (macollos hoja^{-1} ; Sinc) y c el número de hojas en el que se alcanza el número máximo de macollos por planta (hojas pl^{-1} ; HNMM). Este modelo también permitió determinar el número de hoja en la que comenzó el macollaje (hoja pl^{-1} ; HCM).

Los parámetros de las ecuaciones 1 a 3 se estimaron utilizando un modelo de optimización (Motulsky y Christopoulos, 2003).

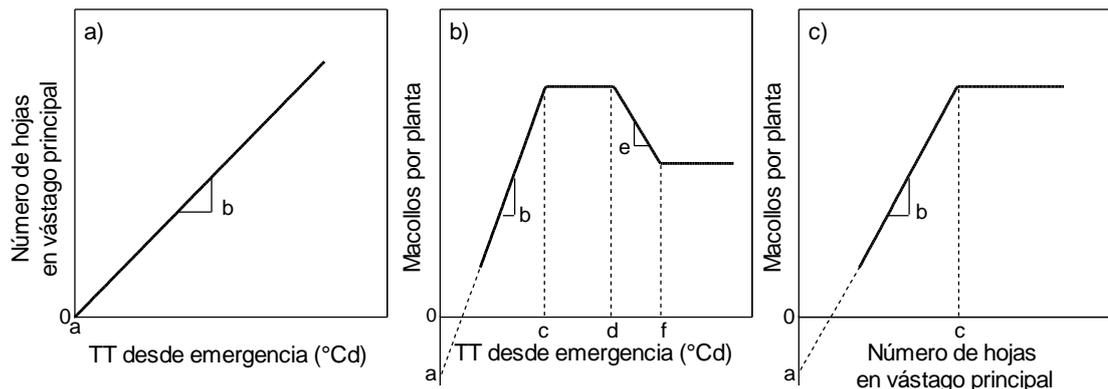


Figura 3.1. Esquema teórico de los modelos utilizados para determinar en trigo y cebada los parámetros de: a) filocrono ($^{\circ}\text{Cd}$ hoja^{-1}) según Ec. 1 (a , ordenada al origen; b , tasa de aparición de hojas), estimado como la inversa del parámetro b ; b) dinámica de macollaje, según Ec. 2 (a , ordenada al origen, b tasa de aparición de macollos; c tiempo térmico en que se alcanza el número máximo de macollos; d tiempo térmico al comienzo de la mortalidad de macollos; e tasa de mortalidad de macollos; f tiempo térmico en que se define el número de final de macollos), y c) la sincronía entre el número de macollos aparecidos por planta y el número de hojas aparecido en el vástago principal según Ec. 3 (a , ordenada al origen; b , sincronía; c , número de hojas en el que se alcanza el máximo número de macollos).

3.3. Resultados

3.3.1. Fenología y aparición de hojas

Para la situación control sin anegar, la duración de la fase Em-FI fue en el Exp 1 de 1038 $^{\circ}\text{Cd}$ y 1084 $^{\circ}\text{Cd}$ para trigo y cebada, respectivamente; mientras que en el Exp 2 fue de 1168 $^{\circ}\text{Cd}$ para trigo y 1031 $^{\circ}\text{Cd}$ para cebada (Cuadro 3.1). La duración de dicha fase presentó una interacción significativa entre los tratamientos de anegamiento y las especies ($p < 0,001$). El anegamiento retrasó de forma significativa ($p < 0,001$) el tiempo a floración de trigo y cebada cuando se aplicó en H1-4, H4-7 y H7-10 en el Exp 1, mientras que en el Exp 2, el retraso en la floración fue sólo detectado en cebada para

tratamientos de anegamiento aplicados en H1-4 y H4-7 (Cuadro 3.1). Aunque los tratamientos de anegamiento aplicados desde la aparición de la hoja 1 hasta la aparición de la hoja 10 retrasaron el tiempo a floración, el tratamiento que produjo el mayor efecto en ambas especies y experimentos fue H4-7, siendo cebada más afectada que trigo. En cebada, el retraso de la fase de Em-Fl cuando el anegamiento se aplicó en H4-7, fue de 260°Cd respecto al control en ambos experimentos ($p < 0,05$), mientras que en trigo el retraso fue de 152°Cd y sólo en el Exp 1 ($p < 0,05$). Esos retrasos en el tiempo a floración medidos en tiempo térmico, representaron alrededor de 13 a 15 días de retraso en cebada y 10 días en trigo, respecto al control. La subfase más afectadas por el anegamiento fue PNV-Fl, la que se extendió un 41% en la cebada y 33% en el trigo, respecto al control, cuando el anegamiento se aplicó en H4-7 (Exp 1). Cuando se aplicó el anegamiento más tarde en la ontogenia del cultivo (H10-Fl y Fl-M) la duración de la fase Em-Fl no fue afectada ($p > 0,05$) (Cuadro 3.1).

El análisis de los caracteres asociados con la duración del tiempo a floración (es decir, número de hojas y filocrono) mostró que cebada tuvo en promedio una hoja más que trigo en el Exp 1 ($p < 0,001$). Sin embargo, los tratamientos de anegamiento no modificaron el NFH en las dos especies y experimentos ($p > 0,10$) (Cuadro 3.1). Contrariamente, el filocrono fue afectado por el anegamiento en el Exp 2 cuando fue aplicado en H4-7, ya que este atributo fue un 13% mayor que el control en ambas especies ($p < 0,001$). En el Exp 1, se produjo también un aumento en el filocrono del 9% en trigo y el 5% en cebada, pero la diferencia no fue significativa en términos estadísticos ($p > 0,05$; Cuadro 3.1). Por lo tanto el filocrono (y no el NFH) fue el atributo que mejor explicó el retraso en el desarrollo debido al anegamiento durante las primeras etapas del ciclo de cultivo. La correlación r^2 entre los días Em-fl y el filocrono fue 0,35 ($p < 0,05$).

Cuadro 3.1. Duración en tiempo térmico ($^{\circ}\text{Cd}$) de las fases emergencia a primer nudo visible (Em-PNV) y primer nudo visible a floración (PNV-Fl), filocrono (Fil; $^{\circ}\text{Cd}$ hoja $^{-1}$) y número final de hojas en el vástago principal (NFH; hoja pl $^{-1}$) en los cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestos a anegamiento en diferentes momentos del ciclo del cultivo en Exp 1 (fecha de siembra temprana, bajo invernáculo) y Exp 2 (fecha de siembra tardía, bajo condiciones naturales). Los tratamientos de anegamiento (Aneg.) indican el momento del ciclo del cultivo en que el anegamiento fue aplicado: H indica el número de hojas aparecidas en el vástago principal, Fl floración y M madurez. La regresión lineal usada para calcular el filocrono mostró un $r^2 > 0,95$ en todas las repeticiones ($p < 0,001$).

Sp.	Aneg.	Exp 1					Exp 2		
		Em-PNV	PNV-Fl	Em-Fl	Fil	NFH	Em-Fl	Fil	NFH
Trigo	Ctl	667	371	1038	89,7	10,0	1168	90,3	10,0
	H1-4	697	430	1127	96,3	9,5	1168	92,6	10,0
	H4-7	697	493	1190	97,3	10,3	1287	101,8	10,3
	H7-10	637	468	1105	91,0	9,8	1241	94,1	10,5
	H10-Fl	713	325	1038	83,8	10,0	1113	90,9	10,0
	Fl-M	637	412	1050	89,3	9,8	1195	85,4	10,7
Cebada	Ctl	667	417	1084	92,1	11,8	1031	90,8	10,3
	H1-4	697	478	1176	97,7	11,3	1195	91,3	11,0
	H4-7	757	589	1346	96,8	12,0	1287	102,0	10,3
	H7-10	697	493	1190	99,6	11,8	1148	95,6	10,7
	H10-Fl	757	327	1084	96,6	11,5	1000	87,3	10,3
	Fl-M	727	357	1084	95,8	11,5	1000	92,9	9,7
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.		79,1	85,7	30,8	7,4	ns	96,4	7,2	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Sp.		30,8	ns	12,0	2,9	0,3	37,2	ns	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.xSp		ns	ns	50,5	12,2	ns	159,0	ns	ns

h.s.d., diferencia honestamente significativa para test de Tukey a $p = 0,05$; ns, no significativa ($p > 0,05$)

3.3.2. Dinámica de macollaje

La dinámica de macollaje siguió un patrón de cuatro fases: (i) fase de aparición de macollos, (ii) fase de mantenimiento del máximo número de macollos por planta, (iii) fase de mortalidad de macollos, y (iv) fase de definición del número final de macollos por planta (macollos fértiles y no fértiles) hasta madurez (Figura 3.2). Los parámetros de la dinámica de macollaje estimados usando la Ec. 2 se describen en el Cuadro 3.2 ($r^2 > 0,90$ en todos los casos). Con excepción del tratamiento de H1-4 de cebada (Exp 1), donde no se evidenció la fase de la mortalidad de macollos, la dinámica de macollaje estuvo representada en todos los casos por el modelo de cuatro fases. El tratamiento H1-4 de cebada en el Exp 1 mostró la aparición de macollos tardíos (a partir de la floración hasta llenado avanzado de los granos) no haciendo posible capturar el momento en el que los macollos comenzaron a morir. Estos macollos tardíos se incluyeron en la Figura 3.2 (cuadrados bicolor), pero se no se consideraron para la descripción de la mortalidad de macollos en la cebada (Cuadro 3.2). Por esa razón, los parámetros de mortalidad de macollos (TT CMM; TMM; TT NFM y NFM) en el tratamiento H1-4 de ambas especies no se incluyeron en el análisis estadístico de la varianza (ANOVA) (Cuadro 3.2).

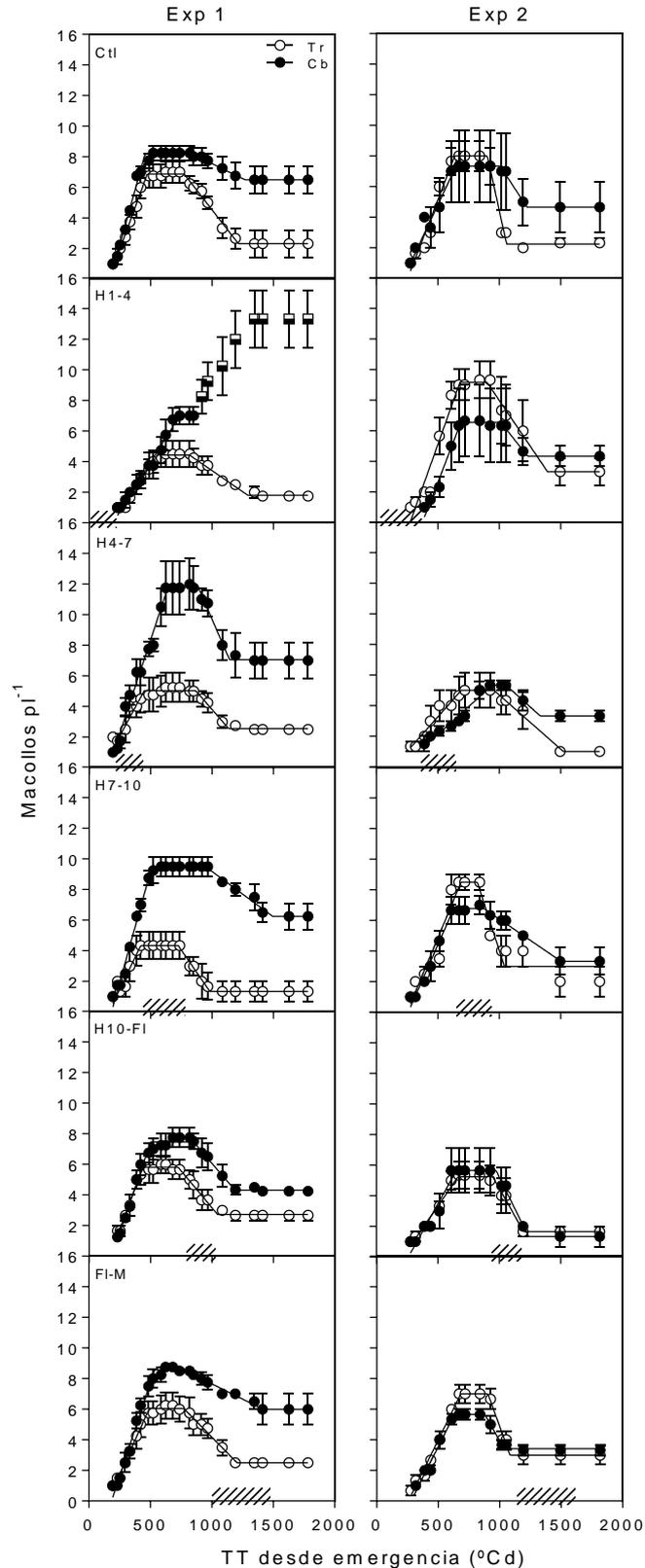


Figura 3.2. Dinámica de aparición y mortalidad de macollos a lo largo del ciclo ontogénico desde la emergencia de las plántulas para trigo (Tr) y cebada (Cb) expuestos a anegamiento durante distintos momentos del ciclo en dos experimentos (Exp 1, paneles izquierdos y Exp 2, paneles derechos). Los símbolos bi-color en H1-4, Exp 1 corresponden a la emergencia de nuevos macollos durante el llenado de los granos que no fueron considerados en el ajuste. Las barras sombreadas sobre el eje X indican el momento en que se aplicó el anegamiento en cada tratamiento. Los ajustes se hicieron siguiendo la *Ec. 2*. Los resultados de los ajustes se muestran en el Cuadro 3.2.

El anegamiento afectó significativamente TT CM en ambos experimentos ($p < 0,01$). El tratamiento H1-4 fue el que produjo el mayor retraso en el inicio de macollaje, sobre todo en cebada (76°Cd y 99°Cd más tarde que el control en el Exp 1 y Exp 2, respectivamente; Cuadro 3.2). En el resto de los tratamientos no hubo un patrón claro de efecto del anegamiento sobre TT CM, ya que en algunos casos el anegamiento adelantó el TT CM respecto al control mientras que en otros produjo un pequeño retraso. La TAM también se redujo en promedio un 20% por los tratamientos de anegamiento ($p < 0,01$). En ambas especies, los tratamientos que produjeron las reducciones más importantes en la TAM fueron H1-4 (-47% respecto al control) en el Exp 1, y H4-7 (-57% respecto al control) en el Exp 2. El momento en el que se alcanzó el MNM (TT MNM) no fue diferente entre el trigo y la cebada bajo condiciones control ($p > 0,05$). Sin embargo, en cebada, los tratamientos de anegamiento aplicados temprano en el ciclo del cultivo (H1-4 y H4-7) retrasaron significativamente el TT MNM (Cuadro 3.2). Aunque la tendencia general fue que cuanto más temprano se aplicó el tratamiento de anegamiento mayor fue el retraso en TT MNM, el impacto fue variable dependiendo del cultivar y el experimento, pero en tres de los cuatro casos evaluados, los mayores retrasos se encontraron con el tratamiento H1-4 (Cuadro 3.2). Por lo tanto, el efecto negativo del anegamiento sobre la TAM fue parcialmente compensado por un alargamiento de la fase de macollaje. De esta manera, en el caso de cebada, las reducciones en la MNM en los tratamientos H1-4 (Exp 1) y H4-7 (Exp 2) fueron 15% y 30%, respectivamente, valores inferiores en proporción a la reducción en TAM (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Tiempo térmico desde la emergencia de las plántulas hasta comienzo de macollaje (TT CM; °Cd), tasa de aparición de macollos (TAM; macollos $\text{pl}^{-1} \text{°Cd}^{-1}$), tiempo térmico desde emergencia hasta el máximo número de macollos (TT MNM; °Cd), máximo número de macollos por planta (MNM; macollos pl^{-1}), tiempo térmico desde emergencia hasta comienzo de mortalidad de macollos (TT CMM; °Cd), tasa de mortalidad de macollos (TMM; macollos $\text{pl}^{-1} \text{°Cd}^{-1}$), tiempo térmico desde emergencia hasta el momento en que se alcanza el número final de macollos (TT NFM; °Cd), y número final de macollos (NFM; macollos pl^{-1}) en los cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestos a anegamiento en diferentes momentos del ciclo del cultivo en Exp 1 (fecha de siembra temprana, bajo invernáculo) y Exp 2 (fecha de siembra tardía, bajo condiciones naturales). Los tratamientos de anegamiento (Aneg.) indican el momento del ciclo del cultivo en que el anegamiento fue aplicado: H indica el número de hojas aparecidas en el vástago principal, Fl floración y M madurez.

Exp.	Sp.	Aneg.	TT CM	TAM	TT MNM	MNM	TT CMM	TMM	TT NFM	NFM
Exp 1	Trigo	Ctl	153	0,021	492	7,0	797	0,013	1172	2,3
		H1-4	155	0,012	609	4,8	878 ^(*)	0,010 ^(*)	1174 ^(*)	1,8 ^(*)
		H4-7	111	0,015	490	5,3	860	0,014	1137	2,5
		H7-10	202	0,021	379	3,8	769	0,019	953	1,0
		H10-Fl	151	0,019	477	6,0	792	0,018	982	2,7
		Fl-M	155	0,019	493	6,3	810	0,014	1092	2,5
	Cebada	Ctl	172	0,029	459	8,3	873	0,007	1212	6,5
		H1-4	248	0,015	714	7,0	-	-	-	-
		H4-7	176	0,024	643	12,0	895	0,024	1111	7,0
		H7-10	185	0,029	508	9,5	1073	0,017	1449	6,3
		H10-Fl	188	0,025	496	7,8	884	0,017	1150	4,3
		Fl-M	190	0,025	534	8,8	784	0,009	1202	6,3
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.			50	0,008	93	2,4	ns	0,009	ns	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Sp.			19	0,003	36	0,9	77	ns	89	0,8
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.xSp			82	ns	153	4,0	ns	ns	335	1,7
Exp 2	Trigo	Ctl	256	0,021	632	8,0	984	0,026	1220	2,3
		H1-4	274	0,022	707	9,3	942	0,019	1355	3,7
		H4-7	176	0,011	647	5,0	968	0,012	1409	1,7
		H7-10	250	0,019	691	8,5	839	0,023	1263	2,0
		H10-Fl	212	0,012	659	5,3	924	0,016	1179	1,7
		Fl-M	258	0,017	677	7,3	911	0,030	1085	1,7
	Cebada	Ctl	306	0,022	624	7,7	1009	0,015	1230	4,7
		H1-4	405	0,024	674	6,7	948	0,024	1074	4,3
		H4-7	242	0,008	914	5,3	1148	0,010	1396	3,3
		H7-10	235	0,017	660	7,0	970	0,015	1261	3,3
		H10-Fl	341	0,020	638	6,0	992	0,018	1278	2,0
		Fl-M	281	0,016	631	5,7	896	0,018	1029	3,0
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.			82	0,009	99	ns	155	ns	ns	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Sp.			32	ns	ns	ns	60	ns	ns	1,0
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.xSp			ns	ns	163	ns	ns	ns	ns	ns

*h.s.d., diferencia honestamente significativa para test de Tukey a $p = 0,05$; ns, no significativa ($p > 0,05$).
 (*) Los datos no fueron incluidos en el ANOVA debido a la ausencia de los valores correspondientes para cebada.*

La mortalidad de macollos se analizó excluyendo el tratamiento H1-4 de trigo y cebada en el Exp 1, ya que, como se explicó anteriormente, en cebada no se pudo ajustar un modelo tetra lineal debido a la aparición de macollos tardíos durante el llenado de los grano. El comienzo de la mortalidad de macollos (TT CMM) se produjo en promedio 10% más tarde en cebada que en trigo independientemente del tratamiento

de anegamiento ($p < 0,05$). Los anegamientos no modificaron significativamente TT CMM en el Exp 1 ($p > 0,10$), pero en el Exp 2, TT CMM fue en general antes en los tratamientos de anegamiento que en el control. En el Exp 1 en cebada, la TMM fue acelerada por los tratamientos de anegamiento ($p < 0,05$). Sin embargo, en el Exp 2 no se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) en la TMM cuando el control fue comparado con los tratamientos de anegamiento, incluso cuando el anegamiento se aplicó durante este proceso (H10-FI, FI-M; Cuadro 3.2). La tasa de mortalidad de macollos (TMM) no difirió entre trigo y cebada en ninguno de los experimentos.

El momento en el que se alcanzó el número final de macollos (TT NFM) y el NFM no fueron afectados significativamente ($p > 0,10$) por los anegamientos (Cuadro 3.2). Hubo un efecto significativo de la especie sobre el NFM, el cual fue en promedio más alto en cebada que en trigo en ambos experimentos ($p < 0,05$), sin embargo, en el Exp 1 dependió del tratamiento de anegamiento ya que se observó una interacción Sp. x Aneg. ($p < 0,05$). La supervivencia de los macollos también fue mayor en cebada que en trigo en ambos experimentos ($p < 0,05$) y difirió entre los tratamientos de anegamiento H4-7 (38% en promedio para las dos especies) y H7-10 (17% en promedio para las dos especies) en el Exp 2 ($p < 0,05$), aunque las diferencias no fueron significativas cuando se compararon con el control (Figura 3.3). El número de espigas por planta a madurez fue también mayor en cebada que en trigo en ambos experimentos ($p < 0,001$), y fue afectado por los tratamientos de anegamiento sólo en el Exp 2 ($p < 0,05$). El tratamiento que más redujo el número de espigas fue H7-10 (Figura 3.3).

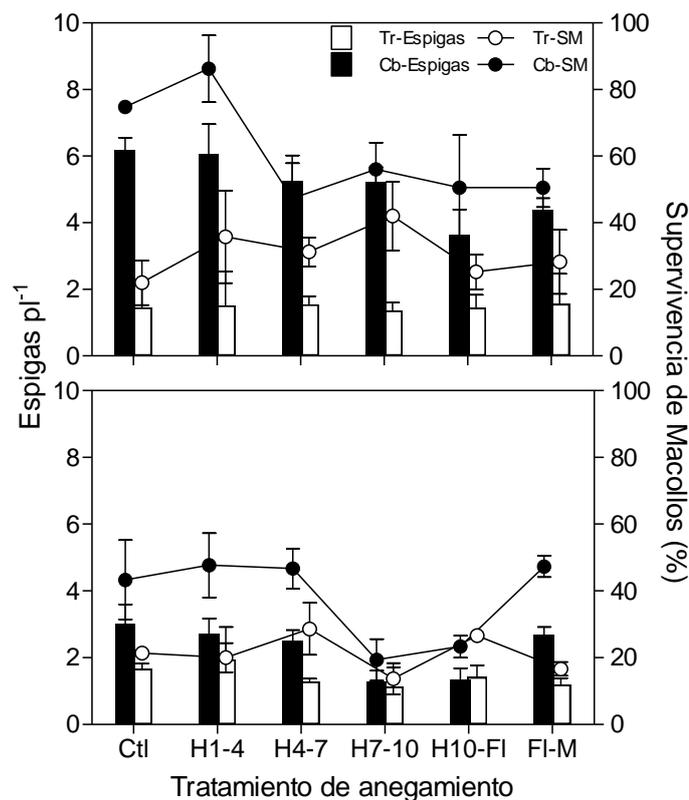


Figura 3.3. Número de espigas por planta a la madurez del cultivo y supervivencia de los macollos, cuantificado como la proporción entre el número máximo de macollos y el número de macollos fértiles a madurez (macollos con espiga) en los cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestos a anegamiento en diferentes momentos del ciclo del cultivo en Exp 1 (panel superior) y Exp 2 (panel inferior). Los tratamientos de anegamiento indican el momento del ciclo del cultivo en que el anegamiento fue aplicado: H indica el número de hojas aparecidas en el vástago principal, FI floración y M madurez.

3.3.3. Sincronía entre la dinámica de aparición de hojas y macollos

La coordinación entre la aparición de las hojas y macollos (sincronía) fue mayor en cebada que en trigo en el Exp 1 (cebada produjo 0,3 macollos más por hoja aparecida que trigo; $p < 0,01$). En el Exp 2 la sincronía fue similar entre trigo y cebada (Cuadro 3.3). El anegamiento aplicado durante las primeras etapas del ciclo de los cultivos afectó la sincronía ($p < 0,01$), al reducir el número de macollos emergidos por hoja aparecida en ambas especies. Sin embargo, el tratamiento que produjo los efectos más negativos varió con los experimentos. Mientras que en el Exp 1 el tratamiento H1-4 produjo la menor sincronía en ambas especies ($p < 0,01$), en el Exp 2 el tratamiento H4-7 fue el que redujo significativamente la sincronía entre ambos órganos ($p < 0,01$). En el Exp 2, el tratamiento de anegamiento H4-7 adelantó significativamente el comienzo de macollaje respecto a la aparición de las hojas, ya que el primer macollo emergió cuando las plantas tenían una hoja menos que el de control en ambas especies ($p < 0,01$; Cuadro 3.3). En este tratamiento no sólo el comienzo de macollaje se adelantó respecto a la aparición de hojas, sino que también se retrasó el final del macollaje, ya que las plantas tenían aproximadamente 2 hojas más que el control en ambos experimentos (Cuadro 3.3). Del mismo modo, en el Exp 1, el tratamiento H4-7 también retrasó el final de macollaje respecto a la aparición de hojas de cebada, ya que el último macollo apareció cuando las plantas tenían *ca.* 2 hojas más que el control ($p < 0,05$).

Cuadro 3.3. Sincronía entre la aparición de hojas y macollos (Sinc; macollos hoja⁻¹), número de hojas aparecidas en el vástago principal al comienzo de la aparición de macollos (HCM; hoja) y número de hojas aparecidas en el vástago principal a la finalización de la aparición de macollos (HFM; hoja) en los cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestos a anegamiento en diferentes momentos del ciclo del cultivo en Exp 1 (fecha de siembra temprana, bajo invernáculo) y Exp 2 (fecha de siembra tardía, bajo condiciones naturales). Los tratamientos de anegamiento (Aneg.) indican el momento del ciclo del cultivo en que el anegamiento fue aplicado: H indica el número de hojas aparecidas en el vástago principal, Fl floración y M madurez.

Sp.	Aneg.	Exp 1			Exp 2		
		Sinc	HCM	HFM	Sinc	HCM	HFM
Trigo	Ctl	1,7	3,2	6,3	1,8	4,0	7,5
	H1-4	1,0	3,0	7,1	1,9	4,0	8,0
	H4-7	1,6	3,2	5,4	1,0	3,0	7,3
	H7-10	1,6	3,7	5,0	1,7	3,9	8,0
	H10-Fl	1,5	3,3	6,3	1,0	3,3	7,4
	Fl-M	1,6	3,4	6,3	1,3	4,0	8,2
Cebada	Ctl	1,9	3,6	7,0	2,2	4,6	6,8
	H1-4	1,5	4,5	8,3	2,0	5,3	7,9
	H4-7	1,9	5,5	8,8	0,8	3,8	9,6
	H7-10	2,0	3,8	7,5	1,6	4,1	7,4
	H10-Fl	1,7	3,4	7,2	1,7	4,9	7,2
	Fl-M	1,9	3,8	7,5	1,6	4,3	6,9
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.		0,5	ns	1,0	0,8	0,8	1,2
h.s.d. ($p < 0,05$) Sp.		0,2	0,3	0,4	ns	0,3	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.xSp.		ns	1,1	1,5	ns	ns	ns

h.s.d., diferencia honestamente significativa para test de Tukey a $p=0,05$; *ns*, no significativa ($p > 0,05$)

3.4. Discusión

3.4.1. *Retraso de la floración por efecto de anegamientos tempranos en la ontogenia*

El anegamiento aplicado temprano durante la ontogenia (desde la emergencia de las plántulas hasta la aparición de la hoja 10) afectó de manera significativa el desarrollo fenológico de trigo y cebada retrasando el momento de la floración, aunque el efecto fue diferente dependiendo del período del ciclo en el que el cultivo se expuso al anegamiento (Cuadro 3.1). El día a floración fue más afectado cuando el anegamiento se produjo a comienzos de macollaje (H4-7), produciendo un alargamiento del período Em-Fl de un 24% en cebada y de 10-15% en trigo. En términos de días calendario, el anegamiento retrasó el tiempo a floración entre 13 a 15 días en cebada y entre 6-10 días en el trigo, respecto al control. Estos datos concuerdan con los de Amri *et al.* (2014), quienes encontraron retrasos de entre 7 y 12 días en la fecha de floración al exponer seis cultivares de trigo a 28 días de anegamiento durante macollaje. Robertson *et al.* (2009) mostraron atrasos en la espigazón de trigo como consecuencia de anegamientos durante el período de macollaje. Sin embargo, en arroz, una especie tolerante al anegamiento, no se encontró ningún efecto sobre el desarrollo bajo condiciones de inundación continua comparado con una situación no inundada (Stuerz *et al.*, 2014). Comparando estos resultados con los observados con otros estreses abióticos, tales como las deficiencias de nutrientes, el efecto del anegamiento en el desarrollo fue de mayor magnitud. Bajo deficiencias de P, se informó un retraso de 10% como máximo en el momento de floración en cebada (Prystupa *et al.*, 2003) y 14% en trigo (Rodríguez *et al.*, 1998), mientras que no se encontraron diferencias en la fenología de trigo y cebada debido a diferencias en la nutrición con N y S (Alzueta *et al.*, 2012). Otras evidencias, sin embargo, mostraron en cebada un retraso en la floración debido a deficiencias de N (Arisnabarreta y Miralles, 2004). En términos generales, y como fue propuesto por Hall *et al.* (2014) a partir de una reciente revisión, los cambios en el tiempo a floración en trigo y cebada consecuencia de deficiencias de N son en general de baja magnitud (menos de 5%), un valor sensiblemente inferior que el registrado en esta tesis por efecto del anegamiento.

3.4.2. *Efecto del anegamiento sobre los atributos que explican el tiempo a floración*

El retraso en el tiempo a floración puede ocurrir como resultado de un mayor número de hojas en el tallo principal o un mayor filocrono o de ambos. En el presente estudio, el anegamiento no modificó el NFH en ninguna situación, y esta respuesta es consistente con lo que ocurre con otros estreses abióticos, como las deficiencias de nutrientes (Salvagiotti y Miralles, 2007; Alzueta *et al.*, 2012). Sin embargo, el filocrono mostró ser un atributo más susceptible a ser modificado, ya que bajo condiciones de anegamiento tendió a ser más alto que en la situación control (Cuadro 3.1), de manera similar a lo observado en trigo bajo condiciones de déficit de agua (Cabeza *et al.*, 1993), toxicidad por Al (Valle y Calderini, 2010) o condiciones restrictivas de N (Longnecker *et al.*, 1993; Salvagiotti y Miralles, 2007) o P (Rodríguez *et al.*, 1998), y en cebada bajo deficiencias de N (Arisnabarreta y Miralles, 2004) y de P (Prystupa *et al.*, 2003). En el Exp 2, el valor de filocrono fue un 13% mayor que el del control cuando el anegamiento se aplicó al inicio de macollaje (H4-7), explicando en parte el retraso en la floración observada en el mismo tratamiento. En el Exp 1, el efecto del anegamiento sobre el filocrono fue de menor magnitud y no difirió estadísticamente del control, a pesar del hecho de que el período de Em-Fl fue más largo en la condición anegada. Era esperable que el anegamiento afecte más el filocrono que el NFH ya que este último es un atributo

de desarrollo a nivel meristemático relacionado con el momento de iniciación floral (afectado principalmente por el fotoperíodo y vernalización), mientras que el filocrono, si bien es considerado como un rasgo de desarrollo, puede estar influenciado por estreses abióticos (por ejemplo, nutrientes y restricciones hídricas) por involucrar atributos de crecimiento y desarrollo (Dreccer *et al.*, 2013).

El filocrono fue el principal atributo que explicó los retrasos en floración cuando trigo y cebada fueron expuestos a anegamiento. Sin embargo, debido a que el efecto de anegamiento sobre el filocrono no fue lo suficientemente consistente como para explicar los retrasos observados en la floración ($r^2 = 0,35$), y el NFH no sufrió cambios con los tratamientos de anegamiento, es probable que otros mecanismos estén involucrados en explicar el retraso en el tiempo a floración en trigo y cebada bajo condiciones de anegamiento. Por un lado, es posible especular que el anegamiento pudo afectar también la fase de elongación del pedúnculo de la espiga, determinando un período más largo desde la aparición de la última hoja (hoja bandera) hasta el momento de floración. Por otro lado, como la floración se registró cuando el 50% de los tallos de cada unidad experimental habían alcanzado la floración, la aparición de macollos de órdenes superiores con el tratamiento de anegamiento aplicado durante la fase de macollaje (H4-7), con un retraso en el desarrollo respecto a los vástagos principales, podría modificar la fecha de floración. En este sentido, Robertson *et al.* (2009) mostraron que el anegamiento durante el macollaje incrementó la producción de macollos de orden superior lo que contribuyó a retrasar la emergencia de las espigas de trigo.

3.4.3. Efecto del anegamiento sobre la dinámica de macollaje en trigo y cebada

El comienzo del macollaje en trigo fue más temprano que lo observado en cebada en ambos experimentos, independientemente de los tratamientos de anegamiento, pero cuando las plantas se expusieron a anegamiento muy temprano durante el ciclo (es decir, H1-4) la aparición del primer macollo tendió a ser retrasado, especialmente en cebada (Cuadro 3.2). Además, los anegamientos aplicados durante las primeras etapas de desarrollo (H1-4 y H4-7) redujeron significativamente la TAM en ambos experimentos. Esto es consistente con lo reportado en la literatura, que muestra que el anegamiento durante el macollaje de trigo disminuye fuertemente el número de macollos producidos al final del tratamiento de anegamiento respecto a las plantas creciendo bajo buenas condiciones de drenaje (Malik *et al.*, 2001; Malik *et al.*, 2002). En el caso particular de cebada, los resultados obtenidos mostraron una compensación entre la reducción de la TAM y la duración del período de macollaje (TT MNM) mediante un alargamiento de esta fase entre 40-55% (dependiendo del tratamiento y del experimento). Del mismo modo, trigo también mostró un alargamiento del período de aparición de macollos cuando el anegamiento se aplicó durante dicha etapa pero de menor magnitud (24% y 12%, para Exp 1 y Exp 2, respectivamente) que la observada en cebada. Por lo tanto, los efectos negativos del anegamiento sobre la TAM, cuando las plantas se expusieron al estrés durante la fase inicial de macollaje, fueron parcialmente contrarrestados por el alargamiento de la fase de aparición de macollos, reduciéndose así los efectos negativos del anegamiento sobre el MNM.

El comienzo de la mortalidad de los macollos se produjo con posterioridad al inicio de elongación de los tallos en todas las situaciones, de acuerdo con lo expresado en la literatura (Davidson y Chevalier, 1990; Hay y Kirby, 1991), y fue independiente de la condición de anegamiento en ambas especies (Cuadro 3.2). Aunque las evidencias muestran que los estreses abióticos, tales como la falta de agua (Davidson y Chevalier,

1990; Elhani *et al.*, 2007) o deficiencias nutricionales (Alzueta *et al.*, 2012), aumentan la mortalidad de macollos, el anegamiento no modificó la TMM respecto a la situación control. Estos resultados son consistentes con el hecho de que la mortalidad de macollos y número máximo de macollos están negativamente asociados (García del Moral y García del Moral, 1995; Sharma, 1995), ya que ni el NMM ni la TMM fueron afectados significativamente por el anegamiento en este trabajo.

Teniendo en cuenta que el anegamiento en las primeras etapas de desarrollo produjo reducciones significativas en la TAM, el efecto negativo de este estrés abiótico sería más importante para la iniciación que para la muerte de los macollos. Esto es consistente con los resultados de Alzueta *et al.* (2012), quienes proponen que el número final de macollos (NFM) está condicionado desde las primeras etapas del ciclo de cultivo, y está determinado por la tasa de aparición de macollos. En este trabajo, el NFM no difirió entre la situación control y los tratamientos de anegamiento, a pesar del hecho de que la TAM se redujo significativamente (Cuadro 3.2). Sin embargo, es importante destacar que en esta tesis el NFM no corresponde a macollos fértiles, sino macollos encañados. El número de macollos fértiles (espigas pl^{-1} ; Figura 3.2) se afectó en mayor medida que el NFM por los tratamientos de anegamiento. Además, en los estudios de la presente tesis, se observó una compensación entre la menor TAM y el alargamiento del período de aparición de macollos, como se ha descrito anteriormente.

3.4.4. Reducción de la sincronía entre aparición de hojas y macollos como consecuencia del anegamiento

La reducción en la TAM que se produjo bajo anegamientos tempranos durante el ciclo del cultivo también afectó la coordinación entre el macollaje y la aparición de hojas. La sincronía se redujo significativamente cuando las plantas de trigo y cebada fueron expuestas a anegamiento durante H1-4 y H4-7 (Cuadro 3.3), de manera similar a la que se produce como consecuencia de deficiencias nutricionales (Prystupa *et al.*, 2003; Abeledo *et al.*, 2004; Salvagiotti y Miralles, 2007). Por otra parte, el tratamiento H4-7 alargó el período de macollaje respecto a la aparición de hojas en cebada, ya que los últimos macollos aparecieron cuando las plantas tenían de 2 a 3 hojas más en el vástago principal que en la situación control. Sin embargo, este alargamiento del macollaje no pudo compensar la reducción en la TAM, ya que la sincronía en este tratamiento fue significativamente menor que la del control.

3.5. Conclusión

En conclusión, la exposición de los cultivares de trigo y cebada al anegamiento durante las primeras etapas del desarrollo (es decir, a partir de la hoja 1 a la hoja 7 aparecida en el vástago principal) retrasó significativamente el tiempo a floración, siendo el cultivar de cebada más afectado que los cultivares de trigo. Este retraso se explicó en parte por la reducción de la tasa de aparición de hojas (mayor filocrono), pero otros mecanismos (por ejemplo, tasa de elongación del pedúnculo o la producción de macollos de órdenes superiores) podrían estar involucrados para explicar el retraso en el desarrollo fenológico a floración. A pesar de que el anegamiento retrasó la tasa de aparición de hojas, la tasa de aparición de macollos se redujo en mayor medida, afectando la coordinación entre el macollaje y la aparición de hojas (sincronía). La reducción de la tasa de aparición de macollos por efecto de anegamientos iniciales fue parcialmente contrarrestada por un aumento en la fase de aparición de macollos. La exposición de trigo y cebada a anegamientos durante las etapas más avanzadas del

desarrollo produjo menores efectos, lo que indica que el efecto del anegamiento fue más importante para la generación que para la mortalidad de las estructuras. El impacto diferencial del momento ontogénico en el cual tiene lugar cada evento de anegamiento sobre la dinámica de aparición y mortandad de macollos sería un condicionante de la generación de rendimiento, ya que afectaría en forma directa al número de espigas establecidas y a la generación de área foliar, aspectos que son tratados en los capítulos siguientes.

Identificación del período crítico de anegamiento y la interacción con el nitrógeno para la determinación del rendimiento³

³ Parte del contenido de este capítulo fue publicado en: de San Celedonio, RP; Abeledo, LG; Miralles, DJ. 2014. Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant and Soil* 378: 265-277.

4.1. Introducción

Desde un punto de vista agronómico, la tolerancia de las plantas al anegamiento implica la capacidad de mantener un rendimiento relativamente alto de granos bajo dichas condiciones de estrés, comparado con un cultivo bajo buenas condiciones de drenaje. Distintas evidencias muestran que las variaciones en rendimiento en trigo y cebada se deben principalmente a cambios en el número de granos, con una menor influencia del peso de los mismos (Midmore *et al.*, 1984; Fischer, 1993; Slafer y Andrade, 1993; González *et al.*, 2005, para trigo; Abeledo *et al.*, 2003; Prystupa *et al.*, 2004, para cebada; Peltonen-Sainio *et al.*, 2007, para ambas especies). El número de granos por unidad de área puede ser analizado como el producto del número de espigas por unidad de área y el número de granos por espiga, pero la importancia de cada subcomponente para determinar el número de granos por unidad de área difiere entre ambas especies. En cebada, el número de granos depende en gran medida del número de espigas, ya que la estructura de la espiga en cebadas de dos hileras (sólo un grano por espiguilla) limita el número de granos que cada espiga puede producir (García del Moral y García del Moral, 1995; Arisnabarreta y Miralles, 2006). En trigo, la contribución de las espigas para determinar el número de granos por unidad de superficie es menos importante que en cebada, debido a la capacidad de compensación a través de aumentos en el número de granos por espiga (Slafer, 2003). El período crítico de sensibilidad al anegamiento en trigo y cebada estaría determinado por la interacción entre la ocurrencia del anegamiento y su superposición con la fase en que se determina cada componente del rendimiento.

