

CAPÍTULO 12

Trigo: mejoramiento

María Rosa Simón

Evolución del mejoramiento y su impacto en fecha de floración, altura y generación de biomasa

La población mundial se ha incrementado rápidamente con gran parte de la misma habitando zonas urbanas y muchos países no han podido mantener un crecimiento sostenido como parte de este incremento (FAO, 2019). El cambio climático y la variabilidad climática también han afectado la productividad, la producción de alimentos y los recursos naturales, con impacto en los sistemas alimentarios. Esto ha conducido a cambios en la manera en que se producen, distribuyen y consumen los alimentos y a nuevos desafíos en materia de seguridad alimentaria, nutrición y salud (FAO, 2019). El próximo desafío es alcanzar en los años venideros, la demanda de alimentos que exige el rápido aumento de la población e incrementar la calidad nutricional de los cultivos.

El trigo pan es un alimento básico en muchas regiones del mundo en que se consume como fuente de calorías en la dieta y que provee además de energía, proteínas, vitaminas y fibras (Shewry & Hey, 2015). El rendimiento potencial del trigo, como así también el rendimiento logrado, deben incrementarse para alcanzar esta demanda.

La producción de trigo en los últimos 50 años se ha duplicado, basada en el incremento de los rendimientos, en tanto que el área sembrada ha experimentado escasos aumentos (FAOSTAT, 2021). Este incremento del rendimiento se ha logrado en un 50 % a través del mejoramiento y el resto en base a tecnología del cultivo y a sistemas de producción efectivos, se considera que ambos aspectos deben estar en equilibrio para que el sistema sea eficiente. Asimismo, no son deseables grandes aumentos en el uso del agua y nutrientes (Conor & Minguez, 2012), de manera que la mayor productividad debe surgir de ganancias genéticas, las que han disminuido en este siglo en comparación con el anterior y son insuficientes (Reynolds *et al.*, 2012). La ganancia genética ha variado según el período considerado, la región, el punto de partida en el rendimiento y las condiciones ambientales y económicas para realizar investigación en mejoramiento y para el desarrollo de la producción (Bedo & Lang, 2015). Debe también considerarse que el incremento en rendimiento no necesariamente significa un incremento en el rendimiento logrado, ya que en muchos casos el potencial de los cultivares no puede ser explotado en condiciones de campo (Anderson, 2010; Patrignani *et al.*, 2014) y el rendimiento logrado disminuye considerablemente. Cuanto más alejado esté el ambiente en que se desa-

rolla el cultivo (localidad, clima, tecnología) de las condiciones óptimas, más dependerá el rendimiento logrado de la adaptabilidad de los cultivares más que del rendimiento potencial.

El mejoramiento de trigo ha utilizado caracteres agronómicos que han sido clave en los programas de mejoramiento. Así por ejemplo ha logrado una fecha de floración óptima, que en un principio fue objeto de selección empírica y luego se realizó a través de la manipulación de genes que controlan el fotoperíodo y la vernalización y por lo tanto la fecha de floración (Fischer & Zsögon, 2010). Asimismo, se han logrado trigos primaverales a través de la insensibilidad al fotoperíodo y se ha reconocido a este factor como clave en el rendimiento de algunos trigos (Pugsley, 1983). El desarrollo de genotipos precoces es un mecanismo adaptativo para ambientes que tienen en la parte final del ciclo estrés por altas temperaturas y sequías (Motzo & Giunta, 2007).

Otro carácter de suma importancia ha sido la incorporación de genes de enanismo, así el mejorador italiano Nazareno Strampelli, en la primera mitad del siglo XX, realizó la transferencia del gen de enanismo *Rht8* del cultivar Akakomugi en numerosos cultivares. Los genotipos hasta ese momento tenían tallos largos y susceptibilidad al vuelco, por lo que la cosecha mecánica no podía realizarse. Algunas décadas después Norman Borlaug, en el centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) de México, desarrolló trigos semienanos incorporando los genes de enanismo *Rht1* o *Rht2* del cultivar japonés Norin 10. Estos trigos incrementaron los rendimientos considerablemente con adecuadas tecnologías y con ellos se sembró la mayor parte del área en México en la década del 60 para luego ser llevados a India, Pakistán, a Europa y América del Sur. Este proceso, que se denominó "revolución verde", le valió a Borlaug el premio Nobel de la Paz. Estos cultivares además de producir un incremento en rendimiento, redujeron el ciclo y el vuelco, lo que permitió un incremento en la utilización de fertilizantes y además mejoraron el índice de cosecha, al tener también un cambio sustancial en la distribución de asimilados al grano. Sin embargo, mayores incrementos en el índice de cosecha no parecen ser factibles, ya que los cultivares actuales tienen alturas reducidas (70 a 100 cm) (Richards, 1992) y mayores reducciones producirían una disminución en la eficiencia del uso de la radiación. La introducción de los cultivares semienanos en India condujo a una reducción en biomasa (Sinha & Agrawal, 1980) y de acuerdo a Richards (1992) cada 10 cm en reducción del tallo debajo de una altura de 100 cm, se produce una reducción de 4,4% en biomasa aérea. Asimismo, plantas más altas reducirían la partición a los destinos reproductivos. En muchas regiones el índice de cosecha es cercano al 60 % estimado como máximo (Austin *et al.*, 1980), en otras aún no se ha alcanzado. Considerando esto, las ganancias en rendimiento serán a expensas del incremento en biomasa, manteniendo la altura, es decir mejorando la cantidad de radiación interceptada por el cultivo o la eficiencia de uso de la radiación (EUR), caracteres que presentan variabilidad genotípica y pueden convertirse en objeto de selección (Slafer *et al.*, 1999).

El incremento en rendimiento logrado con el mejoramiento se ha basado en pequeñas proporciones en incrementos de biomasa, lo que se ha incrementado es el índice de cosecha que en general se ha basado en la reducción de altura (Slafer *et al.*, 1994), pero esta tendencia no puede continuar. .

