

**Influencia del hábito de crecimiento sobre el comportamiento
agronómico y fisiológico del Triticale Hexaploide (*Xtriticosecale*, Wittmack)**

SANTIVERI MORATA, Paquita

I S B N: 84-89727-64-3
Depósito Legal: S. 54-98

Servei de Publicacions
Universitat de Lleida

BIBLIOTECA VIRTUAL



TESITEX, S.L.
c/. Melchor Cano, 15
Télf. 923 - 25 51 15
Fax 923 - 25 87 03
37007 SALAMANCA

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN

INTRODUCCIÓN GENERAL

CAPÍTULO I. DISEÑO EXPERIMENTAL

I.1 LOCALIZACIÓN Y DESCRIPCIÓN DE LOS ENSAYOS

I.2 MATERIAL VEGETAL. DISEÑO EXPERIMENTAL

I.2.1 Colección de triticales

I.2.2 Ensayos de modificación de la relación fuente-sumidero

I.2.3 Parcelas de observación

I.3 TRATAMIENTO ESTADÍSTICO

CAPÍTULO II. ANÁLISIS DEL DESARROLLO

II.1 INTRODUCCIÓN

II.1.1 FACTORES QUE INFLUYEN EN EL DESARROLLO

II.1.1.1 Temperatura

II.1.1.2 Fotoperíodo

II.1.1.3 Interacción entre fotoperíodo y temperatura

II.1.2 TASA DE APARICIÓN FOLIAR Y FILOCRONO

II.1.3 DESARROLLO: ESCALAS UTILIZABLES EN MODELOS DE SIMULACIÓN

II.1.4 FUNDAMENTOS DE LA SIMULACIÓN DEL DESARROLLO

II.1.5 OBJETIVOS

II.2 MATERIALES Y MÉTODOS

II.2.1 MATERIAL VEGETAL

II.2.2 DESARROLLO FENOLÓGICO

II.2.3 TASA DE APARICIÓN FOLIAR. DETERMINACIÓN DE LOS VALORES BASE

II.2.3.1 Fotoperíodo y temperatura base

II.2.3.2 Tasa de aparición foliar

II.2.4 DESARROLLO Y VALIDACIÓN DE LOS PARÁMETROS BÁSICOS PARA UN MODELO DE SIMULACIÓN DETERMINÍSTICO

II.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

II.3.1 CICLO. COMPROBACIÓN DEL HÁBITO DE CRECIMIENTO

II.3.2 TASA DE APARICIÓN FOLIAR EN FUNCIÓN DEL TIEMPO TÉRMICO, LUMÍNICO, FOTOTÉRMICO Y TERMOLUMÍNICO. NÚMERO DE HOJAS EN EL TALLO PRINCIPAL

II.3.2.1 Temperatura y fotoperíodo base

II.3.2.2 Tasa de aparición foliar y número de hojas en el tallo principal

II.3.3 MODELO DE SIMULACIÓN DE DESARROLLO PARA TRITICALE. PARÁMETROS BÁSICOS

II.4 CONCLUSIONES

II.5 BIBLIOGRAFÍA

CAPÍTULO III. RELACIONES HÍDRICAS EN LA HOJA BANDERA

III.1 INTRODUCCIÓN

III.1.1 EFECTOS DEL DÉFICIT HÍDRICO SOBRE LA PLANTA

III.1.2 ESTATUS HÍDRICO DEL CULTIVO

III.1.2.1 Potencial hídrico

III.1.2.2 Contenido inicial y contenido relativo de agua

III.1.3 MEJORA ANALÍTICA

III.1.4 AJUSTE OSMÓTICO: RELACIÓN CON RESISTENCIA A LA SEQUÍA

III.1.5 CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA

III.1.6 DISCRIMINACIÓN ISOTÓPICA ^{13}C / ^{12}C : FUNDAMENTO Y APLICACIÓN

III.1.7 OBJETIVOS

III.2 MATERIALES Y MÉTODOS

III.2.1 MATERIAL VEGETAL

III.2.2 ESTATUS HÍDRICO

III.2.2.1 Potencial hídrico

III.2.2.2 Contenido inicial y contenido relativo de agua

<u>III.2.2.3 Curvas presión-volumen</u>	
<u>III.2.3 CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA</u>	
<u>III.2.4 DISCRIMINACIÓN ISOTÓPICA</u>	
<u>III.2.5 RENDIMIENTO</u>	
<u>III.2.6 TRATAMIENTO ESTADÍSTICO</u>	
<u>III.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	
<u>III.3.1 ESTATUS HÍDRICO</u>	
<u>III.3.1.1 Potencial hídrico</u>	
<u>III.3.1.2 Contenido inicial y contenido relativo de agua</u>	
<u>III.3.1.3 Relación entre potencial y contenido relativo de agua: estimación del ajuste osmótico</u>	
<u>III.3.2 CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA</u>	
<u>III.3.3 DISCRIMINACIÓN ISOTÓPICA ¹³C ¹²C</u>	
<u>III.4 CONCLUSIONES</u>	
<u>III.5 BIBLIOGRAFÍA</u>	
<u>CAPÍTULO IV. EVOLUCIÓN DEL CRECIMIENTO DEL GRANO</u>	
<u>IV.1 INTRODUCCIÓN</u>	
<u>IV.1.1 TASA DE LLENADO DEL GRANO Y DURACIÓN DEL PERÍODO DE LLENADO</u>	
<u>IV.1.2 TRANSLOCACIÓN DE ASIMILADOS HACIA EL GRANO</u>	
<u>IV.1.3 MODIFICACIÓN DE LA RELACIÓN FUENTE-SUMIDERO</u>	
<u>IV.1.4 OBJETIVOS</u>	
<u>IV.2 MATERIALES Y MÉTODOS</u>	
<u>IV.2.1 MATERIAL VEGETAL</u>	
<u>IV.2.1.1 Variabilidad existente en el cultivo</u>	
<u>IV.2.1.2 Modificación de la relación fuente-sumidero</u>	
<u>IV.2.2 VARIABILIDAD EXISTENTE EN EL CULTIVO</u>	
<u>IV.2.2.1 Determinación del peso máximo del grano, tasa de duración del llenado</u>	
<u>IV.2.2.2 Translocación de asimilados</u>	
<u>IV.2.2.3 Rendimiento</u>	
<u>IV.2.3 MODIFICACIONES DE LA RELACIÓN FUENTE-SUMIDERO</u>	
<u>IV.2.3.1 Reducción de la fuente: aplicación de desecantes</u>	
<u>IV.2.3.2 Reducción del sumidero: disminución del número de granos en la espiga</u>	
<u>IV.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	
<u>IV.3.1 VARIABILIDAD EXISTENTE EN EL CULTIVO</u>	
<u>IV.3.1.1 Peso máximo del grano, tasa y duración del llenado</u>	
<u>IV.3.1.2 Translocación de asimilados</u>	
<u>IV.3.2 MODIFICACIÓN DE LA RELACIÓN FUENTE-SUMIDERO</u>	
<u>IV.3.2.1 Disminución de la fuente: aplicación de desecantes artificiales</u>	
<u>IV.3.2.2 Disminución del sumidero: reducción del número de granos en la espiga</u>	
<u>IV.4 CONCLUSIONES</u>	
<u>IV.5 BIBLIOGRAFÍA</u>	
<u>CAPÍTULO V. CRECIMIENTO Y PRODUCTIVIDAD</u>	
<u>V.1 INTRODUCCIÓN</u>	
<u>V.1.1 CRECIMIENTO</u>	
<u>V.1.2 RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES</u>	
<u>V.1.2.1 Número de espigas por unidad de superficie</u>	
<u>V.1.2.2 Número de granos por espiga</u>	
<u>V.1.2.3 Peso unitario del grano</u>	
<u>V.1.3 OBJETIVOS</u>	
<u>V.2 MATERIALES Y MÉTODOS</u>	
<u>V.2.1 MATERIAL VEGETAL</u>	
<u>V.2.2 PESO SECO DEL CULTIVO</u>	
<u>V.2.3 ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR E ÍNDICE DE ÁREA VERDE</u>	
<u>V.2.4 DURACIÓN DEL ÁREA FOLIAR Y DEL ÁREA VERDE EN POST-ANTESIS</u>	
<u>V.2.5 COMPONENTES DEL RENDIMIENTO. ÍNDICE DE COSECHA</u>	
<u>V.2.6 RENDIMIENTO E INTERACCIÓN GENOTIPO*AMBIENTE. MODELO</u>	

AMMI

V.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

V.3.1 PESO SECO DEL CULTIVO

V.3.2 ÍNDICE DE ÁREA VERDE (GAI) E ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR (LAI)

V.3.3 DURACIÓN DEL ÁREA FOLIAR Y DEL ÁREA VERDE EN POST-ANTESIS

V.3.4 COMPONENTES DEL RENDIMIENTO E ÍNDICE DE COSECHA

V.3.5 RENDIMIENTO. INTERACCIÓN GENOTIPO*AMBIENTE

V.4 CONCLUSIONES

V.5 BIBLIOGRAFÍA

VI. DISCUSIÓN GENERAL

VII. CONCLUSIONES GENERALES

VIII. BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOTECA VIRTUAL



BIBLIOTECA VIRTUAL



A José M^a y Paca

Quiero dar las gracias a todas las personas y entidades que, de alguna manera, han contribuido en la realización de esta tesis. Entre ellas, me gustaría destacar el apoyo del CIDALL, por haber prestado los medios necesarios para el desarrollo del trabajo experimental, y, como no, al personal de la Unitat de Conreus del IRTA, Toni López, Maria Bagà, Jesús Del Campo, Andrea Lopez y Rosa Mestres. También quisiera mencionar a Mireia Paniello y Lucía Mariotti por su ayuda en el laboratorio. Agradezco, de forma especial, la gran colaboración que he recibido de Toñi Bosch y Silvia Vilà, porque siempre se han ofrecido a ayudarme.

Mis compañeros, Marian Moralejo, Antonio Michelena, Roser Xandri, Dolors Bosch, Miquel Solé así como otras personas que he conocido durante estos años, como el Dr Jorge Mariotti, el Dr Josep Lluís Araus, Ana Febrero y Jordi Bort entre otros han compartido conmigo muchos ratos amenos, los cuales quiero agradecer. También quisiera dar gracias, de forma especial a Maria Navarro y a Jordi Voltas, porque con su compañía han conseguido transformar el trabajo en un entretenimiento. Quisiera citar, especialmente a mi amiga, Rosa Rigal quien no ha dudado en ayudarme y animarme cuando lo he necesitado.

Siempre es bueno recordar con cariño el apoyo de mi familia, sobre todo de mi padre. Lo que más les agradezco es que siempre han demostrado su confianza en mí.

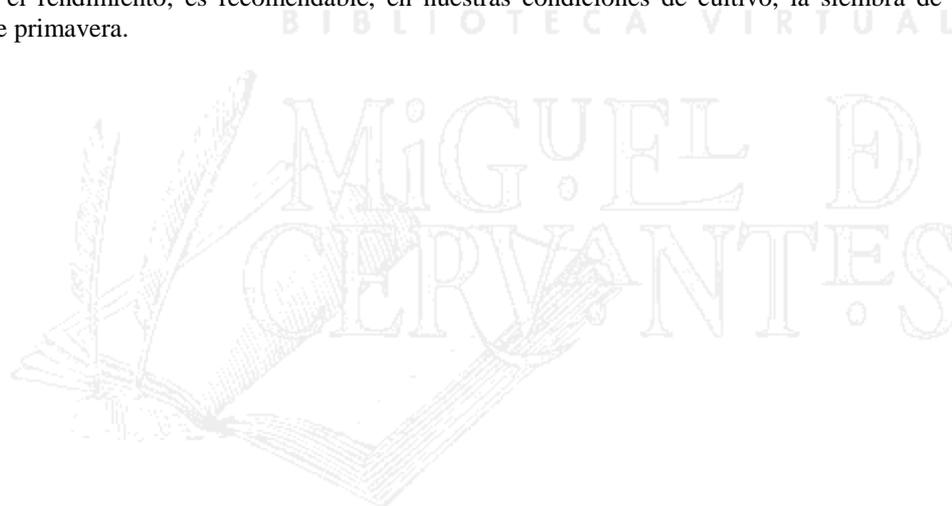
Por último, quiero agradecer al Dr Ignacio Romagosa y a la Dra Conxita Royo porque, además de sus sugerencias y dirección, han sido ellos quienes, con su optimismo y buen humor, más me han animado.

RESUMEN

El triticale, primer cereal creado por el hombre, es un cultivo desarrollado, fundamentalmente, en la segunda mitad de este siglo. En nuestro país, la mayoría de variedades registradas se han obtenido a partir de germoplasma procedente de CIMMYT. El fondo genético es reducido, por lo que la mejora de esta especie necesita la búsqueda de nuevas fuentes de variabilidad. En esta tesis, se evalúa el comportamiento de líneas procedentes de CIMMYT, de ciclo de primavera e insensibilidad al fotoperíodo, y de genotipos procedentes de Centro Europa, con el propósito de conocer los recursos genéticos disponibles en esta especie. También se pretende valorar las características agronómicas y fisiológicas asociadas a cada tipo de ciclo.

El comportamiento agronómico y fisiológico de un conjunto de genotipos de triticale con distinto ciclo se evaluó durante las campañas 1989/90, 1990/91 y 1991/92 en ensayos sembrados, simultáneamente, en dos localidades de la provincia de Lleida: Gimenezells (Comarca del Segrià) y Palau d'Anglesola (Comarca de l'Urgell). Se estudiaron variables relacionadas con el desarrollo fenológico, las relaciones hídricas en hoja bandera, el crecimiento del grano, la producción de biomasa y el rendimiento.

Los resultados obtenidos permiten indicar que la mayor parte de la variabilidad genotípica detectada para los caracteres estudiados está asociada al tipo de ciclo. La fecha de antesis parece ser, en último término, la responsable de la diferencia de comportamiento entre triticales con distinto hábito de crecimiento. La precocidad de los genotipos de primavera permite un escape del estrés terminal. Por contra, en los genotipos de invierno, cuya floración tiene lugar a finales de mayo, las altas temperaturas de final de la primavera suponen una reducción del período de llenado, reflejándose este hecho en una menor producción de grano. Por ello, para optimizar el rendimiento, es recomendable, en nuestras condiciones de cultivo, la siembra de variedades de triticale de primavera.



INTRODUCCIÓN GENERAL

Las primeras plantas de triticale sintetizadas por el hombre datan de 1876, cuando Alexander Stephen Wilson obtuvo un híbrido interespecífico usando polen de centeno para polinizar flores de trigo. El interés de esta nueva especie fue, durante muchos años, meramente botánico, hasta que el descubrimiento de la colchicina y el desarrollo de la técnica de cultivo de embriones permitió superar, parcialmente, los problemas de esterilidad asociados a su origen híbrido. A partir de los años 50 los objetivos en el estudio de esta planta dejaron de ser descriptivos y se centraron en la aptitud agronómica de este nuevo cereal (National Research Council 1989).

En España, el profesor Enrique Sánchez-Monge Parellada fue uno de los investigadores pioneros a nivel mundial en la introducción y mejora del triticale y, en concreto, del triticale hexaploide, sintetizado a partir de trigo duro y centeno. Gracias a su esfuerzo continuado durante más de veinte años, se consiguió registrar la primera variedad de este nuevo cultivo en 1969, denominada Cachirulo (Royo 1992).

Sin embargo, el impulso que propició la mejora genética de esta especie fue la obtención del genotipo Armadillo por CIMMYT. Un polen de trigo procedente de una parcela vecina polinizó, de forma casual, una planta de triticale degenerada, relativamente alta y estéril (Borlaug 1969, en National Research Council 1989). Dos años después, las plantas descendientes manifestaban una serie de caracteres muy favorables tales como insensibilidad al fotoperíodo, menor altura, precocidad en la maduración, mayor peso específico del grano, buena calidad nutritiva y, lo que es más importante, carecía de los problemas de esterilidad que habían frenado el desarrollo de nuevos triticales. A partir de 1970, la síntesis de líneas de triticale hexaploide aumentó en número y en calidad agronómica, especialmente por la incorporación del Armadillo en su pedigree (National Research Council 1989). Por ello, aunque los incrementos en la producción y la mejora de la adaptabilidad han sido elevados, la variabilidad genética en el material derivado de líneas procedentes de CIMMYT ha quedado muy reducida.

Aunque CIMMYT es el organismo internacional que más ha contribuido a la difusión y la mejora del triticale hexaploide, no hay que desestimar los programas desarrollados por los países de Centro Europa, cuyos objetivos difieren considerablemente de los de programas mexicanos. Mientras que éste ha sintetizado, mayoritariamente, triticales hexaploides de primavera, con insensibilidad al fotoperíodo, alta producción y adaptabilidad, en Centro Europa se persigue la obtención de genotipos de invierno con elevada resistencia al frío (National Research Council 1989).

En España, en la actualidad, existen unas 80.000 ha destinadas al cultivo del triticale (Royo 1992). Los agricultores disponen de 16 variedades registradas, de las cuales, un elevado número poseen en su pedigree germoplasma procedente de CIMMYT (Royo 1992, comunicación personal). El fondo genético del material centroeuropeo de invierno puede significar, por consiguiente, una importante fuente de variabilidad en nuestros programas de mejora. Por todo ello, se planteó la presente tesis con una serie de objetivos generales que pueden resumirse en:

- 1.- Evaluar comparativamente material de primavera y de invierno para obtener una idea aproximada del acervo genético de esta especie.
- 2.- Profundizar en el comportamiento agronómico del triticale en función del hábito de crecimiento.
- 3.- Valorar que características fenológicas y fisiológicas pueden contribuir a optimizar la producción en nuestros sistemas de cultivo.

Para ello, este trabajo se ha estructurado en cinco capítulos independientes. En el primero de ellos, el diseño experimental, se describen los distintos ensayos utilizados en la evaluación del comportamiento del triticale hexaploide. El resto se han tratado como monografías individuales, incluyendo una introducción, materiales y métodos, resultados y discusión, conclusiones y bibliografía. Así pues, en el capítulo II, se pasa a profundizar en la influencia del ambiente en el desarrollo fenológico. En el capítulo III se estudian las relaciones hídricas en la hoja bandera como posibles indicadores de tolerancia a la sequía. El crecimiento del grano constituye el eje central del capítulo IV. Finalmente, en el capítulo V, se analiza el crecimiento del cultivo y su relación con la productividad. Por último, en la discusión general se intentan relacionar los caracteres analizados en los distintos capítulos con el rendimiento, permitiendo extraer las conclusiones generales sobre la **influencia del hábito de crecimiento en el comportamiento agronómico y fisiológico del triticale hexaploide**.