Un enfoque alternativo para el análisis de las variaciones de rendimiento de grano es considerando su definición en términos de la biomasa aérea total producida por el cultivo y su partición a granos (es decir, el índice de cosecha). Cossani *et al.* (2009) demostraron que, para ambientes mediterráneos, las diferencias en biomasa a madurez entre el trigo y la cebada se correlacionan con las diferencias en la acumulación de biomasa después de la floración. En consecuencia, el momento de ocurrencia de eventos de anegamiento puede alterar la definición del rendimiento de grano a través de modificaciones en la acumulación de biomasa. Los pocos estudios en los que se midió la partición por separado entre las diferentes estructuras de las plantas mostraron que el índice de cosecha del tallo principal fue mayor que la de los macollos (Hay, 1995; Peltonen-Sainio *et al.*, 2008). Por lo tanto, diferentes proporciones de rendimiento proveniente del tallo principal o de los macollos, debido a la divergencia entre especies (o variedades) y/o las condiciones de cultivo, pueden afectar la sensibilidad de trigo y cebada al anegamiento.

A nivel productivo, cebada es considerada más susceptible al anegamiento que trigo, aunque existen pocos estudios donde esto fue evaluado. Un *screening* de 6 variedades de trigo y 8 de cebada cultivadas en condiciones de campo bajo condiciones de anegamiento natural (4 semanas de anegamiento intermitente) reportó reducciones en el rendimiento de 19 a 82 % en el trigo y 51-84 % en la cebada, como consecuencia de la variabilidad genética (Setter *et al.*, 1999). La mayoría de los estudios que analizaron el efecto del anegamiento en trigo o cebada se centraron en etapas específicas del ciclo de cultivo como plántulas (Musgrave, 1994; Huang y Johnson, 1995), fases vegetativas iniciales (Malik *et al.*, 2001; Collaku y Harrison, 2002; Malik *et al.*, 2002; Robertson *et al.*, 2009) o el llenado de los granos (Jiang *et al.*, 2008; Hossain *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2011). Sin embargo, no hay estudios publicados que hayan estudiado la susceptibilidad

al anegamiento durante distintos estadios fenológicos del ciclo completo del cultivo de trigo y cebada, donde los cultivos crezcan en forma simultánea bajo el mismo ambiente, y que consideren las características ecofisiológicas de definición del rendimiento que son afectadas por el anegamiento.

En suelos deficitarios en nitrógeno, el efecto adverso del anegamiento sobre el crecimiento de los cultivos de trigo y cebada podría potenciarse como consecuencia de severas deficiencias nutricionales, debido al efecto del anegamiento sobre la disponibilidad de nutrientes; sin embargo, dicha interacción no ha sido claramente elucidada. En este sentido, se encontró que la exposición de plántulas de trigo y cebada a anegamiento conduce a una disminución de la concentración de nitrógeno en las hojas y una posterior clorosis y senescencia prematura de las mismas (Huang *et al.*, 1994b; Malik *et al.*, 2002). En cebada, el agregado de N foliar contrarrestó parcialmente el efecto adverso del anegamiento a través de aumentos en el número de raíces adventicias y disminución del porcentaje de hojas cloróticas, demostrando que las deficiencias de nutrientes por causa del anegamiento contribuyen a la disminución del crecimiento de los cereales producida durante la exposición al anegamiento (Pang *et al.*, 2007). Robertson *et al.* (2009) demostraron que, en trigo, aumentos en la disponibilidad de nitrógeno una vez liberado al anegamiento favorecieron la recuperación de las plantas, mientras que diferencias en la disponibilidad inicial del nutriente (*i.e.* antes de la aplicación del anegamiento) no mostraron efectos en la recuperación del anegamiento.

El objetivo de trabajo desarrollado en este capítulo fue establecer cuál es el período del ciclo de trigo y cebada de mayor sensibilidad al anegamiento, cuantificada como pérdida de rendimiento respecto a un testigo, y evaluar el rol del nitrógeno sobre la magnitud de ese efecto.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. *Identificación del período de mayor sensibilidad al anegamiento en trigo y cebada*

4.2.1.1. Diseño experimental y tratamientos

Los ensayos referidos en esta sección corresponden a los Exp 1 y Exp 2 descritos en el Capítulo 2. Brevemente, la estructura experimental en dichos ensayos consistió en la aplicación de anegamientos en distintos estados de desarrollo en un cultivar de trigo y uno de cebada, que abarcaron desde la emergencia hasta la madurez. Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado con 8 repeticiones por tratamiento en el Exp 1 y 3 repeticiones en el Exp 2. Los detalles de los tratamientos y las condiciones experimentales fueron descritos en el Capítulo 2 (Estructura experimental).

4.2.1.2. Mediciones realizadas

A madurez, la totalidad de la biomasa aérea fue cosechada en cada maceta y se separaron los vástagos principales de los macollos. Dentro de cada categoría, la biomasa se dividió en biomasa vegetativa (tallos más vainas y hojas) y espigas. Luego, el material se secó en estufa a 65°C hasta peso constante y se determinó el peso seco. El número de espigas del vástago principal y de macollos fue contado y luego trillado. El índice de cosecha (IC) se calculó como la relación entre el rendimiento de grano y la biomasa total aérea. El peso promedio individual de los granos del vástago principal y

de los macollos se midió en dos submuestras de 50 granos por categoría y se utilizó para calcular el número de granos por espiga en ambos estratos.

4.2.1.3. Análisis de datos

Las diferencias estadísticas entre los tratamientos fueron probadas mediante análisis de varianzas (ANOVA) utilizando InfoStat Profesional v.1.1 (Di Rienzo *et al.*, 2011). Las medias de los tratamientos se compararon usando el test de Tukey con un nivel de significancia de 0,05. El grado de asociación entre diferentes variables se realizó utilizando modelos de regresión lineal.

4.2.2. Efecto del anegamiento bajo condiciones contrastantes de disponibilidad nitrogenada

4.2.2.1. Diseño experimental y tratamientos

Los ensayos referidos en esta sección fueron los realizados en contenedores a escala de micro-cultivo (Exp 3 y Exp 4). Los tratamientos consistieron en la combinación de tres factores: i) dos momentos de anegamiento (macollaje, H4-7, e inmediatamente previo a floración, H10-F1), más la situación sin anegar, ii) dos condiciones contrastantes de contenido de nitrógeno en suelo (con y sin agregado de fertilizante), y iii) un cultivar de trigo y uno de cebada. Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado con arreglo factorial con 3 repeticiones por tratamiento. Los detalles de los tratamientos y las condiciones experimentales fueron descriptos en el Capítulo 2 (Estructura experimental).

4.2.2.2. Mediciones realizadas

A madurez, dos surcos contiguos de 40 cm (0,08 m²; Exp 3) o 50 cm (0,10 m²; Exp 4) lineales fueron cosechados de cada unidad experimental. Se contó el número de plantas y luego se dividió el material en biomasa vegetativa (tallos más vainas y hojas) y espigas. Luego, el material se secó en estufa a 65°C hasta peso constante y se determinó el peso seco. Las espigas fueron contadas y luego trilladas para obtener el rendimiento en grano. El IC se calculó como la relación entre el rendimiento de grano y la biomasa total aérea. El peso promedio individual de los granos se midió en dos submuestras de 200 granos y se utilizó para calcular el número de granos por unidad de área y el número de granos por espiga en cada muestra.

4.2.2.3. Análisis de datos

Las diferencias estadísticas entre los tratamientos fueron probadas mediante análisis de varianzas (ANOVA) utilizando InfoStat Profesional v.1.1 (Di Rienzo *et al.*, 2011). Las medias de los tratamientos se compararon usando el test de Tukey con un nivel de significación de 0,05. El grado de asociación entre diferentes variables se realizó utilizando modelos de regresión lineal.

4.3. Resultados

4.3.1. Identificación del período de mayor sensibilidad al anegamiento en trigo y cebada

4.3.1.1. Diferencias entre especies en rendimiento para la condición control

El rendimiento de grano y sus componentes para trigo y cebada en ausencia de anegamiento (tratamientos de control) se describen en el Cuadro 4.1. Para la situación control, el rendimiento de cebada fue significativamente mayor ($p < 0,05$) respecto de trigo ($4,09 \text{ g pl}^{-1}$ vs $2,73 \text{ g pl}^{-1}$ para cebada y trigo, respectivamente como promedio de los dos experimentos) sin que se haya observado interacción entre los experimentos ($p > 0,10$). La biomasa aérea total a madurez y el IC también fueron mayores ($p < 0,05$) para cebada que para trigo. Las diferencias entre especies en el número de granos por planta no fueron significativas (Cuadro 4.1). Sin embargo, el peso del grano fue mayor en cebada que en trigo en ambos experimentos ($p < 0,05$). El rendimiento y la biomasa aérea por planta en los tratamientos control fueron significativamente menores en Exp 2 que en Exp 1 en ambas especies, mientras que el IC no fue modificado entre experimentos (Cuadro 4.1).

La contribución del vástago principal o de los macollos al rendimiento total fue diferente entre especies (Cuadro 4.1). En trigo, la contribución del vástago principal y de los macollos al rendimiento y la biomasa aérea total para la condición control en el Exp 1 fue similar (el vástago principal representó aproximadamente 55% de rendimiento de grano total y 50% de la biomasa total por planta), mientras que en cebada la mayor parte del rendimiento provino de los macollos en ambos experimentos, con una contribución del vástago principal al rendimiento y la biomasa total de sólo 20%. En el Exp 2 las diferencias entre las especies siguieron la misma tendencia (la contribución del vástago principal fue del 48% en trigo y el 34% en cebada).

En las siguientes secciones se expresa el impacto de los tratamientos de anegamiento como un porcentaje de la situación control. Los valores absolutos para la situación control presentados en el Cuadro 4.1 permiten calcular ese impacto en valores absolutos.

Cuadro 4.1. Rendimiento en grano (Rto), biomasa aérea total a madurez (BTM), índice de cosecha (IC), número de granos por planta (NG pl^{-1}), peso individual promedio del grano (PG), número de espigas por planta (Esp pl^{-1}) y número de granos por espiga (NGE) medido en el total de la planta y discriminado entre vástagos principales y macollos en trigo y cebada para el tratamiento control (sin anegamiento) en dos experimentos (Exp 1: fecha de siembra temprana bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). Los valores corresponden a la media \pm error estándar.

	Total		Vástago Principal		Macollos	
	Trigo	Cebada	Trigo	Cebada	Trigo	Cebada
Exp 1 Rto (g pl^{-1})	4,0 \pm 0,27	5,7 \pm 0,40	2,1 \pm 0,09	1,2 \pm 0,06	1,9 \pm 0,26	4,5 \pm 0,36
BTM (g pl^{-1})	9,3 \pm 0,45	13,3 \pm 1,05	4,7 \pm 0,14	2,5 \pm 0,10	4,7 \pm 0,44	10,8 \pm 0,96
IC	0,43 \pm 0,01	0,43 \pm 0,01	0,46 \pm 0,01	0,48 \pm 0,01	0,39 \pm 0,02	0,42 \pm 0,01
NG pl^{-1}	108,3 \pm 5,70	132,3 \pm 9,69	56,2 \pm 1,79	25,0 \pm 0,75	52,0 \pm 6,01	107,3 \pm 9,22
PG (mg grano^{-1})	37,2 \pm 0,81	43,4 \pm 0,26	38,3 \pm 0,98	47,4 \pm 1,12	35,7 \pm 1,12	42,3 \pm 0,33
Esp pl^{-1}	2,5 \pm 0,14	7,3 \pm 0,39	1,0 \pm 0,00	1,0 \pm 0,00	1,6 \pm 0,12	6,7 \pm 0,46
NGE	44,3 \pm 1,04	18,0 \pm 0,72	56,2 \pm 1,79	25,0 \pm 0,75	33,1 \pm 2,34	16,1 \pm 0,73
Exp 2 Rto (g pl^{-1})	1,4 \pm 0,08	2,5 \pm 0,31	0,7 \pm 0,05	0,8 \pm 0,03	0,7 \pm 0,03	1,6 \pm 0,28
BTM (g pl^{-1})	3,9 \pm 0,12	5,5 \pm 0,77	1,6 \pm 0,08	1,7 \pm 0,09	2,2 \pm 0,08	3,9 \pm 0,68
IC	0,37 \pm 0,01	0,45 \pm 0,01	0,42 \pm 0,01	0,49 \pm 0,01	0,34 \pm 0,01	0,43 \pm 0,00
NG pl^{-1}	66,8 \pm 4,58	73,4 \pm 8,17	30,2 \pm 2,57	23,6 \pm 0,59	36,6 \pm 2,01	49,8 \pm 7,59
PG (mg grano^{-1})	21,7 \pm 0,95	33,5 \pm 0,52	22,9 \pm 0,82	34,8 \pm 0,41	20,6 \pm 1,11	32,7 \pm 0,67
Esp pl^{-1}	2,7 \pm 0,10	4,6 \pm 0,14	1,0 \pm 0,00	1,0 \pm 0,00	1,7 \pm 0,10	3,6 \pm 0,14
NGE	25,2 \pm 2,59	15,9 \pm 1,28	30,2 \pm 2,57	23,6 \pm 0,59	22,2 \pm 2,44	13,7 \pm 1,57

4.3.1.2. Efecto del anegamiento sobre el rendimiento, la biomasa y su partición

La magnitud de caída del rendimiento debido a anegamiento varió de acuerdo con la etapa de desarrollo del cultivo; sin embargo, independientemente de la etapa en cuestión, el impacto del anegamiento fue mayor en el Exp 2 que en el Exp 1 (Figura 4.1a). En ambas especies, las mayores pérdidas de rendimiento debido a anegamiento correspondieron a los tratamientos aplicados inmediatamente previo a la floración (H7-10 y H10-FI) y en menor medida durante el llenado del grano (FI-M) ($p < 0,05$) (Figura 4.1a). El tratamiento H10-FI fue el que más redujo el rendimiento, y las pérdidas con respecto al control fueron de 34-92% en trigo y 40-79% en cebada, para el Exp 1 y Exp 2, respectivamente. Eventos de anegamiento durante las etapas vegetativas tempranas (H1-4) no generaron pérdidas significativas en el rendimiento de grano para la siembra temprana en Exp 1, aunque en la siembra más tardía en Exp 2 las pérdidas fueron *ca.* 40% para ambas especies ($p < 0,05$). En términos generales, las pérdidas de rendimiento fueron mayores a medida que el ciclo de cultivo progresó hacia la floración (Figura 4.1a).

El anegamiento afectó la contribución del vástago principal y de macollos al rendimiento de forma diferente dependiendo de la especie y el experimento. En trigo, el anegamiento produjo reducciones en el rendimiento tanto del vástago principal como de los macollos en ambos experimentos (Figura 4.1b-c). En cebada, en cambio, el anegamiento redujo sensiblemente la contribución al rendimiento de los macollos más que de los vástagos principales ($p < 0,05$), con pérdidas máximas en macollos cuando los tratamientos fueron aplicados alrededor de la floración (45% en el Exp 1 y 89% en el Exp 2; Figura 4.1b-c). Sólo los tratamientos H10-FI y FI-M redujeron

significativamente el rendimiento de los vástagos principales de cebada con pérdidas de alrededor del 25% en el Exp 1 y 58% en el Exp 2 (Figura 4.1b-c).

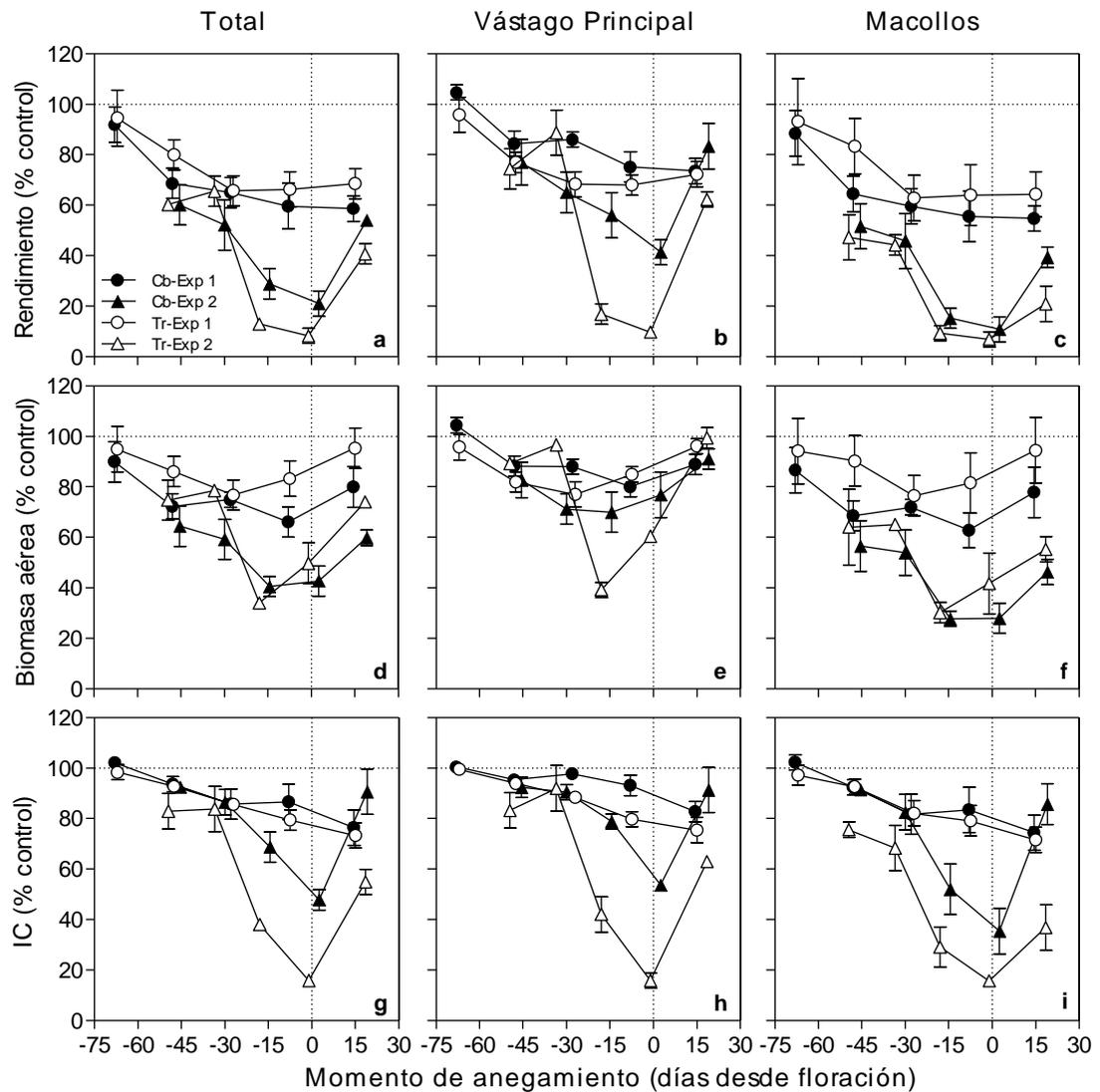


Figura 4.1. Variaciones en rendimiento (a-c), biomasa aérea total a madurez (d-f) e índice de cosecha (g-i) medido en la planta total (paneles izquierdos), en los vástagos principales (paneles centrales) y en macollos (paneles derechos) relativas a la situación control para diferentes momentos de anegamiento aplicados a lo largo del ciclo ontogénico de trigo y cebada. Cada punto indica el momento medio del período de anegamiento en días desde floración para los dos experimentos (Exp 1: fecha de siembra temprana, bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). La duración de los tratamientos de anegamiento fue de 20 días en Exp 1 y 15 días en Exp 2. Las barras verticales indican \pm error estándar. La línea punteada vertical indica el día de floración.

El anegamiento redujo la producción total de biomasa aérea a madurez de manera similar a la observada para el rendimiento de grano: tratamientos inmediatamente previos a floración redujeron significativamente la biomasa total a madurez ($p < 0,05$) (Figura 4.1d). La mayor caída de biomasa a madurez debido al anegamiento se produjo en los tratamientos H7-10 y H10-F1, y la magnitud de esas reducciones fueron 24-66 % para trigo y 34-60 % para cebada. Las pérdidas de biomasa en el trigo fueron ligeramente superiores en los macollos que en los vástagos principales, especialmente en el Exp 2 (Figura 4.1e-f), llegando a pérdidas del 60% en el vástago principal y 70%

en los macollos (H7-10). En el caso de cebada, la biomasa proveniente de los macollos fue más afectada que la de los vástagos principales, con una reducción máxima del 37% en el Exp 1 y 72% en el Exp 2 en el caso de los macollos y 20% en el Exp 1 y 30% en el Exp 2 para los vástagos principales (Figura 4.1e-f). Las variaciones en el rendimiento debido al anegamiento fueron explicadas en gran proporción por los cambios en la biomasa total producida a madurez en ambas especies y experimentos ($r^2 = 0,95$, $p < 0,001$ para el conjunto de datos) (Figura 4.2a).

El anegamiento no sólo redujo la biomasa a madurez, sino también la partición a granos. Eventos de anegamiento desde H7 hasta madurez redujeron significativamente el IC de trigo en ambos experimentos (Figura 4.1g), con una caída máxima de 27% en el Exp 1 (tratamiento FI-M) y 84% en el Exp 2 (tratamiento H10-FI). Estas reducciones se produjeron como consecuencia tanto de caídas en el IC del vástago principal como de los macollos, con similar magnitud (Figura 4.1g-i). La disminución del IC debido al anegamiento fue menor en cebada que en trigo (Figura 4.1g-i). Las variaciones en el rendimiento fueron explicados por cambios en el IC pero no con un solo ajuste de regresión para ambos experimentos debido a la gran diferencia en la biomasa total establecida a madurez entre el Exp 1 y Exp 2. Por lo tanto, para la relación entre el rendimiento de grano y el IC se ajustaron dos regresiones lineales por separado para cada experimento (Figura 4.2b). El Exp 1 mostró mayor IC promedio que el Exp 2, mientras que el Exp 2 mostró un rango más amplio de variación para este atributo (Figura 4.2b).

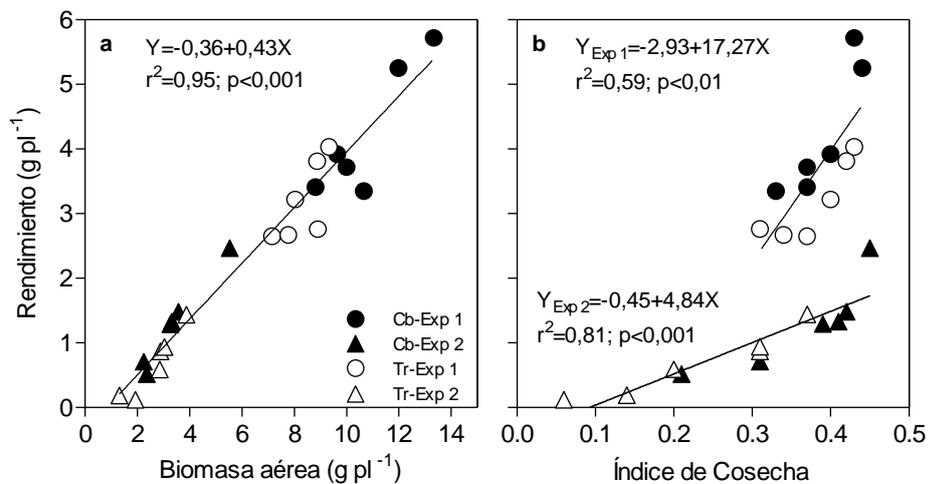


Figura 4.2. Rendimiento en función de la biomasa aérea total a madurez (a) y el índice de cosecha (b) para cultivares de trigo y cebada expuestos a tratamientos de anegamiento a lo largo del ciclo de cultivo en dos condiciones experimentales (Exp 1: fecha de siembra temprana, bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). Las líneas sólidas representan las regresiones lineales para los diferentes conjuntos de datos.

4.3.1.3. Efecto del anegamiento sobre los componentes numéricos del rendimiento

Los componentes numéricos del rendimiento se vieron afectados de manera diferente por el anegamiento (Figura 4.3). En el trigo, las mayores reducciones en el número de granos por planta debido a anegamiento se produjeron durante el tratamiento H7-10 en ambos experimentos, con pérdidas del 27% y 74% en el Exp 1 y Exp 2, respectivamente ($p < 0,05$) (Figura 4.3a). En el Exp 1, el número de granos proveniente de los vástagos principales o de macollos se afectó en similar proporción en trigo

(reducción del 25 y 28% respectivamente), pero en el Exp 2, el número de granos de macollos mostró reducciones más altas que las de los vástagos principales (reducciones con respecto al control del 64% en el vástago principal y 82% en macollos; Figura 4.3b-c). Las reducciones en el número de granos por planta en el trigo fueron consistentes con caídas en el número de granos por espiga en vástagos principales y macollos, especialmente en el Exp 2, donde las caídas en el número de granos por espiga fueron del 65% con respecto al control en ambos estratos, en comparación con un 20% de reducción en el Exp 1 (Figura 4.3h-i). En ambas especies, el número de espigas provenientes de vástagos principales no fue afectado por el anegamiento ($p > 0,10$) ya que no se observó mortalidad de plantas en ninguno de los experimentos (Figura 4.3e).

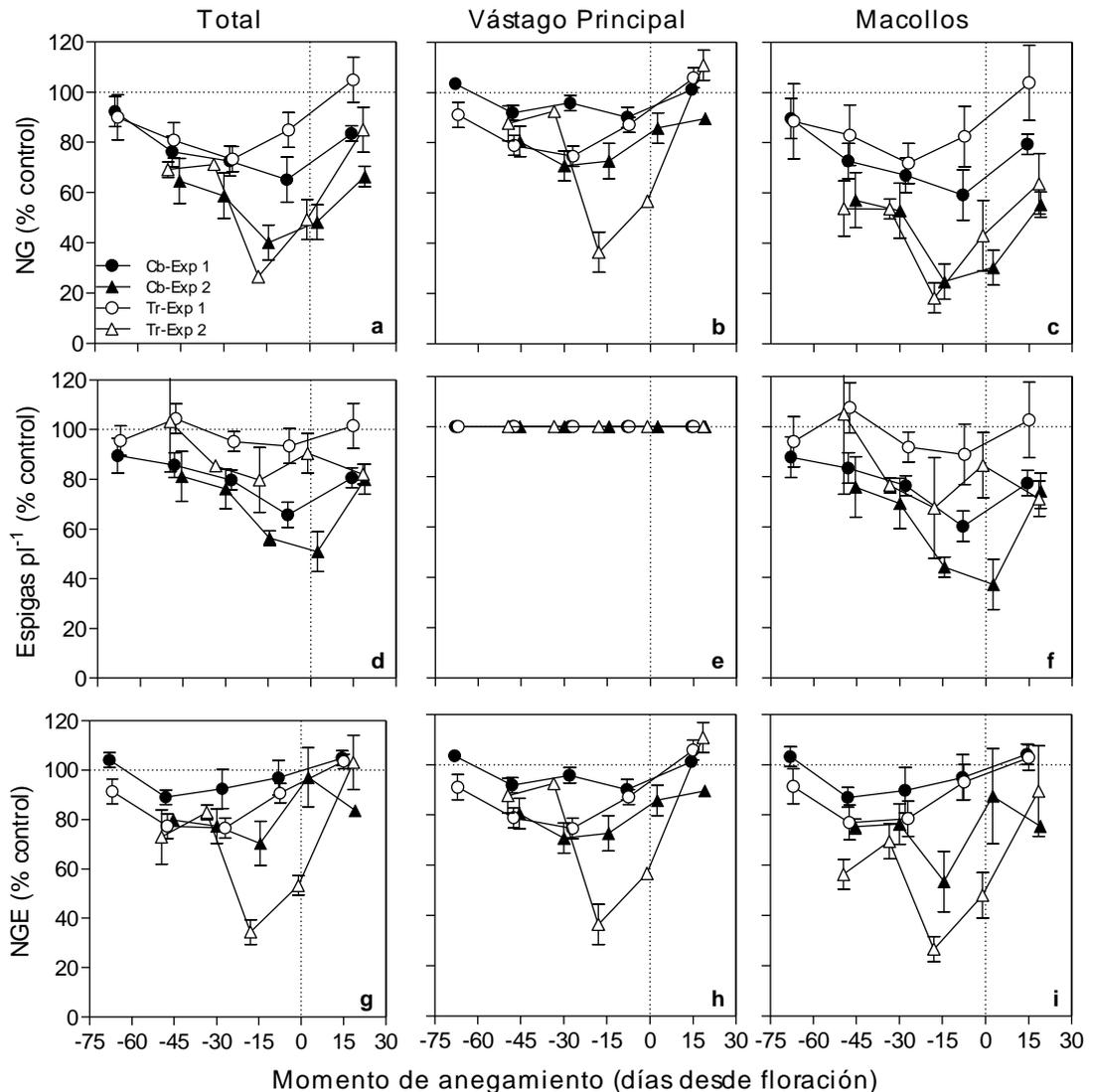


Figura 4.3. Variaciones en el número de granos por planta (NG; a-c), espigas por planta (d-f) y número de granos por espiga (NGE; g-i) medido en la planta total (paneles izquierdos), en los vástagos principales (paneles centrales) y en macollos (paneles derechos) relativas a la situación control para diferentes momentos de anegamiento aplicados a lo largo del ciclo ontogénico de trigo y cebada. Cada punto indica el momento medio del período de anegamiento en días desde floración para los dos experimentos (Exp 1: fecha de siembra temprana, bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). La duración de los tratamientos de anegamiento fue de 20 días en Exp 1 y 15 días en Exp 2. Las barras verticales indican \pm error estándar. La línea punteada vertical indica el día de floración.

En cebada, las reducciones en el número de granos por planta alcanzó el 35% en el Exp 1 y 60% en el Exp 2, debido a una gran reducción en el número de granos de los macollos (*ca.* 40% en el Exp 1 y 75% en Exp 2), y un menor impacto sobre el vástago principal (*ca.* 10% en el Exp 1 y 30% en el Exp 2) (Figura 4.3b-c). Contrario a lo que ocurrió en trigo, el número de espigas por planta fue el principal subcomponente afectado por el anegamiento en cebada, con pérdidas de *ca.* 40% en el Exp 1 y 63% en el Exp 2 (Figura 4.3d-f). Por lo tanto, el número de espigas por planta fue el componente principal que explicó las variaciones en el número de granos por planta de cebada, ya que el número de granos por espiga se redujo ligeramente y sólo en el vástago principal (10% en el Exp 1, con el tratamiento H10-F1 y 30% en el Exp 2, con el tratamiento H4-7) (Figura 4.3d-i).

El peso de los granos se redujo cuando los tratamientos de anegamiento fueron aplicados inmediatamente previos a la floración (H7-10 y H10-F1), así como durante el período de llenado de los granos ($p < 0,05$), afectándose con similar magnitud el vástago principal y los macollos en ambas especies (Figura 4.4). Las mayores reducciones en el peso de los granos se observaron en los tratamientos F1-M y H10-F1 en los Exp 1 y Exp 2, respectivamente; y, en general, trigo fue más afectado que cebada. En el Exp 2, con anegamientos en H10-F1 el peso individual de los granos de cebada fue de 15 mg (reducción del 55% con respecto al control), mientras que en trigo, los granos no completaron su llenado y quedaron chuzos, con pesos de 3,6 mg por grano (pérdidas de 83% con respecto al control).

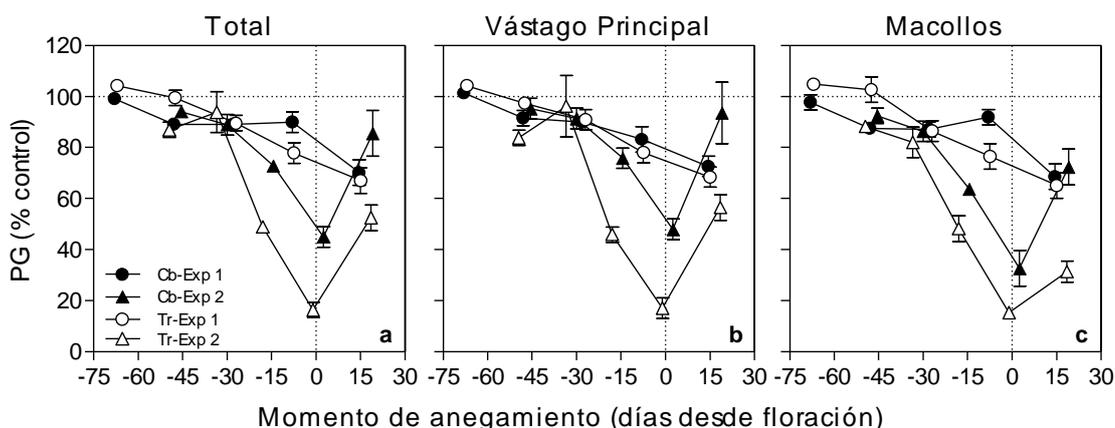


Figura 4.4. Variaciones en el peso individual de los granos (PG; a-c) medido en el total de la planta (panel izquierdo), en los vástagos principales (panel central) y en macollos (panel derecho) relativas a la situación control para diferentes momentos de anegamiento aplicados a lo largo del ciclo ontogénico de trigo y cebada. Cada punto indica el momento medio del período de anegamiento en días desde floración para los dos experimentos (Exp 1: fecha de siembra temprana, bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). La duración de los tratamientos de anegamiento fue de 20 días en Exp 1 y 15 días en Exp 2. Las barras verticales indican \pm error estándar. La línea punteada vertical indica el día de floración.

Las variaciones en el rendimiento debido a anegamiento se explicaron principalmente por los cambios en el número de granos por planta en ambas especies y experimentos y todos los datos se ajustaron mediante una regresión lineal única ($r^2 = 0,89$, $p < 0,001$; Figura 4.5a). Sin embargo, como el anegamiento redujo también el peso de los granos, las variaciones en el rendimiento de grano fueron también explicados por los cambios en el peso de los mismos ($r^2 = 0,66$, $p < 0,001$ para el Exp 1 y $r^2 = 0,76$, $p <$

0,001 para el Exp 2; Figura 4.5b). A pesar de que el anegamiento produjo reducciones similares en el número de granos en ambas especies, los subcomponentes del número de granos se vieron afectados de manera diferente dependiendo de la especie. En trigo, el 99% de las reducciones en el número de granos se explicaron por las variaciones en el número de granos por espiga (Figura 4.5d), y no existió una relación significativa con el número de espigas por planta (Figura 4.5c). Por el contrario, las reducciones del número de granos de cebada por anegamiento se explicaron principalmente por las variaciones en el número de espigas por planta ($r^2=0,96$, $p<0,001$; Figura 4.5c) y en menor medida por el número de granos por espiga ($r^2=0,76$; $p<0,001$; Figura 4.5d).

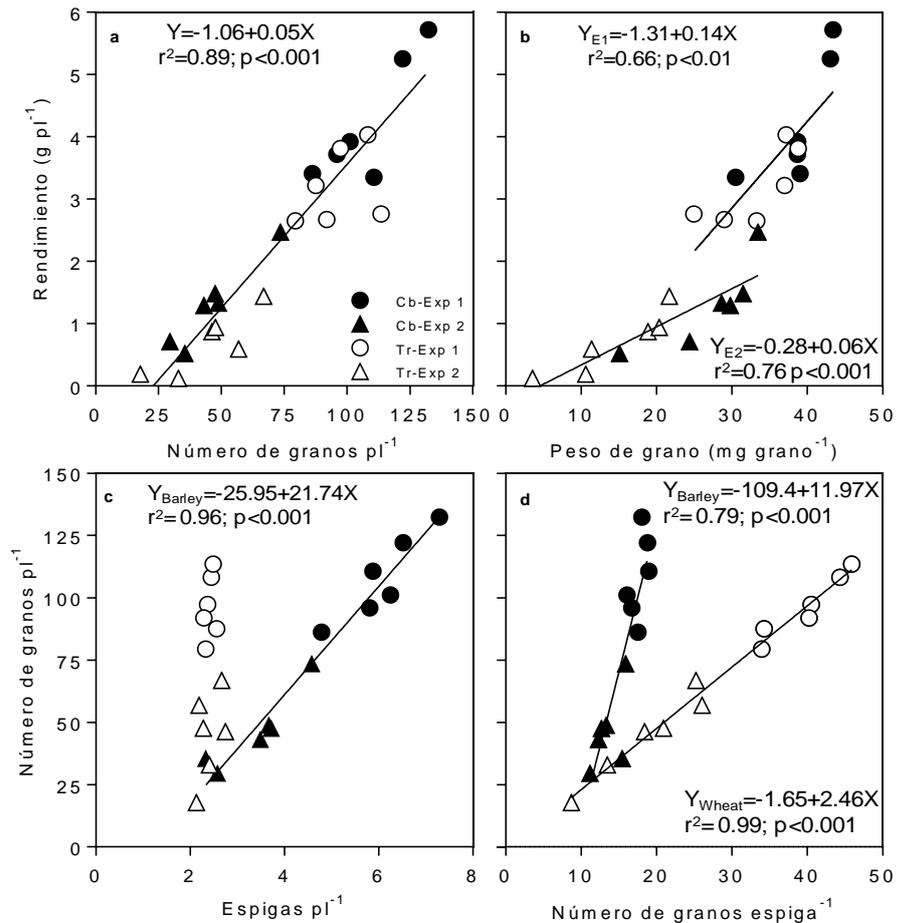


Figura 4.5. Rendimiento en función del número de granos por planta (a) y el peso de los mismos (b) y el número de granos por planta en función del número de espigas por planta (c) y del número de granos por espiga (d) para cultivares de trigo y cebada expuestos a tratamientos de anegamiento a lo largo del ciclo de cultivo en dos experimentos (Exp 1: fecha de siembra temprana, bajo invernáculo; Exp 2: fecha de siembra tardía bajo condiciones naturales). Las líneas sólidas representan las regresiones lineales para los diferentes conjuntos de datos.

4.3.2. Efecto del anegamiento sobre el rendimiento y sus componentes en trigo y cebada bajo condiciones contrastantes de disponibilidad nitrogenada

4.3.2.1. Interacción anegamiento x nitrógeno sobre el rendimiento, la biomasa y su partición

En promedio, en el Exp 3 el rendimiento fue de 553 g m^{-2} y de 853 g m^{-2} en el Exp 4 (un 55% menor). En ambos experimentos se detectó interacción especie x

anegamiento x nitrógeno para el rendimiento ($p < 0,05$). En todos los casos, el anegamiento inmediatamente previo a la floración (H10-Fl) fue el que redujo en mayor medida el rendimiento, comparado con el anegamiento aplicado durante el macollaje (H4-7). En el Exp 3, el anegamiento H10-Fl redujo significativamente ($p < 0,05$) el rendimiento de trigo cuando la disponibilidad de nitrógeno fue baja (N0), alcanzando un rendimiento de 345 g m^{-2} (Figura 4.6a), lo que representó una pérdida del 58% respecto al control sin anegar. Contrariamente, en el caso de cebada el tratamiento H10-Fl redujo el rendimiento en mayor proporción cuando la disponibilidad de N fue alta (106 g m^{-2}) comparado con la condición sin agregado de N (271 g m^{-2}) representando una reducción del 89% en N1 y 65% en N0 con respecto a la situación sin anegar ($p < 0,05$). En el Exp 4, las reducciones del rendimiento como consecuencia del anegamiento fueron menores en proporción que en el Exp 3 (Figura 4.6b); sólo cebada anegada en H10-Fl bajo la condición N1 mostró diferencias significativas con respecto al control (reducción del 59%; $p < 0,05$).