El índice de área foliar, que implica una mayor intercepción de radiación no ha cambiado entre cultivares antiguos y modernos en varios países, entre ellos Argentina (Calderini *et al.*, 1997). Este puede ser mejorado en estadios tempranos en que puede ser deficiente, lo que sería de importancia en aquellos cultivos que crecen bajo restricciones hídricas o nutricionales (Richards, 1996a, b). La EUR puede ser mejorada a través de la mejora de la fotosíntesis, en la respiración o en la arquitectura del canopeo. Mejorar la distribución de la radiación en el canopeo también incrementa la EUR. Se logra al reducir el coeficiente de extinción lumínico, a través de un menor ángulo de hojas superiores, de manera que las hojas inferiores intercepten más radiación, aunque puede haber también asociaciones entre hojas erectas con menor tamaño de hojas (Araus *et al.*, 1993). Hasta el momento el efecto del mejoramiento en la EUR en pre-antesis no ha mostrado cambios en algunos países, aunque sí en otros. En post-antesis, la EUR se ha incrementado en los cultivares modernos (Calderini *et al.*, 1997).

La biomasa radical ha sido menos investigada, algunos trabajos señalan que el incremento en el índice de cosecha de los cultivares modernos se asocia a una menor inversión en el sistema radical, de manera que poseen una menor relación raíz/ tallo durante estadios tempranos del desarrollo y en antesis ya que el sistema radicular está en exceso y su menor desarrollo originaría más asimilados disponibles para el tallo y espigas (Passioura, 1983).

Impacto en los nutrientes

Otro carácter que afecta la eficiencia de uso es la distribución del nitrógeno en el canopeo. El nitrógeno de las hojas se ha relacionado con la eficiencia de uso de la radiación (Bindraban, 1996) y se ha mencionado que la eficiencia de uso de la radiación se incrementaría si el nitrógeno está localizado en las hojas más iluminadas (Field, 1983) en la parte superior del canopeo. Sin embargo, no es conocido si la distribución del nitrógeno puede modificarse para incrementar la eficiencia de uso de la radiación (Dreccer *et al.*, 1998).

En lo referente a la mejora en la economía de nutrientes, la mayor parte de los estudios coinciden en que el mejoramiento no ha modificado consistentemente la cantidad de N y P absorbido por el cultivo (Slafer *et al.*, 1990), de manera que lo que se ha incrementado es el rendimiento producido por unidad de N absorbido, se ha mejorado la partición al grano de ambos nutrientes. Sin embargo, la absorción de N sería un carácter factible de ser modificado ya que existe variabilidad genética para el mismo y en el futuro esto será necesario, ya que no es fácil obtener futuras mejoras en el índice de cosecha de estos nutrientes considerando que se utilizan en componentes estructurales de órganos vegetativos, por lo que un incremento en la translocación hacia los granos durante el llenado no es factible (Calderini *et al.*, 1999). A pesar del mejoramiento en la partición de N y P, la concentración de ambos en el grano tendió a decrecer con los nuevos cultivares debido a los incrementos del rendimiento que causan una dilución de los nutrientes, lo que ocasiona una disminución de la calidad del grano. Sin embargo, la calidad de los granos puede también incrementarse seleccionado por una mejor composición de las proteínas (Canevara *et al.*, 1994).

Impacto en el rendimiento y sus componentes

En cuanto a los componentes de rendimiento, este está determinado por el número de granos. m^{-2} (NG) y el peso de los granos (PG). El NG es el principal componente del rendimiento y está determinado por el número de espigas. m^{-2} y el número de granos. $espiga^{-1}$, entre los que puede haber una relación negativa, indicando compensación entre ellos (Slafer *et al.*, 1996). El NG ha sido el componente que experimentó el mayor incremento a través del mejoramiento y generalmente está relacionado con el número de granos. $espiga^{-1}$ (Waddington *et al.*, 1986; Slafer & Andrade, 1993). El número de granos. $espiga^{-1}$ se determina durante la encañazón en que un porcentaje importante de flores sobrevive para producir flores fértiles en antesis (Kirby, 1988) y luego la mayor parte de ellas producirá granos. Algunos estudios investigando este proceso determinaron que las variedades de trigo modernas inician más primordios florales y poseen más flores fértiles por espiguilla, pero la mayor supervivencia de primordios florales es la diferencia más importante cuando se compararan cultivares antiguos y modernos. También se ha demostrado que el mayor número de granos por espiga en los cultivares actuales está asociado con una mayor acumulación de materia seca debido a una partición de asimilados hacia las espigas antes de antesis más eficiente (Siddique *et al.*, 1989), dando espigas de mayor peso (Slafer & Andrade, 1993). Esta materia seca se incrementó con la revolución verde, ya que los genes de enanismo aumentaron la partición a las espigas por restricción del crecimiento del tallo y es un carácter que puede continuar siendo objeto de selección.

Como se indicó, la altura de la planta no puede seguir reduciéndose sin afectar la biomasa (Allan & Pritchett, 1980; Miralles & Slafer, 1995), pero se puede reducir la longitud del pedúnculo de la espiga, que contribuiría a reducir la competencia, ya que crece rápidamente cuando se determina el número de granos. Asimismo, caracteres tales como ángulo, ancho, largo de hojas y área foliar están relacionados con el rendimiento (Liu *et al.*, 2018a, b).

Además, se puede reducir el macollaje ya que muchos macollos luego mueren y esto también permitiría una mejor distribución de asimilados hacia la espiga (Richards, 1996b). Dos caracteres que han tenido una importante presión de selección por parte de los mejoradores han sido la selección contra la esterilidad de flores y los granos chuzos o pequeños (Fisher & Zsögön, 2010). Reynolds (2009) menciona como uno de los factores para incrementar rendimientos, la disminución en la mortandad de flores para mantener un mejor balance entre la fuente y el destino.

Por otra parte, se puede incrementar la duración del período pre-antesis, que es el período en que se determina el número de granos manteniendo la fecha de antesis que ya está cercana al óptimo en la mayor parte de las zonas trigueras. Las fases a doble lomo y a espiguilla terminal son independientes y puede alargarse la segunda manteniendo o reduciendo la primera (Halloran & Pennel, 1982, Slafer & Rawson, 1994). Esta fase puede alargarse manipulando la sensibilidad al fotoperíodo (Allison & Daynard, 1976, Slafer & Rawson, 1995a) o a la temperatura (Slafer and Rawson, 1995b) y con este alargamiento se producirá una menor mortandad de flores y/o macollos (Slafer *et al.*, 1996). El contenido del nitrógeno de la espiga también puede dar una estimación de su capacidad para fijar granos (Abbate *et al.*, 1995).