CAPÍTULO I. DISEÑO EXPERIMENTAL

I.1 LOCALIZACIÓN Y DESCRIPCIÓN DE LOS ENSAYOS

El comportamiento agronómico y fisiológico de un conjunto de genotipos de triticale hexaploide se evaluó durante las campañas 1989/90, 1990/91 y 1991/92 en ensayos sembrados, simultáneamente, en dos localidades de la provincia de Lleida: Gimènells, en la comarca del Segrià (latitud 41° 37'N, longitud 0° 25'E) y Palau d'Anglesola, en la comarca del Pla d'Urgell (latitud 41° 39'N, longitud 0° 51'E).

[Figura 1-1](#)

En Gimènells, el suelo del campo experimental poseía textura franca, elevada presencia de elementos gruesos y un horizonte petrocálcico a 90 cm de la superficie. La Secció de Sòls i Fertilitzants de la Generalitat de Catalunya lo clasificó como Xerollic Paleothird (orden Aridisol), franco, mezclado, méxico, superficial (SSS 1975, 1987; Boixadera 1992, comunicación personal). La finca presentaba posibilidades de riego, aunque durante los tres años de experimentación no se realizó ningún aporte de agua adicional al cultivo. Sin embargo, la elevada fertilidad de los suelos se reflejó en unos rendimientos superiores a los típicos de secano.

Las características de la finca del Palau correspondían a un suelo de regadío: textura limosa, profundo, saturado de agua dentro de los 1,5 m superficiales en alguna época del año. Se clasificó, por la Secció de Sòls i Fertilitzants de la Generalitat de Catalunya, como Aquic Xerofluvent (orden Entisol), limoso fino, mezclado (calcárea), méxico (SSS 1975, 1987; Boixadera 1992, comunicación personal). En esta localidad, se suministraron riegos puntuales de 50 mm por inundación: uno en la campaña 1989/90, tres en 1990/91 y uno en 1991/92 (para más información consultar [Tabla 1-4](#)).

Respecto al clima de la zona, ambas localidades presentan las características térmicas típicas de ambientes Mediterráneo: inviernos fríos, riesgo de heladas tardías y temperaturas máximas en verano. En nuestro caso, los datos climáticos fueron suministrados, en Gimènells, por un observatorio situado en la propia finca experimental que proporciona únicamente las temperaturas máxima y mínima y la pluviometría. En Palau d'Anglesola existe una estación automatizada cercana a los campos experimentales. En la [Figura 1-2](#) se presenta la evolución térmica en cada una de las localidades para las tres campañas. En ella se puede apreciar claramente cómo los meses más fríos corresponden a Diciembre y Enero, siendo Julio y Agosto los más cálidos.

El régimen térmico de cada campaña puede analizarse con más detalle a partir de los resúmenes mensuales de temperaturas presentados en la [Tabla 1-1](#) y [Tabla 1-2](#). Durante la campaña 89/90 se observa cómo las temperaturas máximas y mínimas del mes de febrero fueron mucho más elevadas, lo cual, evidentemente, puede influir en el desarrollo vegetativo del cultivo. Las temperaturas medias durante el ciclo 90/91 presentaron valores próximos a los del año medio. Por último, en la campaña 91/92 incidieron temperaturas inferiores a lo normal desde finales de mayo a finales de junio, si bien, la primera quincena del mes de mayo fue muy calurosa. Por ello, la temperatura media en mayo presentó valores normales mientras que en junio fue ligeramente inferior a lo normal.

Respecto a la pluviometría media, en nuestras condiciones, suele oscilar alrededor de 350 mm anuales, repartida, principalmente, en otoño y en primavera. En la [Figura 1-3](#) se observa la distribución de la precipitación en cada localidad y en los tres años de experimentación. En todos ellos, se aprecia, en general, una evolución similar a la descrita. Sin embargo, es necesario señalar los aspectos más importantes para cada campaña y localidad. Así, en todos los ensayos el aporte hídrico (por precipitación) hasta finales de junio fue superior a los 150 mm, si bien, la distribución fue diferencial en cada uno de ellos. Durante la campaña 1989/90 las lluvias fueron especialmente importantes a partir del quince de abril, con pluviometría reducida durante el período vegetativo. En el ciclo 90/91 la situación fue inversa, las lluvias incidieron en las primeras fases del cultivo. Sin embargo, dado que en Palau se realizaron tres riegos de 50 mm a partir del 13 de abril, solamente en Gimènells incidió cierto estrés hídrico terminal. Por último, en la campaña 91/92 las lluvias fueron abundantes en el otoño y, de forma especial, durante el mes de junio, por lo que en este caso el llenado del grano no se vio limitado por carencia de agua.

Campaña	89-90				90-91				91-92			
Mes	Tmax	Tmin	Tmed	Plv	Tmax	Tmin	Tmed	Plv	Tmax	Tmin	Tmed	Plv
Octubre	21.7	9.6	15.6	3.0	21.3	10.1	15.5	24.6	18.7	7.7	13.2	34.9
Noviembre	15.9	8.7	12.3	66.0	9.3	1.3	5.3	12.2	12.9	3.9	8.4	32.0
Diciembre	12.1	6.3	9.2	8.2	5.8	-1.0	2.4	13.5	8.7	3.7	6.2	26.6
Enero	7.5	2.5	5.0	8.5	8.9	0.3	4.5	12.8	3.7	-0.6	1.5	37.7
Febrero	16.7	5.6	11.2	3.9	12.0	1.6	6.8	6.5	10.2	0.5	5.3	5.7
Marzo	18.5	4.5	11.5	-	16.3	7.5	11.9	82.7	16.2	4.5	10.3	7.7
Abril	18.6	6.1	12.3	15.0	18.1	5.3	11.7	10.0	21.3	6.9	14.1	20.6
Mayo	25.6	11.9	18.7	55.8	22.5	8.5	15.5	9.0	24.8	12.1	18.4	101.7
Junio	27.7	15.7	21.7	75.0	28.7	14.7	21.7	5.4	23.5	15.5	19.5	77.7
Julio	32.5	18.1	25.8	4.4	33.8	16.7	25.2	-	31.8	17.7	24.7	15.0
Agosto	32.9	17.5	25.2	12.1	35.2	18.3	26.7	12.9	-	-	-	-
Septiembre	28.5	20.1	24.3	39.8	29.5	15.8	22.6	27.2	-	-	-	-
Total ciclo				149.7				148.5				324.7
Total				291.7				216.8				359.6

Tabla 1-1. Resumen de la temperatura media mensual y de la pluviometría total para cada campaña en Gimennells (Comarca del Segrià)

Campaña		89-90			90-91				91-92			
Mes	Tmax	Tmin	Tmed	Plv	Tmax	Tmin	Tmed	Plv	Tmax	Tmin	Tmed	Plv
Octubre	21.9	7.3	14.6	14.1	21.4	10.2	15.8	66.0	19.1	5.9	12.5	44.1
Noviembre	16.9	7.1	12.0	87.6	14.5	4.5	8.5	11.0	13.9	2.5	8.2	53.4
Diciembre	13.7	4.9	9.3	8.6	6.9	0.9	3.9	14.2	10.2	2.5	6.3	15.5
Enero	8.4	2.1	5.2	10.6	9.8	-0.6	4.5	18.6	7.4	0.7	4.0	13.2
Febrero	17.2	3.3	10.3	2.2	12.9	-0.1	6.3	13.3	10.0	-2.1	4.0	6.0
Marzo	19.3	2.5	10.9	3.8	17.3	6.3	11.8	93.5	16.0	1.8	8.9	13.2
Abril	19.2	5.0	12.1	22.0	18.8	4.2	11.5	12.0	21.2	4.7	12.9	22.4
Mayo	25.6	10.8	18.2	64.0	22.8	7.5	15.2	31.5	24.8	10.9	17.8	
											129.3	
Junio	28.0	14.9	21.5	54.8	28.7	12.8	20.7	9.2	23.4	11.5	17.4	77.1
Julio	33.4	16.3	24.8	7.7	33.8	16.5	25.1	1.6	31.1	15.4	23.2	14.8
Agosto	33.9	17.5	25.7	12.2	35.2	18.2	26.7	12.9	-	-	-	-
Septiembre	28.7	15.5	22.1	35.3	29.5	15.8	22.6	27.2	-	-	-	-
Total ciclo				157.4				178.1				261.2
Total				322.9				311.0				389.0

Tabla 1-2. Resumen de la temperatura media mensual y de la pluviometría total para cada campaña en Palau d'Anglesola (Comarca del Pla d'Urgell)

I.2 MATERIAL VEGETAL. DISEÑO EXPERIMENTAL

El trabajo experimental de esta tesis se ha centrado en tres tipos de ensayos diferentes:

a.- **Colección de triticale:** conjunto de genotipos con distinto hábito de crecimiento con el fin de evaluar la influencia del ciclo en el comportamiento agronómico y fisiológico.

b.- **Ensayos de modificación de la relación fuente-sumidero:** planteados para el estudio detallado del crecimiento del grano. El objeto de los mismos fue determinar si el deficiente llenado del grano está relacionado con limitaciones en la planta (fuente) para suministrar asimilados o en la incapacidad del grano (sumidero) de acumular los asimilados disponibles.

c.- **Parcelas de observación visual:** sembradas con el propósito de comprobar el hábito de crecimiento de los genotipos de triticale de la colección.

I.2.1 Colección de triticale

La colección estuvo formada por 10 genotipos de triticale completo, resultantes del cruzamiento entre trigo duro y centeno. Poseen, por consiguiente, el genomio íntegro del centeno, a diferencia de los sustituidos, los cuales presentan en alguno de los loci (generalmente en el 2R), cromosomas procedentes del trigo.

La colección se sembró en Gimenezs y en Palau durante las campañas 89/90, 90/91 y 91/92. Para facilitar la identificación de cada ensayo se han utilizado abreviaturas formadas a partir de la inicial de la localidad y del año de la cosecha, así, G90 es la clave propuesta para Gimenezs 89-90. P90, G91, P91, G92 y P92 corresponden, respectivamente, a Palau 89-90, Gimenezs 90-91, Palau 90-91, Gimenezs 91-92 y Palau 91-92.

En la selección de estos diez genotipos se intentó conseguir una representación adecuada del material existente de esta especie. Esto se hizo en base a los orígenes: se escogieron líneas avanzadas procedentes de México, de primavera, y de Centro-Europa, con supuestas necesidades de vernalización y, por tanto, de ciclo invernal. Los genotipos fueron:

N	Genotipo	Cruzamiento	País obtención	Organismo	Clave
1M	GNU's'	OCTONV//DRIRA/BGL's'/3/BCH's'/SPY RYE	MÉXICO	CIMMYT	1P
2M	JUANILLO	DRIRA/KISS/ARM's'	MÉXICO	CIMMYT	2P
3M	CIVET	MUS's'//DRIRA/KGR	MÉXICO	CIMMYT	3P
4M	BEAGLE's'	UM's'/TCL BULK	MÉXICO	CIMMYT	4P
5M	WOMBAT's'	PG's'/CENT BULK//ABN's'/3/IRA/CML	MÉXICO	CIMMYT	5P
1E	LASKO	Pedigree cerrado	POLONIA	EUCARPIA	1I
2E	GT2-88/89	"	BULGARIA.	EUCARPIA	2I
3E	MT1	"	POLONIA	EUCARPIA	3I
4E	TF5	"	RUMANIA	EUCARPIA	6P
5E	T950*T204	"	FRANCIA	EUCARPIA	7P

Tabla 1-3. Genotipos sembrados en la colección de triticale.

En las campañas 89-90 y 90-91, el diseño experimental consistió en tres bloques al azar con parcelas dobles: una para la toma de muestras destructivas y otra para la obtención del rendimiento. Cada parcela estaba formada por seis surcos a 0.20 m de separación y con una longitud de 3.08 m. La dosis de siembra empleada fue de 550 semillas germinables/m². En Giménez, en la campaña 89/90 la nascencia no fue uniforme como consecuencia de residuos de herbicidas de la campaña anterior por lo que no pudo evaluarse el rendimiento.

Para la campaña 91-92, no se sembraron parcelas dobles, ya que el único objetivo de estos ensayos fue la estimación del rendimiento. En ellos, el tamaño de la parcela experimental, el número de bloques y la dosis de siembra fueron idénticos a los descritos anteriormente.

Las prácticas agronómicas realizadas intentaron reproducir las técnicas de cultivo utilizadas por los agricultores. En la [Tabla 1-4](#) se refleja un resumen de las mismas.

Localidad	GIMENELLS			PALAU		
Campañas	89/90	90/91	91/92	89/90	90/91	91/92
Ensayos	G90	G91	G92	P90	P91	P92
Siembra	8/02/90	DG91 21/11/90	8/11/91	DP90 10/01/90	DP91 2/1/91	8/01/92
Cultivo precedente	Maíz forrajero	Alfalfa	Maíz forrajero	Cebada	Alfalfa	Maíz
Abonado						
Fondo	40-90- 90	52-108-120	52-90-120	52-108-120	52-108-120	60-115-113
Cobertera	40 UF	78UF	67UF	78UF	78UF	78UF
Dosis						
Abono	Nitrato amónico	Nitrato amónico	Nitrato amónico	Nitrosulfato	Nitrosulfato	Nitrosulfato
Fecha	26/3/90	11/2/91	12/2/92	15/3/90	18/3/91	20/3/92
Trat fitosanitarios						
Herbicida	DPXL 5300	Glifosato 36%	Metabenzotiazuron	Metabenzotiazuron	DPXL 5300	Metabenzotiazuron
Dosis	25 g/ha	21/ha	3.5 kg/ha	3.5 kg/ha	25 g/ha	3.5 kg/ha
Fecha	2/03/90	pre-siembra	15/11/91	15/1/90	11/3/91	11/2/92
Herbicida		Trialato	Ioxinil		Clopyralid	DPXL 5300
Dosis		31/ha	31/ha		220 cc/ha	25 g/ha
Fecha		16/11/90	14/4/92		19/4/91	24/4/92
Riegos				50mm	50mm	50mm
Dosis	-	-	-	29/3/90	13/4/91	21/4/92
Fechas	-	-	-	25/4/90	4/5/91	
					27/5/91	
Cosecha	-	1/8/91	21/7/92	17/7/91	22/7/91	5/8/92

Tabla 1-4. Prácticas agronómicas

I.2.2 Ensayos de modificación de la relación fuente-sumidero

Para profundizar en el estudio del crecimiento del grano se planteó un ensayo adicional sembrado en Palau d'Anglesola durante la campaña 89/90 y en Gimenezells y Palau en la campaña 90/91. DP90, DG91 y DP91 son las referencias que se utilizan para nombrar los ensayos de modificación de la relación-fuente sumidero de Palau 89-90, Gimenezells 90-91 y Palau 90-91 respectivamente.

En este ensayo se incluyeron cuatro genotipos adicionales, dos de origen europeo y dos de origen mexicano. Con el fin de determinar las posibles limitaciones para completar el llenado del grano, la selección de estos genotipos se realizó en base al tipo de grano. Así, dentro de cada origen se incluyó un genotipo de grano lleno y otro de grano asurado ([Tabla 1-5](#)).

N	Genotipo	Tipo*	Cruzamiento	País obtención	Organismo	Grano **	Referencia
1	ID3943	C	DF'S'/OCTO NV//HORK'S'/ SPY RYE	MÉXICO	CIMMYT	LL	M1
2	ID3625	S	COORONG//AU/DOVE'S'	MÉXICO	CIMMYT	A	M2
3	80TT36- 2	C	Pedigree cerrado	FRANCIA	EUCARPIA	LL	E1
4	UH116	C	“	CHECOSLOVAQUIA	EUCARPIA	A	E2

Tabla 1-5. Genotipos sembradas en los ensayos de modificación de la relación fuente-sumidero.

* C indica completo, S indica sustituido

**LL indica grano lleno, A indica asurado

El tamaño de la parcela experimental fue el mismo que para los ensayos anteriores, esto es, 6 surcos a 0.20 m de 3.08 m de longitud. Se empleó una dosis de siembra de 550 semillas germinables/m². El diseño

experimental fue de parcelas divididas con tres bloques al azar y tres parcelas principales. Entre cada una de éstas se dispuso una parcela de cebada como aislamiento. Las parcelas principales se destinaron a los tratamientos (control, desecante 1 y desecante 2) mientras que las subparcelas correspondieron a los genotipos. Las prácticas culturales realizadas en los ensayos DP90, DG91 y DP91 coinciden con las efectuadas en P90, G91 y P91 y descritas en la [Tabla 1-4](#) del presente capítulo.

I.2.3 Parcelas de observación

Para comprobar el tipo de ciclo de los genotipos sembrados en la colección de triticale ([Tabla 1-3](#)) se estableció un ensayo adicional en Gimennells durante la campaña 1989/90. El diseño experimental consistió en una única repetición aleatorizada. Cada parcela estaba formada por dos surcos de 1 m de largo y a 0.20 m de separación. Se efectuó una siembra primaveral tardía (16 de mayo de 1990) de forma que los genotipos con necesidades de vernalización no pudieran completar su ciclo. Las prácticas culturales coincidieron con las indicadas en la [Tabla 1-4](#) para el ensayo G90.

Para facilitar la identificación de los diferentes tipos de ensayos se presenta, en la siguiente tabla, un resumen de los mismos así como las variables evaluadas en cada uno de ellos.