Las variaciones en rendimiento estuvieron explicadas principalmente por variaciones en la biomasa aérea producida a madurez ($r^2 = 0,89$; $p < 0,001$). El anegamiento redujo significativamente la biomasa en ambos experimentos, independientemente de la condición de nitrógeno y la especie ($p < 0,001$). Las pérdidas con respecto al control fueron en promedio del 33% cuando se aplicó en H4-7 y del 47% cuando se aplicó en H10-Fl en el Exp 3 (Figura 4.6c). En el Exp 4, el anegamiento redujo la biomasa sólo cuando se aplicó en H10-Fl, provocando, en promedio, pérdidas del 21% respecto a la situación sin anegar. A su vez, la biomasa final a cosecha fue mayor siempre que la disponibilidad de N fue alta (N1), comparada con la condición sin agregado de N (N0), excepto para cebada anegada en H10-Fl. En este caso, bajo la situación de N1, la cebada anegada en H10-Fl tuvo una pérdida de biomasa del 59% en Exp 3 y 46% en Exp 4 respecto del control ($p < 0,05$) (Figura 4.6cd).

La partición de la biomasa hacia los granos también fue afectada por los tratamientos de anegamiento aunque la magnitud dependió de la especie y de la oferta nitrogenada. En el Exp 3, con anegamiento en H10-Fl, el IC de cebada fue del 0,20 en promedio para las dos condiciones nitrogenadas, representando una caída del 60% respecto del control ($p < 0,001$); sin embargo, en proporción, las caídas en el IC de cebada fueron más marcadas cuando la condición de N fue alta (reducción en el IC del 48% en N0 y del 73% en N1). A diferencia de cebada, el IC en trigos anegados no se diferenció significativamente del control en el Exp 3 (Figura 4.6e). En el Exp 4, el IC fue menos afectado que en el Exp 3 en ambas especies, aunque la tendencia fue similar. El anegamiento en H10-Fl redujo significativamente el IC de cebada ($p < 0,05$). Las pérdidas fueron del 17% en promedio para las dos condiciones de nitrógeno, aunque cuando la condición de N fue alta se alcanzaron reducciones del 28% respecto al control. En trigo no se encontraron cambios en el IC por efecto del anegamiento ni la condición nitrogenada en el Exp 4 ($p > 0,05$; Figura 4.6f).

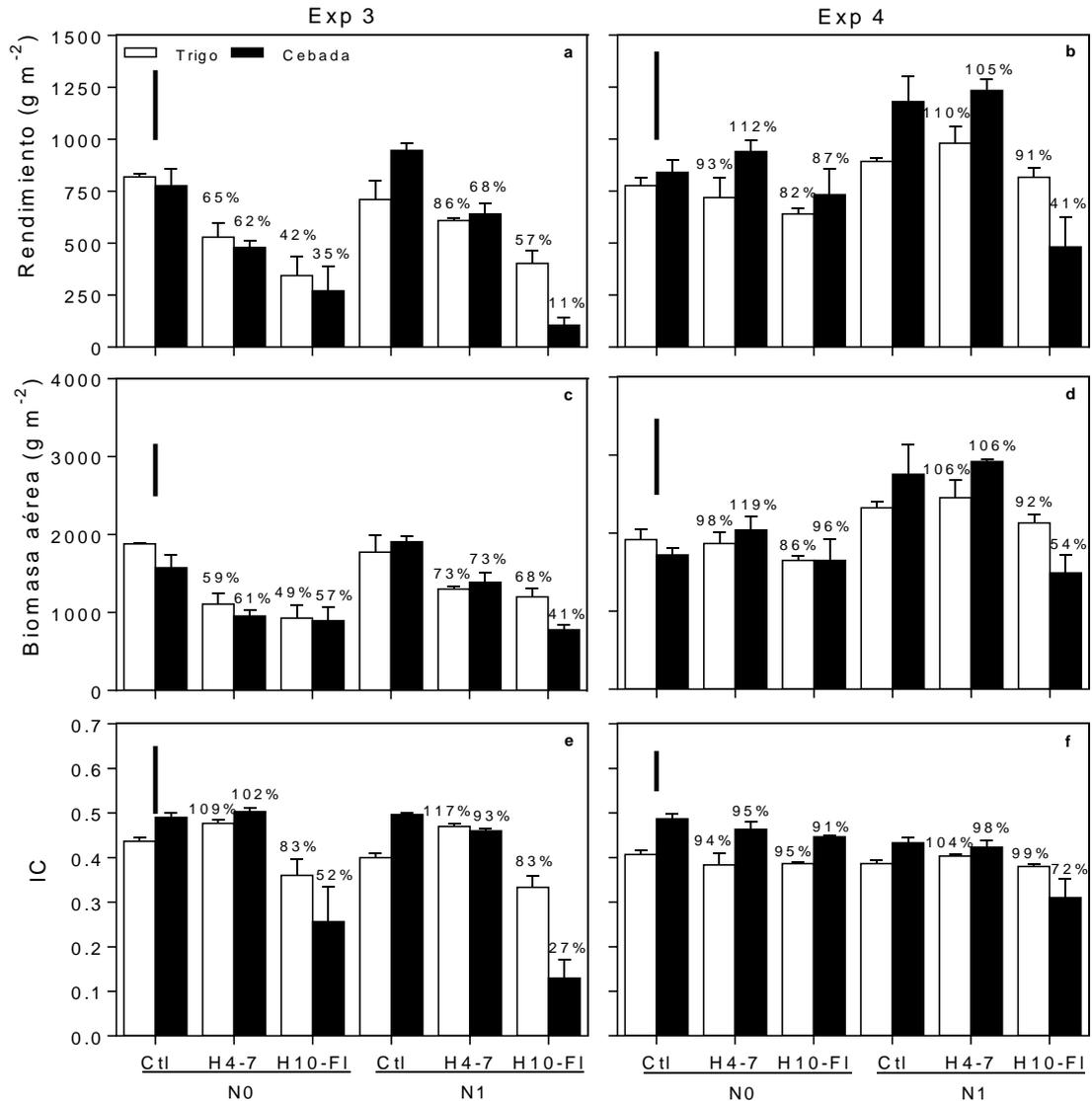


Figura 4.6. Rendimiento (a-b), biomasa aérea total a madurez (c-d) e índice de cosecha (IC; e-f) para trigo y cebada para la situación sin anegamiento (Ctl), anegado de 4 a 7 hojas aparecidas en el vástago principal (H4-7) y anegado de 10 hojas aparecidas en el vástago principal hasta floración (H10-FI) ante condiciones de baja (N0) y alta disponibilidad nitrogenada (N1). Los paneles izquierdos corresponden al Exp 3 y los paneles derechos corresponden al Exp 4. Las columnas representan los valores absolutos (media ± error estándar) y los valores sobre cada columna indican el porcentaje respecto a la condición control. La línea vertical dentro de cada panel corresponde a la diferencia mínima significativa entre tratamientos para la interacción especie x anegamiento x nitrógeno (Tukey; $p < 0,05$).

4.3.2.2. Interacción anegamiento x nitrógeno sobre los componentes numéricos del rendimiento

El número de granos por m² (NG) se relacionó linealmente con el rendimiento, explicando gran parte de las variaciones en esta variable ($r^2 = 0,89$; $p < 0,001$). Para el NG se detectó interacción especie x anegamiento x nitrógeno en ambos experimentos ($p < 0,05$). En ambas especies, el anegamiento en el periodo de macollaje (H4-7) no afectó el NG ($p > 0,05$) en ninguno de los dos experimentos. Sin embargo, en el Exp 3, el anegamiento redujo significativamente el NG en trigo bajo la condición N0 (pérdida del 43% respecto al control) cuando se aplicó en el período inmediatamente previo a la

floración (H10-FI), mientras que en cebada se afectó bajo la condición N1 (pérdida de 68%; Figura 4.7a). En el Exp 4, el tratamiento H10-FI sólo redujo significativamente ($p < 0,05$) el NG en cebada bajo la condición N1 (pérdida del 51% respecto al control; Figura 4.7b).

Si bien el NG fue similar en trigo y cebada, su conformación fue diferente dependiendo de la especie. En todas las condiciones analizadas el número de espigas por m^2 (NE) fue significativamente mayor ($p < 0,001$) en cebada (1070 espigas m^{-2} promedio) que en trigo (638 espigas m^{-2} promedio), mientras que el número de granos por espiga (NGE) fue mayor ($p < 0,001$) en trigo (34 granos espiga $^{-1}$ promedio) que en cebada (20 granos espiga $^{-1}$ promedio). El NE en el Exp 3 se redujo en promedio un 22% con respecto al control, cuando el anegamiento se aplicó en H10-FI ($p < 0,01$; Figura 4.7c). Similarmente, en el Exp 4, el anegamiento redujo el NE (Figura 4.7d), pero la magnitud dependió de la condición de N (interacción anegamiento x N; $p < 0,05$). En ambos experimentos la mayor reducción del NE se produjo en cebada cuando se anegó en H10-FI y la condición de nitrógeno era alta (39% y 34% de pérdida con respecto al control para Exp 3 y Exp 4, respectivamente). Las variaciones encontradas en el NE explicaron la mayor parte de las variaciones en el NG de ambas especies ($r^2 = 0,77$ para trigo y $r^2 = 0,96$ para cebada, $p < 0,001$).

El NGE también se redujo significativamente como consecuencia del anegamiento en ambos experimentos ($p < 0,001$), aunque en el Exp 4 el efecto dependió de la especie y de la condición de N ($p < 0,01$). Los tratamientos que redujeron significativamente el NGE, respecto de la situación control, fueron el H10-FI en N0 para trigo (pérdida del 32% en Exp 3 y 20% en Exp 4; Figura 4.7e-f) y el H10-FI en N1 para cebada (pérdida del 49% en Exp 3 y 28% en Exp 4; Figura 4.7e-f). Las variaciones en el NGE explicaron una menor proporción de los cambios en el NG comparado a las variaciones en el NE ($r^2 = 0,69$ para trigo en Exp 3 y $r^2 = 0,75$ para cebada; $p < 0,001$). En el Exp 4 no se encontró relación entre el NGE y el NG en trigo ($p > 0,10$).

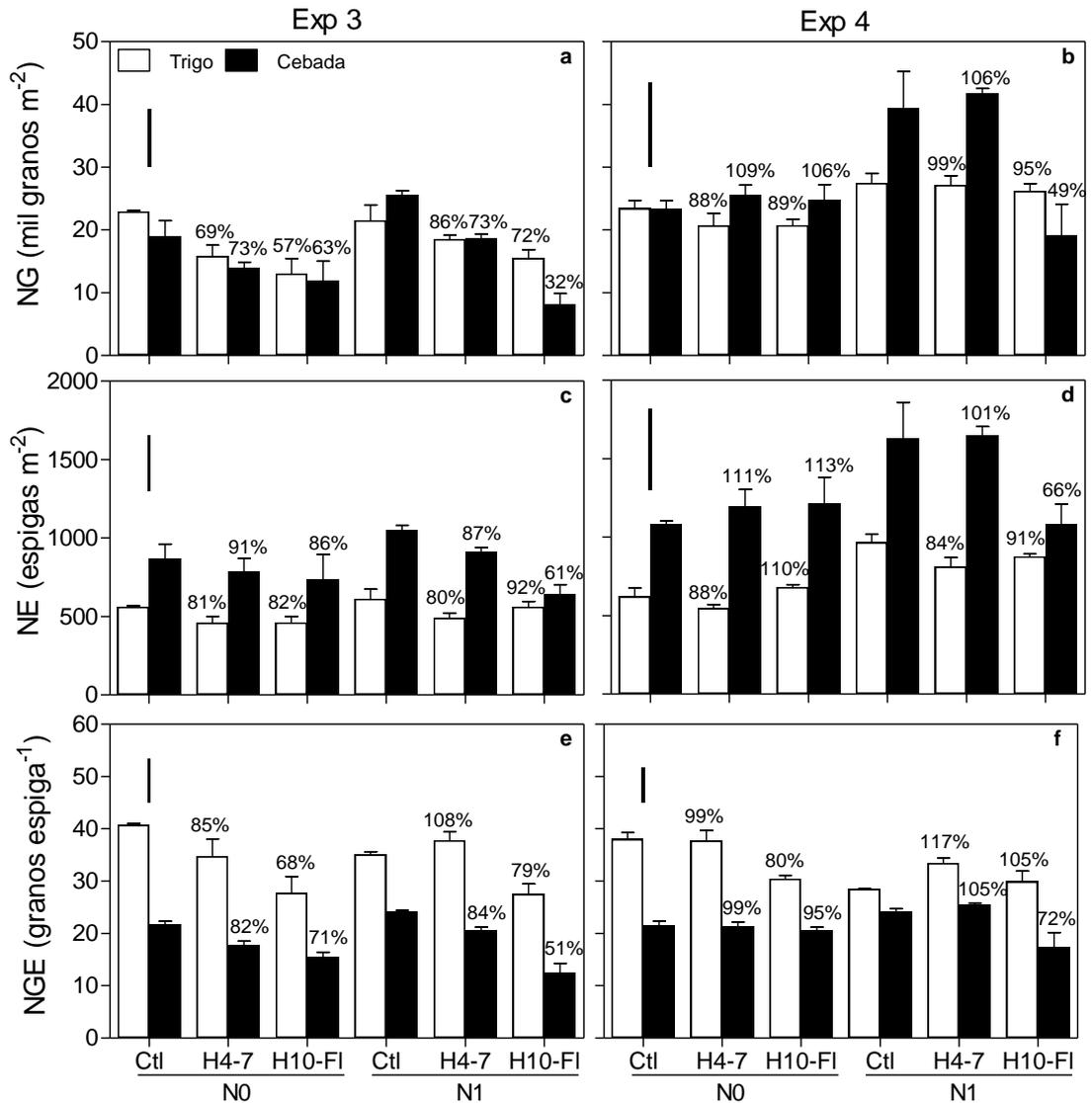


Figura 4.7. Número de granos por m² (NG; a-b), número de espigas por m² (NE; c-d) y número de granos por espiga (NGE; e-f) para trigo y cebada para la situación sin anegamiento (Ctl), anegado de 4 a 7 hojas aparecidas en el vástago principal (H4-7) y anegado de 10 hojas aparecidas en el vástago principal hasta floración (H10-FI) ante condiciones de baja (N0) y alta disponibilidad nitrogenada (N1). Los paneles izquierdos corresponden al Exp 3 y los paneles derechos corresponden al Exp 4. Las columnas representan los valores absolutos (media ± error estándar) y los valores sobre cada columna indican el porcentaje respecto a la condición control. La línea vertical dentro de cada panel corresponde a la diferencia mínima significativa entre tratamientos para la interacción especie x anegamiento x nitrógeno (Tukey; p < 0,05).

El peso individual de los granos (PG) también fue afectado por los tratamientos (Figura 4.8a-b). En ambos experimentos, la mayor disponibilidad de N redujo el peso de los granos para todas las condiciones (p < 0,05), aunque en el Exp 4 el efecto fue más marcado en cebada que en trigo. El anegamiento aplicado en H10-FI redujo significativamente (p < 0,001) en ambos experimentos el PG tanto en trigo como en cebada y en baja y alta condición de N, aunque la reducción fue más acentuada en cebada que en trigo, y más aún cuando la disponibilidad de N fue alta (N1), alcanzando pérdidas en el PG del 66% en el Exp 3 (Figura 4.8a) y del 18% en el Exp 4 (Figura 4.8b). El anegamiento aplicado en H4-7 no produjo efectos significativos en el PG en

ninguna condición ($p > 0,05$). Por consiguiente, las variaciones en el PG fueron más marcadas en el Exp 3 que en el Exp 4, y en el caso del Exp 3 explicaron una gran proporción de los cambios en el rendimiento encontrados en ese experimento ($r^2 = 0,80$; $p < 0,001$).

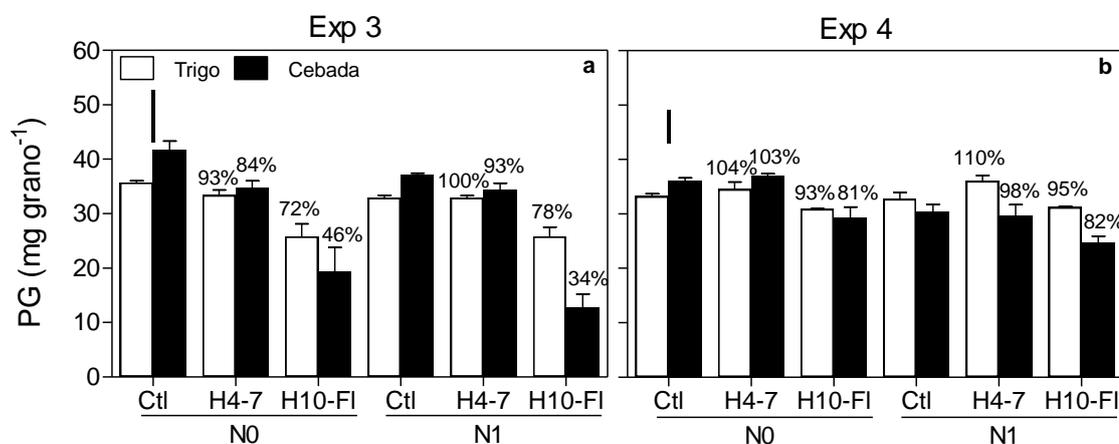


Figura 4.8. Peso individual promedio del grano (PG) para trigo y cebada para la situación sin anegamiento (Ctl), anegado de 4 a 7 hojas aparecidas en el vástago principal (H4-7) y anegado de 10 hojas aparecidas en el vástago principal hasta floración (H10-FI) ante condiciones de baja (N0) y alta disponibilidad nitrogenada (N1). El panel izquierdo corresponde al Exp 3 y el derecho al Exp 4. Las columnas representan los valores absolutos (media \pm error estándar), y los valores sobre cada columna indican el porcentaje respecto a la condición control. La línea vertical dentro de cada panel corresponde a la diferencia mínima significativa entre tratamientos (Tukey; $p < 0,05$).

4.4. Discusión

4.4.1. *Identificación del período crítico para anegamiento en trigo y cebada*

Uno de los primeros intentos de identificar el período crítico de sensibilidad al anegamiento en cultivos de grano fino fue llevado a cabo por Setter y Waters (2003), quienes realizaron una revisión de numerosos trabajos sobre los efectos del anegamiento en trigo, cebada y avena, incluyendo información sobre diferentes cultivares, momentos y duraciones de anegamiento. Esa revisión sugiere que las etapas reproductivas son más afectadas que las etapas vegetativas por el anegamiento. Sin embargo, en los experimentos no se realizaron estudios donde trigo y cebada fueran expuestas al anegamiento durante las diferentes etapas de desarrollo a lo largo de su ciclo, o donde ambas especies se evaluarán simultáneamente en el mismo ambiente. En la presente tesis, el efecto del anegamiento sobre el rendimiento de grano y sus componentes se puso a prueba durante todo el ciclo de los cultivos de trigo y cebada en experimentos en los que ambas especies fueron expuestas a las mismas condiciones ambientales. Los resultados de los Exp 1 y 2 mostraron que el período comprendido entre el inicio de elongación del tallo y la floración (tratamientos H7-10 y H10-FI) tanto en trigo como en cebada, fueron los más sensibles al anegamiento en términos de pérdidas de rendimiento (Figura 4.1).

En los ensayos realizados para evaluar la interacción del anegamiento con la disponibilidad de N (Exp 3 y Exp 4; contenedores) el efecto del anegamiento sobre el rendimiento fue similar al observado en Exp 1 y 2; ya que cuando el anegamiento fue aplicado durante el macollaje (H4-7) no produjo cambios significativos en el rendimiento de trigo ni cebada, mientras que cuando se aplicó durante el período crítico para anegamiento (H10-FI), es decir inmediatamente previo a la floración, se produjeron

caídas importantes en el rendimiento, aunque la magnitud dependió del ambiente, la especie y la condición de N (Figura 4.6).

En trigo, la disponibilidad de N no afectó de manera marcada la respuesta al anegamiento. Si bien el tratamiento con N mejoró levemente en promedio la respuesta a las condiciones de anegamiento (menores pérdidas de rendimiento con N1), las diferencias en general no fueron significativas con respecto a la condición de baja disponibilidad de N. Distintas evidencias en trigo muestran que una mejor condición nutritiva reduce el efecto negativo del anegamiento sobre la fotosíntesis, contenido de clorofila, y mejora el estado de N de los tallos y su crecimiento (Huang *et al.*, 1994b). Sin embargo, el momento de aplicación del nutriente condiciona esta respuesta. Robertson *et al.* (2009) encontraron que el rendimiento de trigo anegado en macollaje mejoró cuando se aplicó una alta dosis de N al finalizar el tratamiento de anegamiento, mientras que la misma cantidad de N aplicado a la siembra no aumentó el rendimiento respecto a las plantas que no recibieron la fertilización. Esto coincide con los resultados de esta tesis, ya que no se encontró que un aumento en la disponibilidad de N a la siembra tuviera un rol importante en la respuesta de trigo al anegamiento (Exp 3). Esto puede deberse a que al momento de aplicarse el anegamiento, el cultivo aún no tenía altos requerimientos de N, por lo que tal vez en la condición de bajo N, las plantas todavía no habían experimentado deficiencias y el status de N era similar en ambas condiciones al comenzar el tratamiento de anegamiento. En el caso del Exp 4, en donde parte de la dosis de N se aplicó al momento de finalización del tratamiento H4-7, no se detectó un efecto significativo del anegamiento, incluso en la situación sin agregado de N.

En cebada, ha sido demostrado que el agregado de N foliar mejoró el crecimiento de los tallos y raíces, y redujo la senescencia foliar durante el anegamiento (Pang *et al.*, 2007). En la presente tesis, cuando cebada fue anegada durante el macollaje (H4-7), el agregado de N mejoró levemente la respuesta al anegamiento, aunque tampoco difirió significativamente de la condición sin agregado de N, al igual que ocurrió con trigo. Sin embargo, cuando cebada fue anegada en H10-F1, una mejor condición de N empeoró de manera significativa y consistente en ambos experimentos la respuesta al anegamiento en todas las variables evaluadas. Similares resultados fueron encontrados por Jiang *et al.* (2008), donde dos cultivares de trigo fueron sometidos a anegamiento durante el llenado de los granos, y redujeron significativamente su rendimiento cuando la condición de N era alta, comparado con la condición de bajo N. Esta respuesta podría explicarse por un desbalance entre la cantidad de raíces remanentes luego del anegamiento y la estructura aérea (aérea foliar) que éstas son capaces de abastecer, ya que el anegamiento afecta en mayor medida la biomasa radical que la aérea (ver Capítulo 5). Esto sería especialmente importante en la condición con alto N, donde el área foliar desplegada es mucho mayor que con bajo N, y ese desbalance sería más pronunciado. Este aspecto se abordará con detalle en el Capítulo 5.

4.4.2. Cambios en la respuesta al anegamiento en función del ambiente explorado

La diferencia en la magnitud de las reducciones en el rendimiento entre los experimentos en macetas (más pérdidas en el Exp 2 que en el Exp 1) y en contenedores (mayores pérdidas en el Exp 3 que en el Exp 4) podría estar asociada con las diferencias en el ambiente explorado por los cultivos a lo largo de su ciclo. En el presente trabajo, la radiación incidente en el Exp 1 fue 30% menor que en el Exp 2, mientras que las temperaturas y la demanda ambiental (ETP) fueron mayores en el Exp 2 que en el Exp 1

debido al atraso en la fecha de siembra (Figura 2.1). Lo mismo ocurrió en el caso de los ensayos en contenedores, ya que el Exp 3 fue sembrado más tarde y el cultivo estuvo expuesto a mayores temperaturas y ETP que en el Exp 4. Esas condiciones de mayor demanda atmosférica en los experimentos sembrados en fechas tardías (Exp 2 y Exp 3), presumiblemente, produjeron un aumento del estrés por anegamiento registrado por las plantas bajo esa condición. Las temperatura más altas también podrían aumentar la tasa de consumo del oxígeno del agua que satura el suelo mediante el aumento de la demanda biológica de oxígeno de las raíces y de microorganismos (Collaku y Harrison, 2002). En girasol, se demostró que la reducción de la demanda del ambiente a través de sombreos, cuando el cultivo se expuso a anegamiento durante postfloración, disminuyó el efecto negativo del anegamiento sobre el rendimiento de grano (Grassini *et al.*, 2007). Por otra parte, la menor duración del ciclo de cultivo cuando éste fue sembrado tardíamente (Cuadro 3.1; Capítulo 3), como consecuencia de un fotoperiodo más largo y mayores temperaturas (ver Capítulo 2) condujo a tener plantas más pequeñas y más débiles, especialmente en el Exp 2 que fue el más tardíamente sembrado (septiembre), lo que pudo acentuar los efectos negativos del estrés por anegamiento.

4.4.3. Efecto del anegamiento en distintos momentos de la ontogenia

Las reducciones en el rendimiento por efecto del anegamiento fueron en general consecuencia de una disminución en la biomasa aérea producida a madurez. Sin embargo, en los experimentos sembrados tardíamente (Exp 2 y Exp 3), también se redujo fuertemente la partición a los órganos reproductivos (IC). Las mayores reducciones en la biomasa aérea se produjeron cuando se aplicó el tratamiento de anegamiento durante el período de elongación del tallo, el cual coincide con el período de mayor tasa de crecimiento de los cultivos de trigo y cebada en condiciones potenciales (Miralles y Slafer, 2007; Arisnabarreta y Miralles, 2008). Anegamientos posteriores al comienzo de elongación de los tallos produjeron pérdidas de biomasa a madurez proveniente de los macollos en mayor medida que de biomasa proveniente de vástagos principales (Figura 4.1). Esa reducción en biomasa ocurrida cuando los cultivos fueron anegados luego del comienzo de elongación de los tallos coincidió con un aumento en la mortalidad de macollos (Capítulo 3).

En el presente trabajo, eventos de anegamiento durante las fases iniciales del ciclo del cultivo no produjeron reducciones significativas en el rendimiento de grano en trigo ni cebada, lo cual fue consistente con los resultados mostrados por Cannell *et al.* (1980) con anegamientos tempranos en trigo. Sin embargo, varios estudios mostraron una disminución en la producción de biomasa durante las etapas vegetativas con eventos tempranos de anegamiento, tanto en trigo como en cebada (Malik *et al.*, 2001; Malik *et al.*, 2002; Pang *et al.*, 2004). Por un lado, es posible especular que eventos de anegamiento que se produzcan tempranamente en el ciclo de cultivo permiten que las plantas se recuperen del estrés a través de diferentes mecanismos a lo largo del ciclo de cultivo una vez eliminada dicha situación de estrés. Tal como se describió en el Capítulo 3, anegamientos aplicados durante estados tempranos del desarrollo afectaron la tasa de macollaje, lo que podría explicar las caídas en la biomasa producida luego del anegamiento reportadas en la literatura. Sin embargo, se observó una compensación de las caídas en la tasa de macollaje a través de una mayor duración del período de aparición de macollos, lo que permitiría la recuperación (parcial o total) de la biomasa perdida durante el anegamiento con respecto a situación control (aspectos que son abordados en el Capítulo 5).

Por otro lado, es posible especular que la tasa de agotamiento del oxígeno tanto en las macetas como en los contenedores es menor cuando el anegamiento fue aplicado durante las etapas tempranas del desarrollo (cuando el sistema de raíces es más pequeño y el consumo de oxígeno es menor) que cuando se aplica durante las etapas más avanzadas. En consecuencia, eventos de anegamiento al inicio del ciclo de cultivo serían menos severos que eventos de anegamiento de una duración similar aplicado cerca de la floración, momento en el cual el sistema radical tiene un desarrollo mayor, ya que el oxígeno en la solución del suelo se agotaría más rápidamente en comparación con las primeras etapas del ciclo del cultivo. Sin embargo, muchos estudios mostraron que en suelos anegados, el oxígeno en la solución del suelo está prácticamente agotado luego de pocas horas de iniciado el anegamiento (Ponnamperuma, 1972), y luego de 5 días de aplicado el anegamiento, el potencial redox del suelo disminuye a niveles asociados con anoxia (Striker *et al.*, 2005; Setter *et al.*, 2009; Yaduvanshi *et al.*, 2012).

La ocurrencia de anegamiento durante el período crítico (es decir, desde comienzos de elongación del tallo hasta floración) redujo el rendimiento en ambos cultivares de trigo y cebada, como consecuencia de reducciones en el número de granos y el peso de los mismos en los cuatro experimentos, aunque las reducciones en el PG fueron de menor magnitud respecto de las observadas en el número de granos. El período crítico para reducción del número de granos como consecuencia del anegamiento fue en H7-10 y H10-F1, coincidiendo con los períodos críticos para la determinación del número de granos previamente identificados para trigo (Fischer, 1975) y cebada (Arisnabarreta y Miralles, 2008) por reducciones en la radiación solar incidente.

4.4.4. Efecto del anegamiento sobre los componentes del rendimiento

En cebada, las pérdidas de rendimiento debido a anegamiento se debieron principalmente a caídas en el número de granos provenientes de macollos y al número de espigas por planta. Distintas evidencias demostraron que en cebada, a diferencia de trigo, el número de espigas por planta es el principal componente que explica las variaciones en el número de granos (Abeledo *et al.*, 2003; García del Moral *et al.*, 2003; Alzueta *et al.*, 2012). En el presente trabajo, a pesar de que el número de espigas de cebada explicó la mayor parte de la variación en el número de granos ($r^2 = 0,96$, tanto para los experimentos en macetas como en contenedores), el número de granos por espiga también explicó una proporción importante de la variación en el número de granos por planta de cebada ($r^2 = 0,79$ para los experimentos en macetas y $r^2 = 0,76$ para los experimentos en contenedores). Sin embargo, la variación total encontrada en granos por espiga en cebada, debido tanto a anegamientos como a la variabilidad ambiental y nutricional, fue reducida (entre 10 y 25 granos por espiga) en comparación con trigo (de 10 a 45 granos por espiga), confirmando la baja plasticidad de cebada para modificar este componente ante estreses abióticos en comparación con trigo (Arisnabarreta y Miralles, 2010). De este modo, el principal componente de rendimiento que se redujo por anegamiento en trigo fue el NGE y se vio afectado por igual en vástagos principales y macollos (aprox. 70%). El NGE explicó en trigo la mayor parte de la variación en el NG (Exp 1 y Exp 2; $r^2 = 0,99$) o por m^2 (Exp 3; $r^2 = 0,69$) ya que las espigas por planta no mostraron correlación significativa con el número de granos por planta. En el caso del Exp 4, no se encontró relación entre el NGE y el NG debido a que prácticamente no hubo variación en el NG.

En el Exp 1, el anegamiento aplicado durante el llenado de los granos (tratamiento Fl-M) también produjo reducciones en el rendimiento de grano de trigo y cebada de magnitud similar a las provocadas por los tratamientos previos a la floración. Esto ocurrió como consecuencia de la reducción en el peso del grano en ambas especies, ya que el número de granos no se redujo cuando el anegamiento fue aplicado postfloración. La reducción en el peso de los granos con anegamientos en postfloración en el Exp 1 fue de aprox. 30%, similar a lo descrito por Hossain *et al.* (2011), cuando se sometieron cultivares de trigo a anegamiento durante el llenado de los granos. La caída en el peso de los granos fue relativamente baja teniendo en cuenta que el anegamiento se produjo cuando se están definiendo las células endospermáticas; es decir, alrededor de dos semanas después de la floración (Blocklehurst, 1977). Es posible especular que la mayor parte de la fuente para llenar los granos, provino de hidratos de carbono acumulados en los tallos y traslocados hacia los granos (Serrago *et al.*, 2011) o de fotosíntesis actual de la espiga (Wechsung *et al.*, 2000; Tambussi *et al.*, 2007; Sanchez-Bragado *et al.*, 2014), ya que la capacidad fotosintética de las hojas durante el llenado se ve severamente reducida por efecto del anegamiento (Jiang *et al.*, 2008). Sin embargo, las reducciones en el peso de los granos sugieren que la translocación no fue suficiente para abastecer a los granos previamente establecidos. En este sentido, se ha demostrado que la reducción en el crecimiento del grano debido a anegamiento durante el llenado es atribuible a la disminución de la fotosíntesis actual y a la escasa removilización de carbohidratos solubles desde los tallos hacia los granos (Jiang *et al.*, 2008; Hossain *et al.*, 2011), lo que sugiere que la retranslocación de carbohidratos también es afectada negativamente por anegamiento, probablemente a través de un efecto sobre la funcionalidad de las raíces (Hayashi *et al.* 2013).

El hecho de que los anegamientos inmediatamente previos a floración (H7-10 en Exp 1 y Exp 2, y H10-Fl en los cuatro experimentos) hayan reducido en forma significativa el PG sugiere que la definición del tamaño potencial del grano en prefloración podría haberse afectado por el anegamiento. En trigo, Calderini *et al.* (2001) demostraron que reducciones en el tamaño de los carpelos determinaron reducciones en el potencial de peso de los granos. Del mismo modo, en cebada también se demostró la importancia del ambiente prefloración para determinar el peso potencial del grano (Scott *et al.*, 1983; Bingham *et al.*, 2007; Ugarte *et al.*, 2007). Por lo tanto, en los tratamientos previos a floración (H7-10 y H10-Fl) probablemente se afectó el tamaño del grano a través de reducciones en el tamaño de los carpelos, y/o eventualmente el número de células endospermáticas, determinando menores pesos de los granos, con un efecto adicional en el tratamiento H10-FL sobre el área fotosintéticamente activa, la cual se vio severamente afectada por el anegamiento (ver Capítulo 5), y afectaría tanto la fotosíntesis, como la capacidad de retranslocación para el posterior llenado de los granos. Por otro lado, la condición de N también afectó la respuesta del PG al anegamiento durante prefloración, ya que las mayores caídas en el PG en cebada en los Exp 3 y Exp 4 se dieron cuando la condición de N fue alta, coincidiendo con lo encontrado por Jiang *et al.* (2008) en trigo con anegamientos durante el llenado.

A pesar de que las condiciones de anegamiento afectan el rendimiento de grano a través de diferentes subcomponentes numéricos en ambas especies, los cultivares de trigo y cebada utilizados en los Exp 1 y Exp 2 (es decir, Scarlett como cultivar de cebada y Klein Chajá y Baguette 13 como cultivares de trigo) no mostraron diferencias en su sensibilidad al anegamiento cuando los tratamientos se aplicaron en diferentes etapas del ciclo del cultivo. Algo similar ocurrió en los Exp 3 y Exp 4, ya que los

cultivares de trigo (Baguette 13) y cebada (Scarlett) no difirieron en la respuesta del rendimiento al anegamiento cuando se aplicó en macollaje bajo las dos condiciones de N, ni cuando éste fue aplicado previo a la floración, cuando la condición de N fue baja. Sin embargo, la exposición a anegamiento previo a floración con alta disponibilidad de N, impactó más negativamente al cultivar de cebada que al de trigo en ambos experimentos. Se sabe que existen genotipos que difieren en la sensibilidad al anegamiento (Setter y Waters, 2003), sin embargo, poco se sabe acerca de los mecanismos de tolerancia en trigo (Musgrave, 1994; Musgrave y Ding, 1998; Setter *et al.*, 1999; Collaku y Harrison, 2002) o en cebada (Setter *et al.*, 1999) al anegamiento. En el próximo capítulo se analiza la dinámica de acumulación de biomasa en ambas especies en respuesta al anegamiento y su interacción con N considerando la partición de biomasa entre órganos (tallo, hojas, espiga) y la generación y mantenimiento del área foliar verde.

4.5. Conclusión

En resumen, el momento alrededor de floración se identificó como el período más susceptible a anegamiento tanto en trigo como en cebada, mientras que los tratamientos durante las etapas iniciales del ciclo de cultivo no produjeron reducciones significativas en el rendimiento de grano. Un aumento en la disponibilidad de N mejoró levemente la respuesta de trigo y cebada al anegamiento durante macollaje, pero empeoró de manera significativa la respuesta de cebada al anegamiento durante el período crítico (es decir, anegamiento inmediatamente previo a floración). La magnitud de la pérdida de rendimiento por anegamiento fue en general similar entre los cultivares de trigo y cebada evaluados, salvo cuando cebada fue anegada en el período crítico con la condición alta de N, donde el efecto negativo fue mucho mayor que en trigo. El ambiente explorado durante las etapas específicas del ciclo modificó la magnitud de las respuestas de trigo y cebada al anegamiento; la exposición de los cultivos a un ambiente más estresante por retraso en la fecha siembra magnificó la respuesta negativa del anegamiento sobre el rendimiento, aunque no modificó el período de mayor sensibilidad ni los componentes ecofisiológicos que lo definieron (número de granos establecidos, biomasa establecida a madurez y su partición).

**Dinámica de acumulación de biomasa aérea y subterránea bajo
condiciones contrastantes de anegamiento y disponibilidad
nitrogenada**

5.1. Introducción

Tal como se describió en capítulos anteriores de esta tesis (Capítulo 4), el anegamiento produjo reducciones significativas de la biomasa aérea lograda a madurez en trigo y cebada. Evidencias previas para trigo mostraron que luego de 3 semanas de anegamiento en 3 hojas aparecidas la biomasa aérea producida por las plantas anegadas era de hasta un 54% menos que el control sin anegar (Huang *et al.*, 1994a). En el caso de cebada se encontraron reducciones en la biomasa aérea de hasta un 57% luego de 3 semanas de anegamiento en 3-4 hojas aparecidas (Pang *et al.*, 2004). En general, las pérdidas de biomasa luego de un evento de anegamiento se relacionan con una menor producción de macollos y reducciones en el área foliar (Huang *et al.*, 1994a; Malik *et al.*, 2001). Si bien existen numerosas evidencias del efecto de anegamientos puntuales sobre la generación de biomasa en momentos particulares del ciclo de trigo y cebada, el efecto de eventos de anegamientos en distintos momentos del ciclo sobre la dinámica de acumulación de biomasa desde la emergencia hasta la madurez del cultivo no ha sido estudiado hasta el momento.

En términos de la economía del carbono, la tasa de crecimiento del cultivo y la producción de biomasa en trigo y cebada, al igual que en muchos otros cultivos, dependen de la capacidad del canopeo de interceptar radiación fotosintéticamente activa (RFA) y de la eficiencia con que esa radiación es convertida en nueva biomasa (*i.e.* eficiencia en el uso de la radiación; EUR) (Sinclair y Muchow, 1999). La proporción de radiación que es interceptada por el cultivo, llamada eficiencia de intercepción (E_i), es dependiente del índice de área foliar (IAF) y de la arquitectura del canopeo.

La exposición de plantas de trigo y cebada a anegamiento conduce a reducciones del área foliar, como consecuencia de una pérdida en la cantidad de macollos, al igual que por reducciones en el tamaño individual de las hojas (Malik *et al.*, 2001; Malik *et al.*, 2002), lo cual afectará la capacidad de los cultivos para interceptar la radiación solar. Dichos resultados son coincidentes con los expuestos en el Capítulo 3 de la presente tesis, en el que anegamientos tempranos en el ciclo (tratamientos H1-4 y H4-7) redujeron la tasa de aparición de macollos. Por otro lado, también se demostró que la exposición a anegamiento produce caídas en la capacidad fotosintética de las hojas de trigo y cebada (Malik *et al.*, 2001; Pang *et al.*, 2004), reduciendo la capacidad de producir asimilados por unidad de área foliar, y afectando la eficiencia con que la radiación interceptada es convertida finalmente en biomasa. Mejoras en la nutrición a través de aplicaciones de fertilizante foliar, reducen los efectos negativos del anegamiento sobre la fotosíntesis, aumentando el contenido de clorofila de las hojas y reduciendo la senescencia (Pang *et al.*, 2007). A pesar de que hay indicios de que el anegamiento afecta la capacidad de las plantas de capturar y utilizar la radiación incidente, el efecto de eventos de anegamiento sobre las variables ecofisiológicas de la acumulación de biomasa (*i.e.* intercepción de radiación, eficiencia en el uso de la radiación) no ha sido estudiado hasta el momento en trigo y cebada.