El PG del trigo no ha sufrido incrementos importantes durante el siglo XX (Austin *et al.*, 1980). La variabilidad del PG puede deberse a diferentes causas, así la variación de la duración del crecimiento del grano es causada por la respuesta de la tasa de crecimiento a la temperatura y/o a la temperatura base (Marcellos & Single, 1972). Frecuentemente hay una relación negativa entre NG y PG (Pinthus & Millet, 1978; Slafer & Miralles, 1993; Sukumaran *et al.*, 2018) y los cultivares modernos usualmente tienen pesos de granos individuales menores que los antiguos por la incorporación de los genes Rht que incrementaron el NG (Slafer & Andrade, 1989). Hay evidencias de que cuando se produce una situación de estrés en el cultivo, las disminuciones en rendimiento se deben fundamentalmente a la disminución en NG y en muchos casos el sombreado o desfoliado ha producido poco impacto en el peso individual de granos (Slafer & Savin, 1994), lo que indicaría una limitación por destino durante el llenado de granos y que la fuente está en exceso. Sin embargo, las relaciones inversas entre NG y PG podrían significar que estas relaciones negativas representan un incremento en la limitación de la fuente durante el llenado del grano (Calderini *et al.*, 1999). No obstante, cuando se evalúa el peso de los granos basales de las espiguillas centrales no tienen una asociación con el NG, por lo que se plantean diferentes posibilidades: una de ellas es que esta relación negativa podría deberse a que al aumentar el NG disminuye la disponibilidad de asimilados por grano, de manera que hay competencia entre granos por recursos y el PG baja. Sin embargo, esto no coincide con el hecho de que el trigo esté más limitado por destino que por fuente (Rawson & Evans, 1971; Kruk *et al.*, 1997a), por lo que la explicación para esta relación negativa sería que el incremento en el NG conduciría a una mayor proporción de granos distales en las espiguillas o en posiciones apicales o basales de la espiga o en espigas de macollos secundarios que tienen menor peso potencial, por lo que disminuiría el PG aún con excesos en la disponibilidad de asimilados por grano (Slafer *et al.*, 1996, Calderini *et al.*, 1995, 1999).

En algunos genotipos con alto número de espiguillas no se han encontrado diferencias en el PG (Wolde *et al.*, 2019), lo que indica que se puede lograr un alto PG manteniendo el NG. Esto implica que la selección por un mayor PG puede ser efectiva para mejorar el rendimiento (Tschikunde *et al.* 2019). Asimismo, en estudios en que se ha modificado la relación fuente-destino en cultivares liberados en diferentes épocas (Kruk *et al.*, 1997b) se observó que los cultivares modernos responden más a las limitaciones de la fuente que los antiguos. Esto indicaría que el PG de los cultivares modernos está probablemente limitado por la fuente y el destino simultáneamente (Slafer & Savin, 1994). Serrago *et al.* (2013) determinaron que el trigo y la cebada solo estarían limitados por fuente bajo estreses severos en que el tamaño de grano se reduciría por la falta de asimilados disponibles para su llenado. Más recientemente Rivera Amado *et al.* (2020) indicaron que hubo variabilidad en la respuesta de 26 cultivares de trigo del CIMMYT cuando se realizaron tratamientos de raleo de espiguillas que fluctuaron entre ausencia de incremento de peso hasta un 28% de incremento, indicando variación desde limitaciones por destino hasta limitaciones por fuente o colimitación fuente/destino. La respuesta se incrementó linealmente en cultivares liberados desde 1966 hasta 2009, lo que indicó que los cultivares actuales de primavera con mayor potencial de rendimiento tuvieron una colimitación por fuente y destino, lo que puede atribuirse a un incremento en los destinos al incrementarse el

número de granos sin un consecuente aumento en la capacidad de la fuente postantesis. También realizaron tratamientos de sombreado y defoliación y observaron que hubo bajas reducciones en el PG en relación a los tratamientos control, indicando que la limitación por destino predomina en los cultivares con colimitación. Tanto el sombreado de los tallos y vainas de las hojas como la defoliación pre-antesis produjeron reducciones (Rivera Amado, 2020).

Cuando se realiza mejoramiento por rendimiento se pueden seleccionar componentes del rendimiento o caracteres relacionados con el mismo, uno de ellos es el coeficiente de fertilidad de la espiga (González *et al.*, 2011). El NG es el componente principal del rendimiento, que resulta crítico para alcanzar ganancias genéticas en rendimiento en trigo (García *et al.*, 2014) y puede considerarse como el producto del peso seco de la cantidad de espigas.m⁻² y el número de granos/unidad de peso seco de la espiga que es el coeficiente de fertilidad de la espiga (CFE). El NG es difícil de seleccionar en las primeras generaciones dado el escaso material y tiene además baja heredabilidad (Alonso *et al.*, 2018), en cambio el CFE es independiente del tamaño de la muestra (Abbate *et al.*, 2013) y tiene moderada heredabilidad por lo que puede seleccionarse en las primeras generaciones (Martino *et al.*, 2015). El CFE puede calcularse como la relación entre el número de granos.espiga⁻¹/peso de espiga no grano (raquis+gluma+glumelas+aristas) a la cosecha o puede determinarse como la relación entre el número de granos.espiga⁻¹ a la cosecha/ peso de espiga en antesis. El CFE ha sido propuesto como atributo para mejorar el número de granos y así el rendimiento potencial (Alonso *et al.*, 2018; Petrini *et al.*, 2020). Al considerar la utilidad del CFE como estrategia en programas de mejoramiento, hay que tener en cuenta posibles relaciones negativas con otros componentes del rendimiento, incluyendo el peso seco de las espigas en antesis y el peso de los granos. Si bien se han indicado relaciones negativas entre el CFE y el peso de los granos, en algunos trabajos se ha observado que son ligeras o no existen (Martino *et al.*, 2015; Gerard *et al.*, 2019). Alonso *et al.* (2018) analizaron los cambios en el rendimiento en grano luego de aplicar diferentes estrategias de selección y encontraron que las mayores respuestas del rendimiento en grano se lograron cuando se seleccionó por alto rendimiento y alto CFE.