Campaña	Localidad	Tipo	Clave	Capítulo	Variables
1989/90	GIMENELLS	Colección triticales	de G90	II. Desarrollo	Ciclo
				III. Relaciones hídricas	Tasa de aparición foliar Potencial hídrico
				IV. Llenado del grano	IWC, RWC Conductancia estomática Peso máximo del grano Tasa y duración de llenado
				V. Crecimiento	Translocación CDW, GAI, LAI, LAD
	Parcelas de observación	de II. Desarrollo			Componentes del rendimiento
	PALAU	Colección triticales	de P90	II. Desarrollo	Ciclo
				III. Relaciones hídricas	Tasa de aparición foliar Potencial hídrico
				IV. Llenado del grano	IWC, RWC Conductancia estomática Discriminación isotópica Peso máximo del grano Tasa y duración del llenado
				V. Crecimiento	Translocación CDW, GAI, LAI, LAD Componentes del rendimiento
		Modificación fuente-sumidero	DP90	IV. Llenado	Rendimiento Peso máximo del grano

1990/91	GIMENELLS	Colección triticales	de G91	II. Desarrollo	Tasa y duración del llenado Translocación Ciclo	
				III. Relaciones hídricas	Tasa de aparición foliar Potencial hídrico	
				IV. Llenado del grano	IWC, RWC Conductancia estomática Discriminación isotópica Peso máximo del grano Tasa y duración del llenado Translocación	
				V. Crecimiento	CDW, GAI, LAI, LAD Componentes del rendimiento Rendimiento	
			Modificación fuente-sumidero	DG91	IV. Llenado	Peso máximo del grano Tasa y duración del llenado Translocación
1990/91	PALAU	Colección triticales	de G91	II. Desarrollo	Ciclo	
				III. Relaciones hídricas	Tasa de aparición foliar Potencial hídrico	
				IV. Llenado del grano	IWC, RWC Conductancia estomática Discriminación isotópica Peso máximo del grano Tasa y duración del llenado Translocación	
				V. Crecimiento	CDW, GAI, LAI, LAD Componentes del rendimiento Rendimiento	
			Modificación fuente-sumidero	DP91	IV. Llenado	Peso máximo del grano Tasa y duración del llenado Translocación
1990/92	GIMENELLS	Colección triticales	de G92	III. Relaciones hídricas	Relación potencial hídrico y RWC	

			V. Crecimiento	Rendimiento
PALAU	Colección de P92 triticales		V. Crecimiento	Rendimiento

Tabla 1-6. Resumen de los ensayos.

I.3 TRATAMIENTO ESTADÍSTICO

La interpretación de resultados se basó, fundamentalmente, en análisis de varianza. A efectos analíticos, no se diferenciaron años y localidades sino que cada ensayo se consideró representativo de un ambiente. Para conocer el comportamiento de los triticales con distinto hábito de crecimiento incluidos en la colección de cultivares, se consideró el término genotipo como un factor aleatorio. Sin embargo, en los ensayos cuyo objeto fue estudiar el efecto de la modificación de la relación fuente-sumidero en cuatro triticales concretos, se clasificó el término genotipo como factor fijo. En todos los casos, el ensayo fue un factor aleatorio. Los errores utilizados en el cálculo de F fueron ensayo*bloque y ensayo*genotipo para los términos ensayo y genotipo respectivamente. Si el resultado del análisis de varianza señaló diferencias en alguno de los factores, se pasó a comparar las medias mediante el test de mínima diferencia significativa a un nivel de significación $p < 0.05$.

El tratamiento estadístico de los datos experimentales ha exigido la aplicación de otros métodos estadísticos adicionales. En el análisis del desarrollo fue necesario realizar regresiones lineales para determinar las tasas de aparición foliar y proceder al análisis de varianza. Asimismo, se usaron regresiones no lineales para determinar los parámetros característicos de la curva de llenado del grano, es decir, peso máximo del grano, tasa y duración. De forma puntual, se clasificaron los datos obtenidos mediante un análisis de enjambres. En la interacción genotipo*ambiente se aplicó un modelo multivariante denominado AMMI (Additive Main Effects and Multiplicative Interaction), el cual ha sido propuesto por su aptitud para interpretar grandes series de datos productivos en un elevado número de ambientes (Crossa y col 1991, ver apartado [V.2.6](#)). Cuando en la naturaleza de los datos existió un factor adicional de covariación, como en el caso de la edad de la hoja en las relaciones hídricas, se separaron sus efectos de los genotípicos y ambientales a través de un análisis de covarianza. Por último, se realizaron análisis combinados de varianza-covarianza en el cálculo de las correlaciones genéticas de algunos caracteres y el rendimiento. Todos estos análisis se efectuaron con los programas GLM, ANOVA, NLIN y REG del paquete estadístico SAS/STAT (1987) en un PC386 compatible.

CAPÍTULO II. ANÁLISIS DEL DESARROLLO

II.1 INTRODUCCIÓN

La sincronía del desarrollo con unas condiciones climatológicas favorables constituye uno de los aspectos primordiales para optimizar la producción (Perry y col 1987, Ludlow y Muchow 1989). La adaptación a una zona de cultivo es un fenómeno complejo que resulta de la acción e interacción de un número elevado de caracteres fisiológicos, de los cuales, cabe destacar la respuesta de la planta a la luz y al régimen térmico del ambiente (Halloran 1977). Según Ford y col (1981), dentro de cada especie, es posible encontrar variabilidad para la respuesta a los factores ambientales, es decir, es factible seleccionar genotipos adecuados para cada zona climática. En nuestras condiciones mediterráneas, el cultivo del cereal puede ver reducida su producción por efecto de las heladas primaverales tardías y/o por la incidencia de altas temperaturas a final de la primavera. Por consiguiente, el ciclo idóneo para esta zona, sería aquel en el que la antesis tuviera lugar en la primavera, fuera de la época de riesgo de heladas, de forma que el llenado del grano finalice antes de la incidencia de las temperaturas extremas.

En los últimos años, el desarrollo de modelos de simulación de cultivos se ha convertido en una de las 'herramientas' utilizadas para profundizar en la fisiología de la planta y su respuesta a medio. Las aplicaciones de estos modelos no solamente se reducen al estudio teórico del comportamiento del cultivo. Permite, entre otros, conocer con bastante aproximación el desarrollo de la planta. El éxito de la modelización requiere una buena precisión en la descripción de cuando nace una nueva hoja. Desafortunadamente, este proceso no es conocido con profundidad en cereales, y, menos aún, en triticale. Por ello, en este primer capítulo se pretende conocer el desarrollo fenológico del triticale en respuesta al ambiente, así como ampliar la información disponible sobre la existencia de variabilidad en el desarrollo de esta especie.

II.1.1 FACTORES QUE INFLUYEN EN EL DESARROLLO

II.1.1.1 Temperatura

La temperatura es el principal factor ambiental que controla la respuesta del desarrollo al ambiente, especialmente, en las variedades que requieren acumular un número de horas frío para pasar del período vegetativo al reproductivo. Temperaturas por debajo de 10°C satisfacen estas necesidades de vernalización (Flood y Halloran 1984a). En triticale, al igual que en el resto de cereales de grano pequeño, es posible encontrar respuestas diferenciales a la temperatura (Pirasteh y Welsh 1980, Gardner y Barnett 1990).

El control génico de las necesidades de vernalización en cereales es complejo. Pugsley (1963), en dos líneas cuasi-isogénicas de trigo detectó un primer gen responsable de la respuesta a la vernalización. Posteriormente, en 1971, el mismo autor verificó la existencia de tres genes dominantes, capaces de eliminar el requerimiento del número de horas frío para la floración (Pugsley 1971). Estos genes se denominaron **Vrn1**, **Vrn2**, **Vrn3** y se localizaron en los cromosomas 5A, 2B y 5D (Pugsley 1972, Flood y Halloran 1984a, Roberts y MacDonald 1984, Stelmak'h 1987). La presencia de **vrn1** se traduce en mayores necesidades de horas frío, presentando una relación epistática sobre **vrn2**. La interacción entre ellos resulta en unos elevados requerimientos de vernalización para la floración (Pugsley 1972; Flood y Halloran 1984a).

Aunque en algunos trabajos se ha reseñado la existencia de otros genes adicionales (Pugsley 1972, Stelmak'h 1987), únicamente **Vrn1**, **Vrn2** y **Vrn3** han sido aceptados universalmente (Crofts 1989). Mediante ellos, es posible definir el hábito de crecimiento, desde un punto de vista genético. Así, un genotipo de invierno es aquel que posee alelos recesivos en los tres loci, en uno de primavera está presente, por lo menos, **Vrn1**, y en uno intermedio **Vrn2** ó **Vrn3** (Crofts 1989).

El cumplimiento de las necesidades de vernalización, también es necesario para que ciertos caracteres, algunos de ellos relacionados con el rendimiento, tengan su máxima expresión (Fejer y Fedak 1985). En trigo, caracteres tales como el peso de 1000 granos, el número de granos por espiga, la altura de la planta y la longitud de la espiga se vieron afectados negativamente cuando el período frío fue menor que el óptimo (Dalloul 1980).

II.1.1.2 Fotoperíodo

La longitud del día es el segundo factor en importancia que regula la floración (Wareing y Phillips 1978). A este respecto, los cereales de invierno generalmente han sido clasificados como plantas de día largo, si bien, existe un gran número de variedades indiferentes al fotoperíodo, esto es, son capaces de espigar independientemente de la longitud del día (Wareing y Phillips 1978). Ormord (1963), en trigo y en cebada, observó la existencia de grandes variaciones entre genotipos, tanto en la respuesta de la floración como en la elongación del tallo. La cebada se mostró menos sensible que el trigo a la longitud del día. En cebada de dos carreras el número de espiguillas y la longitud de su fase de formación incrementaron cuando disminuyó el fotoperíodo. Aún así, la iniciación floral tuvo lugar en todos los regímenes de horas luz, si bien no siempre se

produjo a la misma velocidad (Fairey y col 1975). En trigo, el número de días hasta espigado decreció linealmente al aumentar el fotoperíodo, aunque dentro del intervalo de horas luz óptimo, la duración de este período se mantuvo constante (Major 1980).

El control génico de la respuesta al fotoperíodo, de forma análoga al de la vernalización, en trigo, está regulado por tres genes: **Ppd1**, en el brazo largo del cromosoma 2D; **Ppd2**, en el brazo corto del 2B y **Ppd3** en el brazo largo del 2A. La presencia de uno de estos genes determina la falta de reacción al fotoperíodo (Scarthy y Law 1984, Knott 1986, Maystrenko y Aliev 1986). El nivel de la respuesta depende del locus en el que se encuentre el gen, esto es, los genotipos con el gen de sensibilidad en el cromosoma 2B son mucho más exigentes en cuanto a horas luz para que se produzca la floración que los que los poseen en los cromosomas 2A y 2D (Knott 1986).

II.1.1.3 Interacción entre fotoperíodo y temperatura

En condiciones de campo, la correlación entre la longitud del fotoperíodo y los niveles diarios de temperatura a medida que avanza el ciclo, dificulta, frecuentemente, la separación de los efectos de cada uno de estos factores (Flood y Halloran 1984b). En general, altas temperaturas y días largos aceleran la floración (Ford y col 1981, Davidson y col 1985). Sin embargo, decidir cuál de los dos factores es más importante, es una cuestión controvertida. Flood y Halloran (1984b), en trigo, señalaron que las variedades con grandes necesidades de vernalización no comenzaron la iniciación foliar hasta que completaron sus necesidades de frío. Por el contrario, Wiegand y col (1981), indicaron que el fotoperíodo fue mucho más restrictivo que la vernalización en condiciones semitropicales. Davidson y col (1985) encontraron variedades de trigo de invierno, las cuales, sin haber completado la vernalización, fueron capaces de espigar. En este caso, se produjo un retraso en la floración, con anomalías en algunas espigas. Sin embargo, dentro de un genotipo suele presentarse la asociación de sensibilidad al fotoperíodo con insensibilidad a la vernalización o el caso inverso, es decir, respuesta a la vernalización con insensibilidad al fotoperíodo (Flood y Halloran 1983). El primer caso determinaría un hábito de crecimiento de primavera, mientras que el segundo correspondería a un genotipo de invierno.

Diversos estudios han puesto en evidencia que, independientemente de si el fotoperíodo o la temperatura limitan la floración, los requerimientos de cada uno de ellos deben satisfacerse para poder iniciarse la fase reproductiva. Flood y Halloran (1984b), en trigo de día largo, observaron que un tratamiento prolongado de frío no fue capaz de inducir la formación de la espiga. Cuando se completaron las necesidades térmicas y/o lumínicas, genotipos de trigo con distintos requerimientos, manifestaron la misma velocidad de desarrollo (Piratesh y Welsh 1980). Esto podría sugerir que las diferencias en la longitud del período vegetativo son ocasionadas por poseer diferentes requerimientos de vernalización y no por distintas tasas de desarrollo (Halloran y Pennell 1982, Flood y Halloran 1984c). De hecho, en muchos estudios se utiliza el número de días a antesis como criterio de clasificación del hábito de crecimiento, considerándose, un período vegetativo largo como la característica principal de un trigo de invierno (Crofts 1989).

No solamente la temperatura y el fotoperíodo regulan la longitud del ciclo y, en especial, la longitud del período vegetativo (Ford y col 1981). Se han detectado también otro tipo de genes que retrasan la emergencia de la espiga independientemente del fotoperíodo y de la vernalización (Scarthy y Law 1984). Existen factores genéticos mayores que regulan la precocidad 'per se'; algunos de ellos se han localizado en trigo en los cromosomas 3A, 4B, 4D y 6B (Hoogendron 1985a, 1985b), lo cual apunta hacia la posibilidad de actuar directamente sobre la precocidad (Hoogendron 1985c).

II.1.2 TASA DE APARICIÓN FOLIAR Y FILOCRONO

El tiempo transcurrido entre la aparición visual de dos hojas consecutivas se denomina filocrono y su inversa es la tasa de aparición foliar (Dale y Milthorpe 1981). Como en cualquier proceso relacionado con el desarrollo, la temperatura y el fotoperíodo influyen en la magnitud de la tasa (Dale y Milthorpe 1981).

Gallagher (1979) observó que, en trigo, el número de hojas emergidas en el tallo principal mantenía una relación lineal con la temperatura acumulada. Concluyó que el filocrono se mantiene constante durante la vida de una planta. En otros estudios de trigo y cebada, también se manifestó este tipo de relación, encontrándose variabilidad para la tasa de aparición foliar (Baker y Gallagher 1983b, Bauer y col 1984b, Ellis y Russell 1984, Kirby y col 1985a, Wright y Hughes 1987, Cao y Moss 1989a 1989b).

El ambiente ejerce una fuerte influencia en la tasa de aparición foliar. Kirby y Ellis (1980), Baker y Gallagher (1983a), Bauer y col (1984b), Ellis y Russel (1984), Kirby y col (1985a), Jones y Allen (1986), Baker y col (1986) y Wright y Hughes (1987), entre otros, remarcaron el efecto de la fecha de siembra en la tasa de aparición foliar indicando que, a medida que la siembra es más tardía, el número de grados día necesarios para la emergencia de una hoja se hizo menor. Kirby y col (1985a) estimaron, en trigo, una emergencia un 80% más rápida en primavera que en invierno. El número de hojas desarrollado en el tallo principal se vio influenciado de

la misma forma con la fecha de siembra que el filocrono: a medida que la siembra se retrasó, el número de hojas totales fue menor (Ellis y Russell 1984). En trigo de invierno, este efecto también fue observado, sin embargo, en siembras muy tardías, el número de hojas aumentó por el retraso en satisfacerse las necesidades de vernalización (Ellis y Russell 1984, Kirby y col 1985a, Jones y Allen 1986). No obstante, Cao y Moss (1991a) indicaron que estas necesidades de vernalización no modificaron el valor de la tasa en trigo de invierno cuando éste fue sembrado en ambiente controlado, con temperatura superior a 10°C.

De forma adicional, la fecha de siembra puede modificar el valor de la temperatura base. Si bien Bauer y col (1984a) recomendaron el uso de 0°C para el cálculo de los grados día en trigo, Kirby y col (1985a) constataron desviaciones ocasionadas por un retraso de la siembra, así como la existencia de diferencias intraespecíficas. No obstante, en la mayoría de estudios no se han detectado variaciones (Baker y Gallagher 1983a; Bauer y col 1984b, Baker y col 1986). Gallagher (1979), Ellis y Russell (1984) y Wright y Hughes (1987) calcularon la temperatura base, estimándola, según el trabajo, entre 0.6°C y 3°C, concluyendo que estas desviaciones no fueron significativas. Por ello, consideraron 0°C como un valor representativo de la temperatura base en cereales de grano pequeño.

Los factores ambientales que determinan el valor de la tasa de aparición foliar no se conocen con exactitud. Temperatura, fotoperíodo y la interacción de ambos pudieran estar involucrados.

Cao y Moss (1989a) estudiaron en trigo y en cebada el efecto de la temperatura en el filocrono en cámaras de ambiente controlado. Los resultados mostraron que al aumentar la temperatura la velocidad de emergencia de las hojas aumentó con una relación parabólica: el filocrono pasó de 116 grados día/hoja a 7.5°C de temperatura ambiental a 57 grados día/hoja a 25°C. Esto puede ser paralelo al efecto de la fecha de siembra sobre la tasa de aparición foliar: a siembras más tardías menor tasa, posiblemente debido a una mayor temperatura ambiental.

La dependencia del número de hojas en el tallo principal al fotoperíodo ha inducido en algunos estudios a comprobar la relación entre ambos. Así, Baker y Gallagher (1983b) ajustaron el número de hojas con las horas luz acumuladas, obtenidas considerando 0.5 horas como fotoperíodo base, comprobando, en trigo, la existencia de una relación lineal. Cao y Moss (1989b) cuantificaron el cambio en el filocrono ocasionado por una modificación de las horas luz para trigo cultivado en cámara de cultivo: pasó de 92.4 grados día/hoja cuando el fotoperíodo fue de 8 h a 64.5 grados día/hoja a 24 horas de luz en trigo cultivado en cámara. Por lo tanto, días más largos producen un incremento en la velocidad de emergencia de las hojas, lo que justifica, de nuevo, el efecto del retraso en la fecha de siembra sobre el filocrono.

No obstante, parece ser que el fotoperíodo es más importante en el momento de la nascencia que durante la vida de la planta. Hay y Wilson (1982) y Kirby y col (1985a) indicaron que la tasa de cambio del fotoperíodo en la emergencia del cultivo determinó el ritmo de aparición foliar. Otros estudios han señalado un mayor efecto del sentido del cambio del fotoperíodo, es decir, si aumenta o disminuye, que la propia magnitud del cambio (Ellis y Russell, 1984). También se han encontrado relaciones lineales de la tasa de aparición foliar con la longitud del día en la nascencia y con el fotoperíodo medio durante el ciclo (Wright y Hughes, 1987).