Tal como se mencionó anteriormente, el anegamiento afecta de manera significativa la producción de biomasa aérea, sin embargo, son las raíces los primeros órganos en detectar el exceso hídrico y su consecuente hipoxia o anoxia. Hay evidencias que muestran que la tasa de crecimiento radical se ve más severamente afectada que la tasa de crecimiento de la biomasa aérea durante el período de anegamiento (Malik *et al.*, 2001). Por lo tanto, las pérdidas en biomasa radical respecto al control sin anegar son más importantes que las pérdidas en la biomasa aérea al momento de finalización del

estrés, lo que lleva a una disminución de la relación raíz:tallo en las plantas anegadas respecto de las controles (Malik *et al.*, 2001; Araki *et al.*, 2012). Sin embargo, luego de una a dos semanas de recuperación, el efecto negativo del anegamiento sobre la biomasa aérea se hace más pronunciado comparado con el efecto sobre las raíces, y se restablece en cierta medida la proporción raíz:tallo de las plantas controles (Huang *et al.*, 1994a; Huang y Johnson, 1995; Malik *et al.*, 2001; Pang *et al.*, 2004). Este efecto se encontró cuando los tratamientos de anegamiento fueron aplicados al inicio del ciclo ontogénico de trigo y cebada (3-4 hojas), pero no se conoce como sería la respuesta con anegamientos aplicados en otros momentos a lo largo del ciclo.

El objetivo abordado en este capítulo de la tesis fue analizar el efecto del anegamiento y su interacción con el nitrógeno sobre (i) la acumulación de biomasa total (aérea y de raíces), (ii) sus componentes ecofisiológicos (captación y uso de la radiación) y (iii) la partición de biomasa entre órganos en trigo y cebada.

5.2. Materiales y Métodos

5.2.1. Anegamiento a lo largo del ciclo ontogénico de trigo y cebada

5.2.1.1. Diseño experimental y tratamientos

Los ensayos referidos en esta sección corresponden a los Exp 1 y Exp 2 descritos en el Capítulo 2. Brevemente, la estructura experimental en dichos ensayos consistió en la aplicación de anegamientos en distintos estados de desarrollo en un cultivar de trigo y uno de cebada, que abarcaron desde la emergencia hasta la madurez. Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado con 4 repeticiones por tratamiento en el Exp 1 y 3 repeticiones en el Exp 2. Los detalles de los tratamientos y las condiciones experimentales fueron descritos en el Capítulo 2 (Estructura experimental).

5.2.1.2. Mediciones realizadas

Se hicieron muestreos de biomasa aérea y radical a lo largo del ciclo del cultivo, en coincidencia con la finalización de cada tratamiento de anegamiento (aprox. 4, 7 y 10 hojas aparecidas en el vástago principal, floración y madurez) tanto en los controles como en los tratamientos de anegamiento a partir del momento en que el tratamiento ya había sido impuesto. La unidad experimental correspondió a la totalidad de cada maceta (6 plantas). En el caso del Exp 2, las macetas anegadas sólo se muestrearon al momento de finalización del tratamiento, en floración y en madurez. Los muestreos de biomasa radical se hicieron hasta floración en ambos experimentos.

La biomasa aérea se separó en los siguientes órganos: tallos más vainas, hojas verdes, hojas senescentes, chaff (*i.e.* componentes de la espiga que no son grano: raquis, aristas, glumas, paleas y lemmas) y granos. Las muestras se secaron en estufa a 65°C por 72 horas y se determinó el peso seco. La biomasa radical se lavó cuidadosamente en su totalidad utilizando tamices de 1 mm y se descartaron las raíces muertas y restos de materia orgánica manualmente. Se tomó una submuestra representativa del total de raíces y digitalizó a 400 dpi con un escáner doble (Dual Scan EPSON STD4800), lo que permitió que las raíces estuvieran iluminadas de arriba y de abajo durante la adquisición de las imágenes, el cual fue optimizado y calibrado para el análisis de raíces por Regent Instruments Inc. Las imágenes se analizaron con el programa WinRHIZO Pro 2012b (Regent Instruments Inc., Canadá) para la determinación de la longitud radical y su clasificación por rangos de diámetros de raíces. Luego, la totalidad de las raíces se secó

en estufa (65°C) hasta peso constante y se pesó separadamente la submuestra escaneada y el resto. Finalmente se determinó el peso seco total de raíces (g pl⁻¹) y se estimó la longitud radical total por planta (m pl⁻¹) mediante el peso seco de la submuestra que se escaneó para determinarle la longitud y el peso seco total de raíces.

Las curvas de acumulación de biomasa aérea y radical, al igual que las curvas de longitud radical se expresaron en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia utilizando una temperatura base de 0°C y se ajustaron utilizando un modelo sigmoideo o polinomio de tercer orden.

Se calculó la pérdida de biomasa por efecto de los tratamientos de anegamiento en relación con el control como:

$$PRB (\%) = \frac{B_i - B_c}{B_c} \cdot 100$$

donde: PRB_{ij} es la pérdida relativa de biomasa (%) respecto al control del tratamiento *i* de anegamiento en el momento *j*, B_{ij} es la biomasa del tratamiento *i* de anegamiento en el momento *j*, y B_c es la biomasa de la condición control en el momento *j*.

Por último se calculó en ambos experimentos la proporción entre la biomasa de raíces (g pl⁻¹) y la biomasa verde transpirante (*i.e.* tallos+vaina, hojas verdes y chaff; g pl⁻¹) para determinar la relación raíz:tallo en cada momento de muestreo para cada tratamiento de anegamiento.

5.2.1.3. Análisis de los datos

Las diferencias estadísticas entre cada tratamiento de anegamiento y el control para la producción de biomasa aérea y radical y la longitud radical en cada momento de muestreo fueron probadas mediante una prueba “t” de Student. Las diferencias entre tratamientos para la relación raíz:tallo se probaron mediante análisis de varianza (ANOVA). Las medias de los tratamientos se compararon usando el test de Tukey con un nivel de significancia de 0,05. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando InfoStat Profesional v.1.1 (Di Rienzo *et al.*, 2011).

5.2.2. Interacción entre anegamiento y disponibilidad de nitrógeno en suelo

5.2.2.1. Diseño experimental y tratamientos

Se realizaron 2 ensayos en contenedores de 1 m³ durante el año 2011 (Exp 3; sembrado en Junio) y 2013 (Exp 4, sembrado en Agosto). Los tratamientos consistieron en la combinación de tres factores: i) dos momentos de anegamiento (macollaje y inmediatamente previo a floración), más la situación sin anegar, ii) dos condiciones contrastantes de contenido de nitrógeno en suelo (con y sin agregado de fertilizante), y iii) un cultivar de trigo y uno de cebada. Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado con arreglo factorial con 3 repeticiones por tratamiento. Los detalles de los tratamientos y las condiciones experimentales fueron descriptos en el Capítulo 2 (Estructura experimental).

5.2.2.2. Mediciones realizadas

Se realizaron muestreos de biomasa aérea al inicio y finalización de cada tratamiento de anegamiento (aprox. 4, 7 y 10 hojas aparecidas en el vástago principal, floración y madurez fisiológica) en los contenedores controles y en los anegados a partir

de que finalizó el tratamiento de anegamiento. El muestreo de floración se realizó cuando cada unidad experimental tenía el 50% de sus espigas en floración, y el de madurez cuando los pedúnculos se tornaron amarillos. El tamaño de los muestreos fue de dos surcos contiguos de 0,25 m lineales (0,05 m²) en los muestreos vegetativos en ambos experimentos. En el muestreo de floración se cosecharon dos surcos contiguos de 0,25 m lineales (0,05 m²) en Exp 3 y dos surcos contiguos de 0,40 m lineales (0,08 m²) en Exp 4 y en el muestreo de madurez se cosecharon dos surcos contiguos de 0,40 m lineales (0,08 m²) en Exp 3 y dos surcos contiguos de 0,50 m (0,10 m²) lineales en Exp 4. Las muestras se secaron en estufa a 65°C por 72 horas y se determinó el peso seco.

Con los datos de biomasa aérea para cada momento de muestreo se generaron curvas de acumulación de biomasa aérea en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia (°Cd; Tb= 0). Para los ajustes se utilizaron modelos sigmoideos o polinomios de tercer orden. Las tasas de crecimiento del cultivo (TCC) se calcularon como el cociente entre la biomasa aérea acumulada en un período dado y el TT acumulado durante ese período (TCC; g m⁻² °Cd⁻¹). Los cálculos de TCC se hicieron para el total del ciclo (Em-M), y considerando por separado las subetapas de prefloración (Em-Fl) y postfloración (Fl-M).

Previo al secado en estufa, las hojas verdes (sólo las láminas) se separaron y se tomó una submuestra para determinar el área foliar verde mediante el uso de un areafoliómetro (LiCor 3100, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA). Luego se secó separadamente la submuestra y el resto de las hojas verdes en estufa a 65°C por 72 hs para determinar el peso seco. Finalmente se estimó el área foliar total mediante el peso seco de la submuestra y del resto de las hojas verdes. El área foliar estimada se dividió por la superficie de muestreo para calcular el índice de área foliar (IAF; cm² de hoja cm⁻² de suelo) en cada momento de muestreo. Finalmente se calculó el área bajo la curva de la relación entre el IAF y el TT desde emergencia para obtener la duración del área foliar (DAF) en cada uno de los tratamientos (Fischer y Kohn, 1978).

La interceptación de radiación por parte del cultivo se midió semanalmente durante todo el ciclo. Se realizaron mediciones de la radiación incidente (por encima del canopeo) y la transmitida (por debajo del canopeo siguiendo el perfil de hojas verdes) colocando un sensor lineal (Cavadevices) en el entresurco de forma paralela a los mismo. Las mediciones se realizaron en días sin nubosidad entre las 12 y 14 hs. La eficiencia de interceptación (Ei) fue calculada como $Ei = (\text{Radiación incidente} - \text{Radiación transmitida}) / \text{Rad incidente}$.

La Ei para los días entre fechas sucesivas de medición fue obtenida ajustando un modelo sigmoideo positivo desde la emergencia de las plántulas hasta que se alcanzó la Ei máxima (Ei max) y negativo desde ese momento hasta la madurez. Con el cálculo diario de estas eficiencias y la radiación fotosintéticamente activa incidente diaria (RFA; MJ) obtenida de una estación meteorológica situada en el lugar de los experimentos (Capítulo 2), se calculó la cantidad de RFA diaria interceptada por el cultivo. Luego, mediante la suma de estos valores diarios se calculó la RFA interceptada acumulada (RFAI) para todo el ciclo del cultivo.

La eficiencia en el uso de la radiación (EUR, g biomasa MJ⁻¹) fue calculada como el cociente entre la biomasa aérea acumulada en un período dado y la RFAI acumulada durante ese período. Los cálculos de EUR se hicieron para el total del ciclo (Em-M), prefloración (Em-Fl) y postfloración (Fl-M).

5.2.2.3. *Análisis de los datos*

Las diferencias estadísticas entre cada tratamiento de anegamiento y el control para la producción de biomasa aérea en cada momento de muestreo fueron probadas mediante una prueba t. Las diferencias entre tratamientos para la TCC, DAF y los parámetros relacionados con la captación y uso de la radiación (RFAI, Ei max y EUR) fueron probadas mediante análisis de varianza (ANOVA). Las medias de los tratamientos se compararon usando el test de Tukey con un nivel de significancia de 0,05. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando InfoStat Profesional v.1.1 (Di Rienzo *et al.*, 2011).

5.3. **Resultados**

5.3.1. *Dinámica de acumulación de biomasa aérea y su partición en respuesta a anegamientos a lo largo del ciclo*

5.3.1.1. *Acumulación de biomasa aérea y su partición bajo la situación control*

La dinámica de acumulación de biomasa aérea total y su partición en los distintos órganos para la situación sin anegamiento se presenta en la Figura 5.1. Los resultados mostraron que hasta aproximadamente 7 hojas aparecidas en el VP, entre el 60 y 70% de la biomasa aérea estaba compuesta por hojas verdes (*i.e.* láminas) y el resto por los falsos tallos, o vainas de hojas en ambos cultivos y experimentos. A partir de ese momento, cuando comienza la encañazón, la proporción de tallos aumentó, representando *ca.* 60-65% de la biomasa aérea total, con un aumento en paralelo de la proporción de hojas senescentes, que al momento de floración alcanzaron el 10% de la biomasa total, mientras que las espigas representaron entre el 10 y 20%. A la madurez, entre el 40 y 45% de la biomasa acumulada se encontró en los granos, un 30% correspondió a tallos+vainas, entre el 10 y 15% a hojas senescentes, y el chaff (peso de las espigas sin considerar los granos), representó entre el 10 y 18% del total de biomasa, sin que se registraran a cosecha hojas verdes.

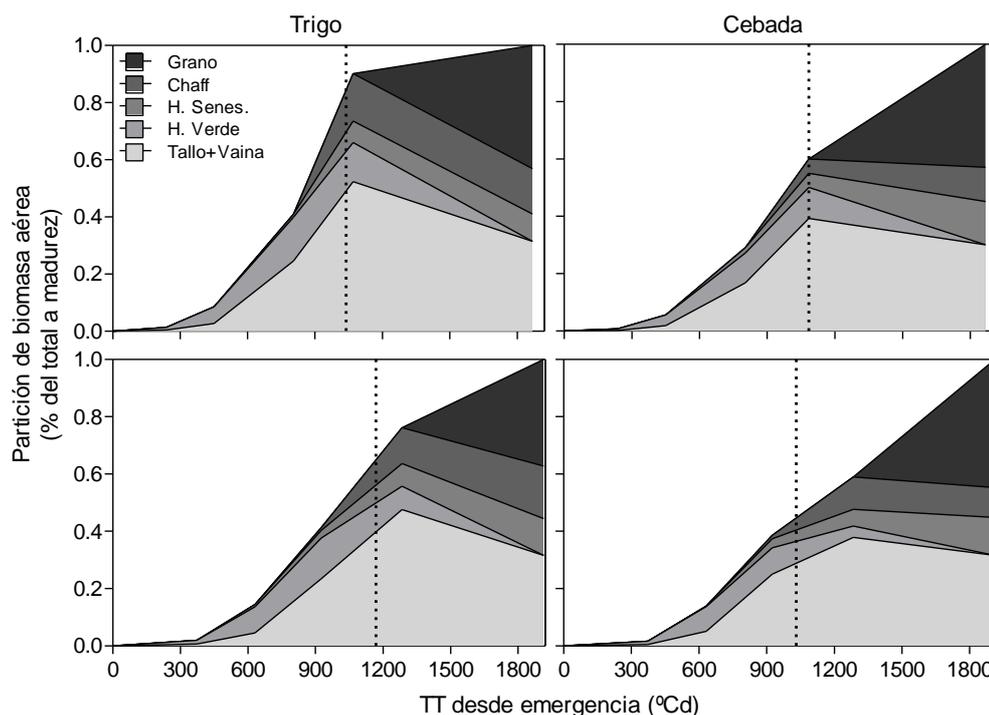


Figura 5.1. Dinámica de acumulación de la biomasa aérea total y su partición en los distintos órganos (tallo+vaina; hoja verde, hoja senescente, chaff y granos) en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$, $T_b = 0$). Los datos corresponden a la situación sin anegamiento para trigo (paneles izquierdos) y cebada (paneles derechos) para el Exp 1 (paneles superiores) y Exp 2 (paneles inferiores). La línea punteada vertical indica el momento de floración en cada condición.

5.3.1.2. Acumulación de biomasa aérea y partición en respuesta al anegamiento

Los tratamientos de anegamiento afectaron la dinámica de acumulación de biomasa aérea en los Exp 1 y Exp 2 (Figuras 5.2 y 5.3). En el Exp 1, los anegamientos en etapas tempranas del ciclo del cultivo (H1-4 y H4-7) fueron los que afectaron más fuertemente la acumulación de biomasa luego de la aplicación del estrés al compararlo con la situación control (Figuras 5.2a,b,k,l). En estos tratamientos, las máximas pérdidas de biomasa aérea fueron de *ca.* 60% en trigo, y entre el 68 y 74% en cebada, comparadas con el tratamiento control. Las pérdidas mencionadas en la biomasa aérea no se vieron inmediatamente luego de salir del anegamiento, sino que fueron evidentes en el muestreo subsiguiente, es decir 20 días después de haberse liberado el tratamiento de anegamiento, mostrando un efecto retardado sobre la pérdida de la biomasa aérea como consecuencia del anegamiento aplicado. Ni a madurez (Capítulo 4) ni a floración, las pérdidas de biomasa de estos tratamientos respecto al control fueron significativas (salvo cebada H1-4 con una pérdida del 22%), mostrando ambos cultivos una gran capacidad de recuperación de la biomasa aérea (Figuras 5.2f,g,p,q).

En el Exp 2, las pérdidas de biomasa al momento de finalización de los anegamientos H1-4 y H4-7 fueron en general similares a las del Exp 1. Sin embargo, no se pudo analizar el efecto retardado del tratamiento en relación a la pérdida de biomasa aérea ya que no se realizaron muestreos intermedios entre la finalización del tratamiento y floración. En el muestreo de floración, las plantas lograron recuperar biomasa al igual que en Exp 1, y no se encontraron pérdidas significativas con respecto al control ($p > 0,10$; Figura 5.3f,g,p). Sin embargo, en el tratamiento H4-7 en cebada, al momento de la

floración, ésta acumuló un 45% menos de biomasa que el control por lo que no pudo lograr una recuperación de la biomasa perdida luego a la aplicación del tratamiento ($p < 0,10$; Figura 5.3q). Vale la pena aclarar que en el Exp 1, el muestreo de floración se hizo en función de la ontogenia y no en un mismo día calendario para cada tratamiento, de manera que los tratamientos anegados se muestrearon más tarde que los controles debido al retraso en la fecha de floración (ver Capítulo 3). Sin embargo en el Exp 2, el muestreo de floración se hizo el mismo día para todos los tratamientos, a pesar de también evidenciarse un retraso en la floración por el anegamiento, y eso podría explicar las diferencias en las respuestas encontradas entre experimentos (*i.e.* posiblemente para el mismo estado ontogénico, las diferencias entre el anegado y el control sean menores a la reportadas).

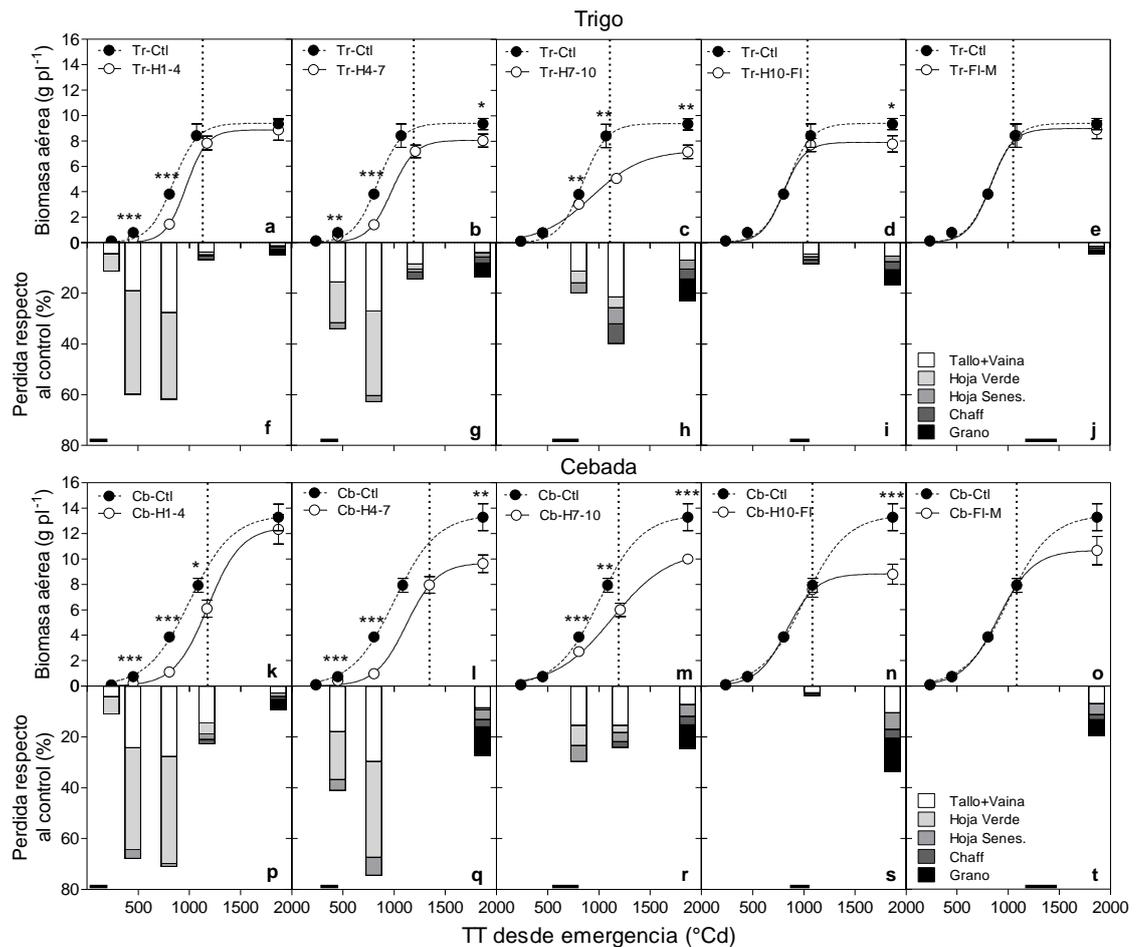


Figura 5.2. Dinámica de acumulación de biomasa aérea total en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-e) y cebada (k-o) expuestos a distintos momentos de anegamiento a lo largo del ciclo (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, FI floración y M madurez) y la condición control sin anegar (Ctl) en el Exp 1. Los paneles inferiores (f-j y p-t) muestran el porcentaje de pérdida de biomasa en cada momento de muestreo respecto a la situación control (el cuarto muestreo correspondió al de floración y se realizó en el momento que cada tratamiento alcanzó el 50% de las espigas en floración). Dentro de cada barra se muestra cómo fue la proporción de biomasa de los distintos órganos en cada momento. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento y las líneas llenas horizontales sobre el eje X indican el período en que se aplicó anegamiento en cada caso. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 4$).

En los anegamientos aplicados más tardíamente en el ciclo del cultivo (H7-10, H10-FI y FI-M), también se observó el mismo patrón ya que las mayores pérdidas de biomasa aérea se detectaron en el muestreo subsiguiente al de finalización del anegamiento. Sin embargo, a diferencia de los tratamientos aplicados más tempranamente no se observó capacidad de recuperación de la acumulación de biomasa. Con excepción del tratamiento FI-M en Exp 1, la biomasa alcanzada a madurez fue significativamente menor que la acumulada por el control (Figuras 5.2c-e, m-o y 5.3c-e, m-o).

La partición de la biomasa aérea en los distintos órganos también fue afectada por el anegamiento (Figura 5.2f-j, p-t y 5.3f-j, p-t). En general para todos los tratamientos, al momento de finalización del anegamiento, se observó una disminución de la proporción de hojas verdes, y aumentos en la proporción de tallos+vainas y de hojas senescentes en ambas especies y experimentos. Para los tratamientos iniciales (H1-4 y H4-7), tanto trigo como cebada mostraron una recuperación de la proporción de cada órgano similar a la del control al momento de floración en ambos experimentos. En los tratamientos aplicados más tardíamente (a partir de 7 hojas) la proporción de hojas senescentes fue siempre mayor a la del control (con la consecuente reducción en la proporción de hojas verdes), manteniéndose la proporción de chaff. A madurez, la biomasa de granos fue la que más redujo su proporción respecto al resto de los órganos con los tratamientos de anegamiento, y esto se dio a expensas de aumentos en la proporción de hojas senescentes en el Exp 1, y aumentos en la proporción de tallos y hojas senescentes en el Exp 2, donde la reducción en la biomasa de granos fue más importante.

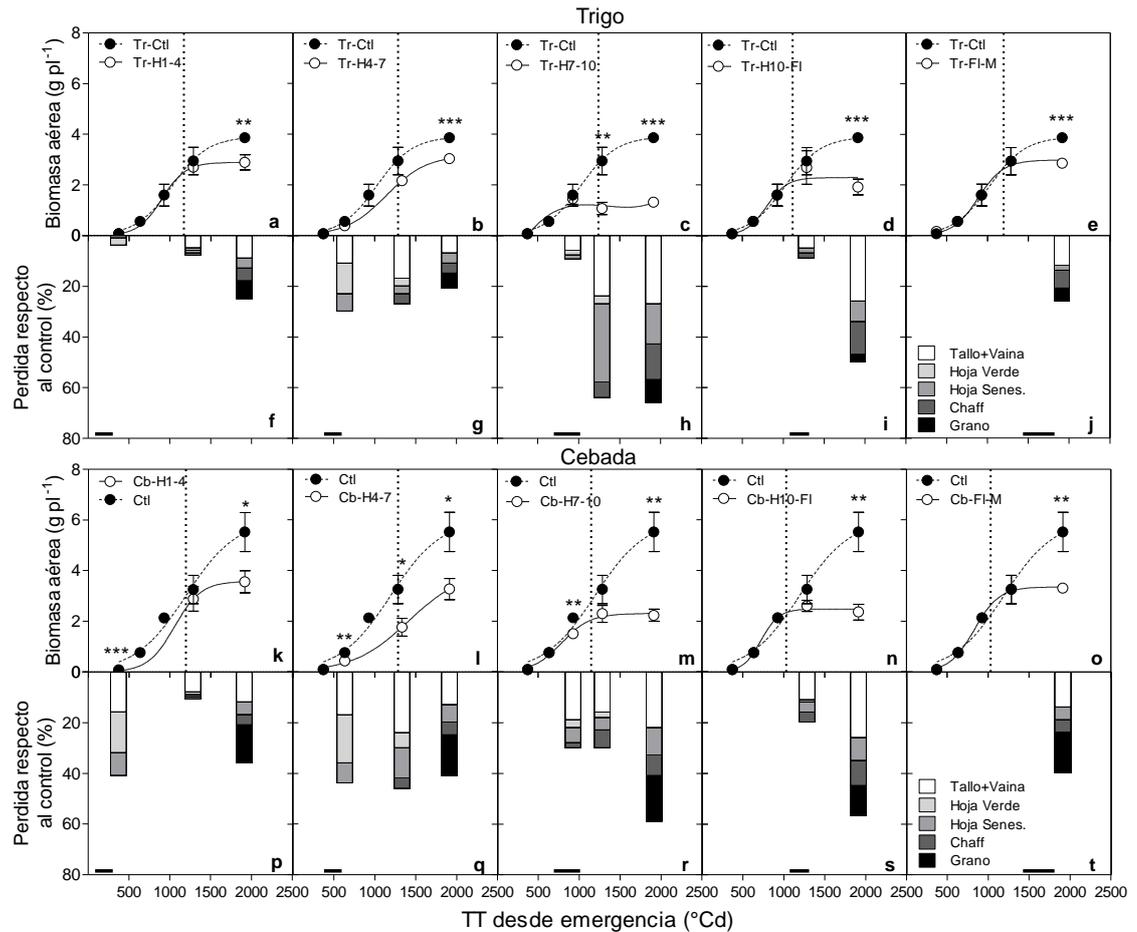


Figura 5.3. Dinámica de acumulación de biomasa aérea total en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia (°Cd; $T_b = 0$) para trigo (a-e) y cebada (k-o) expuestos a distintos momentos de anegamiento a lo largo del ciclo (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, Fl floración y M madurez) y la condición control sin anegar (Ctl) en el Exp 2. Los paneles inferiores (f-j y p-t) muestran el porcentaje de pérdida de biomasa en cada momento respecto a la situación control. Dentro de cada barra se muestra cómo fue la proporción de biomasa de los distintos órganos en cada momento. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento y las líneas llenas horizontales sobre el eje X indican el período en que se aplicó anegamiento en cada caso. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$).

5.3.2. Efecto del anegamiento sobre el sistema radical

5.3.2.1. Dinámica de acumulación de biomasa radical

La biomasa radical alcanzada en floración para la situación sin anegamiento fue en ambos experimentos mayor en trigo (2 g pl^{-1} en Exp 1 y $0,65 \text{ g pl}^{-1}$ en Exp 2) que en cebada ($1,3 \text{ g pl}^{-1}$ en Exp 1 y $0,48 \text{ g pl}^{-1}$ en Exp 2). La dinámica de acumulación de biomasa radical fue afectada en forma significativa por todos los tratamientos de anegamiento en ambas especies y experimentos (Figuras 5.4 y 5.5). A diferencia de lo observado en la biomasa aérea, la máxima pérdida de biomasa radical respecto al control, como consecuencia del anegamiento se produjo al momento de finalización del tratamiento de anegamiento en todos los casos, excepto en H1-4, donde la pérdida más importante de biomasa radical se observó luego de 15-20 días de finalizado el anegamiento. A su vez, en todos los casos la magnitud de la pérdida de biomasa radical fue mayor que el encontrado para la biomasa aérea, alcanzando reducciones, con

respecto al control, en los tratamientos más tempranos del 90% de la biomasa radical en cebada para ambos experimentos y del 83% y 69% en trigo en el Exp 1 y Exp 2 respectivamente (Figuras 5.4 n,f y 5.5). La tendencia general fue que, a medida que el anegamiento se aplicó más tarde en el ciclo del cultivo, las máximas pérdidas alcanzadas en biomasa radical como consecuencia del anegamiento, medidas en términos relativos respecto del control, fueron menores en ambas especies.

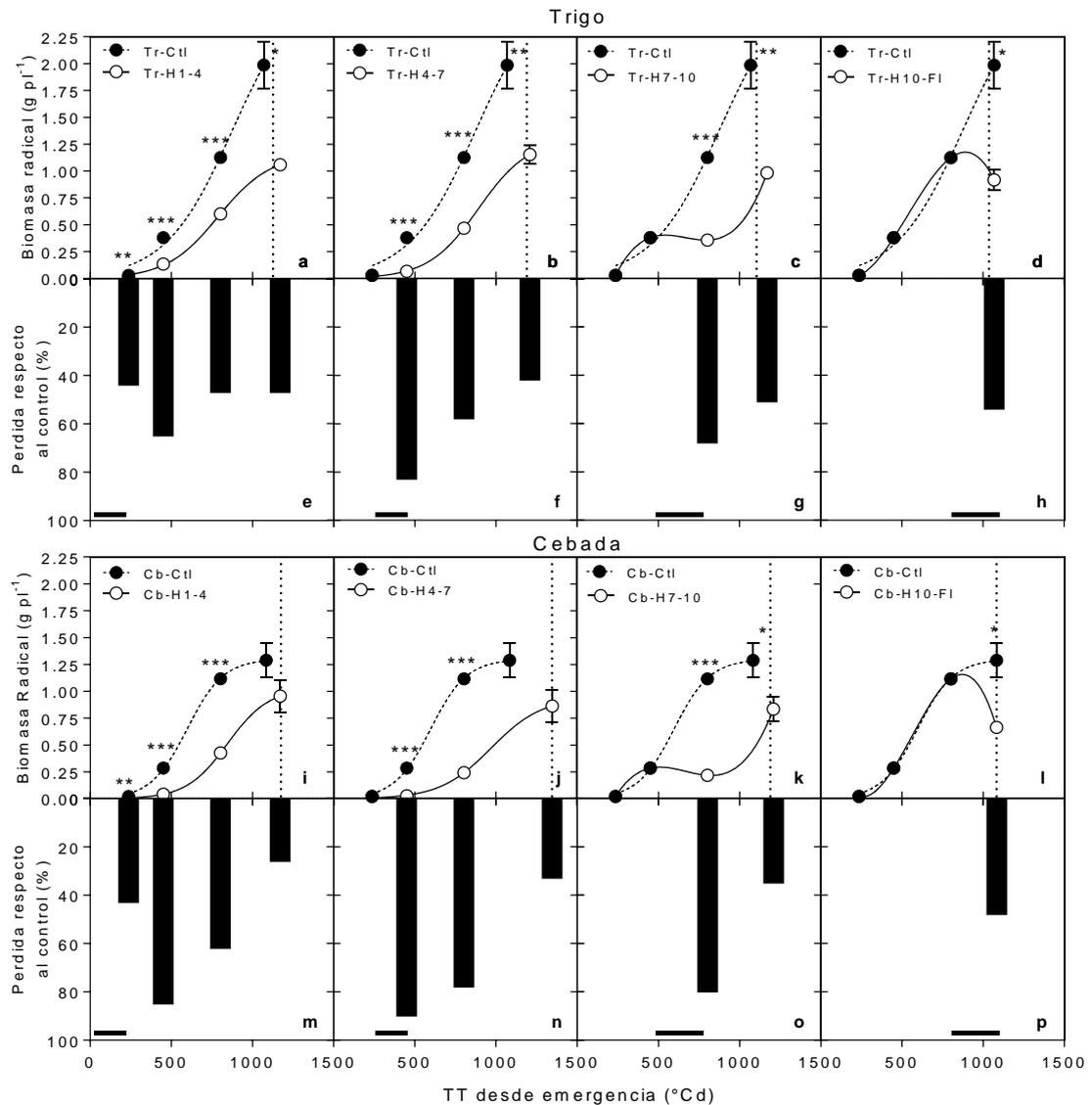


Figura 5.4. Dinámica de acumulación de biomasa radical en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-d) y cebada (i-l) expuestos a distintos momentos de anegamiento a lo largo del ciclo (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y FI floración) y la condición control sin anegar (CtI) en el Exp 1. Los paneles inferiores (e-h y m-p) muestran el porcentaje de pérdida de biomasa radical en cada momento de muestreo respecto a la situación control (el cuarto muestreo correspondió al de floración y se realizó en el momento en que cada tratamiento alcanzó el 50% de las espigas en floración). Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento y las líneas llenas horizontales sobre el eje X indican el período en que se aplicó anegamiento en cada caso. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 4$).

La capacidad de recuperación de la biomasa radical (Figura 5.4) luego del anegamiento fue menor que la de la biomasa aérea (comparar con Figuras 5.2 y 5.3). En trigo, independientemente del momento de aplicación del anegamiento, se llegó al momento de floración con aproximadamente la mitad de la biomasa radical producida por las plantas controles (Figura 5.4a-h). En cebada, la recuperación de la biomasa radical fue mayor que en trigo, ya que en el tratamiento H1-4 inicialmente la pérdida de biomasa radical fue de *ca.* 85% pero luego en floración fue solo del 26% respecto del control. Sin embargo, esa capacidad de recuperación de cebada fue disminuyendo a medida que el anegamiento se aplicó mas tardíamente en la ontogenia del cultivo (Figura 5.4i-p).

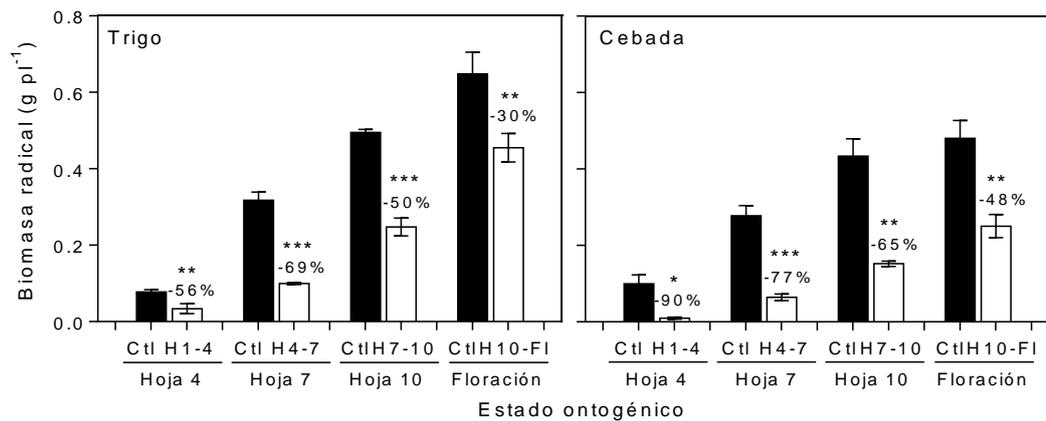


Figura 5.5. Biomasa radical en distintos estados ontogénicos al momento de finalización de cada uno de los tratamientos de anegamiento (barras vacías) y para la condición control (Ctl) en ese momento (barras llenas) para trigo (panel izquierdo) y cebada (panel derecho) en el Exp 2. Los momentos de anegamiento son indicados como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y FI floración). Los números sobre las barras indican el porcentaje de pérdida respecto al control en ese momento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$).

5.3.2.2. Relación raíz:tallo

Tal como se describió anteriormente, las máximas pérdidas de biomasa aérea como consecuencia del anegamiento se dieron con posterioridad al momento de las máximas pérdidas de biomasa radical en cada tratamiento. Eso llevó a que en las plantas anegadas se afectara la proporción entre la biomasa aérea y la subterránea (relación raíz:tallo) comparado con las plantas sin anegar ($p < 0,05$; Cuadro 5.1). Para ambas especies y experimentos, se observó que al momento de finalización del tratamiento de anegamiento, la relación raíz:tallo disminuyó marcadamente comparada con la del control. En el Exp 1, en los muestreos sucesivos luego del anegamiento, la relación raíz:tallo se fue recuperando, logrando valores muy similares a los del control. En el momento de floración, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de anegamiento y el control, salvo las plantas que salieron del anegamiento en ese momento (H10-FI) y H1-4 en trigo. También se encontraron diferencias significativas en la relación raíz:tallo entre trigo y cebada en ambos experimentos ($p < 0,05$). En floración, se vio que la proporción de raíces respecto a la parte aérea de las plantas de trigo sin anegar fue entre un 40-50% mayor que para las plantas controles de cebada en ambos experimentos.

Cuadro 5.1. Relación raíz:tallo (biomasa radical:biomasa verde) en distintos estados ontogénicos (4 hojas, 7 hojas y 10 hojas cuantificadas sobre el vástago principal, y floración) para plantas de los cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestas a distintos tratamientos de anegamiento (Aneg., indicados los momentos de anegamiento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) en los Exp 1 y 2.

Sp.	Aneg.	Exp 1				Exp 2			
		Hoja 4	Hoja 7	Hoja 10	Floración	Hoja 4	Hoja 7	Hoja 10	Floración
Trigo	Ctl	0,238	0,483	0,306	0,244	1,019	0,646	0,373	0,255
	H1-4	0,152	0,427	0,418	0,144	0,497	-	-	-
	H4-7	-	0,142	0,350	0,185	-	0,339	-	-
	H7-10	-	-	0,148	0,246	-	-	0,214	-
	H10-Fl	-	-	-	0,145	-	-	-	0,235
Cebada	Ctl	0,216	0,385	0,311	0,171	0,792	0,371	0,221	0,169
	H1-4	0,117	0,191	0,390	0,169	0,240	-	-	-
	H4-7	-	0,071	0,269	0,124	-	0,186	-	-
	H7-10	-	-	0,101	0,166	-	-	0,130	-
	H10-Fl	-	-	-	0,097	-	-	-	0,121
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.		0,062	0,074	0,058	0,041	0,229	0,129	0,098	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Sp.		ns	0,049	0,031	0,018	0,229	0,129	0,098	0,057
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.xSp.		ns	0,130	ns	0,068	ns	ns	ns	ns

h.s.d., diferencia honestamente significativa para test de Tukey a $p = 0,05$; ns, no significativa ($p > 0,05$)

5.3.2.3. Longitud radical por planta

La longitud radical por planta a floración para la condición control en cebada (220 m pl^{-1} en Exp1 y 77 m pl^{-1} en Exp 2) fue algo mayor que la de trigo (190 m pl^{-1} en Exp1 y 73 m pl^{-1} en Exp 2) a pesar de que la biomasa de raíces fue menor cuando se la comparó con el cultivo de trigo (Figuras 5.6 y 5.7). La dinámica de acumulación de longitud radical para la situación control y el efecto de los distintos tratamientos de anegamiento fue similar a la descrita para la biomasa radical. Las mayores pérdidas de longitud se dieron al momento de finalizar cada tratamiento de anegamiento (excepto en H1-4, en el cual la mayor pérdida en longitud de raíces se observó en una etapa posterior a la finalización del anegamiento), y luego se observó cierto grado de recuperación. Las pérdidas relativas en la longitud radical fueron relativamente mayores a las encontradas para biomasa radical, con pérdidas máximas del 95% en cebada y 90% en trigo en el Exp 1 y 87% en cebada y 80% en trigo en el Exp 2 (Figuras 5.6e-h, m-p y 5.7).