Impacto en la resistencia a adversidades y la calidad

Con la incorporación de genes como el *Sr 31* y el *Sr 22*, se han obtenido mejoras en lo referente a roya del tallo, que ha permitido que se haya transformado en una enfermedad de menor importancia que en la década del 50. Sin embargo, tal como se señaló en el capítulo de enfermedades han aparecido nuevas razas en los últimos años. En roya anaranjada también se ha incorporado resistencia genética, en general de tipo completa, que implica la posibilidad de un rápido quiebre de la misma. En roya amarilla, se ha realizado escaso mejoramiento, dado que era una enfermedad limitada a zonas frescas, en la actualidad la aparición de nuevas razas hace necesario la obtención de cultivares con resistencia. En otras enfermedades como septoriosis que se incrementó con la incorporación del germoplasma mexicano, mancha amarilla y fusariosis hay alguna resistencia de tipo parcial, con variabilidad

entre genotipos. También se han desarrollado trigos resistentes a herbicidas (imidazolinonas) y existe en Argentina un trigo transgénico no comercializado aún (HB4) que es resistente a sequía y al herbicida glufosinato de amonio.

Si bien la calidad disminuyó con el incremento del rendimiento, es un objetivo del mejoramiento y se dispone de germoplasma perteneciente a tres grupos de calidad, en que el 1 corresponde a trigos correctores para panificación industrial, luego el 2 son trigos con más de 8 horas de fermentación y el grupo 3, son los de inferior calidad.

Otro hito en el mejoramiento fue la incorporación en el CIMMYT de la translocación 1B/1R, en que el brazo corto del cromosoma 1B del centeno se reemplazó por el brazo corto del 1R de centeno. En el germoplasma utilizado en Argentina, tanto los genes de enanismo como esta translocación están presentes. Esta translocación confirió al trigo resistencia a royas y oidios y también a algunos insectos (Zeller & Hsam, 1983). También confirió mayor rendimiento y adaptación (Rajaram & Braun, 2008), pero perjudicó la calidad de la masa, redujo el volumen y originó masas más pegajosas (Peña *et al.*, 1990), aunque según las combinaciones de gluteninas este efecto puede disminuirse (Gobaa *et al.*, 2008). Este efecto negativo se debió a la incorporación de secalinas en lugar de gliadinas y también a la pérdida de subunidades de glutenina de bajo peso molecular en el brazo corto del cromosoma 1B (Dhaliwal *et al.* 1988). Por otra parte, los estudios difieren en cuanto al efecto de esta translocación en el peso hectolítrico, peso de mil granos, espiguillas por espiga, altura de planta, contenido de proteína y dureza de grano (Nishio *et al.*, 2007; Gobaa *et al.*, 2008).

En Argentina y otros países otro hito importante que incrementó el rendimiento fue la incorporación en cultivo de trigos híbridos, que en Argentina sucedió en la década del 80 y cuyos rendimientos eran muy superiores a las variedades comerciales, aunque en algunos casos con inferior calidad. Sin embargo, este programa llevado a cabo por empresas no continuó debido entre otros factores, al alto costo de producción de la semilla híbrida. El trigo es una planta autógama y deben mejorarse previamente diversas características que favorezcan la fecundación cruzada en las líneas que constituyen el híbrido para disminuir los costos de producción. También en Argentina, en la década del 90 se introdujeron cultivares de germoplasma francés que incrementaron los rendimientos, aunque disminuyeron la calidad y la sanidad.

Caracteres fisiológicos en la mejora del cultivo

Además de los caracteres agronómicos, también hay caracteres fisiológicos que contribuyen a la mejora del rendimiento en trigo. La temperatura del canopeo es importante para incrementar el potencial de rendimiento (Gao *et al.*, 2017). Las plantas con canopeos con menor temperatura en la mitad del período de llenado de grano son más resistentes a la sequía y tienen más rendimiento en condiciones de limitantes de agua (Thapa *et al.*, 2018).

También el incremento en el contenido de clorofila en post-antesis está relacionado con el índice de cosecha, temperatura del canopeo, carbohidratos solubles y rendimiento en grano (Gao *et al.*, 2017). Asimismo, el “*stay green*” que está relacionado con el mantenimiento de la

clorofila es un objetivo para mantener la interceptación y utilización de la radiación e incrementar el rendimiento (Cossani & Reynolds, 2012).

El incremento en la fotosíntesis en algunos casos no ha mostrado asociación con rendimiento por su relación negativa con la superficie de la hoja u otras asociaciones, pero en otros casos ha sido efectiva (Watanabe *et al.*, 1994). Si bien las relaciones entre la fotosíntesis y el rendimiento no son consistentes, las ganancias genéticas en fotosíntesis post-antesis se han relacionado con el rendimiento (Zheng *et al.*, 2011). Fischer *et al.* (1998) también mencionó incrementos en rendimiento relacionados con conductancia estomática e incremento en la tasa fotosintética. Otros caracteres relacionados con la fotosíntesis como la tasa de transpiración, la conductancia estomática han sido mencionados en algunos casos como relacionados con la ganancia genética (Sayre & Rajaram, 1997). Reynolds (2009) mencionó el mejoramiento de la fotosíntesis a través de la variación natural en la enzima rubisco como una de las formas de incrementar considerablemente el rendimiento.

Los carbohidratos solubles en agua incrementan el rendimiento en grano (Gao *et al.*, 2017). También se han encontrado asociaciones entre la eficiencia del uso de la radiación y los carbohidratos solubles (Shearman *et al.*, 2005) indicando que la ganancia genética se produce por una mejora en la tasa de crecimiento debido al incremento en los carbohidratos solubles (Shearman *et al.*, 2005).

Asimismo, Reynolds *et al.* (2016) reportó los progresos realizados a través de caracteres fisiológicos en mejoramiento en el CIMMYT, indicando mejoras en mejoramiento para déficit de agua, con un 16% de incremento en rendimiento promedio y mayor biomasa para la mejor línea utilizada, considerando ensayos en múltiples ambientes. Para rendimiento en grano, indicó un 22% de incremento en rendimiento, también con mayores biomásas. Para estrés por altas temperaturas reportó un 8% de incremento en rendimiento y por estrés por alta temperatura y sequía un promedio de 13% de incremento.