Temperatura y fotoperíodo pueden tener efectos compensatorios. En cebada, Kirby y Ellis (1980) encontraron la misma tasa de aparición foliar en Escocia y en Inglaterra, lo cual puede indicar que la longitud del día en Escocia compensó la diferencia de temperatura.

La fuerte correlación entre fotoperíodo y temperatura presente en condiciones de cultivo natural, ha llevado a intentar determinar el efecto conjunto de ambos factores sobre la tasa de aparición foliar. Para ello, Baker y Gallagher (1983b) en trigo y Wright y Hughes (1987) en cebada, relacionaron el número de hojas emergidas en el tallo con las unidades fototérmicas acumuladas, las cuales se calculan como el sumatorio del producto diario de la temperatura y de la longitud del día. La relación fue lineal, con una precisión similar a la obtenida con el tiempo térmico (Bauer y col 1984b).

Cao y Moss (1989c) para estudiar el efecto conjunto del fotoperíodo y la temperatura sobre la tasa de aparición foliar emplearon la relación termolumínica, que es el cociente entre grados día y horas luz. Filocrono y relación termolumínica presentaron una relación lineal. Cao y Moss (1991b) también detectaron una relación significativa entre la relación termolumínica en la nascencia y la tasa de aparición foliar en trigo. Un resultado interesante de este estudio fue la inexistencia de diferencias intraespecíficas en el valor del filocrono, lo cual presenta gran interés para los modelos de simulación.

II.1.3 DESARROLLO: ESCALAS UTILIZABLES EN MODELOS DE SIMULACIÓN

La escala más difundida para el seguimiento del desarrollo en cereales de grano pequeño es el código decimal de Zadoks y col (1974). Consiste en un sistema de notación con dos dígitos, en el cual se consideran diez estadios de desarrollo diferentes: germinación, crecimiento de la plántula, ahijamiento, encañado,

formación del zurrón, espigado, antesis, fase de grano lechoso, fase de grano pastoso y maduración. La descripción del desarrollo en base a esta escala es muy detallado, si bien, no permite la posibilidad de modelización.

El sistema decimal propuesto por Haun (1973) ha sido considerado como el más preciso y el más sensible a los cambios diarios en el desarrollo de la planta desde emergencia hasta espigado (Bauer y col 1984a). En él, cada hoja constituye una unidad. Una vez que ha aparecido la hoja bandera, existen cuatro unidades adicionales; la última de ellas coincide con la antesis. El desarrollo en base a esta escala se mide como el número de unidades completamente emergidas y una fracción decimal, la cual corresponde a la unidad que está apareciendo. Este decimal se asigna respecto a la última unidad completa. Este sistema provee un método sensitivo para medir el desarrollo objetivamente durante la estación y presenta la ventaja de poder ser utilizado en modelos de simulación. Como inconveniente, no aporta información durante el período de llenado del grano.

Una modificación a esta escala es la propuesta por Klepper y col (1982) en la cual, existe, además, un seguimiento individual de cada tallo: el tallo T1 emerge de la hoja H1, el T2 de la H2 y así sucesivamente. Los hijuelos secundarios se denominan T11, T12, T13 etc..., el primer subíndice indica el tallo al que pertenecen y el segundo a la hoja a partir de la cual se han desarrollado.

Otra de las escalas para cereales de amplia difusión es la de Kirby y Appleyard (1986), basada en el seguimiento del estado del ápice de la planta. Proponen una serie de fases delimitadas por distintos estadios, los cuales pueden ser reconocidos por el aspecto externo de la planta. No obstante, los cambios producidos dentro de una misma fase, requieren, en la mayoría de ellas, el examen del ápice mediante disección. Desarrollo apical, desarrollo de espiguillas y desarrollo del grano constituyen las fases más importantes, mientras que la germinación, la iniciación del collar de la espiga, espiguilla terminal, antesis y madurez son los estadios principales en trigo. Presenta como inconveniente la laboriosidad en la determinación de cada estadio.

La utilización de este tipo de escalas permite la creación de modelos de predicción de desarrollo a partir de series históricas de datos climáticos, especialmente, de temperatura máxima y mínima (Bauer y col 1984a, Klepper y col 1988).

II.1.4 FUNDAMENTOS DE LA SIMULACIÓN DEL DESARROLLO

A pesar de que la simulación de cultivos suele ser complicada, existen modelos muy sencillos que permiten predecir con bastante precisión la aparición de ciertos estadios en trigo, generalmente descritos en la escala de Haun (1973). Según Bauer y col (1984a), el fundamento de dichos programas asume que el número de grados día necesarios para la aparición de una hoja es constante y de valor medio 100 grados día. De igual forma, se necesitan 150 grados día para que tenga lugar la emergencia del cultivo, la cual sucede cuando éste ha desarrollado 0.5 hojas. Las cuatro unidades posteriores a la aparición de la hoja bandera de la escala de Haun también poseen los mismos requerimientos térmicos que el resto, con lo cual, conociendo el filocrono se puede aproximar el momento del espigado y de la antesis. Como consecuencia, con estos parámetros básicos es posible predecir el momento de un estadio concreto a partir del cálculo de los grados día acumulados desde siembra.

Un modelo similar ha sido desarrollado por Klepper y col (1988) con la modificación de la escala de Haun (Klepper y col 1982), en el cual, es posible predecir la evolución del número de hojas en cada tallo. En este caso se supone que el ritmo de aparición foliar es idéntico para todos los tallos de una misma planta (Klepper y col 1983) si bien, en trigo y en cebada se han encontrado algunas diferencias en la tasa de aparición foliar del tallo principal e hijuelos primarios frente a los hijuelos secundarios (Kirby y col 1985b).

Con estos mismos supuestos también se han propuesto modelos más complicados, como es el caso del creado por Rickman y Rasmussen (1985), en el que, a partir de la longitud de cada hoja, se predice el crecimiento de la cubierta vegetal.

II.1.5 OBJETIVOS

En triticale, la información disponible sobre el desarrollo es escasa. Por ello, en este capítulo se pretende:

- 1.- Comprobar el hábito de crecimiento de los genotipos ensayados.
- 2.- Determinar los valores base de temperatura y fotoperíodo para triticale en nuestras condiciones.
- 3.- Estudiar la influencia de la fecha de siembra y del hábito de crecimiento sobre la tasa aparición foliar.
- 4.- Valorar la utilización de unidades alternativas al tiempo térmico en el cálculo de la tasa de aparición foliar factibles de incorporar en modelos de simulación del desarrollo.
- 5.- Fijar unos parámetros básicos que permitan plantear un modelo de simulación de desarrollo para triticale.

II.2 MATERIALES Y MÉTODOS

II.2.1 MATERIAL VEGETAL

La influencia del ambiente en el desarrollo fenológico así como la presencia de variabilidad para algunos caracteres relacionados con el desarrollo se estudió en la colección de diez genotipos de triticale, en los ensayos realizados durante las campañas 89-90 y 90-91, es decir, G90, P90, G91 y P91. La descripción detallada de los ensayos figura en el apartado [1.2.1](#) del capítulo I (pag 11).

Asimismo, también se utilizaron las parcelas de observación de estos diez genotipos de triticale, si bien, únicamente se establecieron para observar si se producía el espigado de todos los genotipos.

II.2.2 DESARROLLO FENOLÓGICO

Los registrados en la colección de genotipos fueron principalmente de desarrollo. Para ello, se utilizaron dos escalas diferentes: Zadoks y col (1974) y Haun (1973).

Zadoks y col (1974)

Los estadios determinados mediante esta escala fueron, únicamente, emergencia, inicio del encañado, espigado medio, anthesis y maduración. El criterio seguido para establecer cada estadio consistió en tomar la fecha en la que el 50% de las plantas de la parcela presentaban las características propias del estadio en cuestión.

Haun (1973)

Para controlar el desarrollo con esta escala se marcaron cuatro plantas por parcela, aproximadamente cuando éstas tenían dos hojas. La toma de datos se realizó siempre en las mismas plantas y exigía el marcaje de la última hoja completamente emergida. Esto se hizo con pintura. La frecuencia de los muestreos fue variable en función de la estación, realizándose cada 10 días en invierno y entre 5-8 días en primavera.

El seguimiento del cultivo con esta escala se realizó únicamente hasta la aparición de la hoja bandera, determinando el número de hojas desarrolladas en el tallo principal.

II.2.3 TASA DE APARICIÓN FOLIAR. DETERMINACIÓN DE LOS VALORES BASE

II.2.3.1 Fotoperíodo y temperatura base

Kirby y col (1985a), en trigo, encontraron un efecto significativo de la fecha de siembra sobre la temperatura base. Por ello, como paso previo al cálculo de la tasa de aparición foliar, se determinaron los valores base para temperatura y fotoperíodo en cada uno de los ensayos.

El tiempo térmico acumulado desde siembra (grados día, GDD) se obtuvo a partir de las temperaturas máximas (T_{max}) y mínimas (T_{min}) diarias y la temperatura base (T_{base}) del cultivo, mediante la expresión:

$$GDD = T \left(\frac{T_{max} + T_{min}}{2} - T_{base} \right)$$

Se propusieron de forma alternativa a 0°C como temperatura base (Bauer y col 1984), 1°C, 2°C, 3°C y 4°C computándose, para cada una de ellas, los grados día acumulados.

A partir de la longitud del día (P) y del fotoperíodo base (P_{base}) se calculó el tiempo lumínico acumulado (horas luz, PDD) mediante la expresión:

$$PDD = T(P - P_{base})$$

Como posibles fotoperíodos bases se propusieron 0 h, 1h, 1.5h y 2h frente a 0.5 horas recomendado por Baker y Gallagher (1983b).

En ambos casos, el método utilizado consistió en calcular las regresiones del número de hojas en el tallo principal frente al tiempo acumulado con cada uno de los valores base propuestos, seleccionando el que menor coeficiente de variación proporcionaba en el ajuste.

Dada la posibilidad de que los valores base dependiesen del hábito de crecimiento, se determinaron por separado para los triticales de invierno y para los de primavera. Por lo tanto, se usaron, en cada regresión, las medias genotípicas por ciclo.

II.2.3.2 Tasa de aparición foliar

Por definición, el filocrono es el tiempo transcurrido entre la aparición de dos hojas consecutivas. Su inversa, es la tasa de aparición foliar (Dale y Milthorpe 1981). Puesto que la temperatura, el fotoperíodo y la interacción de ambos influyen en el valor de la tasa de aparición foliar, se utilizaron cuatro unidades como medida del tiempo: grados-día, horas luz, unidades fototérmicas y relación termolumínica, todas ellas

acumuladas desde siembra.

El proceso de cálculo fue similar en todos los casos. Consistió en ajustar mediante regresión, los estadíos Haun y el tiempo transcurrido medido en las distintas unidades mencionadas. La pendiente de la recta es la tasa de aparición foliar. Como consecuencia, existirán cuatro tipos de tasa de aparición foliar: térmica, lumínica, fototérmica y termolumínica.

a. Tasa de aparición foliar en función del tiempo térmico

La tasa de aparición foliar en función del tiempo térmico es el número de hojas desarrolladas por grado día. Así pues, la unidad utilizada para realizar el ajuste es el número de grados día acumulados desde siembra utilizando como temperatura base la resultante en el apartado anterior (II.2.3.1).

b. Tasa de aparición foliar en función del tiempo lumínico

En este caso, se utilizó, como variable independiente, el tiempo lumínico, definido como el número de horas luz acumuladas desde siembra, calculadas con el fotoperíodo base definido en el apartado anterior (II.2.3.1). Las unidades en que se expresa son, por consiguiente, número de hojas desarrolladas por hora luz. De esta forma se pretende estudiar la relación del número de hojas aparecidas con el fotoperíodo.

c. Tasa de aparición foliar en función del tiempo fototérmico

Las unidades fototérmicas son el resultado de la multiplicación diaria de los grados día y de las horas luz. Las unidades fototérmicas acumuladas desde siembra (FTU) se derivan de la siguiente expresión:

$$FTU = T \left(\frac{T_{max} + T_{min}}{2} - T_{base} \right) * (P - P_{base})$$

con Tbase y Pbase obtenidos en el apartado anterior (II.2.3.1).

Mediante este tipo de unidades se pretende conseguir la supresión de las diferencias en la tasa de aparición foliar debidas a fechas de siembras distintas ya que reflejan el efecto conjunto de la temperatura y el fotoperíodo. Las unidades en las que se expresa son, en este caso, hojas/(grados día*hora luz).

d. Tasa de aparición foliar en función del tiempo termolumínico

Al igual que en el caso anterior, la relación termolumínica intenta reunir el efecto conjunto de la temperatura y del fotoperíodo. Por definición, la relación termolumínica se define como el cociente entre grados día diarios y horas luz. El tiempo termolumínico acumulado (TLU) puede calcularse como:

$$TLU = T \left(\frac{T_{max} + T_{min}}{2} - T_{base} \right) * (P - P_{base})$$

usando Tbase y Pbase del apartado II.2.3.1. La tasa de aparición termolumínica se expresa en hojas/(grado día/hora luz).

II.2.4 DESARROLLO Y VALIDACIÓN DE LOS PARÁMETROS BÁSICOS PARA UN MODELO DE SIMULACIÓN DETERMINÍSTICO

La emergencia del cultivo y el filocrono son los dos parámetros que permiten estimar el estadío Haun de una planta hasta la aparición de la hoja bandera. Cuando se pretende predecir el espigado mediante esta escala, es necesario cuantificar el número de hojas en el tallo principal, ya que éste, según Haun, finaliza tres unidades después de la aparición de la hoja bandera (correspondería al estado 59 de la escala de Zadoks-Chang y col 1979). Se asume, por consiguiente, que el filocrono permanece constante durante la vida de la planta (Gallagher 1979, Bauer y col 1984a).

El número de grados día transcurridos hasta nascencia, definida como el momento en que la planta posee 0.5 hojas (Bauer y col 1984a), se obtuvo de una forma teórica, a partir del número de hojas total del tallo principal y el filocrono. Esto se calculó para cada genotipo y ensayo usando la expresión: NASCENCIA = HOJA BANDERA - ((Nº HOJAS - 0.5) * FILOCRONO) en donde HOJA BANDERA es el tiempo térmico real acumulado desde siembra hasta la aparición de la hoja bandera, Nº HOJAS representa el número de hojas totales en el tallo principal, 0.5 es el número de hojas en la nascencia y FILOCRONO es el número de grados día necesarios para la aparición de una hoja.

De los resultados del apartado II.2.3 se derivaron los valores a incorporar en el modelo, es decir, filocrono y número de hojas en el tallo principal.

La validación de estos parámetros se efectuó en dos etapas. En primer lugar, se simuló el desarrollo de los diez genotipos de la colección de triticale empleados en la determinación de los parámetros y en los cuatro ensayos, prediciéndose la fecha de espigado a partir de: ESPIGADO = ((Nº HOJAS + 2.5 - 0.5) * FILOCRONO) + NASCENCIA donde ESPIGADO es el número de grados día para que se produzca el espigado al 50% (estadío 55 de la escala de Zadoks y col 1974). Este tiene lugar 2.5 unidades posteriores a la aparición de

la hoja bandera (Bauer y col 1984a). Los resultados se compararon con las fechas reales.

La comprobación definitiva de la validez de estos parámetros se realizó en ochenta genotipos ajenos a la colección, los cuales formaban parte de seis diferentes ensayos incluidos dentro del programa de mejora de triticales del Centro UPC-IRTA, todos ellos sembrados durante las campañas 89-90 y 90-91 en Palau d'Anglesola.



II.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

II.3.1 CICLO. COMPROBACIÓN DEL HÁBITO DE CRECIMIENTO

El objeto de esta tesis, esto es, la comparación agronómica y fisiológica entre triticales con distinto hábito de crecimiento, exigía, como paso previo, la comprobación del tipo de ciclo de cada uno de los diez genotipos que formaban la colección.

En un principio, la clasificación se realizó atendiendo a la procedencia del material, considerando como genotipos de primavera aquellos con origen mexicano y como genotipos de invierno los procedentes de Europa. Este razonamiento se basó, por un lado, en la línea de mejora realizada por CIMMYT, orientada a la obtención de variedades de triticales de primavera, si bien, en la actualidad, se está trabajando en la obtención de líneas invernales (Pfeiffer 1992, comunicación personal). Los triticales procedentes de países centroeuropeos suelen ser de ciclo de invierno. En concreto, los materiales aquí incluidos integraban una red de ensayos de triticales invernales de EUCARPIA. Sin embargo, el seguimiento del ciclo de desarrollo introdujo ciertas dudas en la clasificación original, especialmente, cuando en las parcelas de observación visual sembradas durante la campaña 89-90, dos de los genotipos europeos, 4E y 5E, llegaron a espigar a principios de junio, al mismo tiempo que los genotipos mexicanos. En los tres restantes, las plantas permanecieron en estado vegetativo hasta el momento de la cosecha. La longitud de cada período del ciclo en los cuatro ensayos de la colección de diez genotipos, representada en la [Figura 2-1](#), también señala un comportamiento de 4E y 5E más cercano a los de primavera.

Otra característica, que según Crofts (1989), puede ayudar a identificar un trigo de invierno, desde el punto de vista fisiológico, es el crecimiento postrado. 1E, 2E y 3E son de porte rastrero, mientras que 4E y 5E son completamente erectos.

Para confirmar estas apreciaciones visuales, se procedió a separar estadísticamente estos genotipos mediante un análisis de enjambres (método de Ward, Fox y Rossielle 1982), usando, como variable de clasificación, el tiempo transcurrido hasta antesis medido en grados-día en los cuatro ensayos de la colección de triticales ([Figura 2-2](#)).