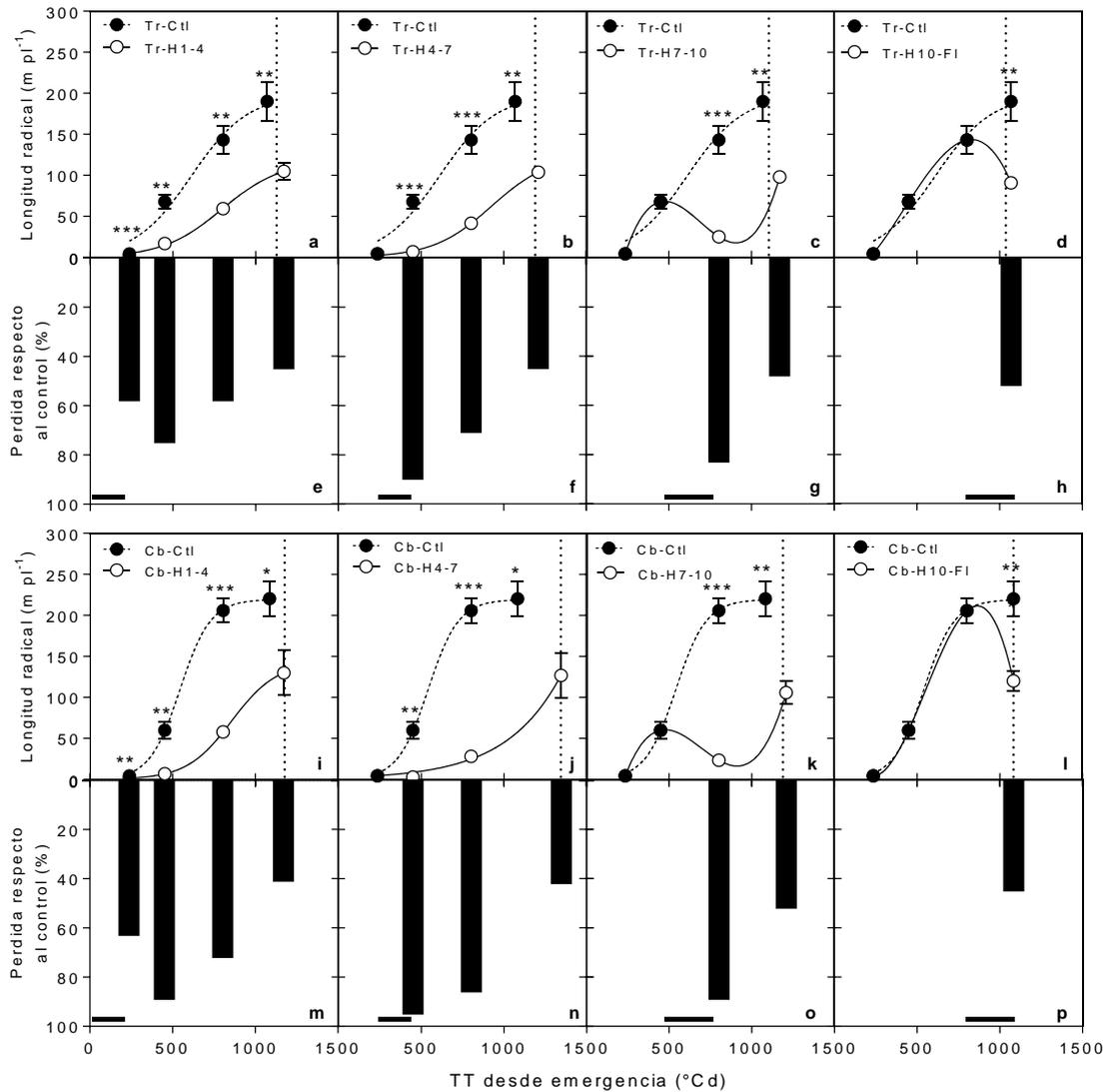


Figura 5.6. Dinámica de acumulación de longitud radical en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-d) y cebada (i-l) expuestos a distintos momentos de anegamiento a lo largo del ciclo (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y FI floración) y la condición control sin anegar (Ctl) en el Exp 1. Los paneles inferiores (e-h y m-p) muestran el porcentaje de pérdida de biomasa radical en cada momento de muestreo respecto a la situación control (el cuarto muestreo correspondió al de floración y se realizó en el momento que cada tratamiento alcanzó el 50% de las espigas en floración). Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento y las líneas llenas horizontales sobre el eje X indican el período en que se aplicó anegamiento en cada caso. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 4$).

Al momento de floración, ninguno de los tratamientos logró una longitud radical por planta similar a la de las plantas control. La leve recuperación en biomasa radical que mostró cebada con ciertos tratamientos, no se vio reflejada en el caso de la longitud radical. Tanto en trigo como en cebada todas las plantas anegadas llegaron a floración con un 40-50% menos de longitud radical respecto de las plantas controles sin anegamiento (Figura 5.6e-h, m-p).

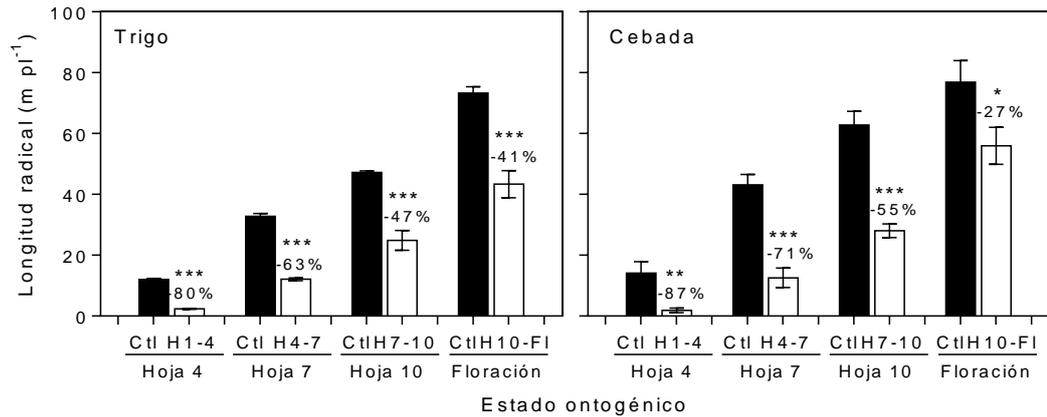


Figura 5.7. Longitud radical en distintos estados ontogénicos al momento de finalización de cada uno de los tratamientos de anegamiento (barras vacías) y para la condición control (Ctl) en ese momento (barras llenas) para trigo (panel izquierdo) y cebada (panel derecho) en el Exp 2. Los momentos de anegamiento son indicados como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración). Los números sobre las barras indican el porcentaje de pérdida respecto al control en ese momento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$).

5.3.2.4. Clasificación radical por rangos de diámetros

En la Figura 5.8 se muestra la distribución en porcentaje de la longitud radical por planta en distintos rangos de diámetros de raíces luego de cada tratamiento de anegamiento y el control en cada momento. Para la condición control de trigo y cebada se observó que, para todos los muestreos, más de la mitad de la longitud radical total por planta estaba dada por raíces muy finas (menores a 0,2 mm de diámetro), alcanzando más del 70% en los muestreos de floración. Las raíces más gruesas (mayor a 1 mm de diámetro) aportaron en los controles entre el 0,8 y el 1,7% de la longitud total, correspondiendo el resto de la longitud a raíces de diámetros intermedios.

Con excepción del tratamiento H10-FI, el resto de los tratamientos de anegamiento modificaron la proporción de la longitud radical total presente en cada categoría de diámetros. El anegamiento redujo la proporción de raíces muy finas y finas (<0,4 mm de diámetro), y aumentó la proporción de raíces medianas y gruesas (>0,4 mm de diámetro) cuando se comparó respecto del tratamiento control. De esta manera, el aporte de las raíces más gruesas (>1 mm) a la longitud radical total fue más importante en los tratamientos anegados respecto de los controles, alcanzando el 5%. En valores absolutos, la longitud de raíces de más de 1 mm de diámetro también aumentó luego del anegamiento H7-10 en un 30 y 40% en cebada, y un 85 y 23 % en trigo para los Exp 1 y Exp 2 respectivamente. En el Exp 1, los tratamientos H1-4 y H4-7 también produjeron un aumento en valores absolutos de la categoría de raíces más gruesas en trigo. Los cambios en la proporciones de raíces de distintos diámetros fueron menos evidentes en los tratamientos de anegamiento en cebada en el Exp 2.

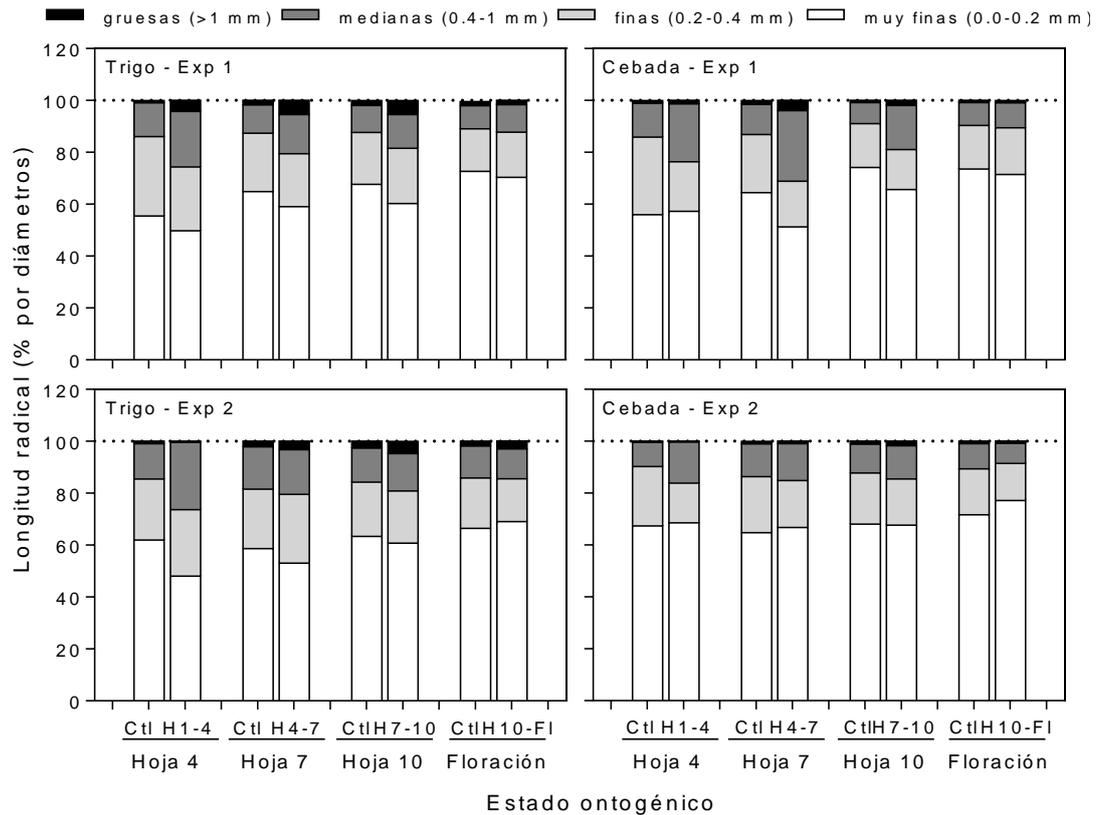


Figura 5.8. Clasificación por rangos de diámetro de la longitud radical por planta en distintos estados ontogénicos al momento de finalización de cada uno de los tratamientos de anegamiento y para la condición control (Ctl) en ese momento para trigo (paneles izquierdos) y cebada (paneles derechos) en el Exp 1 (paneles superiores) y Exp 2 (paneles inferiores). Los momentos de anegamiento son indicados como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y FI floración).

5.3.3. Componentes fisiológicos de la biomasa aérea bajo condiciones contrastantes de anegamiento y disponibilidad nitrogenada

5.3.3.1. Acumulación de biomasa aérea

En los Exp 3 y Exp 4 bajo la condición sin anegamiento, no se encontraron diferencias entre especies en la biomasa total acumulada a madurez para cada condición de disponibilidad de N ($p > 0,05$). El aumento en la disponibilidad de N sólo incrementó significativamente la biomasa acumulada en cebada en el Exp 4, pasando de 1721 g m^{-2} en N0 a 2756 g m^{-2} en N1 ($p < 0,05$). La biomasa acumulada por ambos cultivos fue similar entre experimentos cuando la disponibilidad de N fue baja, mientras que con alto N en el Exp 4 se acumuló un 30% más de biomasa en trigo y un 45% más en cebada comparado con el Exp 3.

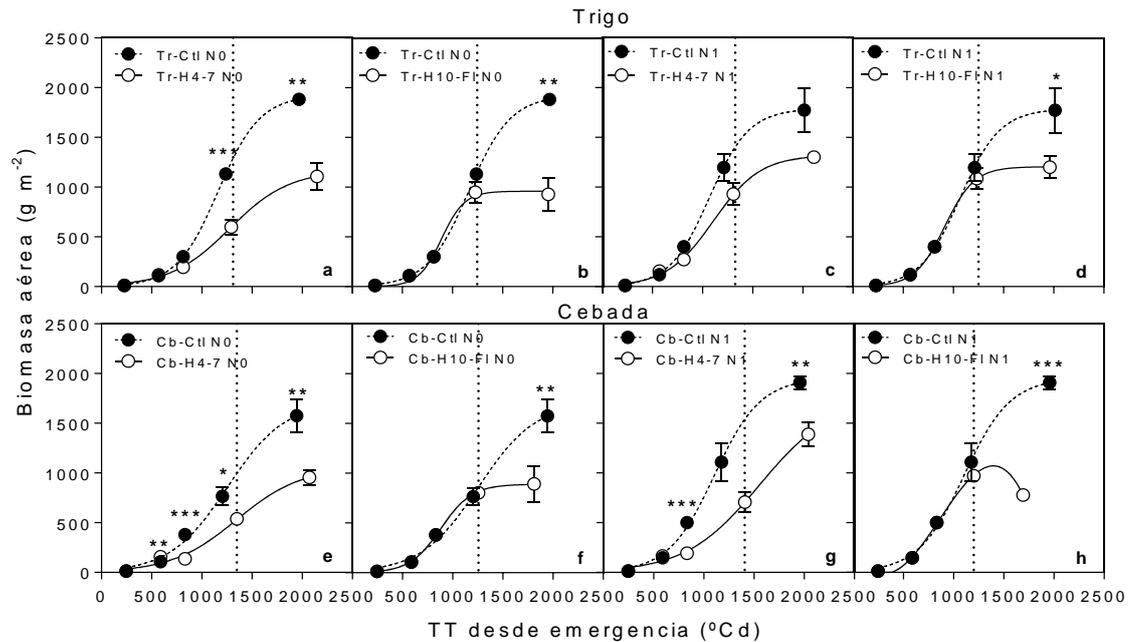


Figura 5.9. Dinámica de acumulación de biomasa aérea en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b=0$) para trigo (a-d) y cebada (e-h) expuestos a dos momentos de anegamiento (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ct) y disponibilidades contrastantes de N en suelo en el Exp 3. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$).

En el Exp 3, cuando se aplicó anegamiento en H4-7, se produjo una disminución de la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) en prefloración en ambas especies, que fue más marcada cuando la disponibilidad de N fue baja (Cuadro 5.2). De esta manera, si bien la biomasa acumulada hasta floración en N1 fue en promedio menor en el anegado que en el control, la diferencia no fue significativa ($p > 0,10$, Figura 5.9c,g) y sí lo fue en N0 ($p < 0,10$; Figura 5.9a,e). Cuando el anegamiento fue aplicado inmediatamente previo a floración (H10-Fl), no hubo diferencias en la acumulación de biomasa en floración en ningún caso, sin embargo, se observaron caídas importantes tanto en la biomasa acumulada hasta madurez (Figura 5.9b,f,d,h) como en la TCC durante postfloración (Cuadro 5.2). En el caso de trigo, las pérdidas de biomasa en el tratamiento anegado, con respecto al control, fueron menores cuando se fertilizó con nitrógeno (N1) que en el tratamiento no fertilizado (N0), y la TCC postfloración en N1 se redujo un 69% con respecto al control, mientras que en N0 se redujo un 75%. En cebada, cuando se aplicó anegamiento en H10-Fl, si bien la TCC postfloración con N0 se redujo en un 73%, afectando significativamente la acumulación de biomasa, en el tratamiento N1, la TCC postfloración fue nula (Cuadro 5.2), y las pérdidas de biomasa respecto al control fueron de más del 40% (Figura 5.9h).

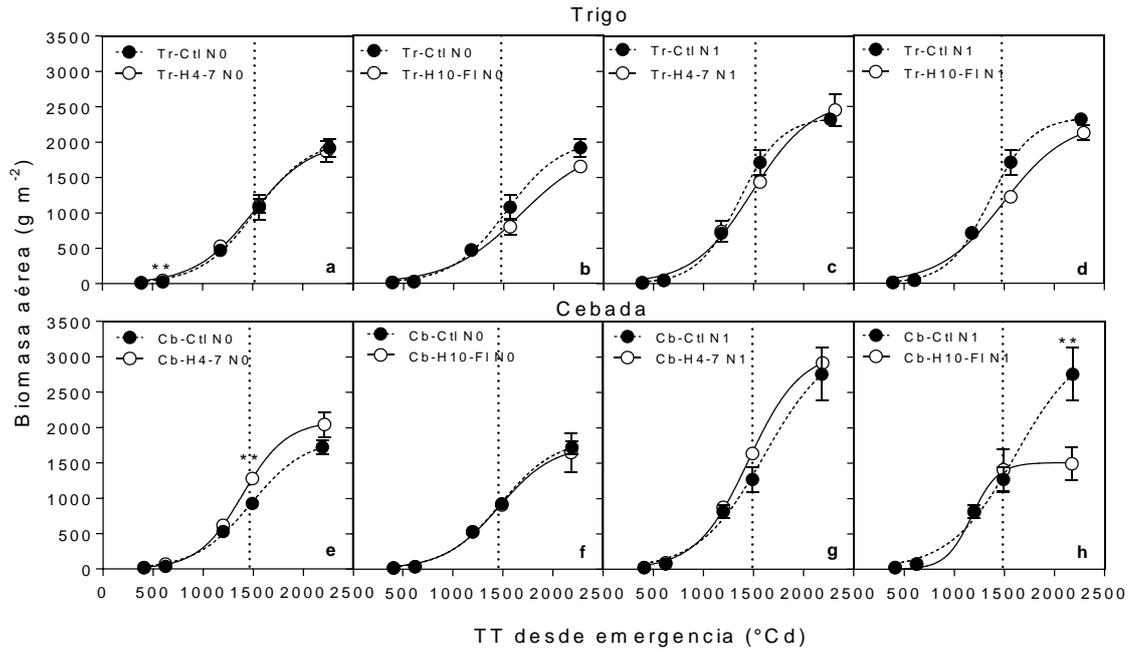


Figura 5.10. Dinámica de acumulación de biomasa aérea en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia (°Cd; Tb= 0) para trigo (a-d) y cebada (e-h) expuestos a dos momentos de anegamiento (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y disponibilidades contrastantes de N en suelo en el Exp 4. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$).

En el Exp 4, en general no se evidenció un efecto marcado del anegamiento sobre la acumulación de biomasa de trigo y cebada ($p > 0,10$). Sin embargo, cuando la disponibilidad de N fue alta, el tratamiento H10-Fl produjo caídas significativas en la biomasa acumulada a madurez de cebada ($p < 0,05$, Figura 5.10) coincidiendo con lo encontrado en el Exp 3. De este modo, se encontró una interacción significativa anegamiento x especie en la TCC postfloración ($p < 0,05$), ya que en cebada en alto N la TCC postfloración se redujo un 78%, mientras que en trigo no se afectó significativamente (Cuadro 5.2).

Cuadro 5.2. Tasas de crecimiento del cultivo ($\text{g m}^{-2} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$) para la totalidad del ciclo del cultivo (Em-M), el período prefloración (Em-Fl) y el período postfloración (Fl-M) para cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuesto a dos momentos de anegamiento (Aneg., indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y condiciones contrastantes de disponibilidad nitrogenada en el suelo para los Exp 3 y 4.

Sp.	N	Aneg.	Exp 3			Exp 4		
			TCC Em-M	TCC Em-Fl.	TCC Fl-M	TCC Em-M	TCC Em-Fl.	TCC Fl-M
Trigo	N0	Ctl	0,957	0,914	1,030	0,846	0,687	1,200
		H4-7	0,517	0,465	0,601	0,834	0,701	1,127
		H10-Fl	0,474	0,772	0,225	0,729	0,510	1,217
	N1	Ctl	0,880	0,991	0,718	1,025	1,094	0,870
		H4-7	0,617	0,712	0,476	1,058	0,917	1,342
		H10-Fl	0,612	0,882	0,218	0,930	0,781	1,256
Cebada	N0	Ctl	0,811	0,636	1,098	0,786	0,621	1,137
		H4-7	0,461	0,406	0,634	0,922	0,859	1,048
		H10-Fl	0,491	0,639	0,298	0,755	0,608	1,066
	N1	Ctl	0,976	0,949	1,041	1,264	0,851	2,161
		H4-7	0,682	0,501	1,102	1,332	1,099	1,829
		H10-Fl	0,460	0,810	0,000	0,686	0,944	0,466
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.			0,116	0,152	0,424	0,147	0,158	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Sp			ns	0,103	ns	ns	ns	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) N			0,078	0,103	ns	0,099	0,107	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.xSp			ns	ns	ns	ns	0,278	0,915
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.xN			ns	ns	ns	ns	ns	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Sp.xN			ns	ns	ns	ns	ns	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.xSp.xN			ns	ns	ns	ns	ns	ns

h.s.d., diferencia honestamente significativa para test de Tukey a $p = 0,05$; ns, no significativa ($p > 0,05$)

5.3.3.2. Generación del área foliar e intercepción y uso de la radiación

Las curvas de índice de área foliar (IAF) a lo largo del ciclo del cultivo para todos los tratamientos se presentan en la Figuras 5.11 (Exp 3) y 5.12 (Exp 4). En ambos experimentos se observó que el IAF máximo alcanzado bajo la condición sin anegamiento fue mayor en N1 que en N0, y a su vez, en el Exp 4 los valores de IAF máximos fueron mayores que en el Exp 3 tanto para trigo como para cebada en las dos condiciones de disponibilidad de N.

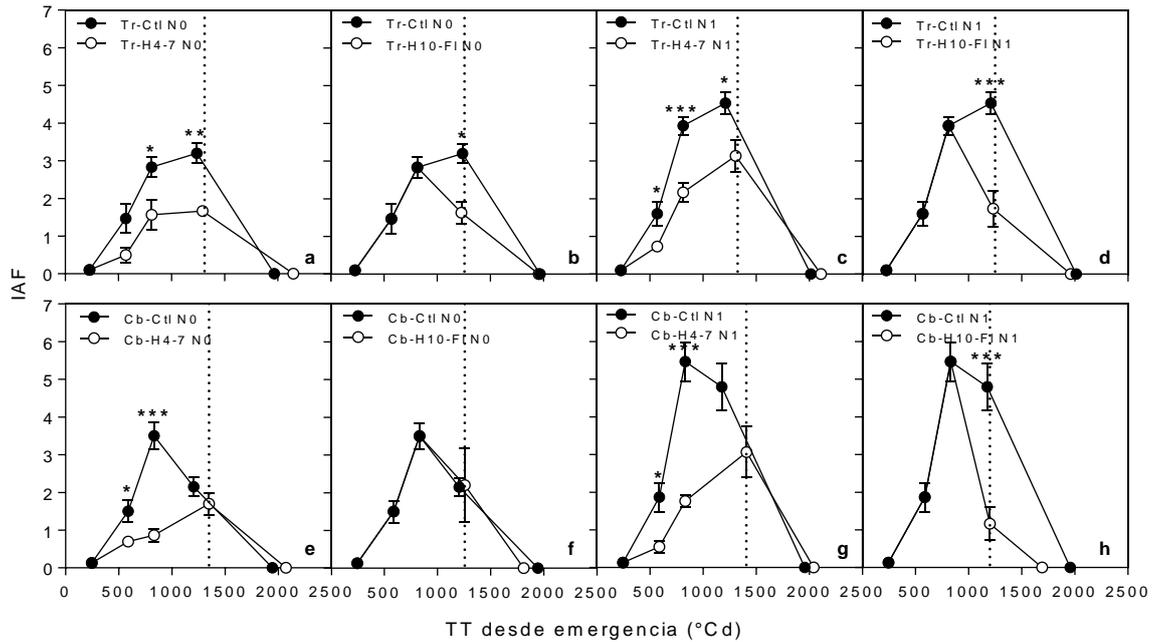


Figura 5.11. Índice de área foliar (cm^2 de hoja verde cm^{-2} de suelo) en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b = 0$) para trigo (a-d) y cebada (e-h) expuestos a dos momentos de anegamiento (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y FI floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y disponibilidades contrastantes de N en suelo en el Exp 3. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$).

En el Exp 3, cuando se aplicó anegamiento en H4-7, se produjo una reducción significativa del IAF en prefloración (Figura 5.11a,c,e,g) y de la duración del área foliar (DAF) prefloración en ambas especies ($p < 0,05$; Cuadro 5.3). En trigo, las caídas en la DAF prefloración, respecto del tratamiento control, fueron menores en N1 (31%) que en N0 (43%), mientras que en cebada fueron similares (36% en N0 y 38% en N1). La DAF postfloración se redujo significativamente con el anegamiento en H4-7 sólo cuando la condición de N fue alta ($p < 0,05$). Cuando el anegamiento fue aplicado en H10-FI se encontró una reducción significativa en el IAF al momento de floración ($p < 0,01$). Con el tratamiento H10-FI la DAF postfloración se redujo significativamente ($p < 0,05$) en ambas condiciones de disponibilidad nitrogenada; sin embargo, la reducción fue más pronunciada en N1 (65% para trigo y 84% para cebada) que en N0 (49% para trigo y 50% para cebada). El tratamiento de anegamiento que más redujo la DAF total del ciclo en ambas especies fue H4-7 cuando la disponibilidad de N fue baja, y H10-FI cuando la disponibilidad de N fue alta (interacción anegamiento \times N, $p < 0,05$) (Cuadro 5.3).

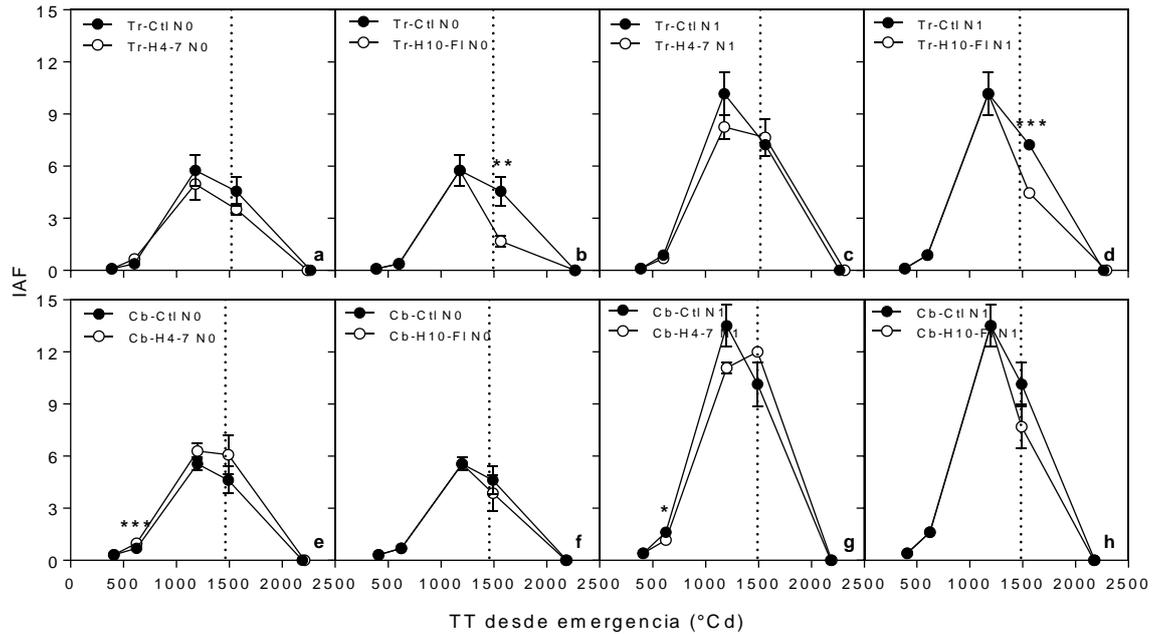


Figura 5.12. Índice de área foliar (cm^2 de hoja verde cm^{-2} de suelo) en función del tiempo térmico acumulado desde emergencia ($^{\circ}\text{Cd}$; $T_b=0$) para trigo (a-d) y cebada (e-h) expuestos a dos momentos de anegamiento (indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y disponibilidades contrastantes de N en suelo en el Exp 4. Las líneas punteadas verticales indican el momento de floración en cada tratamiento de anegamiento. Para cada momento de muestreo se indican las diferencias significativas entre la situación anegada y la control (*, $p < 0,10$; **, $p < 0,05$; ***, $p < 0,01$). Las barras de error corresponden al error estándar ($n = 3$).

En el Exp 4, el efecto negativo del anegamiento sobre el IAF fue menos marcado que en el Exp 3. Las reducciones en el IAF en los tratamientos anegados, respecto del control, se hicieron evidentes al momento de floración en trigo, luego del anegamiento H10-Fl, y en cebada, luego del anegamiento H4-7 bajo las dos condiciones de disponibilidad de N (Figura 5.12). La DAF, tanto para el total del ciclo, como en pre y postfloración, fue mayor con N1 que con N0 en todas las condiciones (Cuadro 5.3). El anegamiento H10-FL produjo una reducción de la DAF total ($p < 0,05$) como consecuencia de reducciones en la DAF postfloración. Esta disminución en la DAF postfloración fue más marcada en trigo (63% en N0 y 36% en N1) que en cebada (17% en N0 y 25% en N1).

Cuadro 5.3. Duración del área foliar verde (cm^2 de hoja verde cm^{-2} de suelo $^{\circ}\text{Cd}^{-1}$) para la totalidad del ciclo del cultivo (Em-M), el período prefloración (Em-Fl) y el período postfloración (Fl-M) para cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuesto a dos momentos de anegamiento (Aneg., indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y condiciones contrastantes de disponibilidad nitrogenada en el suelo para los Exp 3 y 4. Los valores fueron calculados como el área bajo la curva del IAF en función de la duración en TT desde emergencia de la fase en cuestión (Figuras 5.11 y 5.12).

Sp.	N	Aneg.	Exp 3			Exp 4		
			DAF Em-M	DAF Em-Fl	DAF Fl-M	DAF Em-M	DAF Em-Fl	DAF Fl-M
Trigo	N0	Ctl	3237	2072	1165	5408	3815	1594
		H4-7	1882	1170	712	4521	3342	1179
		H10-Fl	2309	1716	594	3847	3259	588
	N1	Ctl	4463	2645	1818	8327	5795	2532
		H4-7	3060	1805	1256	8607	5740	2867
		H10-Fl	2784	2152	632	6589	4966	1623
Cebada	N0	Ctl	2807	1572	1235	5010	3392	1618
		H4-7	1611	997	614	6223	4032	2191
		H10-Fl	2708	2097	611	4621	3282	1339
	N1	Ctl	4875	3002	1873	11518	8013	3504
		H4-7	2817	1849	969	11258	7055	4203
		H10-Fl	2742	2455	287	10285	7658	2627
h.s.d. ($p<0,05$) Aneg.			502	330	357	1203	ns	515
h.s.d. ($p<0,05$) Sp.			ns	ns	ns	812	643	348
h.s.d. ($p<0,05$) N			339	223	241	812	643	348
h.s.d. ($p<0,05$) Aneg.xSp.			ns	ns	ns	ns	ns	ns
h.s.d. ($p<0,05$) Aneg.xN			878	ns	625	ns	ns	ns
h.s.d. ($p<0,05$) Sp.xN			ns	ns	ns	1535	1215	ns
h.s.d. ($p<0,05$) Aneg.xSp.xN			ns	ns	ns	ns	ns	ns

h.s.d., diferencia honestamente significativa para test de Tukey a $p=0,05$; ns, no significativa ($p>0,05$)

En el Exp 3, ambos momentos de anegamientos redujeron *ca.* 20% (en promedio para las dos especies y condiciones de N) la radiación interceptada acumulada entre emergencia y madurez (RFAI) en trigo y cebada ($p<0,05$; Cuadro 5.4). La eficiencia de intercepción máxima alcanzada (E_i max) mostró diferencias entre tratamientos de anegamientos ($p<0,05$). Cuando el anegamiento se aplicó en H4-7, no se alcanzó en ningún caso el 90% de intercepción de radiación, aunque fue mayor en N1 (84% para trigo y 89% para cebada) que en N0 (74% para trigo y 73% para cebada). Con anegamientos en H10-Fl, la E_i superó el 90% en todos los casos, con valores muy similares a los del control (Cuadro 5.4). Por el contrario, la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) se redujo significativamente ($p<0,05$) cuando se sometió al cultivo a anegamiento en H10-Fl, sin cambios significativos en respuesta a la disponibilidad de N (Cuadro 5.4).

En el Exp 4, la RFAI acumulada durante el ciclo del cultivo de trigo y cebada cuando no se sometió a anegamiento fue similar a la interceptada en el Exp 3 (Cuadro 5.4). Los tratamientos de anegamiento no produjeron cambios significativos en la RFAI ni en la E_i max de trigo ni cebada ($p>0,05$) bajo ninguna condición de N, aunque en promedio, con alta disponibilidad nitrogenada la RFAI y la E_i max fueron mayores que con baja disponibilidad de N. La EUR sí se afectó significativamente por el

anegamiento, y este efecto dependió de la especie y de la disponibilidad de N (interacción anegamiento x especie x N; $p < 0,05$). En general, los tratamientos con alto nitrógeno mostraron mayores EUR que los tratamientos con bajo nitrógeno. Sin embargo, el menor valor de EUR se dio en el cultivo de cebada cuando se anegó en H10-Fl y la disponibilidad de N era alta, mientras que trigo logró sostener altos valores de EUR (Cuadro 5.4).

Cuadro 5.4. Radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (RFAI; MJ), eficiencia de interceptación máxima (ei; %), y eficiencia en el uso de la radiación para la producción de biomasa (EUR; g MJ^{-1}) para la totalidad del ciclo del cultivo (Em-M), para cultivares de trigo y cebada (Sp.) expuestos a dos momentos de anegamiento (Aneg., indicado dicho momento como: H número de hojas aparecidas en el vástago principal, y Fl floración) y la condición control sin anegar (Ctl) y condiciones contrastantes de disponibilidad nitrogenada en el suelo para los Exp 3 y 4.

Sp.	N	Aneg.	Exp 3			Exp 4		
			RFAI Em-M	Ei max	EUR Em-M	RFAI Em-M	Ei max	EUR Em-M
Trigo	N0	Ctl	595,2	92,8	3,16	572,4	90,6	3,36
		H4-7	475,2	74,1	2,32	587,2	92,8	3,18
		H10-Fl	476,8	92,8	1,95	585,0	93,4	2,82
	N1	Ctl	677,2	96,4	2,62	675,1	97,8	3,44
		H4-7	542,8	84,3	2,40	676,3	97,3	3,62
		H10-Fl	534,3	96,1	2,28	603,5	93,4	3,55
Cebada	N0	Ctl	586,7	93,1	2,68	560,5	87,9	3,08
		H4-7	422,7	72,8	2,28	599,3	92,5	3,40
		H10-Fl	491,4	93,5	1,81	565,3	91,2	2,88
	N1	Ctl	637,4	97,1	3,00	649,5	97,1	4,24
		H4-7	491,3	89,4	2,85	638,1	97,0	4,58
		H10-Fl	405,8	97,0	1,92	631,2	97,5	2,37
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.			48,7	2,8	0,41	ns	ns	0,47
h.s.d. ($p < 0,05$) Sp.			32,9	ns	ns	ns	ns	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) N			32,9	1,9	ns	26,1	1,94	0,32
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.xSp			ns	ns	ns	ns	ns	0,82
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.xN			ns	5,0	ns	ns	ns	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Sp.xN			ns	ns	ns	ns	ns	ns
h.s.d. ($p < 0,05$) Aneg.xSp.xN			ns	ns	ns	ns	ns	1,36

h.s.d., diferencia honestamente significativa para test de Tukey a $p = 0,05$; *ns*, no significativa ($p > 0,05$)

5.4. Discusión

5.4.1. Efecto del anegamiento sobre la dinámica de acumulación de biomasa aérea

Los tratamientos de anegamiento afectaron la dinámica de acumulación de biomasa, aunque su efecto fue diferente dependiendo del momento en que se aplicó el anegamiento y la magnitud de la respuesta fue altamente dependiente del ambiente explorado por el cultivo. Tal como se observó en el Capítulo 4 para los componentes de rendimiento, cuanto más restrictivo fue el ambiente (fecha de siembra más tardía, mayor demanda ambiental, mayor temperatura, etc.; ver Capítulo 2) las respuestas para un momento ontogénico dado fueron más marcadas, pero la tendencia se conservó entre los distintos experimentos. Cuando se aplicó anegamiento en etapas tempranas de la ontogenia de trigo y cebada (tratamientos H1-4 y H4-7), la biomasa aérea que

presentaron luego del tratamiento fue significativamente menor que la de las plantas controles en ese momento (Figuras 5.2, 5.3 y 5.9), en concordancia con lo reportado previamente en la literatura para plantas de trigo y cebada anegadas en 3-4 hojas (Huang *et al.*, 1994a; Malik *et al.*, 2001; Pang *et al.*, 2004). Otros autores asociaron esas pérdidas de biomasa con una menor cantidad de macollos, hojas más chicas y senescencia prematura de hojas (Malik *et al.*, 2001), e independiente del cultivar de trigo en cuestión (Dickin y Wright, 2008). Tales antecedentes coinciden con la menor biomasa de hojas verdes (Figuras 5.2 y 5.3) y área foliar (Figuras 5.11 y 5.12) que se observó en los resultados de este capítulo y con la reducción en la tasa de macollaje durante el período de anegamiento (ver Capítulo 3).

La mayoría de los trabajos que han evaluado el efecto del anegamiento en etapas vegetativas no prosiguieron luego el desarrollo completo del cultivo hasta la madurez, impidiendo así establecer las consecuencias del anegamiento en las etapas avanzadas del cultivo. Este tipo de aproximación puede llevar a la conclusión que la capacidad de recuperación de las plantas luego del anegamiento es baja solo por el hecho de interrumpir la experimentación luego de observar los efectos inmediatamente luego del tratamiento (Striker, 2012a). Sin embargo, los resultados de este capítulo muestran que si bien la generación de biomasa se afecta en forma severa luego de la aplicación de los tratamientos de anegamiento, las plantas muestran posteriormente un destacado grado de recuperación, que fue mayor cuanto más temprano en el ciclo se aplicó el anegamiento (Figuras 5.2, 5.3, 5.11 y 5.12). Las plantas anegadas tempranamente en muchos casos llegaron a la floración con una biomasa aérea similar a las plantas que crecieron sin anegamiento durante todo su ciclo (Figuras 5.2 y 5.3). Esta recuperación podría explicarse porque si bien la tasa de macollaje disminuye durante el anegamiento temprano en el ciclo, coincidiendo con lo descrito por Malik *et al.* (2001), se encontró una compensación por una mayor duración del período de macollaje en los tratamientos que habían sido anegados comparado con los controles (ver Capítulo 3).

Los nutrientes, en este caso el nitrógeno, también influyeron en la capacidad de recuperación de los cultivos luego de aplicado el anegamiento. En condiciones restrictivas de N, tanto trigo como cebada mostraron menor grado de recuperación cuando se anegó en H4-7, lo que podría estar relacionado a una menor capacidad de macollaje consecuencia de la deficiencia nutricional (Figura 5.9). Numerosos trabajos remarcan el rol de aumentos en la disponibilidad de N como factor que promueve la generación y establecimiento de macollos tanto en trigo (Berry *et al.*, 2003; Salvagiotti y Miralles, 2007; Alzueta *et al.*, 2012) como en cebada (Baethgen *et al.*, 1995; García del Moral y García del Moral, 1995; Prystupa *et al.*, 2003; Abeledo *et al.*, 2004). Bajo condiciones de anegamiento, se producen severas deficiencias nutricionales en trigo y cebada (Steffens *et al.*, 2005; Robertson *et al.*, 2009), y eso condiciona la capacidad de macollaje durante el período de anegamiento. Sin embargo, Robertson *et al.* (2009) mostraron que aplicaciones de N luego de finalizado el anegamiento promueve la producción y supervivencia de macollos de órdenes superiores, favoreciendo la capacidad de recuperación del cultivo luego del anegamiento.