Métodos de mejoramiento

Para lograr estos objetivos, suelen utilizarse los clásicos métodos de mejoramiento de autógamias, consistentes en cruzamientos y luego conducción a través del método genealógico (más utilizado), el masal genealógico y el masal hasta homocigosis, luego de lo cual se conducen ensayos comparativos. Para objetivos especiales tales como la incorporación de resistencia a enfermedades o caracteres de herencia simple que se encuentran solo en stocks iniciales en materiales no adaptados puede utilizarse la retrocruza, en que el donante contribuye en una menor proporción al desarrollo de la progenie que el progenitor recurrente. Para incorporar resistencia a varias razas de un determinado patógeno pueden utilizarse las multilíneas en que se incorpora en un progenitor inicial con buenas características agronómicas la resistencia a varias razas del patógeno, luego se conducen hasta homocigosis y se mezclan en proporciones variables.

Asimismo, existen métodos como los cruzamientos dialélicos y la selección recurrente, que permiten incorporar mayor variabilidad y romper grupos de ligamiento al cruzar numerosos progenitores y filiales segregantes, cruzamientos interespecíficos e intergenéricos. En algunos países se cultivan también trigos híbridos, que en Argentina tal como se indicó existieron en la década del 90, pero el programa que era sostenido por un criadero privado no continuó por el alto costo de producción de la semilla de dichos híbridos.

El éxito de los programas de mejoramiento depende en gran medida del material inicial. Una encuesta incluyendo mejoradores de 52 países demostró que los mejoradores utilizan predominantemente sus propias líneas avanzadas y cultivares inscriptos como progenitores para los cruzamientos especialmente para incrementar rendimiento; también líneas del CIMMYT y foráneas y una más baja proporción de "landraces" más usadas para resistencia a enfermedades (Rejesus *et al.*, 1996). Los caracteres más importantes como el rendimiento, calidad y en muchos casos resistencia a agentes bióticos son poligénicos, de herencia compleja y más difíciles de seleccionar que los caracteres simples.

También se realizan cruza entre el trigo con sus progenitores salvajes (*Aegilops* spp.) y con otros cereales. El desarrollo de genotipos en el futuro necesita incrementar la variabilidad genética, por lo que se necesitan nuevas estrategias en los bancos genéticos para explorar la variabilidad de progenitores silvestres y utilizarla en programas de mejoramiento (Bedo & Lang, 2015). También el desarrollo en etapas previas al mejoramiento "prebreeding" de cultivares y líneas adaptadas, germoplasma exótico, progenitores salvajes, genotipos mutantes y viejas.

En los últimos años también se han desarrollado nuevos métodos para mejorar la eficiencia del mejoramiento y reducir los tiempos de selección. Uno de los métodos que se ha introducido es la tecnología de líneas doble haploides que produce descendencia homocigota de la F₁ en un solo año y también puede ser utilizada para poblaciones de mapeo (Laurie & Bennett, 1988). También la utilización de marcadores moleculares que es una herramienta de importancia para acelerar la introgresión de genes en "backgrounds" adaptados y para piramidar genes de resistencia sin necesidad de que el patógeno esté presente o de características de calidad.

Se han transferido genes de *Agropyron elongatum* confiriendo resistencia a roya de la hoja, del tallo (Knott, 1968) y también tolerancia a salinidad (Chen *et al.*, 2004), incremento de biomasa y rendimiento (Reynolds *et al.*, 2001) y reducción de altura (Chen *et al.*, 2012). El gen *Lr 19* de importancia en la resistencia a roya de la hoja fue transferido de esta especie y se asoció a incrementos en rendimiento, biomasa y número de granos, como así también a partición de biomasa a la espiga en antesis y flores fértiles sin afectar el número de espigas (Reynolds *et al.*, 2001). Condicionó también mayores valores de eficiencia de uso de la radiación y fotosíntesis de la hoja bandera en el llenado.

También el gen *Sr 22* de resistencia a la nueva raza de roya del tallo *Ug 99* se encuentran en una translocación derivada de *Triticum boeoticum*, aunque se han desarrollado pocos cultivares dado el bajo rendimiento de las líneas que poseen este gen, pero se han desarrollado líneas que poseen una pequeña región del cromosoma 7A que porta ese gen, que pueden resultar efectivas (Olson *et al.*, 2010) para la liberación de cultivares resistentes a la raza *Ug 99*.

Varios otros genes de resistencia a roya han sido introducidos de *Aegilops* spp y *Agropyron* spp. (McIntosh, 2010).

Además de su resistencia a enfermedades *Triticum monococcum* y *T. dicoccoides* también son fuentes para ampliar la base genética de *T. aestivum* en proteínas (Garg *et al.*, 2009). También *Agropyron elongatum* aportó mejoras en las proteínas de reserva (Cao *et al.*, 2007).

Los trigos sintéticos son una herramienta importante para ampliar la base genética y seleccionar genotipos con nuevas propiedades agronómicas. Resultan de la cruce de *Triticum turgidum* ssp. *durum* con *Aegilops tauschii* y en la década del 90 muchos trigos hexaploides sintéticos fueron retrocruzados con líneas del CIMMYT y líneas elite. Estas líneas son muy utilizadas por los mejoradores por su alta resistencia a enfermedades, especialmente royas y en algunos casos alta calidad. Y también en varios casos han tenido mejor PG y rendimiento que el padre recurrente (del Blanco *et al.*, 2001). También proveen adaptación a altas temperaturas, sequía, salinidad, vuelco y desbalances de micronutrientes (Trethowan & Mujeeb-Kazi, 2008).