Los resultados indican que, aparentemente, sólo tres de los genotipos europeos, 1E, 2E y 3E, pueden ser considerados como plenamente invernales. Sin embargo, es curioso observar cómo los genotipos 5M, 4E y 5E forman un grupo separado pero estrechamente ligado a 1M, 2M, 3M y 4M, todos ellos de primavera. Si bien esto pudiera sugerir un comportamiento alternativo, el análisis de enjambres únicamente permite separar claramente dos grupos de genotipos. Por ello, se han considerado estos tres genotipos como primaverales. Además, es interesante señalar que la reducción a tan sólo estos dos grupos mantiene más del 90% de la variabilidad entre fechas de antesis. Para evitar confusiones en las abreviaturas y poder identificar sin dificultad el tipo de ciclo de cada cultivar, se ha adoptado la siguiente notación:

	Primavera		Invierno
Genotipo	Referencia	Genotipo	Referencia
1M	1P	1E	1I
2M	2P	2E	2I
3M	3P	3E	3I
4M	4P		
5M	5P		
4M	6P		
5M	7P		

En los análisis de varianza realizados con los diez genotipos de la colección se va a tener en cuenta esta clasificación para determinar si la variabilidad observada está relacionada con el tipo de ciclo del cultivar, es decir, para comprobar si el comportamiento genotípico viene controlado por el hábito de crecimiento. En esta primera variable analizada, el distinto hábito de crecimiento es el que justifica la mayor parte de la variabilidad genotípica en la duración total del ciclo, aunque también es posible detectar diferencias significativas dentro de cada grupo ([Tabla 2-1](#)).

	GL	DT	DA	DM
Ensayo	3	83100**	47860**	9352**
Genotipo	9	19582**	20668**	2414ns
Ciclo	1	134378**	17088**	2101ns
Dentro Inv	2	8738*	7417*	601ns
Dentro Prim	6	4064*	182ns	3070ns
Genotipo* Ensayo	27	1578ns	784ns	16640**
Ciclo* Ensayo	3	3945ns	4309**	3246ns
Inv* Ensayo	6	1014nt	827nt	1992nt
Prim* Ensayo	18	1372nt	182nt	1290nt
CV%		1.9	2.1	5.0

Tabla 2-1. Cuadrados medios y significación de la duración del ciclo (DT), del tiempo transcurrido hasta antesis (DA) y de la duración del período de maduración (DM) estimados en grados día de diez genotipos en los ensayos G90, P90, G91 y P91.
*, p<0.05; **p<0.01

La separación de medias para la duración total del ciclo de nuevo pone de manifiesto la existencia de sólo tres genotipos de ciclo invernal, 1I, 2I y 3I, especialmente, al analizar el tiempo a antesis se observa como no hay diferencias entre el resto de cultivares (Tabla 2-2). Dentro de los triticales de invierno, no existe una sincronía tan acusada como en los de primavera para la fecha de antesis, siendo 1I el genotipo más tardío y 2I el más temprano (Tabla 2-2). Esto hace pensar en que no solamente son los genes de precocidad 'per se' podrían estar involucrados en estas pequeñas variaciones (Ford y col 1981, Scarth y Law 1984, Hoogendron 1985a).

ENSAYO	DT	DA	DM
G90	1957.5 (130) c	1262.9 (96) d	694.6 (34) b
P90	2067.2 (159)	1325.6 (122) c	741.5 (37) a
G91	2178.6 (212)	1429.9 (174) a	748.7 (38) a
P91	2042.5 (172) b	1352.1 (137) b	690.4 (34) b
MDS*	36.4	25.7	37.4
GENOT			
1P	2015.0 (167) d	1294.5 (130) d	720.5 (37)
2P	2025.9 (167)cd	1294.5 (130) d	731.3(37)
3P	1988.1 (165) d	1294.5 (130) d	693.6(35)
4P	1995.2 (166) d	1294.5 (130) d	700.6(36)
5P	2042.4 (168) cd	1307.2 (131) d	735.2(37)
6P	2915.0 (167) d	1307.2 (131) d	707.8(36)
7P	2082.9 (170) bc	1307.2 (131) d	775.8(39)
1I	2202.2 (174)	1485.4 (140) a	716.7(34)
2I	2112.0 (170) b	1399.3 (136) c	712.7(34)
3I	2135.8 (173) b	1442.0 (138) b	693.8(35)
MDS*	57.7	40.6	59.2
CICLO			
P	20.228(167) b	1230.0 (130) b	723.0 (37)
I	2149.9(173) a	1442.2 (138) a	706.5 (35)
MDS	34.4	22.8	30.2

Tabla 2-2. Medias y separación de medias para la duración total del ciclo (DT), tiempo a antesis (DA) y maduración (DM) medidos en grados-día en diez genotipos y cuatro ensayos. Entre paréntesis figura la duración media en días. P indica ciclo de primavera, I ciclo de invierno.

Es interesante destacar la ausencia de diferencias significativas entre genotipos para la duración del período de maduración (Tabla 2-1). La causa podría estar relacionada, en nuestras condiciones, con la incidencia de altas temperaturas a final de la primavera, las cuales afectarían especialmente a los triticales de invierno, acortando, de forma notable, este período. Posiblemente, también serían las responsables de la existencia de

significación en la interacción genotipo*ensayo para este período (Tabla 2-1). Es necesario señalar que para poder valorar las interacciones genotipo*ensayo y ciclo*ensayo se ha considerado como error la suma de los cuadrados medios de los términos invierno*ensayo y primavera*ensayo, ya que, al poseer una única observación por genotipo y ensayo, el error experimental viene expresado por la interacción genotipo*ensayo.

Las fechas de siembra de cada ensayo justifican las diferencias observadas en la longitud del ciclo (Tabla 2-1). G91, cuya siembra se realizó en noviembre, presenta una longitud de ciclo media superior al resto. G90, con siembra en febrero, acumula menos grados día para llegar a la madurez. P90 y P91, ambos sembrados en enero, son iguales estadísticamente y de valor intermedio (Tabla 2-2). Las diferencias en el tiempo acumulado a antesis observadas entre los ensayos P90 y P91 podrían estar relacionadas con las temperaturas medias existentes durante el período vegetativo.

En G90, con siembra a principios de febrero, todos los genotipos llegaron a espigar, lo cual indica que las horas frío acumuladas por debajo de 10°C fueron suficientes para satisfacer las necesidades de vernalización en los triticales de invierno. Algunos autores han encontrado trigos de invierno que espigan sin que se cumplan todos los requerimientos de frío, eso sí, el número de espigas por unidad de superficie es menor y con presencia de anomalías en la espiga (Davidson y col 1985). En este ensayo no se apreciaron malformaciones aunque el número de espigas de los genotipos invernales fue ligeramente inferior al resto, con una mayor proporción de hijuelos secundarios no fértiles (resultados no mostrados).



II.3.2 TASA DE APARICIÓN FOLIAR EN FUNCIÓN DEL TIEMPO TÉRMICO, LUMÍNICO, FOTOTÉRMICO Y TERMOLUMÍNICO. NÚMERO DE HOJAS EN EL TALLO PRINCIPAL

II.3.2.1 Temperatura y fotoperíodo base

La fecha de siembra es uno de los factores que pueden afectar el valor de la temperatura base (Kirby y col 1985a). Dado que las necesidades de vernalización pueden tener efecto, especialmente sobre la temperatura base, este cálculo se realizó por separado para cada hábito de crecimiento.

En la [Tabla 2-3](#) consta la temperatura que minimiza el coeficiente de variación de la regresión, apreciándose ciertas desviaciones en el ensayo G90 para los genotipos de invierno y en el ensayo P90 para los de primavera. No obstante, en el ensayo G90 el utilizar 2°C para el cálculo de los grados día supone una mejora de 0.08% del coeficiente de variación (pasa de ser 2.23% a 2.15%) y en P90 el descenso es del 0.15%. Kirby y col (1985a), en trigo, encontraron diferencias en la temperatura base ocasionadas por un retraso en la siembra. Gallagher (1979), Ellis y Russell (1984) y Wright y Hughes (1987) en trigo y en cebada calcularon la temperatura base, estimándola, según el estudio, entre 0.6°C y 3°C, concluyendo que el error cometido al considerar 0°C como temperatura base es prácticamente despreciable. Incluso en el estudio de Kirby y col (1985a), con diferencias significativas, se realiza la comparación de tasas de aparición foliar calculadas con 0°C como temperatura base. En nuestro caso, las desviaciones puntuales solamente se han traducido en descensos del coeficiente de variación muy pequeños y no significativos, por lo que se ha considerado, que, a efectos de cálculo de la tasa de aparición foliar en función del tiempo térmico, la temperatura base a utilizar será 0°C en todos los casos.

ENSAYO	INVIERNO		PRIMAVERA	
	T(°C)	F(h)	T(°C)	F(h)
G90	2	2	0	0
P90	0	0	4	0
P91	0	0	0	0
G91	0	2	0	2
SELECCIÓN	0	0	0	0

Tabla 2-3. Valores de temperatura (T) y fotoperíodo (F) para cada hábito de crecimiento que minimizan el coeficiente de variación obtenido en la regresión del número de bejas medio de cada genotipo frente al tiempo acumulado desde siembra.

Son pocos los estudios en cereales en los que se ha comprobado la dependencia lineal del número de hojas emergidas en el tallo principal con el tiempo lumínico acumulado. Entre ellos, Baker y Gallagher (1983b), en trigo, ajustaron el número de hojas frente al fotoperíodo acumulado. Para poder conocer la longitud del día, dado que el ensayo se planteó en condiciones de campo, se usaron los valores reseñados en tablas climáticas, a los cuales, por analogía con el tiempo térmico, se les restó 0.5 horas como fotoperíodo base. En la [Tabla 2-3](#), se puede apreciar que, mayoritariamente, 0 horas es el valor que minimiza el coeficiente de variación en nuestras condiciones. No obstante, los razonamientos para el fotoperíodo base han sido análogos a los de la temperatura base. En este caso, la disminución en el coeficiente de variación es ínfima en todas las desviaciones: nunca ha sido superior al 0.2% respecto al obtenido con 0h, oscilando todos ellos entre 1.5% y 4% en función del ensayo. Por ello, el fotoperíodo base con el que se han calculado las tasas de aparición foliar en función del tiempo lumínico ha sido 0 horas luz, en vez de 0.5 horas propuesto por Baker y Gallagher (1983b).

Un razonamiento adicional que ha contribuido a la selección de la temperatura y el fotoperíodo base ha sido la simplicidad de cara a establecer un modelo de simulación de desarrollo determinístico. El número de variables a definir se reduce, lo que, junto a las ligeras desviaciones encontradas, hace recomendable plantear unos valores base únicos.

La dependencia de la velocidad de aparición foliar en el tallo principal de las unidades fototérmicas también ha llevado a intentar determinar qué parejas de valores de fotoperíodo y temperatura son considerados como base (Baker y Gallagher 1983b). Este proceso es mucho más laborioso, y los resultados no siempre son satisfactorios. Es posible que, en algunos casos, aparezca más de una pareja de valores que minimice el coeficiente de variación (Baker y Gallagher 1983b). En nuestro caso, al intentar establecer las unidades fototérmicas y termolumínicas base, este efecto se ha podido constatar, si bien, en general, las combinaciones de

0°C y 0 horas luz suelen ser las más adecuadas, especialmente al calcular el tiempo fototérmico acumulado (resultados no mostrados).

II.3.2.2 Tasa de aparición foliar y número de hojas en el tallo principal

La relación lineal del número de hojas emergidas en el tallo principal respecto al tiempo térmico acumulado ha sido reseñada en trigo por Gallagher (1979), Baker y Gallagher (1983b), Kirby y col (1985a) entre otros. Este tipo de relación lineal también se ha encontrado respecto al tiempo lumínico acumulado (Baker y Gallagher 1983b) y fototérmico (Bauer y col 1984b). En nuestro caso, la bondad del ajuste ha sido muy buena con todas las unidades. En todos los casos el coeficiente de determinación fue superior al 95% y, en general, alrededor del 99%. En la [Figura 2-3](#) se refleja un ejemplo de las rectas obtenidas con los cuatro tiempos utilizados. Cada una de ellas pertenece a un genotipo y a un ensayo. No parece existir evidencia de que se produzca una desviación de la linealidad a partir de los 800 grados día sugerida por Cao y Moss (1991b). La obtención de r^2 de 99% en la mayoría de las regresiones refuerza la hipótesis de Gallagher (1979) de que el filocrono se mantiene constante durante la vida de la planta, y, en la cual, se basan la mayoría de los estudios realizados sobre la tasa de aparición foliar.

En los diez genotipos de triticale se aprecian diferencias significativas para la tasa de aparición foliar calculada en las cuatro unidades ([Tabla 2-4](#)). En trigo y cebada, numerosos estudios han destacado la existencia de variabilidad en el filocrono expresado en grados día (Gallagher 1979, Baker y Gallagher 1983b, Bauer y col 1984b, Ellis y Russell 1984, Kirby y col 1985a, Cao y Moss 1989a) y, en el resto de unidades (Baker y Gallagher 1983b, Bauer y col. 1984b, Wright y Hughes 1987, Cao y Moss 1989b 1989c). En triticale, prácticamente la totalidad de la variación genotípica está ligada al hábito de crecimiento de cultivar ([Tabla 2-4](#)), con menores tasas de aparición foliar en los triticales de invierno ([Tabla 2-5](#)). Este hecho, junto con un mayor número de hojas de este tipo de cultivares ([Tabla 2-5](#)), sin duda alguna está relacionado con una mayor longitud del tiempo transcurrido a antesis. Dentro de cada hábito de crecimiento, solamente existen diferencias dentro de los de primavera cuando se expresa la tasa en hojas por grado-día*hora luz ([Tabla 2-4](#)).

	GL	TAFT	TAFL	TAFFT	TAFTL	HOJAS
Ensayo	3	17.1**	29.3**	0.08**	747**	2.0**
Genotipo	9	5.6**	5.1**	0.09**	693**	15.0**
Ciclo	1	26.2**	20.4**	0.32**	2412**	104.6**
Dentro Inv	2	2.2 ns	1.9ns	0.01ns	509ns	13.7**
Dentro Prim	6	3.2 ns	3.7ns	0.07**	457ns	0.6ns
Genotipo*	27	1.5**	1.7**	0.01**	255**	0.5**
Ensayo						
Ciclo*	3	2.4*	1.7*	0.02**	313**	1.0**
Ensayo						
Inv* Ensayo	6	1.5 ns	1.1ns	0.002ns	303**	0.5*
Prim* Ensayo	18	1.2**	1.8*	0.007**	229**	0.5**
Error	109	0.67	0.50	0.002	99	0.2
		7.5	7.5	5.9	7.5	4.2

Tabla 2-4. Cuadrados medios y significación para la tasa de aparición foliar térmica (TAFT*10³) en hoja/grado-día, lumínica (TAFL*10³) en hoja/hora luz, fototérmica (TAFFT*10³) en hoja/grado-día* hora luz, termolumínica (TAFTL*10³) en hoja* hora luz/grado-día y número de hojas (HOJAS) en el tallo principal de diez genotipos de triticale en cuatro ensayos.

*, p<0.05; **, p<0.01

El efecto del ensayo sobre la velocidad de aparición de hojas, cuando se calcula a partir de los grados día acumulados, podría venir parcialmente explicado por las fechas de siembra. Entre otros, Kirby y Ellis (1980), Baker y Gallagher (1983a), Kirby y col (1985a) indican que cuando se retrasó la fecha de siembra, la tasa de aparición foliar aumentó. Como consecuencia, el número de días necesarios para la aparición de una hoja se hizo menor, reduciéndose el tiempo necesario para completarse el ciclo. Hay y Wilson (1982) y Kirby y col (1985a) relacionaron esta evolución con la tasa de cambio del fotoperíodo en la nascencia y, especialmente, con el sentido del cambio. Así, cuando el día se alarga (es decir, a medida que el cambio se hace más positivo), las tasas de aparición foliar son mayores.

En este caso, se aprecia una tendencia al incremento de la tasa de aparición foliar térmica a medida que la fecha de siembra se retrasa ([Tabla 2-5](#)): G91, con fecha de siembra más temprana, es el ensayo en el que la tasa media es más baja y, en G90, el más tardío, la tasa toma el valor superior. No obstante, el que en P90 la tasa

sea estadísticamente inferior que en P91, no puede ser justificado en base a este razonamiento ya que ambos fueron sembrados con 7 días de diferencia y la nascencia se produjo en la misma semana del calendario. Esto hace pensar en que tal vez, existan factores adicionales que determinen la magnitud de la tasa de aparición foliar. Posiblemente, la temperatura en el momento de la nascencia pueda influir en la velocidad de emergencia de las hojas.

ENSAYO	TAFT	TAFL	TAFFT	TAFTL	HOJAS
G90	11.5 a	10.6 a	0.82 c	149.6 a	9.9 a
P90	10.3 b	9.8 b	0.82 c	126.0 c	9.5 b
G91	10.1 b	8.7 c	0.87 b	117.8 d	10.0 a
P91	11.2 a	10.5 a	0.91 a	137.3 b	9.6 b
MDS*	0.4	0.3	0.02	4.7	0.2
GENOT					
1P	11.2 ab	10.3 ab	0.94 ab	136.4 ab	8.9 g
2P	10.8 bcd	9.9 bcd	0.87 de	132.6 bcd	9.1 fg
3P	11.5 a	10.6 a	0.97 a	141.3 a	9.3 de
4P	10.8 bc	10.1 bc	0.89 cd	131.3 bcd	9.1 efg
5P	11.1 ab	9.9 bcd	0.83 ef	133.6 bc	9.3 de
6P	11.6 a	10.3 a	0.93 bc	142.2 a	9.5 d
7P	10.3 cde	9.4 ef	0.76 g	126.6 de	9.3 def
1I	9.8 e	9.0 f	0.77 g	120.5 e	11.3 b
2I	10.2 de	9.5 def	0.78 g	128.4 cd	10.0 c
3I	10.5 cd	9.7 cde	0.81 f	131.4 bcd	11.7 a
MDS*	0.5	0.5	0.03	7.3	0.2
CICLO					
P	11.0 a	10.1 a	0.88 a	134.9 a	9.2 b
I	10.2 b	9.4 b	0.79 b	126.7	11.0 a
MDS*	0.3	0.3	0.027	4.1	0.2

Tabla 2-5. Medias y separación de medias para la tasa de aparición foliar térmica (TAFT*10³) en hojs/grado día, lumínica (TAFL*10³) en hoja/hora luz, fototérmica (TAFFT*10³) en hoja/grado día* hora luz, termolumínica (TAFTL*10³) en hoja* hora luz/ grado día y número de hojas (HOJAS) en el tallo principal de diez genotipos de triticale en cuatro ensayos. P indica ciclo de primavera, I ciclo de invierno.

Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para p<0.05.

* Mínima diferencia significativa (p<0.05)

Respecto a la influencia del ambiente en la tasa de aparición foliar calculada en unidades lumínicas y termolumínicas, se puede aplicar lo mismo que cuando se obtiene a partir de los grados día: la fecha de siembra no explica por completo las respuestas al ambiente, si bien, se aprecia una tendencia al aumento de la tasa a medida que la fecha se retrasa (Tabla 2-5). Sin embargo, esto no es aplicable a las unidades fototérmicas, ya que, P91 presenta mayor tasa que G91 y las dos superan a G90 y P90 (Tabla 2-5).

En la última variable analizada, el número de hojas desarrolladas en el tallo principal, existen diferencias significativas entre genotipos (Tabla 2-4), las cuales se deben, por un lado, al hábito de crecimiento del cultivar, y, por otro, a la variabilidad dentro de los genotipos de invierno. También se detecta una influencia ambiental, con mayor número de hojas en G90 y G91 que en P90 y P91 (Tabla 2-5). El retraso en la fecha de siembra generalmente se traduce en una disminución del número de hojas (Ellis y Russell 1984, Kirby y col 1985a, Jones y Allen 1986). Cuando los cultivares sembrados requieren vernalización para pasar al período reproductivo, este efecto también se puede observar, si bien, cuando la siembra es demasiado tardía, la planta sigue vegetando hasta poder acumular las horas frío necesarias y, en casos extremos, no se producirá la floración. Por lo tanto, existe una fecha de siembra límite a partir de la cual los cultivares de invierno desarrollan más hojas (Kirby y col 1985a).

Este efecto podría explicar el que en G90 y en G91 el número de hojas medio sea el mismo estadísticamente, a pesar de tener fechas de siembra tan distantes. En G90, los triticales de primavera desarrollaron, aproximadamente, 0.5 hojas menos que en el resto de los ensayos, mientras que los de invierno, por ser una fecha posterior, tardarían más en completar sus necesidades de horas frío emitiendo un número superior de hojas (Ellis y Russell 1984, Kirby y col 1985a). El resultado sería el mismo que en G91, en el que los genotipos de primavera presentan una media ligeramente superior (Figura 2-4).

Por último, sería necesario realizar una valoración sobre la posible utilización de las unidades

fototérmicas y termolumínicas frente al tiempo térmico. Con este tipo de unidades se pretendía valorar el efecto conjunto de la temperatura y del fotoperíodo en los procesos que afectan al desarrollo de la planta. Cao y Moss (1989c) no encontraron diferencias intraespecíficas en trigo al ajustar el número de hojas frente a las unidades termolumínicas. En nuestro caso, no se ha detectado este efecto en triticale, por lo que, en principio, no posee ninguna ventaja adicional en la simulación del desarrollo frente al tiempo térmico. Con el tiempo fototérmico, a pesar de obtener coeficientes de variación más bajos, también se detecta variabilidad genotípica. Si se ha de escoger entre tiempo térmico y lumínico en un modelo de simulación en condiciones de campo, siempre será preferible utilizar los grados día, puesto que la longitud del día se establece por tablas. Presumiblemente, el régimen térmico proporcionará una medida más adecuada del ambiente que el valor del fotoperíodo.

II.3.3 MODELO DE SIMULACIÓN DE DESARROLLO PARA TRITICALE: PARÁMETROS BÁSICOS

La temperatura, junto con el fotoperíodo, es el principal factor en controlar el desarrollo de la planta (Dale y Milthorpe 1981). Por ello, en general, en los modelos de simulación de desarrollo y crecimiento de cultivos, se utilizan los grados día acumulados, bien desde siembra, bien desde la emergencia para predecir la fenología y/o la evolución de la cubierta vegetal (Bauer y col 1984a, Rickman y Rassmussen 1985, Klepper y col 1988). Uno de los problemas que esto conlleva es la cuantificación del filocrono, ya que se sabe que éste disminuye a medida que la fecha de siembra se retrasa (Ellis y Russell 1984, Kirby y col 1985a). Klepper y col (1988) y Cao y Moss (1991a) propusieron establecer distintos valores en función de la siembra.

Esto supone cierta dificultad, puesto que no se conocen con exactitud los factores que determinan el valor del filocrono. Posiblemente, además de la tasa de cambio del fotoperíodo en la nascencia (Ellis y Russel 1984), también estén involucradas la temperatura y la relación termolumínica (Cao y Moss 1991b). Dado que en los resultados del apartado anterior no se ha encontrado ninguna otra unidad temporal capaz de eliminar estos inconvenientes, se ha optado por establecer los parámetros necesarios para un modelo de simulación en función del tiempo térmico.

La definición de la nascencia constituye el primer paso de la simulación. Bauer y col (1984), Klepper y col (1988), entre otros, consideran, en trigo, que la emergencia del cultivo coincide con el momento en el que las plantas han desarrollado 0.5 hojas. La determinación visual de la nascencia exacta es una cuestión subjetiva. Es difícil precisar en campo cuándo todo el cereal posee 0.5 hojas, especialmente, porque no existe ninguna hoja de referencia. Además, el crecimiento en invierno es muy lento, durante muchos días, aparentemente, no se aprecian cambios en el cultivo. La tercera razón, y, quizás, la de mayor peso, es la nascencia no agrupada que a veces sucede con bajas temperaturas, impidiendo determinar si todas las plantas han nacido. En este apartado se ha procedido, en consecuencia, a calcular la nascencia en cada ensayo a partir de las rectas de regresión entre el número de hojas desarrolladas y el tiempo térmico acumulado con 0°C como temperatura base. En nuestro caso, la emergencia teórica de cada ensayo se ajustó bastante bien a la obtenida mediante la escala de Zadoks, con diferencias que, en ningún caso, fueron mayores a 5 días. El número medio de grados día acumulados en el momento de la nascencia teórica fue 175 GDD, con una desviación típica de 30 GDD entre ensayos. Evidentemente, en la nascencia influyen factores externos a la planta, especialmente, la humedad del suelo y la temperatura. Si la siembra no se realiza en condiciones óptimas, es de esperar que la emergencia del cultivo se retrase. El resultado obtenido en triticale, es bastante próximo al propuesto en trigo por Bauer y col (1984a) y Klepper y col (1988) con un valor de 150 GDD.

De los resultados obtenidos en el apartado II.3.2, se han extraído los valores medios del filocrono térmico. Se han considerado dos fuentes de variación: la fecha de siembra (también indicada por Ellis y Russell (1984) y Kirby y col (1985a) entre otros) y el hábito de crecimiento del cultivar, ya que, según la [Tabla 2-3](#), es el que justifica la variabilidad genotípica encontrada. En la [Tabla 2-6](#) figura un resumen de los parámetros propuestos. En el caso del número de hojas desarrolladas en el tallo principal, no se ha considerado la variación ocasionada por la fecha de siembra. Aunque existen diferencias significativas en el factor ensayo ([Tabla 2-3](#)), la media pasa, en los triticales de invierno, de 11 en siembra normal a 11.6 en siembra tardía. En los de primavera, la disminución ocasionada es, solamente, de 0.5 hojas.

Variables	Ciclo	
	I	P
Filocrono (GDD)		
Siembra normal	100	95
Siembra tardía	90	85
Número de hojas	11	9
Temperatura base	0°C	
Nascencia	175 GDD	

Tabla 2-6. Parámetros básicos propuestos para un modelo de simulación de desarrollo en triticale. I significa ciclo de invierno, P ciclo de primavera.

En una primera etapa, se pasó a comprobar la validez de estos parámetros en los cuatro ensayos realizados con la colección de triticale, es decir, con G90, P90, G91 y P91. La predicción se realizó para la fecha de espigado medio.

Los resultados de la simulación (Tabla 2-7) indican una buena precisión en la predicción del espigado. Si se hacen las medias por ciclos, en los genotipos de ciclo de invierno, la predicción media del espigado es 2.1 días posterior a la real, con una desviación típica de 3.9. En el caso de los triticales de primavera, a media toma un valor de -0.25 días y la desviación típica 2.61. El menor ajuste obtenido para el triticale de invierno se debe a la presencia de variabilidad para el número de hojas en el tallo principal (Tabla 2-4), que, especialmente, viene causado por el genotipo 2I.

	G90	P90	G91	P91	Media	τ
1	4	0	-1	-3	0	2.9
2	4	0	-1	-3	0	2.9
3	4	0	-1	-3	0	2.9
4	4	0	-1	-3	0	2.9
5	4	0	-1	-3	0	2.9
6	4	0	-1	-3	0	2.9
7	2	-3	-3	-3	-1.7	2.5
1	2	-4	-1	0	-0.7	2.5
2	9	6	7	6	7	1.4
3	2	-2	1	0	0.2	1.7
Media	3.9	-0.3	-0.3	-1.5	0.5	
τ	2.0	2.6	2.6	2.9		3.2

Tabla 2-7. Diferencia en días entre el espigado calculado con el modelo de simulación y el espigado real en diez genotipos y cuatro ensayos.

Un último paso en la comprobación de la validez de estos parámetros fue la predicción del espigado en un total de 80 genotipos de triticale sembrados en 6 ensayos diferentes durante las campañas 89-90 y 90-91. Estos experimentos forman parte del programa de mejora de triticale del centro UPC-IRTA.

Las fechas de espigado fueron calculadas, de nuevo, según el hábito de crecimiento del cultivar y la fecha de siembra. En la siguiente tabla se reflejan los resultados medios obtenidos.

Ciclo	Media	τ
I	5	2.5
P	2.4	4.2
Total	3.2	3.9

Tabla 2-8. Diferencia en días entre el espigado calculado con el modelo de simulación y el espigado real y desviación típica en ochenta genotipos de seis ensayos diferentes del programa de mejora de triticale del Centro UPC-IRTA. P significa ciclo de primavera, I ciclo de invierno.

Klepper y col (1988), proponiendo un modelo para trigo con 100 GDD de filocrono y 150 GDD para la emergencia, encontraron entre 6 y 18 días de diferencia para estadíos anteriores a la aparición de la hoja bandera. Estos modelos determinísticos son más sencillos de aplicar cuando todavía siguen desarrollandose hojas, ya que, no es necesario determinar el número de hojas totales en el tallo principal, las cuales son imprescindibles para predecir el espigado o la antesis en base al filocrono. Evidentemente, como ya se ha mencionado, esto constituye un factor importante de desviación. Por comparación a los resultados de Klepper y col (1988), se puede concluir que los parámetros propuestos en este apartado son apropiados para predecir el desarrollo de triticale en condiciones similares a la de nuestros ensayos. Además, el coeficiente de correlación entre los días transcurridos a espigado reales y predichos fue de 0.99, significativo para $p < 0.01$.

En una última valoración sobre los modelos de predicción del espigado basados en el filocrono se ha de recordar que, aunque la temperatura y el fotoperíodo controlan el desarrollo de la planta, no son los únicos

factores que determinan la emergencia de la espiga (Ford y col 1981). También es necesario cuantificar la precocidad del genotipo (Hoogendron 1985a 1985b). Mediante los modelos matemáticos solamente es posible conseguir una buena aproximación de la evolución del cultivo. No obstante, estos parámetros básicos, también permiten ser incorporados en modelos matemáticos más complicados de crecimiento y evolución de la cubierta vegetal (Rickman y Rassmussen 1985).

II.4 CONCLUSIONES

Los resultados de este capítulo sobre el desarrollo en diez genotipos de triticale permiten indicar que:

1.- Las diferencias intraespecíficas observadas para la duración total del ciclo están asociadas, principalmente, al hábito de crecimiento del genotipo.

2.- Aunque el tiempo transcurrido desde siembra a antesis es mayor en los triticales de invierno, la duración del período de maduración no es distinta estadísticamente entre genotipos. Esto sugiere que, en nuestras condiciones, las temperaturas elevadas de final de la primavera pudieran acortar la maduración de los cultivares de invierno e igualarla a la de los de primavera.

3.- En triticale se recomienda, para calcular el tiempo térmico acumulado, utilizar como temperatura base 0°C. De igual forma, 0 horas luz es el fotoperíodo base aconsejable para estimar el tiempo lumínico acumulado.

4.- El número de hojas desarrollado en el tallo principal presenta una relación lineal con el tiempo térmico acumulado desde siembra. Esta dependencia lineal también se obtiene utilizando, como unidades alternativas, horas luz, unidades fototérmicas y termolumínicas.

5.- Se observa variabilidad genotípica para la tasa de aparición foliar calculada en las cuatro unidades. De forma similar a lo que sucede en la duración total del ciclo, estas diferencias están asociadas al hábito de crecimiento.

6.- Los triticales de invierno desarrollan un mayor número de hojas en el tallo principal. Este hecho, junto a una menor tasa de aparición foliar, puede estar relacionado con la mayor duración del período siembra-antesis.

7.- Se aprecia una tendencia a una mayor velocidad en la emergencia de las hojas a medida que la siembra se hace más tardía, excepto cuando se expresa en unidades fototérmicas.

8.- Además de la tasa de cambio del fotoperíodo en la nascencia, otros factores están involucrados en la determinación del filocrono, como se deduce de las diferencias estadísticas en la tasa de aparición foliar en los dos ensayos sembrados en enero.

9.- En los genotipos de invierno, el número de hojas en el tallo principal decrece a medida que se retrasa la fecha de siembra en tres de los cuatro ensayos. En el último de ellos, con siembra en Febrero, se detecta un ligero aumento en la media del número de hojas, probablemente debido a que las necesidades de vernalización tardaron más tiempo en completarse.

10.- Las unidades fototérmicas y termolumínicas, que intentan reflejar el efecto conjunto de la temperatura y del fotoperíodo, no son capaces de eliminar el efecto de la fecha de siembra en la tasa de aparición foliar. Por lo tanto, su utilización en modelos de simulación presenta los mismos inconvenientes que el tiempo térmico.

11.- En triticale y en nuestras condiciones, la emergencia media se produce cuando el tiempo térmico acumulado alcanza el valor de 175 grados día con 0°C como temperatura base.

12.- Los valores del filocrono y de número de hojas medio extraídos del presente capítulo permiten predecir el espigado en triticale, en función del hábito de crecimiento y de la fecha de siembra, con una buena aproximación.

II.5 BIBLIOGRAFÍA

- Baker CK y Gallagher JN. 1983a. The development of winter wheat in the field. 1. Relation between apical development and plant morphology within and between seasons. *J agric Sci, Camb*, 101:327-335
- Baker CK y Gallagher JN. 1983b. The development of winter wheat in the field. 2. The control of primordium initiation rate by temperature and photoperiod. *J agric Sci, Camb*, 101:337-344
- Baker JT, Pinter PJ, Reginato RJ y Kanemasu ET. 1986. Effects of temperature on leaf appearance in spring and winter wheat cultivars. *Agron J*, 78:605-613
- Bauer A, Fanning C, Enz JW y Eberlein CV. 1984a. Use of growing-degree days to determine spring wheat growth stages. Cooperative Ext Service, 14Agr-1
- Bauer A, Frank AB y Black AL. 1984b. Estimation of spring wheat leaf growth rates and anthesis from air temperature. *Agron J*, 76:829-835
- Cao W y Moss DN. 1991a. Vernalization and phyllochron in winter wheat. *Agron J*, 83:178-179
- Cao W y Moss DN. 1991b. Phyllochron change in winter wheat with planting date and environmental changes. *Agron J*, 83:396-401
- Cao W y Moss DN. 1989a. Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci*, 29:1018-1021
- Cao W y Moss DN. 1989b. Daylength effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci*, 29:1021-1025
- Cao W y Moss DN. 1989c. Temperature and daylength interaction on phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci*, 29:1046-1048
- Crofts HJ. 1989. On defining a winter wheat. *Euphytica*, 44:225-234
- Dale JE y Milthorpe JL. 1981. General features of the production and growth of leaves. In **The growth and functioning of leaves**. Editado por JE Dale & FL Milthorpe. Cambridge University Press. pp 151-159
- Dalloul A. 1980. Influence of the period of vernalization on 8 characteristics of wheat in winter x spring crosses. *Cereal Res Comm*, 8:551-557
- Davidson JL, Christian KR, Jones DB y Bremner PM. 1985. Responses of wheat to vernalization and photoperiod. *Aust J Agric Res*, 36:347-359
- Ellis RP y Russell G. 1984. Plant development and grain yield in spring and winter barley. *J agric Sci, Camb*, 102:85-95
- Fairey DT, Hunt LA y Stoskoff NC. 1975. Day-length influence on reproductive development and tillering in 'Fergus' barley. *Can J Bot* 53:2770-2775
- Fejer SO y Fedak G. 1985. Performance of barley introductions and cultivars under three contrasting daylength and temperature combinations. *Cereal Res Com*, 13: 161-169
- Flood RG y Halloran GM. 1984a. Temperature as a component of the expression of developmental responses in wheat. *Euphytica*, 33:91-98
- Flood RG y Halloran GM. 1984b. The association of vernalization and photoperiod responses in wheat. *Cereal Res Com*, 12:5-11
- Flood RG y Halloran GM. 1984c. Basic development rate in spring wheat. *Agron J*, 76:260-264
- Flood RG y Halloran GM. 1983. Developmental responses in tetraploid wheat (*Triticum turgidum*). *Can J Bot*, 61:2539-2545
- Ford MA, Austin RB, Angus WJ y Sage GCM. 1981. Relationship between the responses of spring wheat genotypes to temperature and photoperiodic treatments and their performance in the field. *J agric Sci, Camb*, 96:623-634
- Fox PN y Rossielle AA. 1982. Reducing the influence of environmental main-effects on pattern analysis of plant breeding environments. *Euphytica*, 31:645-656.
- Gallagher JN. 1979. Field Studies of Cereal Leaf Growth. I. Initiation and expansion in relation to temperature and ontogeny. *J of Exp Bot*, 30:625-636
- Gardner FP y Barnett RD. 1990. Vernalization of wheat cultivars and a triticale. *Crop Sci*, 30:166-169
- Halloran GM. 1977. Developmental basis of maturity differences in spring wheat. *Agron J*, 69:899-902
- Halloran GM y Pennell AL. 1982. Duration and rate of development phases in wheat in two environments. *Ann Bot*, 49:115-121
- Haun JR. 1973. Visual quantification of wheat development. *Agron J* 65:116-119
- Hay RKM y Wilson GT. 1982. Leaf appearance and extension in field-grown winter wheat plants: the importance of soil temperature during vegetative growth. *J agric Sci, Camb*, 99:403-410
- Hoogendron J. 1985a. A reciprocal F1 monosomic analysis of the genetic control of time of ear

emergence, number of leaves and number of spikelets in wheat (*Triticum aestivum*, L). *Euphytica*, 34:545-558

Hoogendron J. 1985b. The physiology of variation in the time of ear emergence among wheat varieties from different regions of the world. *Euphytica*, 34:559-571

Hoogendron J. 1985c. The basis of variation in date of ear emergence under field conditions among the progeny of a cross between two winter wheat varieties. *J agric Sci, Camb*, 104:493-500

Jones JL y Allen EJ. 1986. Development in barley. *J agric Sci, Camb*, 107:187-213

Kirby EJM y Appleyard M. 1986. Cereal development guide. 2nd edition. Plant Breeding Institute. Publicado por NAC. Arable Unit. Stoneleigh. Warwickshire.