A su vez, las plantas anegadas tempranamente en el ciclo ontogénico mostraron una mayor duración del tiempo a floración (ver Capítulo 3), que favoreció la recuperación, por tener más tiempo para interceptar radiación (Tabla 5.4) y acumular biomasa. Cuando los anegamientos fueron aplicados más tardíamente en el ciclo ontogénico (a partir de 7 hojas), las pérdidas de biomasa aérea al momento de finalización del tratamiento fueron menores que los encontrados para anegamientos

tempranos; sin embargo las pérdidas de biomasa aérea respecto al control a floración o a madurez fueron de mayor magnitud (Figuras 5.2, 5.3, 5.9 y 5.10). Esta menor capacidad de recuperación a medida que el cultivo es anegado más tardíamente responde a (i) que el anegamiento se aplicó en estados avanzados del desarrollo del ciclo del cultivo y no contaban con los mecanismos necesarios para permitir la recuperación, como ser el restablecimiento del sistema radical, o la capacidad de macollaje, la cual afecta no solo la capacidad de interceptar radiación, sino también el número final de espigas y (ii) que los períodos de mayor pérdida son coincidentes con el “período crítico” de generación del rendimiento que se ubica cercano al momento de la floración del cultivo.

A pesar de que al momento de liberarse el tratamiento de anegamiento las pérdidas de biomasa aérea con respecto al control fueron en general significativas para todos los tratamientos de anegamiento, las máximas pérdidas se observaron siempre con posterioridad, durante el período sin anegamiento inmediatamente posterior (15-20 días luego de terminado el tratamiento). Esta respuesta retardada de la producción de biomasa aérea al anegamiento fue previamente mostrada en la literatura para plantas de trigo (Malik *et al.*, 2001) y cebada (Pang *et al.*, 2004) anegadas en etapas vegetativas (3-4 hojas), donde luego de dos semanas de remoción del anegamiento, la diferencia de biomasa con el control era mayor que al momento de finalización del tratamiento. En forma semejante, para estados más avanzados del desarrollo Araki *et al.* (2012) encontraron que, luego de someter a un cultivo de trigo a 21 días de anegamiento durante encañazón, los efectos negativos del tratamiento (caídas en la conductancia estomática, verdor de las hojas y contenido hídrico de las hojas) se manifestaron 14 días después de antesis.

5.4.2. Efecto del anegamiento sobre el sistema radical y cambios en la relación raíz:tallo

Ese efecto retardado del anegamiento sobre la producción de biomasa aérea podría ser explicado como la consecuencia de una pérdida previa de raíces, que afecta la capacidad de absorción de agua y nutrientes para el abastecimiento de la parte aérea. Las raíces son los órganos que están expuestos en forma directa a la hipoxia durante un evento de anegamiento, y una de las primeras respuestas de las plantas a este estrés es la disminución de la respiración radical (Huang y Johnson, 1995), lo cual afecta su crecimiento y funcionalidad (Colmer y Greenway, 2011). A lo largo de este capítulo, se vio que las raíces fueron los órganos más severamente afectados por el anegamiento, en coincidencia con lo reportado en la bibliografía para trigo (Malik *et al.*, 2002, Araki *et al.*, 2012), sin embargo, cebada mostró mayor capacidad de recuperación de la biomasa radical que trigo cuando se anegó en estados tempranos, ya que al momento de floración las pérdidas de biomasa radical fueron del 20-30%, mientras que trigo llegó a floración con la mitad de las raíces que las plantas que no fueron anegadas, independientemente del momento en que se aplicó el anegamiento (Figura 5.4). Las pérdidas de longitud radical (Figuras 5.6 y 5.7) fueron en general más severas que las pérdidas de biomasa radical, especialmente en cebada, y no mostró la capacidad de recuperación observada en el caso de la biomasa (Figuras 5.4 y 5.5). Esta mayor pérdida de longitud radical que de biomasa se debe a que se afectó la morfología del sistema radical, ya que se perdieron en mayor proporción las raíces de diámetros más finos, a la vez que aumentó la proporción de las raíces de mayor diámetro (Figura 5.8). Esto indicaría que por unidad de biomasa de raíces, la capacidad exploratoria de los cultivos anegados sería menor, por tener menor longitud radical.

Malik *et al.* (2001) mostraron que la tasa de crecimiento radical se reduce severamente durante el evento de anegamiento y en mayor proporción de lo que se afecta la tasa de crecimiento de la biomasa aérea; sin embargo, en el período de recuperación luego del anegamiento, la tasa de crecimiento radical aumentó, mientras que la tasa de crecimiento de la biomasa aérea se redujo significativamente. Esto concuerda con los resultados encontrados en este capítulo, ya que las reducciones en biomasa radical (Figuras 5.4 y 5.5) y longitud radical (Figuras 5.6 y 5.7) fueron mucho más severas que las de biomasa aérea al momento de finalización del anegamiento, pero las mayores pérdidas de biomasa aérea se dieron con posterioridad, durante el período sin anegamiento (Figuras 5.2 y 5.3). Este desfase en los momentos de máximas pérdidas produjo que la relación raíz:tallo de trigo y cebada luego del anegamiento se viera reducida con respecto a las plantas control (Cuadro 5.1), tal como fue previamente descrito en la literatura para trigo (Huang *et al.*, 1994a; Malik *et al.*, 2001; Malik *et al.*, 2002). Esto lleva a pensar que el anegamiento produce un efecto directo sobre el sistema radical, y que las pérdidas sobre la biomasa aérea son consecuencia del daño producido previamente en las raíces, debido a la disminución en la capacidad de absorción de agua que imposibilita sostener la demanda transpiratoria de la parte aérea (Hayashi *et al.*, 2013).

Araki *et al.* (2012) encontraron que cuando se anegaba trigo en encañazón se producía una senescencia anticipada de hojas luego de la floración, y sugirieron que era consecuencia de un daño residual en las raíces que afectaba la capacidad de absorción de agua, tal lo concluido por Hayashi *et al.* (2013) al realizar mediciones del sistema radical y evaluar la pérdida de densidad radical en trigos anegados de encañazón a madurez. Los resultados de este capítulo muestran que efectivamente la biomasa subterránea no muestra la capacidad de recuperación que muestra la biomasa aérea, ya que con todos los tratamientos de anegamiento se llegó a la floración con la mitad de las raíces que tenía el control en ese momento, corroborando el daño residual que sugieren Araki *et al.* (2012).

5.4.3. Efecto del anegamiento sobre la capacidad de interceptar y utilizar la radiación

En los Exp 3 y Exp 4, se observó que el IAF verde se redujo luego de los tratamientos de anegamiento (Figuras 5.11 y 5.12), y nunca alcanzó los valores del control, incluso en el tratamiento aplicado más tempranamente, probablemente debido al daño residual producido sobre el sistema radical. El tratamiento H4-7 fue el que más redujo la DAF de emergencia a madurez, y más aún cuando la condición de N era baja (Cuadro 5.3). Por el contrario, con el tratamiento H10-F1 se produjo una caída muy acelerada en el IAF y la DAF postfloración, especialmente cuando la disponibilidad nitrogenada era alta. Esta respuesta negativa a la mejora en la condición nitrogenada también fue encontrada por Jiang *et al.* (2008) con anegamientos postfloración en trigo y podría ser consecuencia de que el área foliar desplegada en los tratamientos con alto N fue considerablemente mayor que en los tratamientos con bajo N. De este modo, al ocurrir una reducción muy importante en el sistema radical como consecuencia del anegamiento, el desbalance producido entre la capacidad de absorción y la transpiratoria sería mayor, produciendo la senescencia anticipada del AF.

Si bien la DAF total se redujo marcadamente con los tratamientos de anegamiento, especialmente cuando se aplicó en H4-7, la RFAI acumulada durante el ciclo se afectó en menor proporción. En trigo, cuando la condición de N era alta, los anegamientos redujeron la RFAI acumulada en el ciclo del cultivo, pero no se

encontraron cambios en la EUR (Cuadro 5.4), lo que era esperable, ya que la expansión foliar es más sensible que la EUR a cambios en la disponibilidad de recursos (Trapani y Hall, 1996; Salvagiotti y Miralles, 2008). Sin embargo, cuando la disponibilidad de N fue baja, el anegamiento no sólo redujo la RFAI acumulada, sino que también hubo una disminución significativa de la EUR. Si bien la EUR es un atributo en general muy conservativo, es sensible a la concentración de N a nivel de hoja (Sinclair y Horie, 1989), y probablemente la condición de anegamiento haya potenciado la restricción de N, afectando su concentración en las hojas (Huang *et al.*, 1995; Steffens *et al.*, 2005). Cebada no mostró una mejora en la RFAI acumulada con mejoras en la condición de N. Incluso, cuando se aplicó anegamiento en H10-FI, las caídas en la RFAI acumulada con respecto al control fueron mayores cuando se aumentó la disponibilidad nitrogenada (Cuadro 5.4), consecuencia de las caídas en el IAF mencionadas previamente. Con el anegamiento en H10-FI, se redujo la EUR de cebada en ambas condiciones de N, pero las caídas sólo fueron significativas en términos estadísticos cuando la condición de N fue alta. La literatura es escasa en este tema y sólo se han reportado unos pocos trabajos en algodón, donde se evaluó el efecto del anegamiento sobre la EUR a nivel de cultivo (Bange *et al.*, 2004; Milroy y Bange, 2013). Bange *et al.* (2004) encontraron que anegamientos impuestos en forma intermitente a lo largo de toda la ontogenia del cultivo de algodón disminuyeron marcadamente la EUR (reducción del 35%) más que la radiación interceptada acumulada (reducción promedio del 5%) pese a la disminución significativa que observaron en el IAF (del 10 al 50%), lo cual permite concluir que el impacto del anegamiento sobre la interceptación de radiación depende del grado de caída del IAF por debajo del valor de IAF crítico de cada cultivo.

Las diferencias entre trigo y cebada en la respuesta de la generación y funcionalidad del área foliar al anegamiento pueden deberse a que la respuesta del IAF de cebada frente al aumento en la disponibilidad de N fue mayor que en trigo. Al comparar las situaciones sin anegamiento, con alto N cebada tuvo una DAF entre 40 y 50% mayor que la de trigo (Cuadro 5.3), sin embargo la biomasa radical fue *ca.* 30% menor en cebada que en trigo (Figuras 5.4 y 5.5). De este modo, al exponer ambos cultivos al anegamiento produciendo una importante reducción en el sistema radical (como fue descrito anteriormente), cebada tuvo más biomasa transpirante que abastecer, y el desbalance con la capacidad de absorción pudo haber sido mayor, afectándose más fuertemente la biomasa aérea que en el caso de trigo.

5.5. Conclusión

El anegamiento produjo una pérdida severa del sistema radical de trigo y cebada, y, como consecuencia se produjo con posterioridad una reducción de la biomasa aérea. El impacto negativo del anegamiento sobre la longitud radical fue de mayor magnitud que el observado para pérdida de biomasa de raíces. Las máximas pérdidas de biomasa aérea se dieron con posterioridad a las máximas pérdidas de biomasa radical. Sin embargo, se observó que si los anegamientos ocurren tempranamente en la ontogenia del cultivo, se logra la total o parcial recuperación de la biomasa aérea al momento de floración. En las raíces no se observó el mismo grado de recuperación de la biomasa aérea, manteniéndose un efecto residual del anegamiento aunque haya ocurrido en estadios iniciales del ciclo. Las pérdidas de biomasa aérea se dieron tanto por caídas en la capacidad de interceptar radiación, como por caídas en su eficiencia de utilización. La respuesta a los cambios en la disponibilidad de N fue distinta entre especies, ya que en

trigo aumentos en la disponibilidad de N mitigaron levemente la respuesta al anegamiento (*e.g.* manteniendo los valores de EUR), pero en cebada el N exacerbó el efecto negativo del anegamiento reduciendo en mayor proporción la RFAI y la EUR, y en consecuencia la biomasa, comparado con la condición de bajo N.

Riesgo de anegamiento en trigo (*Triticum aestivum* L.) para distintas localidades de la región triguera argentina⁴

⁴ El contenido de este capítulo fue publicado en: de San Celedonio, RP; Micheloud, JR; Abeledo, LG; Miralles, DJ; Slafer, GA. 2014. Riesgo de anegamiento en trigo (*Triticum aestivum* L.) para distintas localidades de la región triguera argentina. *Ciencia del Suelo* 32: 233-246.

6.1. Introducción

Estudios previos analizaron, por medio del uso de modelos de simulación, el impacto de escenarios climáticos futuros sobre las modificaciones esperables en la producción agrícola de la Región Pampeana (Magrin *et al.*, 2005; Magrín *et al.*, 2007). Para la cuenca baja del Río Salado, Vázquez *et al.* (2009) concluyeron que un 2,7% del área destinada a agricultura presenta una recurrencia de anegamiento superior al 40%. Por otro lado, Reussi Calvo y Echeverría (2006) determinaron, para distintas localidades del sur de la provincia de Buenos Aires, que al momento de la emergencia del cultivo de trigo, la probabilidad de ocurrencia de excesos hídricos es del 35% para Tres Arroyos, 33% para Balcarce, y 12% para Puán. Sin embargo, es muy escasa la información sobre el nivel de riesgo de ocurrencia de eventos de anegamiento en distintas zonas productivas de Argentina, y especialmente cómo se vinculan los anegamientos con la estación de crecimiento y fenología del cultivo. Esto resulta trascendente ya que la magnitud del daño producido por un evento de anegamiento (al igual que el de otros tipos de estrés) depende del estado de desarrollo del cultivo. Tal como se describió en capítulos previos de la tesis (ver Capítulo 4) el período entre comienzo de encañazón (*i.e.* espiguilla terminal) y floración fue identificado como el más sensible a condiciones de anegamiento en términos de pérdida de rendimiento.

De esta manera, la cuantificación de la probabilidad de anegamiento durante el período de mayor sensibilidad del cultivo de trigo en distintas localidades de la región triguera argentina sería de gran utilidad para la evaluación del riesgo y una herramienta útil para la toma de decisiones de manejo. Los modelos de simulación agronómica (como por ejemplo los modelos CERES) son una herramienta para integrar la interacción entre diferentes variables y poder cuantificar estocásticamente la ocurrencia de anegamiento (Shaw *et al.*, 2013). El modelo CERES-Wheat v.3.5 es un modelo a escala de cultivo que simula, entre otras variables, desarrollo, acumulación de biomasa y rendimiento en grano del cultivo de trigo (para detalles ver Jones *et al.*, 2003). Los datos de entrada requeridos por el modelo son: variables climáticas (radiación solar, temperatura y precipitaciones), de manejo (como cultivar, fecha de siembra, densidad de plantas, humedad del suelo a la siembra, fertilización, etc.) y parámetros del suelo/sitio (como latitud, profundidad de las capas del suelo, textura, porosidad total, y parámetros hídricos del suelo tales como capacidad de campo, punto de marchitez permanente y conductividad hidráulica saturada). El modelo genera resultados sobre acumulación de biomasa, rendimiento en grano a madurez, contenido de nitrógeno en la biomasa, y un resumen del balance de agua y la dinámica de nitrógeno en el suelo, entre otras variables, con un paso diario. El desarrollo del cultivo lo simula utilizando 4 coeficientes genéticos (PIV, sensibilidad a la vernalización; PID, sensibilidad al fotoperíodo; P5, duración del llenado de granos; y PHYNT, filocrono). El modelo CERES-Wheat está ampliamente difundido a nivel mundial ya que posibilita analizar estrategias de manejo contrastantes, bajo sitios específicos y utilizando series de datos climáticos históricos (*e.g.* Magrin *et al.*, 1997; Guo *et al.*, 2010; Dettori *et al.*, 2011; White *et al.*, 2011). El modelo realiza una adecuada estimación de la dinámica del contenido de agua en el suelo, tal como ha sido demostrado para condiciones de Argentina (Savin, 1988) y de otras localidades en el mundo (Eitzinger *et al.*, 2004; Arora *et al.*, 2007; Romero *et al.*, 2012); y del patrón de crecimiento de raíces del cultivo de trigo (Savin *et al.*, 1994), así como de la fenología del mismo (Timsina y Humphreys, 2006; Dettori *et al.*, 2011), lo que permite su uso para la cuantificación del

riesgo de ocurrencia de anegamiento para distintas localidades y estados particulares de desarrollo del cultivo de trigo.

El objetivo de trabajo desarrollado en este capítulo fue cuantificar la probabilidad de ocurrencia de anegamientos temporarios a lo largo del ciclo ontogénico de trigo para distintas localidades de la Región Pampeana

6.2. Materiales y Métodos

Para cuantificar la probabilidad de ocurrencia de anegamiento dentro de la región triguera de Argentina se consideró, utilizando el modelo de simulación CERES-Wheat v.3.5, una combinación de diferentes localidades, fechas de siembra y contenidos contrastantes de agua útil en el perfil del suelo a la siembra trabajando con 33 campañas de trigo consecutivas (desde el año 1971 al año 2003), abarcando así un amplio rango de variabilidad climática.

6.2.1. Localidades

Se seleccionaron cinco localidades (Bordenave, Capitán Sarmiento, Gualeguaychú, Junín, Tandil) dentro del área triguera de Argentina con condiciones edáficas y climáticas contrastantes. Las características de cada sitio están descritas en el Cuadro 6.1. Se utilizó el tipo de suelo predominante de cada sitio según la Carta de suelos de la República Argentina (INTA, 1993) y los datos climáticos correspondientes al período que abarca desde los años 1971 hasta 2003 (AACREA, 2013). Los valores de agua útil (AU) presentados en el Cuadro 6.1 se calcularon para la totalidad del perfil de suelo considerado para cada localidad en base a la ecuación propuesta por Damiano y Taboada (2000):

$$AUK = \sum_{i=1}^n si * (\Theta_{33} - \Theta_{1500}) i$$

donde Θ_{33} y Θ_{1500} es el contenido hídrico volumétrico ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$) a los potenciales de 33 y -1500 KPa por horizonte i del suelo k ; s es el espesor y n es la cantidad de horizontes.

La suma de todos los horizontes representa la lámina de agua disponible total (mm) de cada suelo. Los valores de Θ_{33} (CC) y Θ_{1500} (PMP) fueron calculados en base a las ecuaciones de Ritchie y Crum (1989) y Gijssman *et al.* (2002).

Cuadro 6.1. Sitios analizados, ubicación (latitud, longitud) de la estación meteorológica utilizada, tipo de suelo, contenidos de arcilla + limo ($< 50 \mu\text{m}$) en el horizonte superficial, capacidad de agua útil (AU), profundidad de suelo y lluvias acumuladas (media, máxima, mínima) desde el 1^{ro} de abril hasta madurez fisiológica (determinada como una fecha promedio de las 33 campañas simuladas).

Localidad	Ubicación	Tipo de suelo	Arcilla + limo (g kg^{-1})	Capacidad de AU (mm)	Prof. suelo (cm)	Lluvias acumuladas (mm)		
						Media	Max	Min
Bordenave	37°51'0"S 63°1'12"O	Hapludol típico	626	186	140	442	707	204
Capitán Sarmiento	33°36'0"S 59°40'48"O	Argiudol abruptico	924	243	180	577	909	212
Gualeguaychú	33°0'0"S 58°30'0"O	Argiudol vértico	966	213	160	606	1075	313
Junín	34°19'48"S 60°32'60"O	Hapludol típico	624	228	180	544	925	235
Tandil	37°15'0"S 59°8'60"O	Argiudol típico	712	77	60	599	882	400

6.2.2. Fechas de siembra

Las simulaciones se realizaron considerando dos fechas de siembra, una temprana (u óptima) y una tardía. Para las localidades de Gualeguaychú, Capitán Sarmiento y Junín se usaron las fechas 1^{ro} de julio y 25 de julio como fechas temprana y tardía, respectivamente; mientras que para Bordenave y Tandil las fechas fueron posteriores debido al riesgo de heladas (25 de julio y 1^{ro} de agosto como fecha temprana y tardía, respectivamente).

Para ambas fechas de siembra se consideró un contenido de nitrógeno en suelo a la siembra de 130 kg N ha^{-1} con el objetivo de que los cultivos no presenten deficiencias nitrogenadas marcadas, y se utilizó soja (*Glycine max* (L.) Merrill) como cultivo antecesor, reflejando una práctica común para la zona. La densidad de siembra utilizada fue de $350 \text{ plantas m}^{-2}$. Con el objetivo de asegurar que la germinación ocurra un día después de la siembra, un riego de 5 mm de agua fue simulado a la siembra. El contenido mínimo de agua necesaria para asegurar la germinación fue calculado con el modelo relacionando diferentes cantidades de riego a la siembra con el número de días a germinación.

6.2.3. Disponibilidad de agua a la siembra

Se consideraron tres diferentes condiciones de contenido hídrico a la siembra en el perfil del suelo (*i.e.* bajo, medio y alto). Para calcular esos valores se tuvo en cuenta un manejo común en la zona. Se asumió que el período de barbecho se inició luego de un cultivo de soja (antecesor) y que al momento en que la soja alcanzó madurez fisiológica había consumido toda el agua acumulada en el perfil del suelo (Coll *et al.*, 2012). De esta manera, se inició la simulación el 1^{ro} de abril con un contenido de agua del perfil igual al punto de marchitez permanente (PMP) de cada suelo. Durante el barbecho, el suelo fue recargado con las lluvias ocurridas desde ese momento hasta la fecha de siembra del trigo en cada localidad. Se consideró un barbecho libre de malezas, lo que implica que no hay pérdida de agua por transpiración durante los meses sin cultivo. Con esta información para los 33 años de serie climática histórica para cada sitio se obtuvo una curva de distribución de probabilidades de contenido de agua en el suelo en cada fecha de siembra. El promedio de disponibilidad de agua para el 20% de los casos más altos, medios y más bajos (7 años en cada situación) se utilizó como tres condiciones diferentes de agua a la siembra en las simulaciones de trigo para cada combinación de

localidad y fecha de siembra, denominadas contenidos de agua útil en el suelo alto, medio y bajo. Los valores promedios simulados para el contenido de agua a la siembra para cada localidad y fecha de siembra se presentan en el Cuadro 6.2.

Cuadro 6.2. Contenido de agua útil (mm) para la totalidad del perfil del suelo al momento de la siembra del trigo para cada localidad y fecha de siembra. Los valores bajo, medio y alto de contenido de agua útil en el suelo se calcularon como el promedio de los 7 años (20% de los años) con datos más bajos, medios y más altos respectivamente para los 33 años analizados.

Localidades	Fecha de siembra temprana			Fecha de Siembra tardía		
	Contenido de agua útil en el suelo a siembra (mm)					
	Bajo	Medio	Alto	Bajo	Medio	Alto
Bordenave	8,1	43,8	96,8	10,5	39,6	96,6
Capitán Sarmiento	8,5	34,0	86,5	13,7	61,2	140,4
Gualeguaychú	16,5	48,4	118,0	23,1	88,0	148,5
Junín	19,6	71,6	153,8	27,0	76,9	159,5
Tandil	13,4	59,5	87,1	19,9	61,7	88,9

6.2.4. Cultivar

El cultivar de trigo seleccionado para la simulación fue el cultivar comercial Baguette 13, el cual fue previamente calibrado en condiciones locales. Este cultivar es ampliamente utilizado en Argentina y es caracterizado por su ciclo como intermedio-corto, con alto potencial de rendimiento. Este cultivar de trigo había sido utilizado en los ensayos realizados en la presente tesis para establecer el momento crítico de anegamiento a lo largo del ciclo del cultivo. La validación del modelo se realizó con datos de 61 experimentos independientes ejecutados dentro de la RET - Red de Ensayos Comparativos de Variedades de Trigo (INASE, 2014) que combinan diferentes campañas, fechas de siembra y localidades de Argentina. El análisis de regresión de días de siembra a floración predicho (Pfl) versus observado (Ofl) fue $Pfl = 0,71 Ofl + 31,5$; $r^2 = 0,70$; $p < 0,001$; $RMSE = 5,7$ días.

6.2.5. Análisis del contenido de agua del suelo y anegamiento

Se consideró evento de anegamiento a las situaciones en las que el contenido de agua en los primeros 15 cm del perfil del suelo superó en más del 20% el punto máximo de retención (capacidad de campo) de cada uno de los suelos (Aggarwal *et al.*, 2006). La probabilidad de ocurrencia de anegamiento durante el ciclo del cultivo (y subetapas específicas) fue evaluada a través de curvas de frecuencia acumulada y calculando valores promedio.

6.3. Resultados

6.3.1. Fenología del cultivo

La fecha de floración varió por el efecto sitio, fecha de siembra y año. La fase siembra-floración duró entre 89 y 112 días en el promedio de los años, dependiendo de la localidad y fecha de siembra, mientras que la subfase espiguilla terminal-floración presentó un rango de duración de 29 a 35 días (Cuadro 6.3). Debido a la variabilidad interanual, el desvío estándar de la fase siembra-floración fue $\leq 5,2$ días y de la subfase espiguilla terminal-floración de $\leq 2,4$ días, dependiendo de la localidad (Cuadro 5.3).

Dentro de cada localidad, no hubo efecto del contenido inicial de agua en el suelo sobre la fenología del cultivo.

Cuadro 6.3. Duración en días de las fases siembra-floración (S-FI) y espiguilla terminal-floración (ET-FI) para cada localidad y fecha de siembra. Los datos corresponden al promedio de los 33 años simulados \pm un desvío estándar.

Localidades	Fecha de siembra temprana		Fecha de siembra tardía	
	S-FI	ET-FI	S-FI	ET-FI
Bordenave	106,6 \pm 5,2	33,5 \pm 2,4	95,5 \pm 4,9	32,2 \pm 2,0
Capitán Sarmiento	108,1 \pm 3,1	32,3 \pm 2,2	92,7 \pm 2,5	30,0 \pm 1,7
Gualeduaychú	103,5 \pm 3,4	31,3 \pm 2,0	89,3 \pm 2,8	29,5 \pm 1,8
Junín	112,2 \pm 2,8	33,0 \pm 2,0	96,0 \pm 2,5	30,9 \pm 1,8
Tandil	110,6 \pm 3,6	35,1 \pm 1,8	100,1 \pm 3,4	34,2 \pm 1,9

6.3.2. Probabilidad de anegamiento diaria durante el ciclo del cultivo

La probabilidad de anegamiento varió a lo largo del ciclo del cultivo de trigo (desde siembra hasta madurez) y entre localidades. Bordenave y Junín fueron las localidades donde la probabilidad de anegamiento a lo largo del ciclo del cultivo fue menor, con probabilidades menores al 10% promedio para todo el ciclo. En Gualeduaychú y Capitán Sarmiento, las probabilidades promedio de anegamiento para todo el ciclo fueron mayores al 19%, mientras que Tandil se ubicó en una situación intermedia (Figura 6.1).

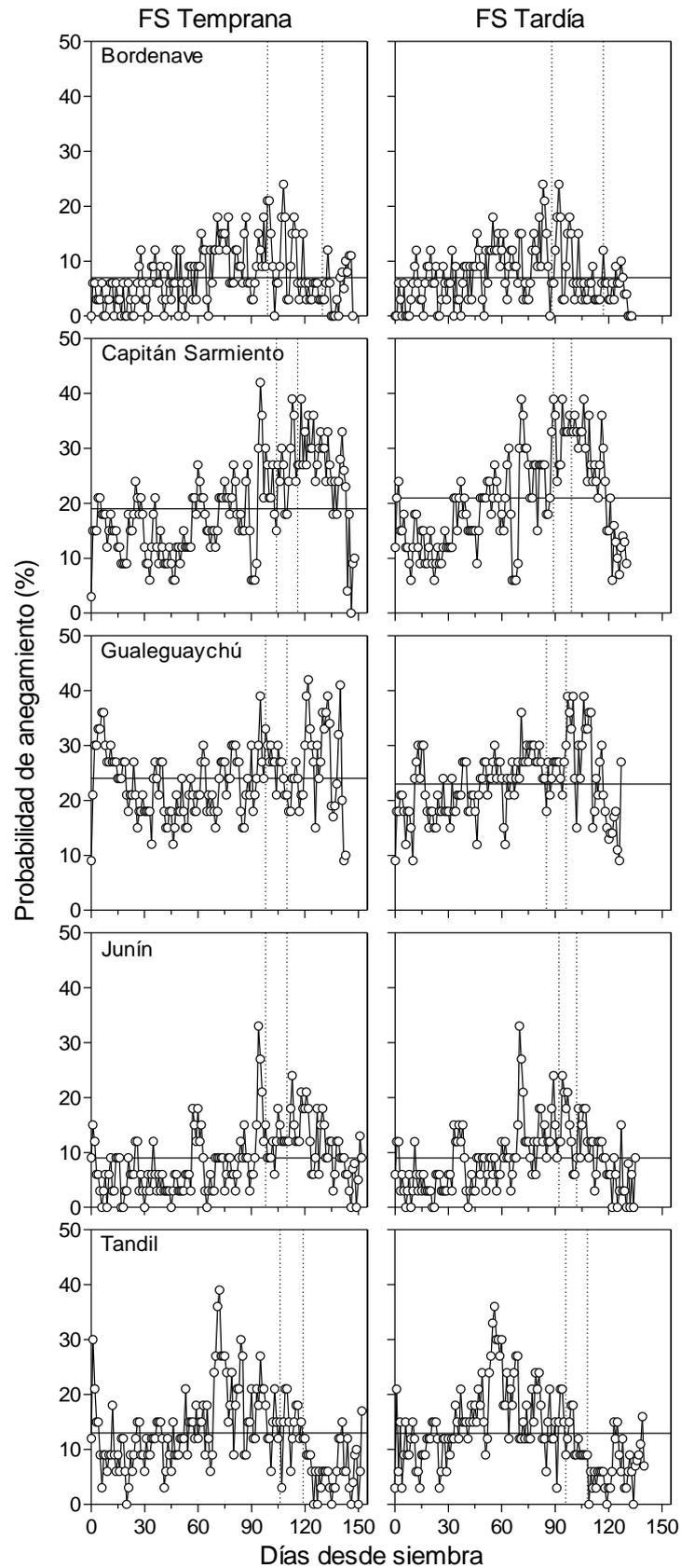


Figura 6.1. Probabilidad de ocurrencia de anegamiento diaria en el ciclo del cultivo de trigo sembrado en una fecha temprana (FS Temprana) y una tardía (FS Tardía) en cinco localidades (Bordenave, Capitán Sarmiento, Gualeguaychú, Junín y Tandil) para una condición media de contenido hídrico a la siembra. La línea continua horizontal indica la probabilidad media de anegamiento para todo el ciclo del cultivo y las líneas punteadas verticales indican el rango de las fechas de floración para los 33 años analizados.

En general, el riesgo de anegamiento fue menor al comienzo del ciclo del cultivo y se fue incrementando a medida que el cultivo avanzaba hacia el estado de floración, salvo para la localidad de Gualeguaychú, donde la probabilidad de anegamiento fue mayor en emergencia y luego de 90 días de ciclo. No obstante, Gualeguaychú se caracterizó por presentar una probabilidad de anegamiento menos variable a lo largo de todo el ciclo que en el resto de las localidades. De floración a madurez la probabilidad de ocurrencia de anegamiento tendió a disminuir en las 5 localidades (Figura 6.1). A su vez, la probabilidad extrema de eventos de anegamiento difirió entre las localidades. En Bordenave la probabilidad de anegamiento para un día en particular fue como máximo del 25%, mientras que en Capitán Sarmiento, Gualeguaychú y Tandil fue de hasta el 40%, presentando Junín una situación intermedia (Figura 6.1).

Con el retraso de la fecha de siembra no se observaron cambios sustanciales en el riesgo de anegamiento a lo largo del ciclo del cultivo. Sin embargo, sí se produjeron cambios en la fenología que implican que la probabilidad de anegamiento durante el período de mayor sensibilidad al anegamiento pueda cambiar, como consecuencia de cambios en la fecha de floración (Cuadro 6.3).

6.3.3. Probabilidad de anegamiento diaria durante el período de mayor sensibilidad (espiguilla terminal-floración)

En general, las probabilidades promedio durante este período fueron mayores que para el ciclo completo, con valores entre el 10 y 25% considerando la condición media de agua al inicio. El contenido hídrico del suelo a la siembra no modificó sustancialmente la probabilidad de anegamiento pero, para un día determinado, dicha probabilidad fue mayor con altos contenidos hídricos en suelo al inicio que con contenidos hídricos medios y bajos (Figura 5.2). Por otra parte, la condición hídrica inicial también condicionó la variabilidad del riesgo de anegamiento durante el período de mayor sensibilidad al anegamiento: en Bordenave y Capitán Sarmiento la mayor variabilidad diaria en la probabilidad de anegamiento se observó cuando el contenido hídrico del suelo a siembra fue alto, mientras que en otras localidades (ej. Tandil) la mayor variabilidad estuvo asociada a la condición hídrica inicial baja (Figura 6.2).

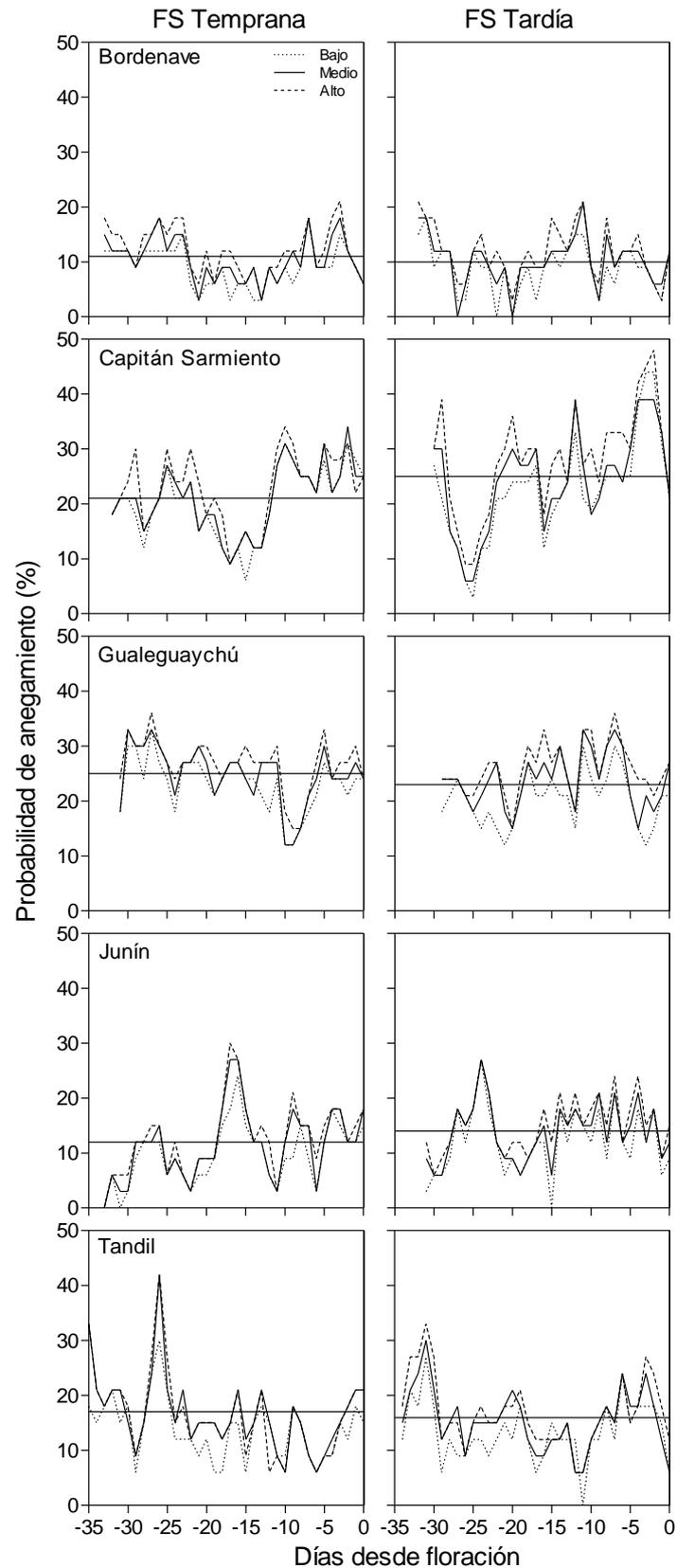


Figura 6.2. Probabilidad de ocurrencia de anegamiento diaria durante el período de mayor sensibilidad al anegamiento (*i.e.* espiguilla terminal a floración) para un cultivo de trigo sembrado en una fecha temprana (FS Temprana) y una tardía (FS tardía) en cinco localidades (Bordenave, Capitán Sarmiento, Gualeguaychú, Junín y Tandil) para tres condiciones de contenido hídrico del suelo a la siembra del cultivo (bajo, medio y alto). La línea continua horizontal indica la probabilidad media de anegamiento para el período analizado.

Con el atraso de la fecha de siembra no hubo una tendencia general para las distintas localidades en cuanto a la probabilidad de anegamiento en el período analizado (Figura 6.2). En Bordenave, Gualeguaychú y Tandil la probabilidad de anegamiento se redujo entre 1 y 2% promedio para el período ET-Fl, mientras que en Capitán Sarmiento y Junín dicha probabilidad aumentó en un 4 y 2%, respectivamente. A su vez, en las localidades de Gualeguaychú, Junín y Tandil se observó un comportamiento menos errático de las probabilidades de anegamiento día por día en la fecha de siembra tardía comparada con la temprana (menor diferencia entre puntos máximos y mínimos), mientras que lo contrario se evidenció para las localidades de Bordenave y Capitán Sarmiento (Figura 6.2).

6.3.4. Análisis del riesgo de anegamiento durante el periodo de mayor sensibilidad

La distribución de probabilidades del número de días con anegamiento durante el período ET-Fl varió entre localidades y condiciones de manejo (fechas de siembra y contenido hídrico del suelo a la siembra) (Figura 6.3). Tandil fue la localidad donde la probabilidad de ocurrencia de anegamiento durante el período ET-Fl fue mayor, ya que la probabilidad de tener al menos un día de anegamiento durante ese período fue del 97%, independientemente del contenido hídrico del suelo a la siembra o la fecha de siembra. En Capitán Sarmiento y Junín la probabilidad de tener al menos un día de anegamiento también fue alta (más del 90%), pero se encontraron leves diferencias entre fechas de siembra y contenido hídrico inicial (Figura 6.3). En el otro extremo se posicionó Bordenave, donde la ocurrencia de al menos un día con anegamiento fue entre el 64 y 73% de los años, dependiendo básicamente de las condiciones hídricas del suelo al momento de la siembra del trigo. En Gualeguaychú la situación fue intermedia, ya que entre el 85 y 90% de los años se tuvo al menos un día de anegamiento (dependiendo de la fecha de siembra y contenido hídrico inicial del suelo).

El número de días de anegamiento durante el período crítico de sensibilidad del cultivo de trigo (ET-Fl) también varió entre localidades (Figura 6.3). Considerando un 50% de probabilidad de ocurrencia (*i.e.* 1 de cada 2 años), y con un contenido medio de agua en suelo a la siembra, en Bordenave, Junín y Tandil se esperan al menos 2, 3 y 4 días de anegamiento, respectivamente, mientras que para Capitán Sarmiento y Gualeguaychú se esperan para dicha probabilidad al menos 6 y 7 días, los cuales variaron como máximo en 1 día, más o menos dependiendo de si el contenido de agua a la siembra era alto o bajo. Si se considera una probabilidad del 10% (*i.e.* 1 de cada 10 años) se puede tener una idea del riesgo de ocurrencia de eventos extremos de anegamiento. Así, las diferencias entre localidades se ven magnificadas, ya que se observaron para Junín, Bordenave y Tandil, 7, 8 y 9 días de anegamiento respectivamente durante el período crítico, y 12 días y 16 días para Capitán Sarmiento y Gualeguaychú, respectivamente. Las variaciones en el contenido hídrico del suelo a la siembra produjeron cambios de 1 o 2 días de anegamiento dependiendo de la localidad (Figura 6.3).