Referencias

- Abbate, P.E., Andrade, F.H. & Culot, J.P. (1995). The effects of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. *Journal of Agricultural Science*, 124, 351-360.
- Abbate, P., Pontaroli, A., Lázaro, L. & Gutheim, F. (2013). A method of screening for spike fertility in wheat. *Journal of Agricultural Science*, 151, 322— 330.
- Allan, R.E. & Pritchett, J.A. (1980). Registration of 16 lines of club wheat germplasm. *Crop Science*, 5, 5-8.
- Allison, J.C. & Daynard, T.B. (1976). Effect of photoperiod on development and number of spikelets of a temperature and some low-latitude wheats. *Annals of Applied Biology*, 83, 93-102.
- Alonso, M. P., Mirabella, N. E., Panelo, J. S., Cendoya, M. G. & Pontaroli, A. C. (2018). Selection for high spike fertility index increases genetic progress in grain yield and stability in bread wheat. *Euphytica*, 214:112.
- Araus, J.L., Reynolds, M.P. & Acevedo, E. (1993). Leaf posture, grain yield, growth, leaf structure and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Science*, 33, 1273-1279.
- Austin, R.B, Calderini, D.F., Dreccer, M.F. & Slafer, G.A. (1995). Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and latest trends. *Plant Breeding*, 14, 108-112.
- Morgan, C.L., Ford, M.A. & Blackwell, R.D. (1980). Contribution to grain yield from preanthesis assimilation in tall and dwarf barley phenotypes in two contrasting seasons. *Annals of Botany*, 45, 309-319.
- Bedó, Z., & Láng, L. (2015). *Wheat Breeding: Current Status and Bottlenecks. Alien Introgression in Wheat*, 77–101.
- Bindraban, P. (1996). Quantitative understanding of wheat growth and yield for identifying crop characteristics to further increase yield potential. En M.P.Reynolds, S. Rajaram & A. Mc Nab

- (Eds.) *increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers* (230-236) Mexico DF: CIMMYT.
- Calderini, D.F., Castillo, F.M., Arenas, A., Molero, G., Reynolds, M. Craze, M., Bowden, S., Milner, M., Wallington, E.J, Dowle, A., Gomez, L.D. & McQueen-Mason, S J. (2021). Overcoming the trade-off between grain weight and number in wheat by the ectopic expression of expansin in developing seeds *New Phytologist*, 230, 629-640.
- Calderini, D.F., Dreccer, M.F. & Slafer, G.A. (1995). Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and latest trends. *Plant Breeding*, 14, 108-112.
- Calderini, D.F., Dreccer, M.F. & Slafer, G.A. (1997). Consequences of plant breeding on biomass growth, radiation interception and radiation use efficiency in wheat. *Field Crops Research*, 52, 271-281.
- Calderini, D.F., Reynolds, M. & Slafer, G.A. (1999). Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. En E. Satorre & G. A. Slafer (Eds.) *Wheat Ecology and Physiology of Yield Determination* (351-377) New York: The Haworth Press.
- Canevara, M.G., Romani, M., Corbellini, M., Perenzin, M. & Borghi, B. (1994). Evolutionary trends in bred in Italy since 1990. *European Journal of Agronomy*, 3, 175-185. New York: The Harworth Press.
- Cao, S., Xu, H., Li, Z., Wang, X., Wang, D., Zhang, A., Jia, X. & Zhang, X. (2007). Identification and characterization of a novel *Ag. intermedium* HMW-GS gene from *T. aestivum* to *Ag. Intermedium* addition lines TAI-I series. *Journal of Cereal Science* 45:293–301.
- Connor, D.J. & Minguéz, M.I. (2012). Evolution not revolution of farming systems will best feed and green the world. *Global Food Security* 1, 106–113.
- Chen, S.Y., Xia, G.M., Quan, T.Y., Xiang, F.N., Jin, Y. & Chen, H.M. (2004). Introgression of salt-tolerance from somatic hybrids between common wheat and *Thinopyrum ponticum*. *Plant Science*, 167, 773–779.
- Chen, G, Zheng, Q, Bao, Y., Liu, S., Wang, H. & Li, X. (2012). Molecular cytogenetic identification of a novel dwarf wheat line with introgressed *Thinopyrum ponticum* chromatin. *Journal of Bioscience* 37,149–155.
- Cossani, C. M., & Reynolds, M. P. (2012). Physiological traits for improving heat tolerance in wheat. *Plant Physiology*, 160, 1710–1718.
- Del Blanco, I.A., Rajaram, S. & Kronstad, W.E. (2001). Agronomic potential of synthetic hexaploid wheat-derived populations. *Crop Science*, 41, 670–676.
- Dreccer, M.F., Slafer, G.A. & Rabbinge, R. (1998) Optimization of vertical distribution of canopy nitrogen: An alternative trait to increase yield potential in wheat. *Journal of Crop Production*, 1, 47.
- FAO, IFAD, UNICEF, WFP & WHO. (2019). The State of Food Security and Nutrition in the World Safeguarding against economic slowdowns and downturns. Rome, FAO. Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO. www.fao.org/3/ca5162en/ca5162en.pdf
- FAOSTAT, FAO (2021). Database. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Available at: <http://faostat.fao.org>