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

Kirby EJM, Appleyard M y Fellowes G. 1985b. Leaf emergence and tillering in barley and wheat. *Agronomie*, 5:193-200

Kirby EJM y Ellis RP. 1980. A comparison of spring barley grown in England and in Scotland. 1. Shoot apex development. *J agric Sci, Camb*, 95:101-110

Klepper B, Rickman RW, Zuzel JF y Waldman SE. 1988. Use of growing degree days to project sample dates for cereal crops. *Agron J*, 80:850-852

Klepper B, Rickman RW y Belford RK. 1983. Leaf and tiller identification on wheat plants. *Crop Sci*, 23:1002-1004

Klepper B, Rickman RW y Peterson CM. 1982. Quantitative characterization of vegetative development in small cereal grains. *Agron J*, 74:789-792

Knott DR. 1986. Effect of genes for photoperiodism, semidwarfism and awns on agronomic characters in a wheat cross. *Crop Sci*, 26:1158-1162

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

Major DJ. 1980. Photoperiod response characteristics controlling flowering of nine crop species. *Can J Plant Sci*, 60:777-784

Maystrenko OI y Aliev EB. 1986. Chromosomal location of genes for photoperiodic response in a winter common wheat variety skorospelka 35 slightly sensitive to short daylight. *Cereal Res Comm*, 14:41-47

Ormord DP. 1963. Photoperiodic sensitivity of head differentiation, culm elongation, and heading in some spring wheat and spring barley varieties. *Can J Plant Sci*, 43:323-329

Perry MW, Siddique KHM y Wallace JF. 1987. Predicting phenological development for australian wheats. *Aust J Agric Res*, 38:809-819

Pirasteh B y Welsh JR. 1980. Effect of temperature on the heading date of wheat cultivars under a lengthening photoperiod. *Crop Sci*, 20:453-456

Pugsley AT. 1963. The inheritance of a vernalization response in australian spring wheats. *Aust J Agric Res*, 14:622-627

Pugsley AT. 1971. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Aust J Agric Res*, 22:21-31

Pugsley AT. 1972. Additional genes inhibiting winter habit in wheat. *Euphytica*, 21:547-552

Rickman RW y Rasmussen PE. 1985. Ground cover estimates for seedling cereal crops. *Soil Sci Soc Am J* 49:1251-1255

Roberts WA y MacDonald MD. 1984. Evidence for the multiplicity of alleles at Vrn1, the winter-spring habit locus in common wheat. *Can J Genet Cytol*, 26:191-193

Scarath R y Law CN. 1984. The control of the day-length response in wheat by the group 2 chromosomes. *Z Pflanzenzuchtg*, 92:140-150

Stelmak'h AF. 1987. Growth habit in common wheat (*Triticum aestivum*, L. EM. Thell). *Euphytica*, 36:513-519

Wareing PF y Phillips IDJ. 1978. The physiology of flowering. I. Photoperiodism. En **The control of growth and differentiation in plants**. Pergamon Press. Oxford. pp 199-225

Wiegand CL, Gerbermann AH y Cuellar JA. 1981. Development and yield of hard red winter wheats under semitropical conditions. *Agron J*, 73:29-37

Wright D y Hughes LLG. 1987. Relationship between time, temperature, daylength and development in spring barley. *J agric Sci, Camb*, 109:365-373

Zadoks JC, Chang TT y Konzak CF. 1974. A decimal code for the growth stage of cereals. *Eucarpia Bull*, 7:42-52

CAPÍTULO III. RELACIONES HÍDRICAS EN LA HOJA BANDERA

III.1 INTRODUCCIÓN

El clima Mediterráneo, caracterizado por bajas temperaturas invernales, fluctuación en cantidad y frecuencia de lluvias y altas temperaturas en verano, es una de las zonas clasificadas por Fischer y Turner (1978) como semiárida, donde el agua suele ser el factor limitante de la producción. En este tipo de áreas no siempre es posible seleccionar por rendimiento conlleva buenos resultados. Algunos mejoradores y fisiólogos creen que los genotipos mejor adaptados y, por consiguiente, con mayor rendimiento, pueden ser identificados más eficientemente si se conocen los atributos que confieren ventajas en ambientes con limitación de agua. Esta filosofía se encuadra dentro de lo que se denomina mejora analítica (Acevedo 1987, Clarke 1987). En el caso del triticale, al cual se le ha asociado una cierta adaptación a zonas marginales (National Council Research 1989), la información disponible sobre la contribución de caracteres concretos a la producción bajo estrés es limitada. Sin embargo, en este capítulo se aborda un paso previo y necesario de cara a plantear un programa de mejora analítica: se pretende conocer la variabilidad intraespecífica para algunos de los caracteres generalmente asociados con el rendimiento en ambientes con limitación de agua.

III.1.1 EFECTOS DEL DÉFICIT HÍDRICO SOBRE LA PLANTA

La disminución del turgor celular ocasionada por el déficit de agua se traduce en una serie de respuestas fisiológicas entre las que se encuentran la paralización del crecimiento celular. A medida que el estrés se intensifica, la expansión foliar, el desarrollo de nueva cubierta vegetal y la intercepción de radiación se ven seriamente dañados. Aunque el crecimiento es el proceso más afectado por el estrés, también provoca efectos directos sobre la actividad fotosintética y la formación del grano (Ferreles 1984, Turner 1986).

La capacidad de recuperación de la planta después de haber sido sometida a estrés es una de las características deseables (Ferreles 1984), si bien, el grado de recuperación dependerá de la duración y de la intensidad del déficit hídrico, así como del momento del desarrollo en el que se ha producido. Parece ser que cuanto más tarde se produce mayor es el efecto negativo sobre la producción. A este respecto, Blum y col (1990) encontraron, en trigo, que la recuperación cuando el estrés incidió en la fase terminal del ahijamiento fue más débil que si tuvo lugar en la fase inicial. Johnson y Kanemasu (1982) indicaron que, cuando la sequía fue muy severa en preantesis, la presencia de condiciones óptimas durante el período de llenado del grano no fue suficiente para paliar la reducción en el rendimiento ocasionada por el menor número de granos de trigo formados.

En presencia de estrés terminal, el factor que determina la reducción del rendimiento es la fecha de floración, señalándose la precocidad como una de las estrategias adaptativas que permite obtener una mayor producción de grano (Bidinger y col 1987, Fischer y Maurer 1978, Johnson y Kanemasu 1982).

III.1.2 ESTATUS HÍDRICO DEL CULTIVO

En condiciones de cultivo no limitantes, la producción de biomasa es directamente proporcional al suministro y al uso del agua (Beadle y col 1985). La estimación del estatus hídrico constituye, por consiguiente, una importante aproximación para profundizar en los procesos metabólicos de la planta. El movimiento del agua a través del gradiente de potencial suelo-planta-atmósfera es un hecho incuestionado. No obstante, todavía no se ha delimitado si el potencial hídrico y el contenido relativo de agua, principales parámetros de medida del estatus hídrico, proporcionan una estimación de la actividad fisiológica de la planta o de la supervivencia (Kramer 1987). Idealmente, ambas estimaciones deberían ser realizadas de forma simultánea en los experimentos planteados para conocer con exactitud las relaciones hídricas del cultivo (Beadle y col 1985).

III.1.2.1 Potencial hídrico

Durante las últimas décadas, el potencial hídrico de la planta, definido como la energía libre del agua, ha sido la forma más usual de obtener una estimación del estatus hídrico del cultivo (Kramer 1987). El cierre estomático, la extensión foliar y la fotosíntesis parecen mantener cierta relación con el potencial hídrico de la planta (Ferreles y col 1978). Además, la importancia del potencial en los movimientos de la planta y la relativa facilidad de su obtención, han influido en la mayor prominencia de esta técnica, a pesar de que no exista evidencia completa de su relación directa con los procesos fisiológicos (Turner 1981).

El potencial hídrico de la planta consta de cuatro componentes, el potencial osmótico, el potencial de turgor, el potencial mátrico y el potencial de gravedad. Este último es de un valor de 0.01 MPa/m, por lo que, excepto en árboles de gran altura, no se considera. Puesto que en el simplasto el potencial osmótico y el

potencial de turgor determinan, mayoritariamente, el potencial hídrico total, el componente mátrico también puede despreciarse (Turner 1981).

La cámara de presión y el sicrómetro de termopar son los dos aparatos usualmente utilizados para estimar el potencial hídrico (Turner 1981, Beadle y col 1985). La cámara desarrollada por Schölander y col (1965) constituye el instrumento generalizado para su estimación en hoja. Se basa en determinar la presión a la que el agua retrocede por el xilema apareciendo en la superficie de corte del tejido (Turner 1986).

El estrés hídrico, la edad de la hoja, el ciclo y la hora del día son factores que producen variación en el potencial hídrico. El déficit de agua ocasiona una caída progresiva del potencial, estimada en el caso del trigo, en 0.7 bar/día (Fischer y Maurer 1978). Los valores mínimos de potencial en maíz y sorgo (Feres y col 1978) y de cebada (Cantero y col 1988) se obtienen a mediodía, momento en el que la demanda evaporativa es mayor. El descenso del potencial hídrico de hojas maduras con la ontogenia, independientemente del suelo o del clima, unido a la capacidad de adaptación vía ajuste osmótico, añade otro grado de complejidad para el uso del potencial como medida del estatus hídrico de la planta (Feres y col 1978). Este efecto de la edad, el incremento de la demanda evaporativa a medida que progresa el ciclo en cultivos de primavera-verano y la presencia de estrés hídrico, especialmente en zonas sin aporte de agua, justifican la variación estacional del potencial. Como consecuencia, la técnica de muestreo debe ser cuidadosa para eliminar las fuentes conocidas de error, especialmente en lo que se refiere a hora de muestreo y hoja tomada para la lectura.

En numerosos cultivos se ha detectado variabilidad genotípica para el potencial hídrico total de la planta, asociándose, en algunos estudios, con respuestas diferenciales al estrés. En general, genotipos con potenciales más altos manifestaron una mayor resistencia a la sequía (Winter y col 1988).

III.1.2.2 Contenido inicial y contenido relativo de agua

Otra medida frecuentemente utilizada sobre el estatus hídrico en hoja es el contenido de agua. El contenido inicial de agua (IWC, initial water content), medido en gramos de agua por gramo de peso seco es una estimación precisa del nivel de agua del tejido vegetal, si bien puede sufrir variaciones diurnas ocasionadas por la transpiración (Kramer 1987). El contenido relativo de agua (RWC, relative water content) elimina esta fuente de error, utilizando como referencia el peso de saturación de la hoja (Turner 1981).

Parece ser que el contenido relativo de agua está mejor correlacionado con los procesos fisiológicos que el potencial hídrico. Por ejemplo, la muerte celular tuvo lugar cuando el contenido relativo de agua alcanzó un valor de 32% en **Cajanus cajan**, independientemente del valor del potencial hídrico (Flower y Ludlow 1986). Sin embargo, IWC y RWC variaron con la edad, con el hábitat y con la especie (Kramer 1987, McCaig y Romagosa 1987). Cantero y col (1988) comprobaron, además, la existencia conocida de oscilaciones diurnas para ambas variables.

La importancia de mantener el contenido de agua en la célula para conservar el turgor y, por consiguiente, los procesos regulados por la turgencia, es una cuestión ampliamente reconocida. Algunos autores han señalado que las plantas más resistentes al déficit hídrico pierden menos agua cuando el potencial hídrico decrece (Sanchez-Díaz y Kramer 1971, Levitt 1972). En trigo, los genotipos resistentes a la sequía poseyeron una mayor capacidad de retención de agua. Tanto un alto contenido inicial de agua como una tasa de pérdida baja, contribuyeron a mantener alto estatus hídrico (Clarke y McCaig 1982b, McCaig y Romagosa 1987, Clarke y Romagosa 1989). Schonfeld y col (1988) señalaron de nuevo la relación entre sensibilidad a la sequía y contenido relativo de agua en trigo: a mayor RWC en las hojas, mayor resistencia al déficit hídrico. De alguna manera el mantener alto RWC en presencia de estrés y, por lo tanto, altos valores de potencial hídrico, se ha relacionado con el ajuste osmótico (Morgan 1984). Un alto ajuste osmótico contribuye a la turgencia de las células (Feres 1987) y, por consiguiente, a un mayor IWC y RWC.

III.1.3 MEJORA ANALÍTICA

En situaciones de sequía, las plantas presentan distintos tipos de mecanismos que les permiten sobrevivir. Una posible estructuración es la que propone Levitt (1972) y que ha sido utilizada ampliamente con posterioridad. Distingue entre escape ('drought escape') y resistencia a la sequía ('drought resistance'). Esta última comprende los mecanismos que evitan la sequía limitando su actuación ('drought avoidance') y los mecanismos de tolerancia ('drought tolerance').

En lo que se refiere al estudio de los caracteres que maximizan la producción por unidad de precipitación, Passioura (1977), en ambientes con limitación de agua, expresa el rendimiento como una identidad basada en el producto de tres factores distintos:

$$\text{Rendimiento económico} = T * \text{WUE} * \text{HI}$$

en donde **T** es la fracción de agua transpirada, **WUE** (Water Use Efficiency) la eficiencia en el uso del agua y **HI** (Harvest Index) el índice de cosecha. La modificación de uno de ellos va a suponer un incremento del rendimiento en grano, si bien, se acepta, actualmente, que estos componentes no son independientes entre sí

(Ludlow y Muchow 1989). No está del todo probado que los componentes de esta ecuación sean completamente independientes entre sí. Sin embargo, una ventaja fundamental del análisis de las variables morfofisiológicas de acuerdo a este modelo es que permite centrar el trabajo sobre procesos que actúan directamente sobre la productividad final evitando el análisis indiscriminado de criterios indirectos (Romagosa y Araus 1992).

No hay que olvidar que existen ciertos caracteres que, aunque no afecten directamente a la producción, influyen en la supervivencia, por lo que también deberán ser tomados en cuenta por su contribución al rendimiento final (Ludlow y Muchow, 1989).

La optimización del valor de la cantidad de agua transpirada puede obtenerse manipulando un número elevado de caracteres fisiológicos. La **adaptación de la fenología** a la pluviometría de la zona quizás sea el más importante de todos ellos (Ludlow y Muchow 1989), si bien, más que suponer una ventaja adaptativa directa conlleva un escape de la situación de estrés. Para evitar las pérdidas de agua por evaporación directa del suelo, es aconsejable desarrollar genotipos con **vigor temprano**, esto es, que puedan formar rápidamente la cubierta vegetal (Acevedo 1987; Ludlow y Muchow 1989). Otro efecto adicional y positivo de este carácter es la mayor intercepción de radiación, consecuencia de una mayor superficie vegetativa.

Interesa que la duración de esta cubierta vegetal se vea afectada lo menos posible por el estrés hídrico, ya que uno de los efectos del déficit hídrico es la aceleración de la senescencia. La muerte de los tejidos vegetales viene controlada por un gran número de factores, entre ellos, el más importante es el estatus hídrico letal de la hoja. El poseer un bajo estatus hídrico letal influye en la supervivencia, no obstante, no contribuye directamente a incrementar ninguno de los tres componentes del rendimiento.

Las diferencias existentes en el **patrón de enraizamiento** cambian el valor del agua disponible para el cultivo. Una mayor profundidad y extensión de la extracción de agua se refleja en un incremento del valor del agua transpirada, y por lo tanto, se traduce en un incremento del rendimiento (Austin 1987, Ludlow y Muchow 1989). Otra vía de contribución es mediante la reducción de las pérdidas por drenaje profundo. En situaciones en las que el cultivo dependa del agua almacenada, el disminuir la **conductancia hidráulica** de las raíces supone una reducción del uso del agua en las primeras fases del cultivo, dejando en el suelo agua suficiente para completar el llenado del grano (Acevedo 1987, Ludlow y Muchow 1989).

La **conductancia estomática** reducida en situaciones de estrés puede mejorar la producción en condiciones hídricas limitantes. Este carácter disminuye las pérdidas de agua y reduce la probabilidad de desecación. Presenta la ventaja de ser reversible cuando terminan las situaciones limitantes, si bien, ocasiona una disminución de la tasa de fotosíntesis por permanecer los estomas cerrados (Ludlow y Muchow 1989)(Apartado [III.1.5](#), pág. 39).

De todos los caracteres propuestos en la bibliografía, el que más interés presenta es el **ajuste osmótico**. La acumulación de solutos dentro de las células, disminuye el potencial osmótico y ayuda a mantener el turgor cuando el potencial hídrico decae como consecuencia del estrés (Morgan 1984, Sinclair y Ludlow 1985, Barlow, 1986, Austin 1987, Blum 1989, Ludlow y Muchow 1989). Más adelante este carácter es tratado con mayor profundidad (apartado [III.1.4](#), pág 38).