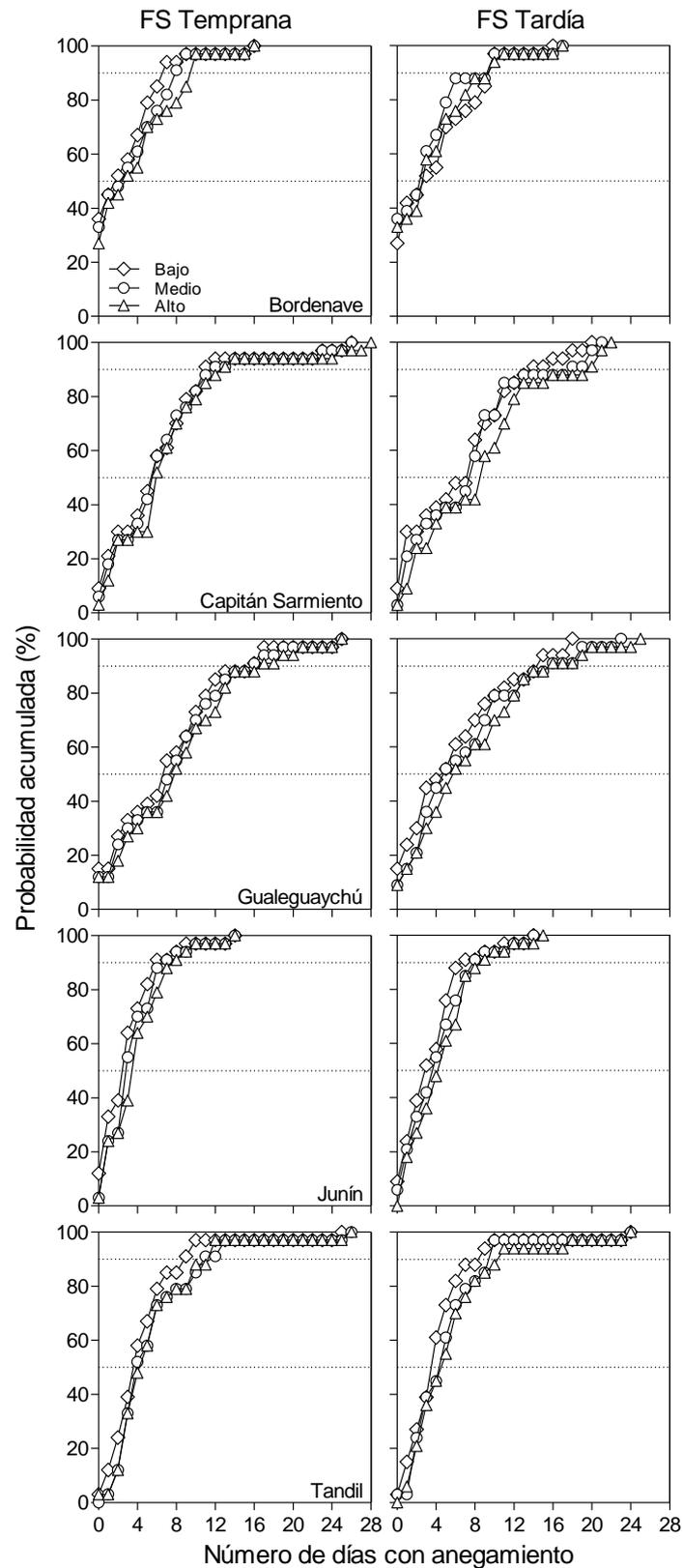


Figura 6.3. Probabilidad acumulada del número de días con anegamiento durante el período de mayor sensibilidad al anegamiento (*i.e.* espiguilla terminal a floración) para un cultivo de trigo sembrado en una fecha temprana (FS Temprana) y una tardía (FS tardía) en cinco localidades (Bordenave, Capitán Sarmiento, Gualeguaychú, Junín y Tandil) para tres condiciones de contenido hídrico del suelo a la siembra del trigo (bajo, medio y alto). Las líneas punteadas horizontales indican las probabilidades del 50 y 90%.

La fecha de siembra no modificó sistemáticamente la probabilidad de anegamiento para las distintas localidades. Considerando el 50% de probabilidad de ocurrencia, la cantidad de días de anegamiento esperados durante el período de mayor sensibilidad no se modificaron respecto de la fecha de siembra temprana en Bordenave ni Tandil, mientras que en Capitán Sarmiento y Junín se espera 1 día más y en Gualeguaychú 2 días menos de anegamiento que en la fecha temprana. Para la probabilidad de ocurrencia de eventos extremos (10% de probabilidad), el atraso en la fecha de siembra en general aumentó el número de días esperados de anegamiento, siendo el caso más extremo Capitán Sarmiento, que pasó de 12 días de anegamiento en la fecha temprana a 18 días en la fecha tardía. Tandil fue el único caso donde el número de días esperados de anegamiento fue mayor en la fecha temprana que la tardía, pero la diferencia fue marginal (9 versus 8 días).

6.4. Discusión

6.4.1. Probabilidad de ocurrencia de anegamiento durante el ciclo ontogénico de trigo y cebada

En el presente estudio se encontró que el momento cercano a floración, previamente identificado en el Capítulo 4 como el más crítico para anegamiento en relación a las pérdidas de rendimiento, fue el que presentó las mayores probabilidades diarias de anegamiento dentro de cada localidad (con la excepción de Tandil donde las mayores probabilidades de anegamiento ocurrieron más temprano en el ciclo), con valores que rondaron entre el 25 y 40% dependiendo de la localidad y el contenido de agua en el suelo a la siembra. Sin embargo, que el período inmediatamente previo a floración sea el que posee, para los sitios evaluados en este trabajo, las mayores probabilidades diarias al anegamiento difiere de lo descrito por Reussi Calvo y Echeverría (2006), quienes indicaron que el momento más afectado por excesos hídricos es al comienzo del ciclo del cultivo, con valores del 12-35% de probabilidad de ocurrencia, dependiendo de la localidad (Balcarce, Tres Arroyos y Puán). Las diferencias entre ambos trabajos pueden estar asociadas, por un lado, la forma en la cual se cuantificó la ocurrencia de anegamiento (mediante un balance hidrológico en el trabajo mencionado y utilizando un modelo de simulación en esta tesis), y a las localidades bajo estudio ya que en esta tesis, para algunas localidades en particular como por ejemplo Gualeguaychú y Tandil, también se encontraron probabilidades altas de anegamiento en periodos cercanos a la siembra del cultivo, con valores que alcanzaron el 35% (Figura 6.1). Por otro lado, en el presente trabajo, los contenidos hídricos iniciales se determinaron en función de las probabilidades de ocurrencia en cada localidad partiendo de un cultivo de soja como antecesor (Cuadro 6.2), mientras que en el trabajo de Reussi Calvo y Echeverría (2006), los balances hídricos se hicieron partiendo a la siembra con el suelo a capacidad de campo en todas las condiciones, lo que aumenta la probabilidad de anegamiento, y seguramente más marcadamente en etapas tempranas que en etapas tardías.

Los sitios seleccionados en el presente estudio abarcaron condiciones variables en tipo de suelo y clima dentro de la región triguera argentina. La probabilidad de ocurrencia de anegamiento durante el ciclo del cultivo de trigo varió entre los sitios, como consecuencia de la combinación de factores climáticos y edáficos (Figura 6.4). En Bordenave y Junín gran parte de las variaciones en la probabilidad de anegamiento se explicaron por las precipitaciones caídas durante el ciclo del cultivo ($r^2= 0,87$ y $r^2= 0,84$ respectivamente; $p < 0,001$), mientras que en Gualeguaychú y Tandil, el impacto de las

precipitaciones diarias como factor explicativo de la ocurrencia de anegamiento durante el ciclo del cultivo fue menor ($r^2= 0,17$ y $r^2= 0,25$, respectivamente; $p > 0,01$), probablemente por un mayor impacto de las limitaciones edáficas (Figura 6.4). En Gualeguaychú, el tipo de suelo (Argiudol vértico), caracterizado por un alto contenido de arcillas con características expandentes (Benintende *et al.*, 2012), establece una limitación a la conductividad hidráulica y consecuentemente a las pérdidas del exceso de agua por verse restringido el drenaje, mientras que el suelo de Tandil se caracteriza por presentar una capa impermeable (tosca) a los 60 cm de profundidad. En Capitán Sarmiento, si bien el contenido de arcillas también es alto y pudo reducir la conductividad hidráulica del suelo, no fue tan limitante como en Gualeguaychú, y las precipitaciones también fueron explicativas de las variaciones en la probabilidad de anegamiento encontradas en esa localidad ($r^2= 0,73$; $p < 0,001$; Figura 6.4). La clase textural del suelo no solo modifica la probabilidad de anegamiento sino también su impacto sobre el cultivo. Scott *et al.* (1989) mostraron para soja que la pérdida de rendimiento en soja fue de 101 kg ha^{-1} por cada día de anegamiento en plena floración (R2) en suelos limosos y esa pérdida fue 2,4 veces mayor en suelos arcillosos.

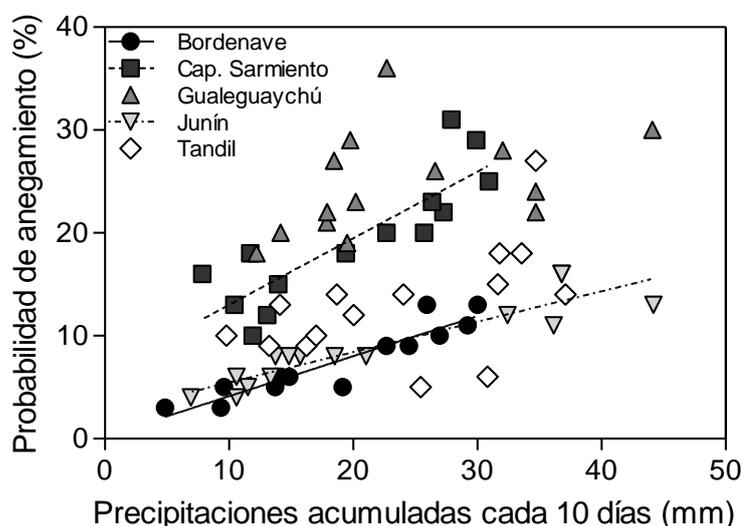


Figura 6.4. Probabilidad de anegamiento para el ciclo del cultivo de trigo en función de las precipitaciones caídas durante el ciclo. Los datos de precipitaciones corresponden a los mm de lluvia acumulados en 10 días consecutivos, y el valor de probabilidad de anegamiento es el promedio diario de esos 10 días para la fecha de siembra temprana y contenido hídrico medio del suelo a la siembra para las cinco localidades (Bordenave, Capitán Sarmiento, Gualeguaychú, Junín y Tandil).

6.4.2. Probabilidad de ocurrencia de anegamiento en la etapa de mayor sensibilidad

Para la etapa de mayor sensibilidad del cultivo al anegamiento (ET-FI), el número de días esperados con anegamiento en el 50% de los años fue entre 2 y 7 días, dependiendo de la localidad y contenido inicial de agua en el suelo. Sin embargo, las diferencias entre localidades fueron más marcadas al tener en cuenta los años extremos, ya que en el 10% de los años se han observado valores de 7 días (Junín) hasta 16 días (Capitán Sarmiento) de anegamiento en el periodo ET-FI (Figura 6.3). Si bien la condición hídrica del suelo al momento de la siembra del trigo no generó grandes cambios en la probabilidad de anegamiento en la etapa de mayor sensibilidad, los riesgos de anegamiento fueron mayores cuando el contenido hídrico inicial del suelo fue elevado, y esto fue consistente en todas las localidades. El atraso en la fecha de siembra tampoco produjo cambios de magnitud en la probabilidad de anegamiento.

Conocer la duración del anegamiento durante el período crítico de sensibilidad del cultivo de trigo es de vital importancia, ya que la magnitud del daño producido sobre el rendimiento depende en gran parte de la cantidad de días que el cultivo se encuentra expuesto a dicho estrés (Setter y Waters, 2003). De esta manera, conocer el número de días esperados con anegamiento para cada localidad (asociado a una probabilidad) permite inferir cuál será el grado de limitación al crecimiento y, por consiguiente, el porcentaje de pérdida de rendimiento esperado. En la literatura se reportaron mermas del rendimiento de entre el 20 y el 80% dependiendo del cultivar, como consecuencia de estar expuestos a 10 días de anegamiento durante encañazón (Yavas *et al.*, 2012). Recientemente Marti *et al.* (2015) reportaron pérdidas del 2% en trigo por día de anegamiento durante el período de elongación del tallo. Aún 2 días de anegamiento, repetidos tres veces durante el período de encañazón de trigo, produjeron pérdidas de *ca.* 10% del rendimiento en grano (Li *et al.*, 2011), lo que resulta de gran importancia, ya que anegamientos de esa magnitud resultaron ser frecuentes en las zonas analizadas. Los resultados de esta tesis (Capítulo 4) mostraron que, para el cultivar de trigo utilizado en las simulaciones (Baguette 13), 20 días de anegamiento previos a floración produjeron pérdidas de rendimiento de entre el 10 y el 40% en los Exp 3 y 4, llegando al 90% de pérdida de rendimiento en el Exp 2, sembrando en septiembre bajo un ambiente muy demandante. Si bien las fechas de siembra simuladas no generaron resultados contrastantes en cuanto a la probabilidad de anegamiento, el cambio de las condiciones ambientales a las que se expone el cultivo debido al atraso en la fecha de siembra puede producir cambios importantes en la respuesta de los cultivos al anegamiento, más allá de las pérdidas de rendimiento potencial dada por la propia modificación de la fecha siembra. Teniendo en cuenta la variabilidad de respuesta en pérdida de rendimiento dependiendo del ambiente al que está expuesto el cultivo, se puede especular, en base a los resultados presentados en el Capítulo 4, que a igual probabilidad de anegamiento y con similar período de ocurrencia (por ejemplo en el período previo a la floración), aquellas localidades o fechas de siembra donde la demanda ambiental sea mayor (*i.e.* alta evapotranspiración potencial), las pérdidas de rendimiento por anegamiento serán mayores.

En el presente trabajo las precipitaciones fueron consideradas como la única fuente de ingreso de agua al sistema (exceptuando los 5 mm de riego a la siembra para asegurar la germinación y evitar variaciones en la emergencia del cultivo); sin embargo, otras fuentes adicionales de agua en los sistemas agrícolas son la escorrentía desde sitios de mayor altitud o el ascenso de la napa freática (Viglizzo *et al.*, 2009). Dada nuestra aproximación, la probabilidad de anegamiento tendería a ser superior a la aquí descrita dado el impacto conjunto de la topografía y el clima en la ocurrencia de eventos de anegamiento. Es importante remarcar que la evaluación llevada a cabo en el ejercicio de simulación se restringió a un solo genotipo. Sin embargo, si un aspecto central de la decisión de la fecha de siembra es conseguir una determinada fecha de floración, las probabilidades de anegamiento calculadas para el período ET-FI, podrían ser extrapoladas para casi cualquier genotipo que florezca en la fecha de floración buscada, que en general no difiere sustancialmente entre materiales ya que el criterio principal de la decisión de fecha de siembra en los cereales invernales en Región Pampeana es el daño por heladas a floración. Por otro lado, sí sería diferente la probabilidad de anegamiento calculada para etapas iniciales, porque se sembraría en diferentes fechas, dependiendo del ciclo del cultivo. Así, los resultados podrían ser extrapolados incluso a cultivares de cebada, ya que el período de mayor sensibilidad al anegamiento en cebada es similar al establecido para trigo (Capítulo 4).

6.5. Conclusiones

Las localidades evaluadas mostraron diferencias en la probabilidad de anegamiento tanto durante el ciclo del cultivo como en el período de mayor sensibilidad al anegamiento para trigo (período previo a la floración). La condición de humedad del suelo al momento de la siembra afectó la probabilidad de anegamiento durante el ciclo del cultivo y en la etapa de mayor sensibilidad, aunque no en gran magnitud.

Discusión General

7.1. Contexto de la problemática abordada

El anegamiento impone una restricción importante al crecimiento y producción de los cultivos a nivel mundial, y cuya importancia está prevista que aumente debido a un aumento en la frecuencia de eventos climáticos extremos (Wollenweber *et al.*, 2003; Knox *et al.*, 2012). Para cultivos de granos, como son trigo y cebada, si bien hay numerosos trabajos que evaluaron el efecto del anegamiento sobre parámetros de crecimiento y acumulación de biomasa, la mayoría de los trabajos se focalizaron en un momento puntual del ciclo ontogénico (mayormente estados vegetativos), y en general no continuaron con el desarrollo del cultivo hasta su madurez, para evaluar su recuperación hasta el momento de la cosecha. A su vez, en la mayoría de los trabajos que estudian anegamiento las aproximaciones son a nivel de planta u órgano, y son muy escasos los trabajos que han evaluado parámetros de crecimiento a nivel de cultivo. Bajo este contexto, el objetivo principal de esta tesis fue “*Evaluar la respuesta de los componentes ecofisiológicos que definen el rendimiento y la acumulación de biomasa de trigo (*Triticum aestivum* L.) y cebada (*Hordeum vulgare* L.) sometidos a anegamiento en distintos momentos de su ciclo ontogénico y con dosis contrastantes de disponibilidad nitrogenada*”. Para cumplir con este objetivo general, y con cada uno de los objetivos específicos, el abordaje no sólo ha sido a nivel de planta, sino que también se ha explorado la respuesta a nivel de microcultivo.

7.2. Aportes al conocimiento derivados de esta tesis

A lo largo de la tesis se abordaron cuatro objetivos específicos que guiaron los cuatro capítulos de presentación de resultados que la componen. El primer objetivo fue “*analizar la respuesta de los atributos que determinan el tiempo a floración (i.e. número de hojas y tasa de aparición), la dinámica de la aparición de macollos, y la sincronía entre la aparición de hojas y macollos en plantas de trigo y cebada expuestas a períodos prolongados de anegamiento aplicados en diferentes momentos del ciclo de cultivo*”. Los resultados del Capítulo 3 mostraron que los tratamientos de anegamiento aplicados previo a la encañazón del cultivo (aprox. 7 hojas aparecidas en el vástago principal) produjeron una mayor duración (10 a 15 días) del tiempo a floración de trigo y cebada. Ese cambio estuvo explicado principalmente por un aumento en el filocrono, ya que el número de hojas no se modificó como consecuencia del anegamiento. Por lo tanto, no se encontraron evidencias suficientes para rechazar la primera hipótesis: “*Anegamientos prolongados aplicados en prefloración retrasan la floración como consecuencia de un aumento en el valor de filocrono, ya que el número final de hojas no se ve afectado*”. Sin embargo, el cambio en el filocrono fue de menor magnitud que el atraso en la floración provocado por el anegamiento, por lo que se propuso que otros mecanismos estarían también involucrados en el alargamiento de la fase Emergencia-Floración. De acuerdo con lo recabado en la literatura, no existen trabajos que hayan evaluado directamente el efecto del anegamiento sobre atributos relacionados con el desarrollo fenológico de trigo y cebada. Sin embargo Robertson *et al.* (2009) mencionan un atraso en la espigazón de trigo cuando fue anegado durante macollaje, y lo relacionaron con la aparición de macollos de órdenes superiores (terciarios y cuaternarios) como consecuencia del anegamiento, los cuales vienen atrasados en su desarrollo respecto al vástago principal. Considerando que el anegamiento previo a la encañazón también afectó la dinámica de macollaje, reduciendo la tasa de aparición de macollos y alargando el período de macollaje, es probable que los macollos aparecidos más tardíamente, los cuales presentan un retraso en su desarrollo con respecto al vástago

principal, sean también responsables de los cambios en la fecha de floración encontrados en los resultados de esta tesis, junto con el alargamiento del filocrono. La exposición de trigo y cebada a anegamientos durante etapas más avanzadas del desarrollo (con posterioridad a la encañazón) produjo menores efectos sobre la dinámica de macollaje, lo que indica que el efecto del anegamiento fue más importante para la generación que para la mortalidad de las estructuras. Estos resultados llevan a rechazar la segunda hipótesis planteada: *“Eventos prolongados de anegamiento afectan la fase de la dinámica de macollaje que tiene lugar durante la ocurrencia del estrés”*.

El segundo objetivo específico de la tesis fue *“establecer cuál es el período del ciclo de los cultivos de trigo y cebada de mayor sensibilidad al anegamiento en cada una de las especies en estudio, cuantificada esa sensibilidad como pérdida de rendimiento respecto a un testigo, y evaluar el rol del nitrógeno sobre la magnitud de ese efecto”*. Los resultados del Capítulo 4 mostraron que los anegamientos aplicados alrededor de la floración de trigo y cebada produjeron las máximas pérdidas de rendimiento, y se concluye entonces que el período crítico para anegamiento coincide con los períodos críticos de determinación de rendimiento potencial identificados previamente para trigo (Fischer, 1975) y cebada (Arisnabarreta y Miralles, 2008) mediante reducciones de la radiación incidente. En base a estos resultados, no se encontraron evidencias suficientes para rechazar la tercera hipótesis planteada en esta tesis: *“tanto en trigo como en cebada el momento de mayor sensibilidad al anegamiento es alrededor de floración, coincidiendo con el período crítico de generación de rendimiento potencial”*. Por otro lado, cambios en la disponibilidad de nitrógeno disponible en el suelo, modificaron la respuesta de trigo y cebada al anegamiento, pero de forma diferente a la esperada. Un aumento en la disponibilidad de N mejoró levemente la respuesta de trigo y cebada al anegamiento durante macollaje, y la de trigo cuando el anegamiento se produjo previo a la floración (aunque no estadísticamente). Sin embargo, una mejora en la disponibilidad nitrogenada empeoró severamente la respuesta de cebada al estrés por anegamiento cuando se aplicó en el período más susceptible (*i.e.* anegamiento previo a floración), reduciendo el rendimiento y todos sus componentes respecto a la condición con bajo contenido de nitrógeno. En base a estos resultados, se encontraron evidencias suficientes para rechazar la cuarta hipótesis que planteaba que *“el aumento en la disponibilidad nitrogenada reduce el efecto negativo de eventos prolongados de anegamiento sobre el rendimiento, mejorando el número de espigas por unidad de área (en trigo y cebada) y el número de granos por espiga (en trigo) logrados a madurez y por lo tanto promoviendo un mayor número de granos por unidad de área”*.

El tercer objetivo específico de la tesis fue *“analizar el efecto de períodos prolongados de anegamiento y su interacción con el nitrógeno sobre la acumulación de biomasa total (aérea y de raíces), sus componentes ecofisiológicos (captación y uso de la radiación) y su partición entre órganos en trigo y cebada”*. Los resultados del Capítulo 5 mostraron que luego de la exposición de trigo y cebada al anegamiento se produjo una pérdida severa del sistema radical, mientras que las máximas pérdidas de la biomasa aérea se observaron con posterioridad. Otros trabajos mostraron también esta misma respuesta de desfasaje entre el efecto del anegamiento sobre la biomasa radical y sobre la biomasa aérea, que se da con posterioridad a la pérdida de raíces (Huang *et al.*, 1994a; Malik *et al.*, 2001; Malik *et al.*, 2002). Araki *et al.* (2012) encontraron que cuando se anegaba trigo, en encañazón, se producía una senescencia anticipada de hojas luego de la floración, y sugirieron que era consecuencia de un daño residual en las raíces que afectaba la capacidad de absorción de agua, coincidiendo con lo concluido

por Hayashi *et al.* (2013) quienes evaluaron la pérdida de densidad radical y la capacidad de absorción de agua en trigos anegados de encañazón a madurez. Esto lleva a concluir que el anegamiento produce un efecto directo sobre el sistema radical de trigo y cebada, y que la posterior caída en la biomasa aérea es consecuencia de la previa pérdida de raíces, por lo que no se encontraron evidencias suficientes para rechazar la quinta hipótesis planteada en la tesis: *“eventos prolongados de anegamiento generan una reducción en la acumulación de biomasa total respecto a una condición sin anegamiento, reduciendo la generación biomasa aérea como consecuencia de una previa pérdida en la biomasa radical”*.

Las pérdidas de biomasa aérea se dieron tanto por caídas en la capacidad de interceptar radiación, como en su eficiencia de utilización. En trigo un aumento en la disponibilidad de N mitigó levemente la respuesta al anegamiento en macollaje, ya que si bien se redujo la RFAI acumulada durante el ciclo con respecto al control, los valores de EUR en general se mantuvieron con variaciones menores, lo que no ocurrió cuando la disponibilidad de N fue baja. Probablemente la condición de anegamiento haya afectado la absorción de N como consecuencia de la pérdida de biomasa radical, y dado que el efecto sobre la biomasa aérea se dio más tarde y en menor proporción, posiblemente el N de la planta se diluyó, reduciendo su concentración en las hojas (Huang *et al.*, 1995; Steffens *et al.*, 2005), y afectando los valores de EUR (Sinclair y Horie, 1989). En cebada, una mejora en la condición nitrogenada no mejoró la respuesta del anegamiento sobre la DAF ni la RFAI acumulada cuando éste fue aplicado tempranamente. Incluso, con el anegamiento en el período previo a floración, una mejor condición nitrogenada exacerbó el efecto negativo del anegamiento reduciendo en mayor proporción la RFAI y la EUR, y en consecuencia la biomasa, comparado con la condición de bajo N. En base a estos resultados, se encontraron evidencias suficientes para rechazar la sexta hipótesis que planteaba que: *“el aumento en la disponibilidad nitrogenada reduce el efecto negativo del anegamiento sobre la producción de biomasa, como consecuencia del mantenimiento del área foliar verde. De este modo, la biomasa aérea por unidad de área se afecta por una disminución en la radiación interceptada acumulada más que por cambios en la eficiencia de uso de la radiación”*.

El cuarto objetivo específico de la tesis fue *“cuantificar la probabilidad de ocurrencia de anegamientos temporarios a lo largo del ciclo ontogénico de trigo para distintas localidades de la Región Pampeana”*. Si bien el anegamiento es un estrés que ocurre con cierta frecuencia en Argentina, y que produce pérdidas importantes de rendimiento, es muy escasa la información sobre la probabilidad de ocurrencia de eventos de anegamiento en distintas zonas productivas de Argentina, y especialmente de cómo se vinculan los anegamientos con la estación de crecimiento y fenología del cultivo. Utilizando un modelo de simulación agronómica (CERES-Wheat), se calculó la probabilidad de ocurrencia de anegamiento durante el ciclo de un cultivar de trigo tipo de ciclo intermedio-corto de gran difusión en Argentina (Baguette 13), en distintas localidades del área triguera con características edafoclimáticas contrastantes. Las localidades evaluadas mostraron diferencias en la probabilidad de anegamiento tanto durante el ciclo del cultivo como en el período de mayor sensibilidad al anegamiento para trigo (período previo a la floración). Las condiciones climáticas (especialmente las precipitaciones) así como las del suelo (contenido de arcilla, presencia de tosca, etc.) modificaron la probabilidad de ocurrencia de anegamiento. Las probabilidades calculadas para el período de mayor sensibilidad al anegamiento (*i.e.* previo a floración) podrían extrapolarse a otros cultivares de trigo y cebada que florezcan en las fechas

estipuladas durante las simulaciones para el cultivar tipo utilizado, que correspondieron a una fecha temprana y una tardía comúnmente usadas en cada zona.

7.3. Efectos del anegamiento sobre el crecimiento y desarrollo: un modelo conceptual

En la Figura 7.1 se presenta un modelo conceptual resumiendo el efecto del anegamiento sobre distintos aspectos ecofisiológicos y cómo se relacionan cada uno de ellos para generar el rendimiento final del cultivo. A su vez se menciona si se encontraron cambios en la respuesta al anegamiento dependiente del cultivar o de la condición de nitrógeno explorada.

Cuando ocurre un evento de anegamiento, los primeros órganos en detectarlo son las raíces, ya que son las que están expuestas en forma directa al estrés. Por lo tanto, en este análisis se plantea que los efectos ocurridos sobre la biomasa aérea como consecuencia del anegamiento son producto de los cambios ocurridos primeramente en el sistema radical. El anegamiento, detectado a través de las raíces, repercute sobre el establecimiento y mantenimiento de la parte aérea del cultivo, afectando distintos atributos dependiendo del momento en el que ocurre dicho estrés. En base a los resultados obtenidos, los anegamientos podrían englobarse, en términos generales y dependiendo de su efecto sobre los atributos de desarrollo y crecimiento analizados, como los ocurridos previos a la encañazón del cultivo (tratamientos H1-4 y H4-7), y los ocurridos con posterioridad a la encañazón (tratamientos H7-10, H10-F1 y F1-M). Anegamientos ocurridos previos a la encañazón provocaron efectos importantes sobre el desarrollo y crecimiento a lo largo del ciclo de trigo y cebada, pero mostraron gran capacidad de recuperación y un rendimiento final cercano al de la situación control. Como contrapartida, anegamientos que se produjeron luego de la encañazón, no mostraron efectos sobre el desarrollo, y si bien los efectos en el crecimiento inmediatamente luego del anegamiento fueron menos pronunciados que con los anegamientos preencañazón, la capacidad de recuperación fue menor y afectaron fuertemente el rendimiento final.

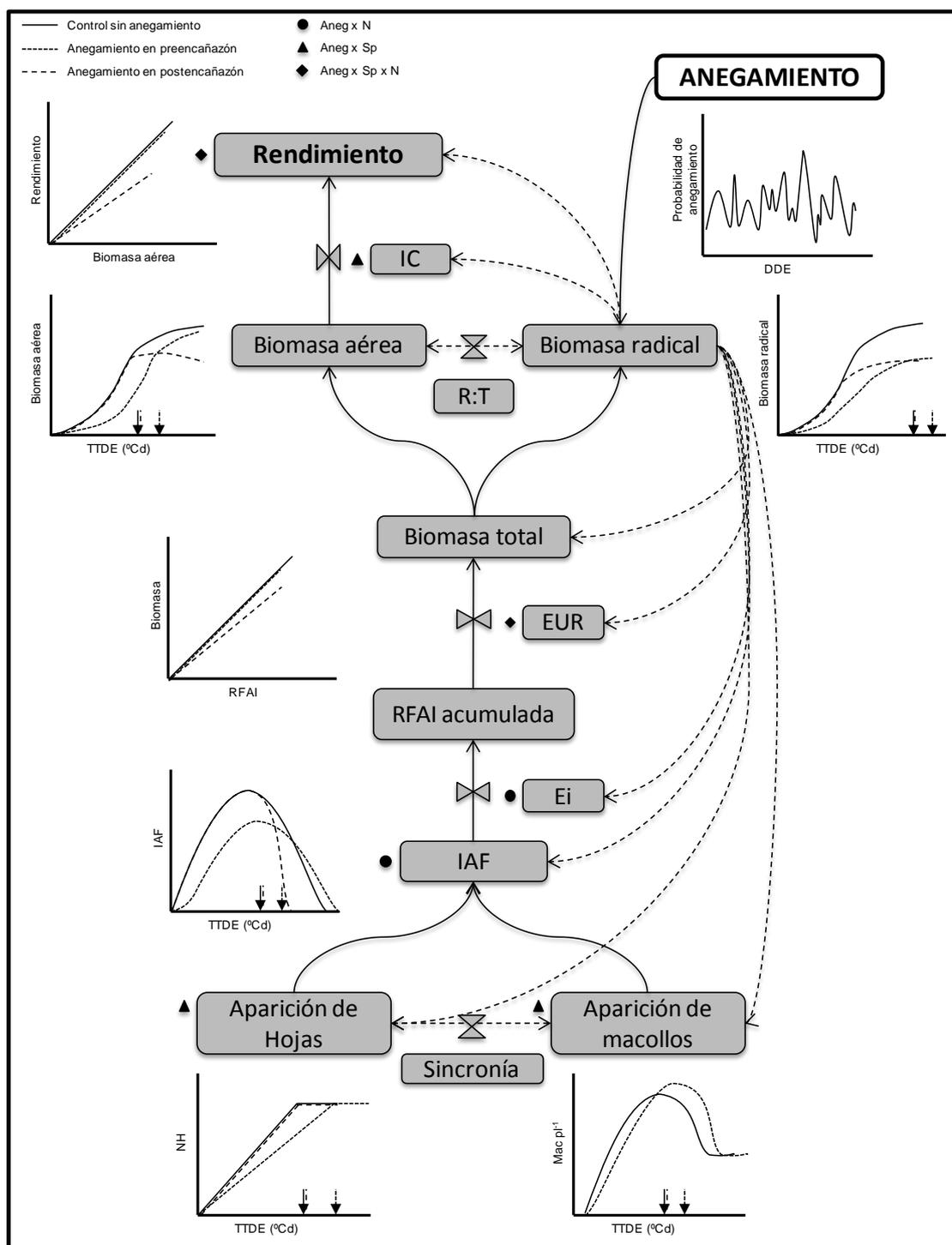


Figura 7.1. Esquema simplificado que muestra las principales variables ecofisiológicas que determinan el rendimiento, así como aquellas variables que controlan las llaves de flujo que regulan la dinámica de pasaje de un atributo a otro en los cultivos de trigo y cebada. Las flechas punteadas indican las variables que fueron afectadas por los tratamientos de anegamiento, las cuales parten de la caja de raíces por ser las que están en contacto directo con la situación de estrés y las primeras en afectarse. Las figuras esquemáticas indican de qué manera anegamientos aplicados en preencañazón y postencañazón modificaron las variables respecto de la situación control. Las flechas dentro de cada figura indican el momento de floración para las distintas situaciones (TTDE, tiempo térmico desde emergencia; DDE, días desde emergencia; NH, número de hojas por planta; Mac pl^{-1} , número de macollos por planta; IAF, índice de área foliar; Ei, eficiencia de intercepción de radiación; RFAI, radiación fotosintéticamente activa interceptada ($MJ m^{-2}$); R:T relación raíz:tallo; IC, índice de cosecha; EUR, eficiencia en el uso de la radiación). Los símbolos a la izquierda de cada variable indican si se detectaron interacciones entre el anegamiento, la especie y la disponibilidad de nitrógeno.

La respuesta de trigo y cebada a los tratamientos de anegamiento aplicados en preencañazón fueron muy similares para todos los atributos medidos. Para ambas especies, se encontraron cambios en la dinámica de aparición de hojas (mayor filocrono) y de macollos (reducción en la tasa de aparición de macollos y extensión de la fase de aparición), así como en su sincronía (es decir, la secuencia de coordinación entre la aparición de macollos por cada una de las hojas aparecidas), y como consecuencia de ello, se observó un alargamiento del período de emergencia a floración, especialmente en cebada. Las caídas en la tasa de aparición de hojas y macollos disminuyeron la capacidad de interceptar radiación en las plantas anegadas. La duración del área foliar, al igual que la eficiencia de intercepción se redujeron marcadamente, ya que los cultivos anegados durante preencañazón no alcanzaron el IAF crítico para la intercepción de radiación (*i.e.* 95% de intercepción de la radiación incidente). De este modo, las pérdidas de biomasa aérea encontradas con posterioridad a los anegamientos preencañazón se produjeron por una disminución en la radiación que el cultivo fue capaz de interceptar, ya que la EUR prácticamente no fue afectada.

El desfase temporal en el impacto del anegamiento sobre la biomasa radical y la biomasa aérea, determinó que inicialmente se redujera significativamente la relación raíz:tallo. Sin embargo, con el avance del desarrollo del cultivo, si bien se encontró que la biomasa aérea mostró más capacidad de recuperación que la radical, la relación raíz:tallo tendió a recuperarse y lograr valores cercanos a los del control al momento de floración. Es oportuno recordar que, en ese cálculo, el compartimento ‘tallo’ correspondió a la biomasa verde, y no a la biomasa total, coincidiendo con el hecho de que el IAF tampoco mostró un alto grado de recuperación, al igual que las raíces. Esto muestra que existe una estrecha relación entre el crecimiento aéreo y subterráneo de las plantas, que se tiende a mantener a pesar de que las plantas fueron sometidas a un estrés. Las plantas anegadas durante el período preencañazón recuperaron un adecuado balance entre la capacidad transpiratoria (“tallo”) y de absorción de agua (“raíz”) luego del anegamiento, que posiblemente favoreció su capacidad de recuperación. El rendimiento final obtenido cuando se anegó antes del período de encañazón estuvo en relación directa con la biomasa aérea total producida a madurez, ya que la partición hacia los órganos reproductivos (IC) no se afectó como consecuencia del anegamiento. Tal como se describió en el Capítulo 5, la biomasa aérea logró recuperarse con posterioridad a los tratamientos, por lo que las caídas en el rendimiento fueron leves o nulas. En los casos en que hubo pérdida de rendimiento, éstas estuvieron explicadas por cambios en el NG, ya que el peso individual de los granos no fue afectado como consecuencia del anegamiento. En el caso de los tratamientos preencañazón, la restricción de N, sumado al anegamiento, hizo que en general las caídas en biomasa aérea y rendimiento sean más pronunciadas.

En los tratamientos postencañazón, si bien no se afectó la dinámica de aparición de hojas ni de macollos, hubo un efecto directo sobre el IAF, ya que el área foliar generada antes de la aplicación del anegamiento se redujo luego de la exposición al estrés como consecuencia de un aumento de la senescencia. En estos tratamientos, además de reducirse la RFAI acumulada como consecuencia de una menor DAF, también se afectó la capacidad de utilización de esa radiación para generar biomasa (EUR). A diferencia de los tratamientos de anegamiento durante preencañazón, trigo y cebada mostraron respuestas diferentes a los tratamientos postencañazón, especialmente cuando la condición de N fue alta. Así, ante una alta disponibilidad de N antes de la ocurrencia del anegamiento, los efectos negativos del anegamiento se magnificaron en

el caso de cebada, mientras que en trigo los cambios en la oferta nitrogenada no repercutieron en forma notable sobre la respuesta al anegamiento.

Tanto la biomasa aérea como la subterránea mostraron fuertes pérdidas por efecto del anegamiento postencañazón, y no lograron la recuperación observada en los tratamientos en etapas tempranas del ciclo ontogénico. La biomasa aérea producida a madurez con anegamientos postencañazón fue menor que la de la situación sin anegar, disminuyendo directamente el rendimiento final obtenido. Además, el anegamiento postencañazón redujo el IC, por lo que las pérdidas de rendimiento fueron consecuentemente mayores, en proporción, a las esperables sólo a partir de las pérdidas de biomasa. El menor rendimiento obtenido estuvo explicado no sólo por un menor número de granos establecido, sino también por un menor peso individual de cada grano. Si bien la reducción en el NG fue similar entre trigo y cebada, la forma de construir ese componente difirió entre las especies. En trigo, el NG estuvo explicado casi en su totalidad por cambios en el número de granos por espigas (NGE; $r^2= 0,99$), mientras que en cebada, las variaciones en el NG se debieron principalmente a cambios en el número de espigas establecidas a madurez ($r^2= 0,96$), aunque también se vieron cambios en el NGE ($r^2= 0,79$).

7.4. Nuevos interrogantes surgidos a partir de esta tesis

7.4.1. Posibles líneas de investigación futuras

Los resultados de esta tesis se centraron en la respuesta de trigo y cebada al anegamiento. En este sentido, si bien se utilizaron dos cultivares de trigo y uno de cebada, que presentan amplia difusión comercial no sólo en Argentina sino también en distintos países latinoamericanos (y en el caso de la cebada a nivel mundial), se reconoce que existe potencialmente una variabilidad genética en la respuesta al anegamiento. Además, a pesar de que se considera que muchos de los atributos medidos y asociados con la sensibilidad a anegamiento posiblemente no cambien radicalmente con el cultivar, como por ejemplo el momento en que se produce la mayor sensibilidad al anegamiento, sí es posible que la magnitud de las pérdidas encontradas sea dependiente del material utilizado. Por ello, surge la necesidad de realizar una caracterización de diferentes cultivares comerciales de trigo y cebada en cuanto a su comportamiento en términos de pérdida de rendimiento frente a anegamiento, especialmente durante el período de mayor susceptibilidad a dicho estrés, identificado claramente en esta tesis como el período previo cercano a la floración.