- Field, C. (1983). Allocating leaf nitrogen for the maximisation of carbon gain: Leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 56, 341-347.
- Fischer, T. & Zgöögön, A. (2010). Uso de caracteres morfofisiológicos para el mejoramiento del rendimiento en trigo. En: D.J. Miralles, L. Aguirrezábal, M.E., Otegui, B.C. Kruk & N. Izquierdo. (Eds.) *Avances en ecofisiología de cultivos de granos* (288-306) Buenos Aires: Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Gao, F., Ma, D., Yin, G., Rasheed, A., Dong, Y., Xiao, Y., et al (2017). Genetic progress in grain yield and physiological traits in Chinese wheat cultivars of southern Yellow and Huai Valley since 1950. *Crop Science* 57, 760–773.
- García, G. A., Serrago, R. A., González, F. G., Slafer, G. A., Reynolds, M. P. & Miralles, D. J. (2014). Wheat grain number: Identificación of favourable physiological traits in an-elite doubled haploid population. *Field Crops Research*, 168, 126-134.
- Garg, M., Tanaka, H., Ishikawa, N., Takata, K., Yanaka, M., Tsujimoto, H. (2009). *Agropyron elongatum* HMW-glutenins have a potential to improve wheat end-product quality through targeted chromosome introgression. *Journal of Cereal Science*, 50, 358–363.
- Gerard, G.S., Alqudah, A., Lohwasser, U., Börner, A. & Simón, M.R. (2019). Uncovering the genetic architecture of fruiting efficiency in bread wheat: A viable alternative to increase yield potential. *Crop Science*, 59, 1853–1869.
- Gobaa, S.; Brabant, C.; Kleijer, G. & Stamp, P. (2008). Effect of the 1BL.1RS translocation and of the *Glu-B3* variation on fifteen quality tests in a doubled haploid population of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Cereal Science* 48, 598-603.
- González, F. G., Terrile, I & Falcón, M. O. (2011). Spike fertility and duration of stem elongation as promising traits to improve potential grain number (and yield): Variation in modern Argentinean wheats. *Crop Science*, 51,1693-1702.
- Halloran, G.M. & Pennel, A.L. (1982). Duration and rate of development phases in wheat in two environments. *Annals of Botany*, 49, 115-121.
- Kirby, E.J.M. (1988) Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crop Research*, 18, 127-140.
- Knott DR (1968) Translocations involving *Triticum* chromosomes and *Agropyron* chromosomes carrying rust resistance. *Canadian Journal of Genetics & Cytology*, 10, 695–696.
- Kruk, B., Calderini, D.F. & Slafer, G.A. (1997a). Source-sink ratios in modern and old wheat cultivars. *Journal of Agricultural Science* 128,273-281.
- Kruk, B.C., Calderini, D.F. & Slafer, G.A. (1997b). Grain weight in wheat cultivars released from 1920 to 1990 as affected y post-anthesis defoliation. *Journal of Agricultural Science*, 128, 273-281.
- Laurie, D.A. & Bennett, M.D. (1988). The production of haploid wheat plants from wheat x maize crosses. *Theoretical and Applied Genetics*, 73, 393–397.
- Liu, K., Xu, H.& Liu, G. (2018). QTL mapping of flag leaf-related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 131, 839.

- McIntosh, R.A., Yamazaki, Y., Rogers, W.J., Morris, C.F. & Devos, K.M. (2010) Catalogue of gene symbols for wheat. Recuperado de <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp>
- Marcellos, H. & Single, W.C. (1972). The influence of cultivar, temperature, and photoperiod on post-flowering development of wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 23, 533-540.
- Martino, D. L., Abbate, P. E., Cendoya, M. G., Gutheim, F., Mirabella, N. & Pontaroli, A. C. (2015). Wheat spike fertility: inheritance and relationship with spike yield components in early generations. *Plant Breeding*, 134, 264-270.
- Miralles, D.J. & Slafer, G.A. (1995). Yield, biomass and yield components in dwarf, semidwarf and tall isogenic lines of spring wheat under recommended and late sowing dates. *Plant Breeding*, 114, 392-396.
- Motzo, R. & Giunta, F. (2007). The effect of breeding on the phenology of Italian durum wheats: From and races to modern cultivars. *European Journal of Agronomy* 26, 462–470.
- Nishio, Z., Takata, K., Ito, M., Tabiki, T., Ikeda, T. M., Fujita, Y., Maruyama-Funatsuki, W., Iriki, N. & Yamauchi, H. (2007). Small-scale bread-quality test performance heritability in bread wheat: influence of high molecular weight glutenin subunits and the 1BL.1RS translocation. *Crop Science*, 47, 1451-1458.
- Olson, E.L., Brown-Guedira, G., Marshall, D., Stack, E., Bowden, R.L., Jin, Y., Rouse, M. & Pumphrey, M.O. (2010). Development of wheat lines having a small introgressed segment carrying stem rust resistance gene *Sr22*. *Crop Science*, 50, 1823–1830.
- Passioura, J.B. (1983). Root and drought resistance. *Agriculture Water Management* 7, 265-280.
- Patrignani, A., Lollato, P.L., Ochsner, T.E., Godsey, C.B. & Edward, J.T. (2014). Yield gap and production gap of rainfed winter wheat in the southern Great Plains. *Agronomy Journal*, 106, 1329–1339.
- Peña, R. J., Amaya, A., Rajaram, S. & Mujeeb-kazi, A. (1990). Variation in quality characteristics associated with some spring 1B/1R translocation wheats. *Journal of Cereal Science*, 12, 105-112.
- Pretini, N., Terrile, I., Gazaba, L., Donaire, G.M., Arisnabarreta, S., Vanzetti, L. & González, F.G. (2020). A comprehensive study of spike fruiting efficiency in wheat. *Crop Science*, 60, 1441-1555.)
- Pinthus M.J. & Millet E. (1978). Interactions among number of spikelets, number of grains and grain weight in spikes of wheat (*Triticum-aestivum* L). *Annals of Botany*, 42, 839–848.
- Pugsley, A.T. (1983). The impact of plant physiology on Australian wheat breeding. *Euphytica*, 32, 743–748.
- Rajaram, S. R. & Braun, H. J. (2008). Wheat yield potential. En M.P. Reynolds, J. Pietragalla & H. Braun (Eds.). *International Symposium on Wheat Yield Potential: Challenges to International Wheat Breeding* (103-107). México D.F: CIMMYT.
- Rawson, H.M. & Evans, L.T. (1971). The contribution of stem reserves to grain development in a range of wheat cultivars of different height. *Australian Journal of Agricultural Research* 22, 851-86.