Por otro lado, en los experimentos llevados a cabo en el marco de esta tesis se observó que la magnitud de los daños producidos por el anegamiento fue altamente dependiente del ambiente explorado por el cultivo durante el período de ocurrencia del estrés. Al comparar los distintos ambientes explorados, a través de cambios en las fechas de siembra, año, y el tipo de experimento (*i.e.* bajo invernáculo), se encontró que cuando la demanda evaporativa fue más alta (mayor temperatura, mayor ETP, etc.), los síntomas producidos por el anegamiento en un momento dado, se manifiestan con mayor intensidad que cuando la demanda es más baja, y se magnifican los efectos negativos asociados al estrés. Similares resultados fueron encontrados en girasol combinando anegamientos y reducciones en la radiación incidente (Grassini *et al.*, 2007). En base a estos resultados surge la necesidad de cuantificar los cambios en la respuesta al anegamiento por efecto del ambiente al que están expuestos los cultivos

durante la ocurrencia del estrés, realizando experimentos específicos que combinen tratamientos de anegamiento bajo distintas condiciones ambientales.

En el Capítulo 6 de esta tesis se pudo cuantificar la probabilidad de ocurrencia de anegamiento durante el ciclo del cultivo de trigo para cinco localidades del área triguera argentina utilizando un modelo de simulación agronómica. Sería de gran utilidad ampliar el número de localidades evaluadas de manera de realizar un mapa de riesgo de anegamiento para el área triguera y cebadera de la Argentina contemplando las distintas etapas del cultivo y especialmente el período más crítico tal como fue identificado en esta tesis. A su vez, sería interesante asociar esa probabilidad de ocurrencia, con una curva de pérdida de rendimiento de manera de poder cuantificar en términos relativos el porcentaje de pérdida de rendimiento como consecuencia de distintas duraciones de anegamiento en cada zona. En esta tesis siempre se utilizaron duraciones constantes de anegamiento, por lo que sería necesario construir curvas que relacionen distintas duraciones de anegamiento con el porcentaje de pérdida de rendimiento. Esas curvas deberían realizarse para cultivares con distinta sensibilidad al estrés por anegamiento, y considerar los posibles efectos de cambios en el ambiente explorado, tal como se describió anteriormente.

En el Capítulo 3 de la tesis se midieron atributos relacionados con el desarrollo fenológico de los cultivos. Se encontró que si los cultivos están expuestos a anegamiento en estados tempranos de su ontogenia, se produce un alargamiento en la fase de emergencia a floración. Si bien se encontró un incremento en los valores de filocrono, este efecto no fue consistente para explicar la magnitud de los cambios encontrados en la fecha de floración. Se propuso, entonces, que otro mecanismo estaría involucrado en el retraso de la floración, como ser un efecto sobre la fase de elongación del pedúnculo, o la aparición de macollos de órdenes superiores (terciarios y cuaternarios), cuyo desarrollo fenológico está retrasado con respecto al vástago principal. Si bien se encontró un atraso en el momento de finalización de la aparición de macollos, que concuerda con uno de los mecanismos propuestos, ello no es fehacientemente comprobable con las variables medidas en esta tesis. Por lo tanto, surge la necesidad de realizar experimentos específicos para determinar el mecanismo que explica el retraso en la floración encontrado como respuesta al anegamiento. Deberían realizarse mediciones de la tasa de elongación de los entrenudos, y un seguimiento de la morfología interna de los ápices para ver si se relacionan con los cambios observados en la morfología externa durante la realización de esta tesis. Además, sería interesante hacer un seguimiento de la aparición de macollos, identificándolos por su orden de aparición.

7.4.2. Reinterpretación de los resultados encontrados bajo condiciones productivas

Si bien en esta tesis no se tuvieron en cuenta variables de calidad comercial, a nivel productivo existen ciertos parámetros que se tiene en cuenta a la hora de la comercialización de los granos. El tamaño de los granos es uno de los principales atributos que define parámetros de comercialización. En el caso de trigo pan, el peso hectolítrico para comercialización debe superar los 73 kg hl⁻¹, mientras que en el caso de cebada cervecera, el calibre (*i.e.* porcentaje de granos que queda retenido sobre zaranda de 2,5 mm) debe ser mayor al 85% (SAGyP, 1994). El máximo peso individual alcanzado por trigo cuando se anegó en el período crítico fue de 31,2 mg en el Exp 4, pero en el resto de los ensayos no se superó los 29 mg, llegando a valores de 3,6 mg en el caso del Exp 2. Si bien el peso hectolítrico no fue determinado en esta tesis,

posiblemente con esos valores de peso de grano no se alcance el valor mínimo de peso hectolítrico necesario para su comercialización como trigo pan. Incluso, en la peor condición, los granos más pequeños posiblemente no puedan ser cosechados mecánicamente debido a su tamaño, perdiéndose por la cola de la máquina cosechadora. En el caso de cebada, existe una estrecha relación entre el porcentaje de granos que queda retenido en la zaranda de 2,5 mm y el peso de los granos. Passarella *et. al.* (2003) encontraron que por debajo de 40 mg el calibre cae un 5% por mg de reducción del peso de grano, lo que implica que cultivos con un peso de mil granos menor a 36-37 mg probablemente sean rechazados para la comercialización de cebada cervecera. Teniendo en cuenta estos valores, la mayoría de los granos obtenidos con anegamiento en el período crítico no podrían comercializarse como cebada cervecera, ya que sólo en el Exp 1 se encontraron pesos por encima de los 37 mg por grano.

Por otro lado, las condiciones ambientales que generan anegamiento, como altas precipitaciones y humedad relativa, también son propicias para el desarrollo de enfermedades en los cultivos. A nivel experimental, los cultivos estuvieron protegidos contra estreses bióticos, mediante la aplicación de fungicidas y plaguicidas periódicamente. Sin embargo, bajo condiciones de campo, cuando un cultivo se anega, probablemente también aumente la incidencia de las enfermedades, como fusariosis de la espiga, o enfermedades foliares, por lo que el cultivo debería lidiar con ambos estreses al mismo tiempo, magnificándose los efectos, aspecto que correspondería analizar a futuro.

Es posible también, que cuando los cultivos sufran anegamiento en fechas cercanas a la floración, al afectarse la biomasa radical en gran medida y no la parte aérea, el anclaje de las plantas se vea perjudicado y el efecto palanca de la parte aérea favorezca la ocurrencia de fenómenos de vuelco de los cultivos. Incluso, más aún cuando el cultivo fue fertilizado con N, donde el crecimiento de la parte aérea fue incluso más favorecido.

Bibliografía

- AACREA, 2013. Banco de datos de la Unidad Organizacional de Investigación y Desarrollo de AACREA.
- Abeledo, L.G., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 2003. Genetic improvement of barley yield potential and its physiological determinants in Argentina (1944–1998). *Euphytica* 130, 325-334.
- Abeledo, L.G., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 2004. Leaf appearance, tillering and their coordination in old and modern barleys from Argentina. *Field Crops Res.* 86, 23-32.
- Aggarwal, P.K., Kalra, N., Chander, S., Pathak, H., 2006. InfoCrop: A dynamic simulation model for the assessment of crop yields, losses due to pests, and environmental impact of agro-ecosystems in tropical environments. I. Model description. *Agric. Sys.* 89, 1-25.
- Alaoui-Sossé, B., Gérard, B., Binet, P., Toussaint, M.-L., Badot, P.-M., 2005. Influence of flooding on growth, nitrogen availability in soil, and nitrate reduction of young oak seedlings (*Quercus robur* L.). *Ann. For. Sci.* 62, 593-600.
- Alzueta, I., Abeledo, L.G., Mignone, C.M., Miralles, D.J., 2012. Differences between wheat and barley in leaf and tillering coordination under contrasting nitrogen and sulfur conditions. *Eur. J. Agron.* 41, 92-102.
- Allen, R.G., 2006. Evapotranspiración del cultivo: guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos. Food & Agriculture Org.
- Amri, M., El Ouni, M.H., Salem, M.B., 2014. Waterlogging affect the development, yield and components, chlorophyll content and chlorophyll fluorescence of six bread wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.). *Bulg. J. Agric. Sci.* 20, 647-657
- Araki, H., Hamada, A., Hossain, M.A., Takahashi, T., 2012. Waterlogging at jointing and/or after anthesis in wheat induces early leaf senescence and impairs grain filling. *Field Crops Res.* 137, 27-36.
- Arisnabarreta, S., Miralles, D.J., 2004. The influence of fertiliser nitrogen application on development and number of reproductive primordia in field-grown two- and six-rowed barleys. *Aust. J. Agric. Res.* 55, 357-366.
- Arisnabarreta, S., Miralles, D.J., 2006. Yield Responsiveness in Two- and Six-Rowed Barley Grown in Contrasting Nitrogen Environments. *J. Agron. Crop Sci.* 192, 178-185.
- Arisnabarreta, S., Miralles, D.J., 2008. Critical period for grain number establishment of near isogenic lines of two- and six-rowed barley. *Field Crops Res.* 107, 196-202.
- Arisnabarreta, S., Miralles, D.J., 2010. Nitrogen and radiation effects during the active spike-growth phase on floret development and biomass partitioning in 2- and 6-rowed barley isolines. *Crop Pasture Sci.* 61, 578-587.
- Armstrong, W., 1980. Aeration in Higher Plants. In: Woolhouse, H.W. (Ed.), *Adv. Bot. Res.*, London, pp. 225-332.

- Arora, V.K., Singh, H., Singh, B., 2007. Analyzing wheat productivity responses to climatic, irrigation and fertilizer-nitrogen regimes in a semi-arid sub-tropical environment using the CERES-Wheat model. *Agric. Water Manag.* 94, 22-30.
- Baethgen, W.E., Christianson, C.B., Lamothe, A.G., 1995. Nitrogen fertilizer effects on growth, grain yield, and yield components of malting barley. *Field Crops Res.* 43, 87-99.
- Bange, M., Milroy, S., Thongbai, P., 2004. Growth and yield of cotton in response to waterlogging. *Field Crops Res.* 88, 129-142.
- Benintende, S., Benintende, M., David, D., Sterren, M., Saluzzio, M., 2012. Caracterización de indicadores biológicos y bioquímicos en Alfisoles, Molisoles y Vertisoles de Entre Ríos. *Ci. Suelo* 30, 23-29.
- Berry, P.M., Spink, J.H., Foulkes, M.J., Wade, A., 2003. Quantifying the contributions and losses of dry matter from non-surviving shoots in four cultivars of winter wheat. *Field Crops Res.* 80, 111-121.
- Bingham, I.J., Blake, J., Foulkes, M.J., Spink, J., 2007. Is barley yield in the UK sink limited?: II. Factors affecting potential grain size. *Field Crops Res.* 101, 212-220.
- Blocklehurst, P.A., 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* 266, 348-349.
- Bolsa de Cereales de Buenos Aires, 2013. Estimaciones Agrícolas. Informe de Situación N°1. Excesos hídricos en la provincia de Buenos Aires. <http://bibliotecadigital.bolsadecereales.com.ar/greenstone/collect/pubper/index/assoc/HASHdb3f/5133d354.dir/IDS2012.%20n01,%20oct.pdf>.
- Broughton, S., Zhou, G., Teakle, N., Matsuda, R., Zhou, M., O'Leary, R., Colmer, T., Li, C., 2015. Waterlogging tolerance is associated with root porosity in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Mol. Breed.* 35, 1-15.
- Cabeza, C., Kin, A., Ledent, J.F., 1993. Effect of Water Shortage on Main Shoot Development and Tillering of Common and Spelt Wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 170, 243-250.
- Calderini, D.F., Savin, R., Abeledo, L.G., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., 2001. The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat. *Euphytica* 119, 199-204.
- Cannell, R.Q., Belford, R.K., Gales, K., Dennis, C.W., Prew, R.D., 1980. Effects of waterlogging at different stages of development on the growth and yield of winter wheat. *J. Sci. Food Agric.* 31, 117-132.
- Cannell, R., Belford, R., Gales, K., Thomson, R., Webster, C., 1984. Effects of waterlogging and drought on winter wheat and winter barley grown on a clay and a sandy loam soil. *Plant Soil* 80, 53-66.
- Cao, W., Moss, D.N., 1989. Temperature Effect on Leaf Emergence and Phyllochron in Wheat and Barley. *Crop Sci.* 29, 1018-1021.
- Colmer, T.D., Gibberd, M.R., Wiengweera, A., Tinh, T.K., 1998. The barrier to radial oxygen loss from roots of rice (*Oryza sativa* L.) is induced by growth in stagnant solution. *J. Exp. Bot.* 49, 1431-1436.
- Colmer, T.D., Voisenek, L.A.C.J., 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Funct. Plant Biol.* 36, 665-681.

- Colmer, T.D., Greenway, H., 2011. Ion transport in seminal and adventitious roots of cereals during O₂ deficiency. *J. Exp. Bot.* 62, 39-57.
- Coll, L., Cerrudo, A., Rizzalli, R., Monzon, J.P., Andrade, F.H., 2012. Capture and use of water and radiation in summer intercrops in the south-east Pampas of Argentina. *Field Crops Res.* 134, 105-113.
- Collaku, A., Harrison, S.A., 2002. Losses in Wheat Due to Waterlogging. *Crop Sci.* 42, 444-450.
- Cossani, C.M., Slafer, G.A., Savin, R., 2009. Yield and biomass in wheat and barley under a range of conditions in a Mediterranean site. *Field Crops Res.* 112, 205-213.
- Damiano, F., Taboada, M., 2000. Predicción del agua disponible usando funciones de pedo-transferencia en suelos agrícolas de la región pampeana. *Ci. Suelo* 18, 77-88.
- Davidson, D.J., Chevalier, P.M., 1990. Preanthesis Tiller Mortality in Spring Wheat. *Crop Sci.* 30, 832-836.
- Dettori, M., Cesaraccio, C., Motroni, A., Spano, D., Duce, P., 2011. Using CERES-Wheat to simulate durum wheat production and phenology in Southern Sardinia, Italy. *Field Crops Res.* 120, 179-188.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2011. InfoStat Profesional. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Dickin, E., Wright, D., 2008. The effects of winter waterlogging and summer drought on the growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Eur. J. Agron.* 28, 234-244.
- Dreccer, M.F., Chapman, S.C., Rattey, A.R., Neal, J., Song, Y., Christopher, J.T., Reynolds, M., 2013. Developmental and growth controls of tillering and water-soluble carbohydrate accumulation in contrasting wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes: Can we dissect them? *J. Exp. Bot.* 64, 143-160.
- Eitzinger, J., Trnka, M., Hösch, J., Žalud, Z., Dubrovský, M., 2004. Comparison of CERES, WOFOST and SWAP models in simulating soil water content during growing season under different soil conditions. *Ecol. Model.* 171, 223-246.
- Elhani, S., Martos, V., Rharrabti, Y., Royo, C., García del Moral, L.F., 2007. Contribution of main stem and tillers to durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum) grain yield and its components grown in Mediterranean environments. *Field Crops Res.* 103, 25-35.
- Fernández Gómez, J., Wilson, Z.A., 2012. Non-destructive staging of barley reproductive development for molecular analysis based upon external morphology. *J. Exp. Bot.* 63, 4085-4094.
- Fischer, R.A., 1975. Yield potential of dwarf spring wheat and the effect of shading. *Crop Sci.* 15, 607-613.
- Fischer, R.A., 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. II. Physiology of grain yield response. *Field Crops Res.* 33, 57-80.

- Fischer, R.A., Kohn, G.D., 1978. The relationship of grain yield to vegetative growth and post-flowering leaf area in the wheat crop under conditions of limited soil moisture. *Aust. J. Agric. Res.* 17, 281-295.
- García del Moral, M.B., García del Moral, L.F., 1995. Tiller production and survival in relation to grain yield in winter and spring barley. *Field Crops Res.* 44, 85-93.
- García del Moral, L.F., Belén García del Moral, M., Molina-Cano, J.L., Slafer, G.A., 2003. Yield stability and development in two- and six-rowed winter barleys under Mediterranean conditions. *Field Crops Res.* 81, 109-119.
- Gibbs, J., Greenway, H., 2003. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Funct. Plant Biol.* 30, 1-47.
- Gijsman, A.J., Jagtap, S.S., Jones, H.E., 2002. Wading through a swamp of complete confusion: how to choose a method for estimating soil water retention parameters for crop models. *Eur. J. Agron.* 18, 75-105.
- González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2005. Photoperiod during stem elongation in wheat: is its impact on fertile floret and grain number determination similar to that of radiation? *Funct. Plant Biol.* 32, 181-188.
- Grassini, P., Indaco, G.V., Pereira, M.L., Hall, A.J., Trápani, N., 2007. Responses to short-term waterlogging during grain filling in sunflower. *Field Crops Res.* 101, 352-363.
- Guarda, G., Padovan, S., Delogu, G., 2004. Grain yield, nitrogen-use efficiency and baking quality of old and modern Italian bread-wheat cultivars grown at different nitrogen levels. *Eur. J. Agron.* 21, 181-192.
- Guo, R., Lin, Z., Mo, X., Yang, C., 2010. Responses of crop yield and water use efficiency to climate change in the North China Plain. *Agric. Water Manag.* 97, 1185-1194.
- Hall, A.J., Savin, R., Slafer, G.A., 2014. Is time to flowering in wheat and barley influenced by nitrogen?: A critical appraisal of recent published reports. *Eur. J. Agron.* 54, 40-46.
- Haun, J.R., 1973. Visual Quantification of Wheat Development. *Agron. J.* 65, 116-119.
- Hay, R.K.M., 1995. Harvest index: a review of its use in plant breeding and crop physiology. *Ann. Appl. Biol.* 126, 197-216.
- Hay, R.K.M., Kirby, E.J.M., 1991. Convergence and synchrony-a review of the coordination of development in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 42, 661-700.
- Hayashi, T., Yoshida, T., Fujii, K., Mitsuya, S., Tsuji, T., Okada, Y., Hayashi, E., Yamauchi, A., 2013. Maintained root length density contributes to the waterlogging tolerance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 152, 27-35.
- Hillel, D., 1998. *Environmental soil physics: Fundamentals, applications, and environmental considerations.* Academic press.
- Hoffman, E., Viega, L., 2011. Caracterización preliminar de cultivares de trigo y cebada por su comportamiento al estrés hídrico. En: Castro, A.J., Hoffman, E., Viega, L. (Eds.), *Limitaciones para la productividad de trigo y cebada*, Montevideo, Uruguay.

- Hossain, M.A., Uddin, S.N., 2011. Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat: Morphological and metabolic adaptations under hypoxia or anoxia. *Aust. J. Crop Sci.* 5, 1094-1101.
- Hossain, M.A., Araki, H., Takahashi, T., 2011. Poor grain filling induced by waterlogging is similar to that in abnormal early ripening in wheat in Western Japan. *Field Crops Res.* 123, 100-108.
- Huang, B., Johnson, J.W., NeSmith, D.S., Bridges, D.C., 1994a. Root and shoot growth of wheat genotypes in response to hypoxia and subsequent resumption of aeration. *Crop Sci.* 34, 1538-1544.
- Huang, B., Johnson, J.W., Nesmith, S., Bridges, D.C., 1994b. Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. *J. Exp. Bot.* 45, 193-202.
- Huang, B., Johnson, J.W., 1995. Root Respiration and Carbohydrate Status of Two Wheat Genotypes in Response to Hypoxia. *Ann. Bot.* 75, 427-432.
- Huang, B., Johnson, J.W., NeSmith, D.S., Bridges, D.C., 1995. Nutrient accumulation and distribution of wheat genotypes in response to waterlogging and nutrient supply *Plant Soil* 173, 47-54.
- INASE, 2014. Red de Ensayos comparativos de cultivares de trigo. http://www.inase.gov.ar/index.php?option=com_content&view=article&id=102&Itemid=91.
- INTA, 1993. Carta de Suelos de la República Argentina.
- Ishag, H.M., Mohamed, B.A., Ishag, K.H.M., 1998. Leaf development of spring wheat cultivars in an irrigated heat-stressed environment. *Field Crops Res.* 58, 167-175.
- Jackson, M.B., Drew, M.C., 1984. Flooding and plant growth and metabolism of herbaceous plants. In: Kozlowski, T. (Ed.), *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, New York, pp. 47-128
- Jiang, D., Fan, X., Dai, T., Cao, W., 2008. Nitrogen fertiliser rate and post-anthesis waterlogging effects on carbohydrate and nitrogen dynamics in wheat. *Plant Soil* 304, 301-314.
- Jiang, Z., Song, X.F., Zhou, Z.Q., Wang, L.K., Li, J.W., Deng, X.Y., Fan, H.Y., 2010. Aerenchyma formation: Programmed cell death in adventitious roots of winter wheat (*Triticum aestivum*) under waterlogging. *Funct. Plant Biol.* 37, 748-755.
- Jones, J.W., Hoogenboom, G., Porter, C.H., Boote, K.J., Batchelor, W.D., Hunt, L.A., Wilkens, P.W., Singh, U., Gijsman, A.J., Ritchie, J.T., 2003. The DSSAT cropping system model. *Eur. J. Agron.* 18, 235-265.
- Justin, S., Armstrong, W., 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytol.*, 465-495.
- Kernich, G.C., Slafer, G.A., Halloran, G.M., 1995. Barley development as affected by rate of change of photoperiod. *J. Agric. Sci.* 124, 379-388.
- Kirby, E.J.M., Riggs, T.J., 1978. Developmental consequences of two-row and six-row ear type in spring barley: 2. Shoot apex, leaf and tiller development. *J. Agric. Sci.* 91, 207-216.

- Kirby, E.J.M., Appleyard, M., Fellowes, G., 1985. Leaf emergence and tillering in barley and wheat. *Agronomie* 5, 193-200.
- Knox, J., Hurford, A., Hargreaves, L., Wall, E., 2012. Climate change risk assessment for the agriculture sector. DEFRA, United Kingdom.
- Koslowski, T.T., Pallardy, S.G., 1984. Effects of flooding on water, carbohydrate and mineral relations. In: Koslowski, T.T. (Ed.), *Flooding and Plant Growth*. Academic Press Inc, Orlando, Florida, pp. 165-193.
- Li, C., Jiang, D., Wollenweber, B., Li, Y., Dai, T., Cao, W., 2011. Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. *Plant Sci.* 180, 672-678.
- Liao, C.-T., Lin, C.-H., 2001. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. *Proceedings of the National Science Council, Republic of China. Part B, Life sciences* 25, 148-157.
- Longnecker, N., Kirby, E.J.M., Robson, A., 1993. Leaf emergence, tiller growth, and apical development of nitrogen-deficient spring wheat. *Crop Science Society of America, Madison, WI, ETATS-UNIS*.
- Magrin, G.O., Travasso, M.I., Diaz, R.A., Rodriguez, R.O., 1997. Vulnerability of the agricultural systems of Argentina to climate change. *Clim. Res.* 9, 31-36.
- Magrin, G.O., Travasso, M.I., Rodríguez, G.R., 2005. Changes in climate and crop production during the 20th century in Argentina. *Clim. Change* 72, 229-249.
- Magrín, G., Travasso, M., López, G., Rodríguez, G., Lloveras, A., 2007. Vulnerabilidad de la producción agrícola en la región pampeana argentina. Informe Final. Componente B3 de la 2da Comunicación Nacional sobre el Cambio Climático. 86 P. [Publicación en línea] En: <http://www.ambiente.gov.ar>, 86.
- Malik, A.I., Colmer, T.D., Lambers, H., Schortemeyer, M., 2001. Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging. *Aust. J. Plant Physiol.* 28, 1121-1131.
- Malik, A.I., Colmer, T.D., Lambers, H., Setter, T.L., Schortemeyer, M., 2002. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytol.* 153, 225-236.
- Marti, J., Savin, R., Slafer, G.A., 2015. Wheat yield as affected by length of exposure to waterlogging during stem elongation. *J. Agr. Crop Sci.* (en prensa)
- Malik, A.I., Islam, A.K.M.R., Colmer, T.D., 2011. Transfer of the barrier to radial oxygen loss in roots of *Hordeum marinum* to wheat (*Triticum aestivum*): Evaluation of four *H.marinum*-wheat amphiploids. *New Phytol.* 190, 499-508.
- Midmore, P.M., Cartwright, P.M., Fischer, R.A., 1984. Wheat in tropical environments. II. Crop growth and grain yield. *Field Crops Res.* 8, 207-227.
- Milroy, S., Bange, M., 2013. Reduction in radiation use efficiency of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) under repeated transient waterlogging in the field. *Field Crops Res.* 140, 51-58.
- Miralles, D.J., Slafer, G.A., 2007. Sink limitations to yield in wheat: how could it be reduced? *J. Agric. Sci.* 145, 139-149.

- Mohanty, B., Wilson, P.M., Rees, T.a., 1993. Effects of anoxia on growth and carbohydrate metabolism in suspension cultures of soybean and rice. *Phytochemistry* 34, 75-82.
- Motulsky, H., Christopoulos, A., 2003. Fitting models to biological data using linear and non linear regression. A practical guide to curve fitting. GraphPad Software Inc., San Diego CA, USA.
- Musgrave, M.E., 1994. Waterlogging Effects on Yield and Photosynthesis in Eight Winter Wheat Cultivars. *Crop Sci.* 34, 1314-1318.
- Musgrave, M.E., Ding, N., 1998. Evaluating Wheat Cultivars for Waterlogging Tolerance. *Crop Sci.* 38, 90-97.
- Olgun, M., Metin Kumlay, A., Cemal Adiguzel, M., Caglar, A., 2008. The effect of waterlogging in wheat (*T. aestivum* L.). *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Soil & Plant Science* 58, 193-198.
- Pang, J., Zhou, M., Mendham, N., Shabala, S., 2004. Growth and physiological responses of six barley genotypes to waterlogging and subsequent recovery. *Aust. J. Agric. Res.* 55, 895-906.
- Pang, J., Ross, J., Zhou, M., Mendham, N., Shabala, S., 2007. Amelioration of detrimental effects of waterlogging by foliar nutrient sprays in barley. *Funct. Plant Biol.* 34, 221-227.
- Passarella, V.S., Savin, R., Abeledo, L.G., Slafer, G.A., 2003. Malting quality as affected by barley breeding (1944–1998) in Argentina. *Euphytica* 134, 161-167.
- Peltonen-Sainio, P., Kangas, A., Salo, Y., Jauhiainen, L., 2007. Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: Evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Res.* 100, 179-188.
- Peltonen-Sainio, P., Muurinen, S., Rajala, A., Jauhiainen, L., 2008. Variation in harvest index of modern spring barley, oat and wheat cultivars adapted to northern growing conditions. *J. Agric. Sci.* 146, 35-47.
- Perata, P., Pozueta-Romero, J., Akazawa, T., Yamaguchi, J., 1992. Effect of anoxia on starch breakdown in rice and wheat seeds. *Planta* 188, 611-618.
- Ponnamperuma, F.N., 1972. The chemistry of submerged soils. In: Sparks, D.L. (Ed.), *Adv. Agron.* Academic Press, pp. 29-96.
- Ponnamperuma, F.N., 1984. Effects of flooding on soils. In: Koslowski, T.T. (Ed.), *Flooding and Plant Growth.* Academic Press Inc, Orlando, Florida, pp. 10-42.
- Prystupa, P., Slafer, G.A., Savin, R., 2003. Leaf appearance, tillering and their coordination in response to N×P fertilization in barley. *Plant Soil* 255, 587-594.
- Prystupa, P., Savin, R., Slafer, G.A., 2004. Grain number and its relationship with dry matter, N and P in the spikes at heading in response to N×P fertilization in barley. *Field Crops Res.* 90, 245-254.
- Reussi Calvo, N.I., Echeverría, H.E., 2006. Estrategias de fertilización nitrogenada en trigo: balance hídrico para el sur bonaerense. *Ci. Suelo* 24, 115-122.
- Ritchie, J.T., Crum, J., 1989. Converting soil survey characterization data into IBSNAT crop model input. In: Bouma, J., Bregt, A.K. (Eds.), *Land Qualities in Space and*

- Time. Proceedings of a Symposium Organized by the International Society of Soil Science (ISSS), Wageningen, the Netherlands, pp. 155-167.
- Robertson, D., Zhang, H., Palta, J.A., Colmer, T., Turner, N.C., 2009. Waterlogging affects the growth, development of tillers, and yield of wheat through a severe, but transient, N deficiency. *Crop Pasture Sci.* 60, 578-586.
- Rodríguez, D., Pomar, M.C., Goudriaan, J., 1998. Leaf primordia initiation, leaf emergence and tillering in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under low-phosphorus conditions. *Plant Soil* 202, 149-157.
- Romero, C.C., Hoogenboom, G., Baigorria, G.A., Koo, J., Gijsman, A.J., Wood, S., 2012. Reanalysis of a global soil database for crop and environmental modeling. *Environmental Modelling & Software* 35, 163-170.
- Saglio, P.H., Raymond, P., Pradet, A., 1980. Metabolic activity and energy charge of excised maize root tips under anoxia control by soluble sugars. *Plant Physiol.* 66, 1053-1057.
- SAGyP, 1994. Normas de calidad para la comercialización de granos y subproductos. Resolución N° 1075/94.
- Salvagiotti, F., Miralles, D.J., 2007. Wheat development as affected by nitrogen and sulfur nutrition. *Aust. J. Agric. Res.* 58, 39-45.
- Salvagiotti, F., Miralles, D.J., 2008. Radiation interception, biomass production and grain yield as affected by the interaction of nitrogen and sulfur fertilization in wheat. *Eur. J. Agron.* 28, 282-290.
- Sanchez-Bragado, R., Molero, G., Reynolds, M.P., Araus, J.L., 2014. Relative contribution of shoot and ear photosynthesis to grain filling in wheat under good agronomical conditions assessed by differential organ $\delta^{13}C$. *J. Exp. Bot.* 65, 5401-5413.
- Savin, R., 1988. Profundidad de enraizamiento, siembra temprana y sus efectos sobre el rendimiento de trigo sometido a sequias invierno primaverales: Análisis de estrategias de manejo con un modelo de simulación. Tesis de Maestría. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, pp. 77-78.
- Savin, R., Hall, A.J., Satorre, E.H., 1994. Testing the root growth subroutine of the CERES-wheat model for two cultivars of different cycle length. *Field Crops Res.* 38, 125-133.
- Sayre, K., Van Ginkel, M., Rajaram, S., Ortiz-Monasterio, I., 1994. Tolerance to waterlogging losses in spring bread wheat: effect of time of onset on expression. *Annual Wheat Newsletter* 40, 165-171.
- Scott, H.D., DeAngulo, J., Daniels, M.B., Wood, L.S., 1989. Flood Duration Effects on Soybean Growth and Yield. *Agron. J.* 81, 631-636.
- Scott, W.R., Appleyard, M., Fellowes, G., Kirby, E.J.M., 1983. Effect of genotype and position in the ear on carpel and grain growth and mature grain weight of spring barley. *J. Agric. Sci.* 100, 383-391.
- Seago, J.L., Marsh, L.C., Stevens, K.J., SOUKUP, A., Votrubova, O., Enstone, D.E., 2005. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. *Ann. Bot.* 96, 565-579.

- Serrago, R.A., Carretero, R., Bancal, M.O., Miralles, D.J., 2011. Grain weight response to foliar diseases control in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 120, 352-359.
- Setter, T.L., Burgess, P., Waters, I., Kuo, J., 1999. Genetic Diversity of Barley and Wheat for Waterlogging Tolerance in Western Australia. 9th Australian Barley Technical Symposium. Australian Barley Technical Symposium, Melbourne.
- Setter, T.L., Waters, I., 2003. Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant Soil* 253, 1-34.
- Setter, T.L., Waters, I., Sharma, S.K., Singh, K.N., Kulshreshtha, N., Yaduvanshi, N.P.S., Ram, P.C., Singh, B.N., Rane, J., McDonald, G., Khabaz-Saberi, H., Biddulph, T.B., Wilson, R., Barclay, I., McLean, R., Cakir, M., 2009. Review of wheat improvement for waterlogging tolerance in Australia and India: the importance of anaerobiosis and element toxicities associated with different soils. *Ann. Bot.* 103, 221-235.
- Sharma, R.C., 1995. Tiller mortality and its relationship to grain yield in spring wheat. *Field Crops Res.* 41, 55-60.
- Shaw, R.E., Meyer, W.S., McNeill, A., Tyerman, S.D., 2013. Waterlogging in Australian agricultural landscapes: a review of plant responses and crop models. *Crop Pasture Sci.* 64, 549-562.
- Sinclair, T.R., Horie, T., 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Sci.* 29, 90-98.
- Sinclair, T.R., Muchow, R.C., 1999. Radiation Use Efficiency. In: Donald, L.S. (Ed.), *Adv. Agron. Academic Press*, pp. 215-265.
- Slafer, G.A., 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Ann. Appl. Biol.* 142, 117-128.
- Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crops Res.* 31, 351-367.
- Slafer, G.A., Rawson, H.M., 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Aust. J. Plant Physiol.* 21, 393-426.
- Steffens, D., Hutsch, B., Eschholz, T., Losak, T., Schubert, S., 2005. Water logging may inhibit plant growth primarily by nutrient deficiency rather than nutrient toxicity. *Plant Soil and Environment* 51, 545-552.
- Striker, G., 2012a. Time is on our side: the importance of considering a recovery period when assessing flooding tolerance in plants. *Ecol. Res.* 27, 983-987.
- Striker, G.G., 2012b. Flooding Stress on Plants: Anatomical, Morphological and Physiological Responses. In: Mworira, J.K. (Ed.), *Botany. InTech*, pp. 3-28.
- Striker, G., Insausti, P., Grimoldi, A., Ploschuk, E., Vasellati, V., 2005. Physiological and Anatomical Basis of Differential Tolerance to Soil Flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* Mill. *Plant Soil* 276, 301-311.
- Stuerz, S., Sow, A., Muller, B., Manneh, B., Asch, F., 2014. Leaf area development in response to meristem temperature and irrigation system in lowland rice. *Field Crops Res.* 163, 74-80.

- Tambussi, E.A., Bort, J., Guiamet, J.J., Nogués, S., Araus, J.L., 2007. The Photosynthetic Role of Ears in C_3 Cereals: Metabolism, Water Use Efficiency and Contribution to Grain Yield. *Crit. Rev. Plant Sci.* 26, 1 - 16.
- Thomson, C., Armstrong, W., Waters, I., Greenway, H., 1990. Aerenchyma formation and associated oxygen movement in seminal and nodal roots of wheat. *Plant Cell Environ.* 13, 395-403.
- Timsina, J., Humphreys, E., 2006. Performance of CERES-Rice and CERES-Wheat models in rice-wheat systems: A review. *Agric. Sys.* 90, 5-31.
- Trapani, N., Hall, A., 1996. Effects of leaf position and nitrogen supply on the expansion of leaves of field grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Soil* 184, 331-340.
- Tsuji, G.Y., Jones, J.W., Balas, S., 1994. DSSAT v.3. University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- Ugarte, C., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 2007. Grain weight and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Res.* 100, 240-248.
- Van Ginkel, M., Sayre, K., Boru, G., 1997. La tolerancia al anegamiento en el trigo: problemas relacionados con el fitomejoramiento. In: Mohan Kohli, M., Martino, D.L. (Eds.), *Explorando altos rendimientos en trigo*. CIMMYT, INIA, Colonia, Uruguay, pp. 193-208.
- Vázquez, P.M., Cabria, F.N., Rojas, M.d.C., Caladroni, M.B., 2009. Riesgo de Anegamiento: Estimaciones para la cuenca baja del Río Salado. *Ci. Suelo* 27, 237-246.
- Viglizzo, E.F., Jobbágy, E.G., Carreño, L., Frank, F.C., Aragón, R., De Oro, L., Salvador, V., 2009. The dynamics of cultivation and floods in arable lands of Central Argentina. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 13, 491-502.
- Wechsung, F., Garcia, R.L., Wall, G.W., Kartschall, T., Kimball, B.A., Michaelis, P., Jr, P.J.P., Wechsung, G., Grossman-Clarke, S., Lamorte, R.L., Adamsen, F.J., Leavitt, S.W., Thompson, T.L., Matthias, A.D., Brooks, T.J., 2000. Photosynthesis and conductance of spring wheat ears: field response to free-air CO₂ enrichment and limitations in water and nitrogen supply. *Plant Cell Environ.* 23, 917-929.
- White, J.W., Hoogenboom, G., Kimball, B.A., Wall, G.W., 2011. Methodologies for simulating impacts of climate change on crop production. *Field Crops Res.* 124, 357-368.
- Wollenweber, B., Porter, J.R., Schellberg, J., 2003. Lack of Interaction between Extreme High-Temperature Events at Vegetative and Reproductive Growth Stages in Wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 189, 142-150.
- Yaduvanshi, N., Setter, T., Sharma, S., Singh, K., Kulshreshtha, N., 2012. Influence of waterlogging on yield of wheat (*Triticum aestivum*), redox potentials, and concentrations of microelements in different soils in India and Australia. *Soil Res.* 50, 489-499.
- Yavas, I., Unay, A., Aydin, M., 2012. The waterlogging tolerance of wheat varieties in Western of Turkey. *The Scientific World Journal* 2012, 1-7.

- Yordanova, R.Y., Popova, L.P., 2001. Photosynthetic response of barley plants to soil flooding. *Photosynthetica* 39, 515-520.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res. (Oxf.)* 14, 415-421.
- Zhou, M.X., Li, H.B., Mendham, N.J., 2007. Combining Ability of Waterlogging Tolerance in Barley. *Crop Sci.* 47, 278-284.

Cuadro 1. Valores de significancia (p-valor) correspondientes a los análisis de varianza realizados para rendimiento (Rto; g pl⁻¹), biomasa aérea total a madurez (BTM; g pl⁻¹); índice de cosecha (IC), número de granos por planta (NG pl⁻¹), peso de granos (PG; mg grano⁻¹), espigas por planta (Esp pl⁻¹), número de granos por espiga (NGE) para trigo y cebada en los Experimentos 1 y 2.

	Exp 1		Exp 2	
	Trigo	Cebada	Trigo	Cebada
Rto (g pl ⁻¹)	0,0043	0,0001	<0,0001	0,0002
BTM (g pl ⁻¹)	0,1415	0,0092	<0,0001	0,0023
IC	<0,0001	0,0083	<0,0001	0,0002
NG pl ⁻¹	0,0361	0,0053	<0,0001	0,0039
PG (mg grano ⁻¹)	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Esp pl ⁻¹	0,7855	0,0012	0,5428	0,0021
NGE	<0,0001	0,214	0,0004	0,1075

Fuente de variación: momento de anegamiento (H1-4, H4-7, H7-10, H10-Fl, Fl-M)

Cuadro 2. Valores de significancia (p-valor) correspondientes a los análisis de varianza realizados para rendimiento (Rto; g m⁻²), biomasa aérea total a madurez (BTM; g m⁻²); índice de cosecha (IC), número de granos (NG; granos m⁻²), peso de granos (PG; mg grano⁻¹), número de espigas (NE; espigas m⁻²), número de granos por espiga (NGE; granos espiga⁻¹) en los Experimentos 3 y 4.

Experimento	F.V.	Rto	BTM	IC	NG	PG	NE	NGE
Exp 3	Sp.	0.3952	0.1319	0.1784	0.1068	0.3099	<0.0001	<0.0001
	Aneg.	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0062	<0.0001
	N	0.3955	0.0323	0.0298	0.0815	0.0363	0.1070	0.8975
	Sp*Aneg.	0.0169	0.5456	<0.0001	0.2459	<0.0001	0.0948	0.3536
	Sp*N	0.5507	0.5159	0.3646	0.5447	0.2291	0.8902	0.3957
	Aneg.*N	0.1852	0.3915	0.2940	0.2314	0.4385	0.4876	0.1086
	Sp*Aneg*N	0.0366	0.0784	0.2396	0.0346	0.4612	0.2011	0.0652
Exp 4	Sp.	0.0524	0.7209	0.0012	0.0053	0.0100	<0.0001	<0.0001
	Aneg.	<0.0001	0.0005	0.0015	0.0048	<0.0001	0.2857	0.0001
	N	0.0031	<0.0001	0.0005	0.0001	0.0006	0.0001	0.0253
	Sp*Aneg.	0.0111	0.0666	0.0215	0.0191	0.0583	0.0520	0.6360
	Sp*N	0.5506	0.6693	0.0009	0.2433	0.0001	0.8805	0.0006
	Aneg.*N	0.0262	0.0678	0.0542	0.0098	0.8286	0.0189	0.2246
	Sp*Aneg*N	0.0282	0.0660	0.1384	0.0087	0.4462	0.1265	0.0017

Fuentes de variación: especie (Sp.; trigo, cebada), momento de anegamiento (Aneg.; H4-7, H10-Fl), disponibilidad de nitrógeno a siembra (N; N0, N1), y sus interacciones.