- Rejesus, R.M., van Ginkel, M. & Smale, M. (1996). Wheat breeders' perspectives on genetic diversity and gemplasm use: findings from an international survey. Wheat Special Report. No.40, 129-147 Mexico, D.F.: CIMMYT.
- Reynolds, M.P., Calderini, D.F., Condon, A.G. & Rajaram, S. (2001). Physiological basis of yield gains in wheat associated with the *Lr19* translocation from *Agropyron elongatum*. *Euphytica*, 119,137–141.
- Reynolds, M., Foulkes, J., Furbank, R., Griffiths, S., King, J., Murchie, E., Parry, M. & Slafer, G.A. (2012). Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environment*, 35,1799–1823.
- Reynolds, M. & Langridge, P. (2016). Physiological breeding. *Current Opinion in Plant Biology*, 31,162–171.
- Richards R.A. (1992). The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments I. Agromonic Characteristics. *Australian Journal of Agricultural Research*, 43, 517-523.
- Richards, R.A. (1996a). Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regulation*, 20, 157–166.
- Richards, R.A. (1996b). Increasing yield potential in wheat-source and sink limitations. En M.P. Reynolds, S. Rajaram & A. Mc Nab (Eds.) *Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers* (134-149) México DF: CIMMYT.
- Rivera Amado, C., Molero, G., Trujillo-Negrellos, E., Reynolds, M. & Foulkes, J. (2020). Estimating Organ Contribution to Grain Filling and Potential for Source Upregulation in Wheat Cultivars with a Contrasting Source–Sink Balance *Agronomy*, 10, 1527.
- Sayre, K. D., Rajaram, S., & Fischer, R. A. (1997). Yield potential progress in short wheats in northwest Mexico. *Crop Science*, 37, 36–42.
- Serrago, R., Alzueta, I., Savin, R. & Slafer, G.A. (2013). Understanding grain yield responses to source–sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments, *Field Crops Research*, 150, 42-51.
- Shearman, V. J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R. K. & Foulkes, M. J. (2005). Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science*, 45, 175–185.
- Shewry, P. R & Hey, S.J. (2015). The contribution of wheat to human diet and health. *Food Energy Security*, 4, 178– 202.
- Siddique, K.H.M., Kirby, E.J.M. & Perry, M.W. (1989). Ear to stem ratio in old and modern, tall and semi-dwarf wheats in a Mediterranean environment. *Plant and Soil*, 121, 89-98.
- Sinha, S.K. & Aggarwal, P.K. (1980) Physiological basis of achieving the productivity potential of wheat in India. *Indian Journal of Genetics & Plant Breeding*, 40,375–384.
- Slafer, G.A. (1989). Differences in phasic development rate amongst wheat cultivars independent of responses to photoperiod and vernalization. A viewpoint of the intrinsic earliness hypothesis. *Journal of Agricultural Science*, 126, 403-419.
- Slafer, G.A. & Andrade, F.A. (1989). Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) yield in Argentina. *Field Crops Research*, 21, 289-296.
- Slafer, G.A., Andrade, F.H. & Feingold, E.H. (1990). Genetic improvement of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in Argentina: Relationships between nitrogen and dry matter. *Euphytica*, 50, 63-71.

- 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 Research*, 31, 351-367.
- Slafer, G.A. & Miralles, D.J. (1993). Fruiting efficiency in three bread wheat (*Triticum aestivum*) cultivars released at different eras. Number of grains per spike and grain weight. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 170, 251–260.
- Slafer, G.A. & Savin, R. (1994). Grain mass change in a semi-dwarf and a standard-height wheat cultivar under different sink-source relationships. *Field Crops Research*, 37, 39-49.
- Slafer, G.A., Satorre, E.H. & Andrade, F.H. (1994). Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. En G.A. Slafer (Ed.) *Genetic improvement of Fields Crops* (1-68). New York: Marcel Dekker.
- Slafer, G.A. & Rawson, H.M. (1995a). Development in wheat as affected by timing and length of exposure to long photoperiod. *Journal of Experimental Botany*, 46, 1877-1886.
- Slafer, G.A. & Rawson, H.M. (1995b). Base and optimum temperature vary with genotype and stage of development in wheat. *Plant, Cell and Environment* 18, 671-679.
- Slafer, G.A., Calderini, D.F. & Miralles, D.J. (1996). Yield components and compensation in wheat: Opportunities for further increasing yield potential. En P.Reynolds, S. Rajaram & A. Mc Nab (Eds.) *Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers* (230-236) Mexico DF: CIMMYT.
- Slafer, G.A., Araus, J.L. & Richards, R.A. (1999). Physiological traits that increases the yield potential of wheat En E. Satorre & G.A. Slafer (Eds.) *Wheat: ecology and physiology of yield determination* (379-414). New York, London: Oxford Food Product Press. The Haworth Press Inc.
- Sukumaran, S., Lopes, M., Dreisigacker, S., & Reynolds, M. (2018). Genetic analysis of multi-environmental spring wheat trials identifies genomic regions for locus-specific trade-offs for grain weight and grain number. *Theoretical and Applied Genetics*, 131, 985-998.
- Thapa, S., Jessup, K. E., Pradhan, G. P., Rudd, J. C., Liu, S., Mahan, J. R., et al. (2018). Canopy temperature depression at grain filling correlates to winter wheat yield in the U.S. *South. High Plains. Field Crops Research*, 217, 11–19.
- Trethowan, R.M. & Mujeeb-Kazi, A. (2008). Novel germplasm resources for improving environmental stress tolerance of hexaploid wheat. *Crop Science*, 48,1255–1265.
- Tshikunde, M. T., Mashilo, J., Shimelis, H. & Odindo, A. (2019). Agronomic and Physiological Traits, and Associated Quantitative Trait Loci (QTL) Affecting Yield Response in Wheat (*Triticum aestivum* L.): A Review *Frontiers in Plant Science*, 10, 1428.
- Waddington, S.R., Ranson, J.K., Osmanzai, M. & Saunders, D.A. (1986). Improvement in the yield potential of bread wheat adapted to northwest Mexico. *Crop Science*, 26, 698-703
- Watanabe, N., Evans, J.R. & Chow, W.S. (1994). Changes in the photosynthetic properties of Australian wheat cultivars over the last century. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21, 169-183.
- Wolde, G.M., Mascher, M. & Schnurbusch, T. (2019). Genetic modification of spikelet arrangement in wheat increases grain number without significantly affecting grain weight. *Molecular Genetics and Genomics*, 294, 457-468.

- Zeller, F. J. & Hsam, S. L. K. (1983). Broadening the genetic variability of cultivated wheat by utilizing rye chromatin. En Sakamoto (Ed.) *Proceedings of the 6th. International Wheat Genetics Symposium*. Kyoto University, Kyoto. 161-173.
- Zheng, T. C., Zhang, X. K., Yina, G. H., Wang, L. N., Hana, Y. L., Chen, L., et al. (2011). Genetic gains in grain yield, net photosynthesis and stomatal conductance achieved in Henan Province of China between 1981 and 2008. *Field Crops Research*, 122, 225–233.