La eficiencia en el uso del agua se considera el componente del rendimiento más difícilmente manipulable (Ludlow y Muchow 1989). No obstante, conceptualmente existen un número de caracteres que aparentemente parecen tener un claro efecto sobre WUE, por lo menos en condiciones de sequía. Entre ellos, destaca por su interés la estimación de la **transpiración residual**, definida como la transpiración a un cierre estomático incompleto. Incluye, por consiguiente, la transpiración cuticular y las pérdidas de agua a través de los estomas parcialmente cerrados (Ludlow y Muchow 1989). En este sentido parece existir una relación entre la tasa de pérdida de agua en hojas cortadas y la resistencia en trigo, triticale, sorgo, arroz y varias leguminosas grano (Dedio 1975, Clarke y McCaig 1982a y 1982b, Shepherd y col 1987, Wenzel y van den Berg 1987, Clarke y Romagosa 1989, McCaig y Romagosa 1991) siendo un carácter de heredabilidad media (Clarke y Townley-Smith 1986).

Los movimientos de las hojas así como la presencia de **glauescencia** y de pelosidad reflejan la radiación incidente y reducen la temperatura de la hoja y las pérdidas de agua. (Ludlow y Muchow 1989). Además de su papel en la disminución de la transpiración residual, las ceras epicuticulares aumentan la reflectancia de la hoja y de la espiga, lo que evita una captación excesiva de energía por estos órganos. En condiciones de estrés, un exceso de energía puede conducir a procesos de fotoinhibición de la fotosíntesis, fotoxidación y, en general, a una senescencia prematura (Romagosa y Araus 1992). Utilizando líneas isogénicas, se ha determinado que los genotipos glaucescentes superan a los no glaucescentes en un 7% en condiciones de secano australianas (Richards 1987) y en un 10% en las zonas más áridas de Canadá (Romagosa y Araus 1992).

La **discriminación isotópica** $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ es, actualmente, uno de los parámetros fisiológicos más prometedores por su relación con la eficiencia del uso del agua y con el metabolismo fotosintético (Farquhar y col 1989, Ludlow y Muchow 1989). En el apartado [III.1.6](#) (pág 39) se desarrolla más ampliamente la relación entre la discriminación isotópica y la eficiencia en el uso del agua.

La principal vía de incremento del índice de cosecha en condiciones estresantes se centra en la **capacidad de translocación** de reservas (Blum y col 1983, Ludlow y Muchow 1989). La aportación de asimilados hacia el grano a partir de las reservas puede llegar a ser más importante que el flujo de fotosintatos de nueva producción, ya que la fotosíntesis es afectada por el déficit de agua antes que la translocación (Hsiao 1973). El método de cribado más generalizado consiste en la aplicación de desecantes químicos artificiales, tales como el yoduro potásico y el clorato sódico, con el fin de eliminar la actividad fotosintética para que el llenado del grano tenga lugar a expensas de las reservas de la planta (Blum y col 1983) (Ver apartado [IV.1.2](#), capítulo IV, pag 51).

La **temperatura de la cubierta vegetal** es uno de los criterios propuestos para discriminar entre genotipos por su resistencia a la sequía que no contribuye directamente a incrementar ninguno de los componentes del rendimiento. La medición es sencilla y rápida de realizar mediante un termómetro de infrarrojos. Proporciona una valoración indirecta de la actividad metabólica del cultivo bajo condiciones de estrés, ya que una menor temperatura indica la existencia de una mayor transpiración (Ludlow y Muchow 1989). Blum y col (1982) encontraron una relación significativa entre estatus hídrico y temperatura de la cubierta. Clarke y McCaig (1982a) no detectaron variabilidad en trigo. Existen fundamentalmente dos limitaciones a esta técnica. La primera tiene que ver con las condiciones ambientales, tales como presencia de nubes, viento, déficit de saturación del aire, las cuales pueden influir en la temperatura de la hoja. Además, requiere una cubierta vegetal densa que cubra la superficie del suelo. Esto no siempre es posible, especialmente cuando se realizan mediciones en generaciones tempranas en las cuales las disponibilidades de semilla suelen ser reducidas (Clarke 1987).

Sin embargo, seleccionar para un único carácter no siempre resulta beneficioso para la producción. La resistencia es un atributo complejo de una comunidad y no está claro cómo los mecanismos adaptativos específicos están integrados en determinar la producción bajo estrés (Feres, 1987). Según Acevedo (1987) tanto los caracteres constitutivos como los adaptativos contribuyen a la optimización del rendimiento. La respuesta de la planta al estrés depende, en parte, de la posible aclimatación que haya sufrido, por lo que en numerosas ocasiones será imprescindible valorar la contribución de los mismos en condiciones de déficit hídrico.

III.1.4 AJUSTE OSMÓTICO: RELACIÓN CON RESISTENCIA A LA SEQUÍA

El ajuste osmótico resulta de la acumulación de solutos dentro de la célula, lo cual disminuye el potencial osmótico y ayuda a mantener el turgor (Morgan 1984, Ludlow y Muchow 1989). Esto permite que procesos tales como la apertura estomática y el crecimiento continúen a tasas reducidas, bajo potenciales hídricos progresivamente inferiores. Los solutos depositados son, fundamentalmente, azúcares solubles y provienen de la translocación y de la hidrólisis de polímeros de fructosa. Cuando cesa la deficiencia de agua, los fructanos son de nuevo resintetizados a partir de sacarosa, glucosa y fructosa, reduciéndose la cantidad neta de azúcares totales (Barlow 1986).

Las propiedades elásticas de la pared celular también han sido relacionadas con el mantenimiento del turgor (Tyree y Ritcher 1982). Según Ike y Thurtell (1981), el incremento de la elasticidad provoca una disminución del volumen celular y del contenido de agua. Por lo tanto, el potencial osmótico disminuye sin necesidad de la acumulación de solutos (Sanchez-Díaz y Kramer 1971), produciéndose lo que se denomina ajuste elástico.

El ajuste osmótico, provocado por la acumulación de solutos, ha sido observado en diversas especies tales como trigo (Morgan 1977), cebada (Blum 1989), girasol (Feres 1987), **Cajanus cajan** (Flower y Ludlow 1986), tritordeo (Gallardo 1989), sorgo y maíz (Feres y col 1978).

La estimación del ajuste osmótico puede realizarse mediante distintos procedimientos. Uno de ellos consiste en comparar el potencial osmótico en turgencia completa o en turgor cero extrapolados de la relación 1/YRWC (Campbell y col 1979, Turner 1981). Blum (1989) distinguió entre ajuste osmótico adaptativo o inducido, definido como el que se produce como respuesta a un estrés, y el constitutivo, que estimaría la capacidad de ajuste osmótico de un genotipo en condiciones no limitantes. Esta capacidad de ajustarse cuando la planta sufre estrés es un carácter heredable y parece estar controlado por un número reducido de genes (Ludlow y Muchow 1989).

La disminución del potencial osmótico como consecuencia de una reducción del potencial total no solamente permite mantener la expansión foliar a través del mantenimiento del turgor. También se ha mencionado su papel en el ajuste estomático (Jones y Rawson 1979) y en el crecimiento de la raíz (Turner 1986). Entre otros aspectos relacionados se han destacado, además, la mejora de la supervivencia de tallos y flores (Morgan 1984), la reducción del aborto de espiguillas en sorgo (Wright y Smith 1983) y el incremento del

flujo de asimilados hacia el grano debido al retraso de la senescencia foliar (Wright y Smith 1983, Morgan 1984).

A pesar de que la acumulación de solutos en respuesta al estrés contribuye a mantener el turgor, esto no siempre significa que la expansión foliar siga activa (Feres 1984, Barlow 1986, Turner 1986). La extremada sensibilidad de este proceso a la falta de agua podría suponer una ventaja adaptativa, dado que parece actuar como un mecanismo de partición. Según Feres (1984), una vez cesa la expansión foliar, la acumulación de fotosintatos permite, por lo menos, dos respuestas de valor adaptativo. Primero, la disminución del potencial osmótico tiende a mantener alto potencial de turgor, a pesar de los bajos valores de potencial. Segundo, los asimilados no utilizados en el crecimiento foliar serían exportados a las raíces, favoreciendo el crecimiento del sistema radicular y mejorando así el potencial total del tallo. Aunque el mantenimiento del turgor es necesario para altas tasas de crecimiento, el ajuste osmótico podría producirse a expensas de un crecimiento reducido, y, por consiguiente, aunque el turgor fuera constante, el crecimiento podría disminuir durante un período de tiempo. Por lo tanto, en muchos casos, el ajuste osmótico posee un papel protector, asegurando la supervivencia de las regiones meristemáticas (Barlow 1986). Flower y Ludlow (1986) también destacaron el papel en la supervivencia: las hojas de **Cajanus cajan** con mayor ajuste osmótico mantuvieron un contenido relativo de agua mayor, retrasando la caída del RWC al nivel letal (RWC=32%).

El coste metabólico para la planta es una cuestión todavía sin precisar con exactitud (Feres 1984). Ludlow y Muchow (1989) indicaron que es un proceso pasivo, siendo, el coste metabólico, muy inferior al originado por la transformación de los asimilados en nueva biomasa. Sin embargo, no hay que olvidar que los solutos acumulados no pueden ser usados alternativamente en otros procesos.

III.1.5 CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA

Se han sugerido un gran número de características estomáticas, como baja conductancia, alta sensibilidad al estatus hídrico, y acumulación de ácido abscísico como caracteres deseables para mejorar la producción en ambientes con limitación de agua (Turner 1986, Ludlow y Muchow 1989). Todas estas características reducen las pérdidas de agua y disminuyen la probabilidad de desecación. Además, presentan el atractivo de ser reversibles cuando el estrés es superado (Ludlow y Muchow 1989).

La apertura de los estomas en presencia de déficit hídrico y su relación con la fotosíntesis es una cuestión controvertida. Además del posible efecto directo del déficit de agua sobre las reacciones fotosintéticas, el descenso de la asimilación neta podría estar relacionado con el cierre estomático inducido por el estrés (Boyer 1970). Los estomas permanecen abiertos en un amplio intervalo de potenciales, no obstante, cuando éste decrece hasta un nivel umbral, la conductancia decae progresivamente (Hsiao 1973). Otros estudios han indicado que no hay limitación estomática a la fotosíntesis bajo estrés. Es difícil justificar que la evolución del intercambio gaseoso sometido a bajo potencial hídrico y con pérdidas de agua asociadas no reduzca la fotosíntesis. Probablemente el aparato fotosintético se ajusta al estrés manteniendo una razonable tasa de asimilación de dióxido de carbono, lo cual requiere un cierto grado de apertura estomática (Feres 1984).

Diferencias genotípicas en la conductancia estomática han sido indicadas en diferentes especies por un gran número de autores (Boyer 1970, Quarrie y Jones 1979, Araus y col 1989, Matin y col 1989) y, aunque no hay estudios definitivos, parece ser que es un carácter altamente heredable (Ludlow y Muchow 1989). La selección de genotipos capaces de mantener baja conductancia estomática en condiciones de estrés no siempre conlleva buenos resultados. Clarke y McCaig (1982a), en trigo, remarcaron que el error experimental cometido en la estimación de la conductancia supera las diferencias entre genotipos, no detectando significación ni relación con el rendimiento. Matin y col (1989) y Cantero (1989) entre otros, sí que señalaron diferencias genotípicas en trigo y cebada respectivamente.

III.1.6 DISCRIMINACIÓN ISOTÓPICA ^{13}C | ^{12}C : FUNDAMENTO Y APLICACIÓN

Uno de los parámetros fisiológicos recientemente desarrollado es la discriminación isotópica. En condiciones de estrés hídrico mantiene una relación inversa con la eficiencia del uso del agua (Richards 1987, Ludlow y Muchow 1989) que se ha detectado en trigo (Morgan y col 1992), cebada (Hubick y Farquhar 1989) gramíneas pratenses (Johnson y col 1990, Johnson y Bassett 1991) y en *Vigna umbellata* (Kirchhoff y col 1989, Hall y col 1990).

El fundamento de la teoría ha sido establecido en profundidad por Farquhar y Richards (1984) y se basa en las proporciones relativas de los isótopos de carbono. En la naturaleza, existen dos isótopos estables del carbono, ^{12}C y ^{13}C , con proporciones respectivas de 98,9% y 1,1%. La proporción relativa de ^{13}C en tejidos vegetales normalmente es inferior a la presente en la atmósfera, indicando que existe discriminación isotópica de carbono en la incorporación de CO_2 en la planta. Debido a que los isótopos son estables, la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

permanece invariable siempre y cuando no existan pérdidas de carbono (Farquhar y col 1989).

La teoría predice que el valor de la discriminación, D , está determinado por la presión intercelular de $\text{CO}_2(p_i)$, que a su vez viene controlada por la tasa de asimilación neta (A) y la conductancia estomática (g). Cuando A aumenta, p_i disminuye, lo que se refleja en un incremento de la eficiencia en el uso de agua y, por consiguiente, en una disminución de E (Richards 1987, Farquhar y col 1989, Ludlow y Muchow 1989). Una de las ventajas de esta técnica es la integración de todos los procesos de intercambio gaseoso en el tiempo, a pesar de que todavía son necesarios más estudios para definir con precisión su utilidad (Richards 1987).

La relación de la discriminación con el rendimiento grano o con la producción de biomasa presenta algunas contradicciones. En condiciones no limitantes, la correlación entre ambos fue positiva (Condon y col 1987, Romagosa y Araus 1991), sin embargo, cuando el estrés fue severo la correlación aparentemente pasó a ser negativa (Hubick y Farquhar 1989). De hecho los mecanismos de conservación del agua, tales como una baja conductancia estomática, permiten a la planta sobrevivir pero penalizan su productividad al disminuir p_i . Así, los estomas que cierran sólo como respuesta a déficits hídricos severos pueden ser más adecuados desde el punto de vista productivo que los estomas que presentan de forma constante una baja conductancia (Jones 1987). Menores valores de p_i también pueden obtenerse mediante un incremento de la actividad fotosintética interna, sin llevar aparejado un descenso en la g_s (Araus y col 1989).

La discriminación isotópica también ha sido propuesta como indicador del metabolismo fotosintético (Farquhar y col 1989, Berry 1989, von Caemmer y Hubick 1989) y de la refijación de CO_2 procedente de la respiración en brácteas y barbas (Wirth y col 1977, Ziegler-Jöns 1989) y en granos (Araus y col 1992).

III.1.7 OBJETIVOS

En condiciones de secano, la selección de genotipos capaces de poseer un adecuado estatus hídrico puede contribuir a incrementar la producción. Por ello, en este capítulo se pretende:

- 1.- Describir la evolución de las relaciones hídricas en hoja bandera de seis genotipos de triticale. Conocer la dependencia del estatus hídrico de la planta al hábito de crecimiento del genotipo y al ambiente.
- 2.- Valorar la capacidad de ajuste osmótico en triticale como respuesta a la incidencia de estrés hídrico.
- 3.- Conocer las diferencias genotípicas en conductancia estomática en la hoja bandera.
- 4.- Estudiar la presencia de variabilidad en 10 genotipos de triticale de la discriminación isotópica $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ en grano. Valorar la relación de este carácter con el rendimiento.

III.2 MATERIALES Y MÉTODOS

III.2.1 MATERIAL VEGETAL

Las variables relacionadas con el estatus hídrico del cultivo así como la conductancia estomática se estudiaron, únicamente, en seis genotipos, tres de invierno (1I, 2I, 3I) y tres de primavera (1P, 3P, 6P) de la colección de triticale. Se estimaron en los ensayos G90, P90, G91 y P91, si bien, la relación entre potencial hídrico y contenido relativo de agua se evaluaron en el ensayo G92 (apartado [I.2.1](#), capítulo I, pag 11).

El análisis de la discriminación isotópica se realizó en la totalidad de la colección de triticale en los ensayos de rendimiento, es decir, P90, G91 y P91 (apartado [I.2.1](#), capítulo I, pag 11).

III.2.2 ESTATUS HÍDRICO

Todas las variables relacionadas con la estimación de las relaciones hídricas se midieron en la hoja bandera desde su completa aparición (finales de abril) hasta mitad del llenado del grano, poco antes del comienzo de la senescencia (principios de junio). Los muestreos se realizaron a mediodía solar y de forma simultánea para potencial hídrico, contenido de agua y, en su caso, potencial osmótico. La frecuencia fue aproximadamente, de 8-10 días, con un número final de muestreos variable según el ensayo: 4 en P90, 5 en G90 y P91 y 6 en G91.

III.2.2.1 Potencial hídrico

Se determinó con una cámara de presión (Scholander y col 1965), modelo Plant Water Status Console 3000 de Soil Moisture Equipment, en cuatro hojas bandera por genotipo. Se siguió la metodología descrita en la revisión de Turner (1988). El incremento de presión en la cámara usando nitrógeno gas se realizó de forma lenta, aproximadamente a 0.025 MPa s^{-1} hasta la salida de la primera gota de savia en la superficie de corte de la hoja, momento en el que se cerró la válvula de presión procediéndose a la lectura del potencial.

III.2.2.2 Contenido inicial y contenido relativo de agua

La obtención del contenido de agua de la hoja se realizó en muestras compuestas de cuatro hojas

bandera por parcela. En ellas se determinó el peso fresco, el peso turgente y el peso seco. Para ello, en campo, inmediatamente después del corte, se introdujeron en tubos de agua prepesados (T0) y se transportaron al laboratorio. Una vez allí, se pesaron de nuevo (T1) manteniéndolos un mínimo de 8 horas en condiciones de compensación de luz para permitir que se rehidrataran. Transcurrido este tiempo, se sacaron de los tubos, se eliminó el agua sobrante y se pesaron de nuevo (Pt). Por último, tras permanecer en estufa 24 horas a 60°C, se obtuvo el peso seco (Ps).

El contenido inicial de agua (IWC), medido en g agua/g tejido vegetal seco, se derivó directamente de la expresión:

$$IWC = \frac{(T1-T0)-Ps}{Pt-Ps}$$

Para el cálculo del contenido relativo de agua (RWC) se utilizó la expresión:

$$IWC = \frac{(T1-T0)-Ps}{Pt-Ps} * 100$$

III.2.2.3 Curvas presión-volumen

Se realizaron en la hoja bandera de los seis genotipos en el ensayo G92 una semana después de antesis. Se cortaron 30 hojas por genotipo al anochecer permitiendo su rehidratación durante la noche al punto de compensación de luz. Una vez saturadas, se desecaron al aire, muestreando a intervalos hojas distintas en las que se determinó RWC y Y. La frecuencia de mediciones varió con el tiempo, siendo muy intensa durante la primera media hora y estabilizándose en diez minutos hasta transcurridas cuatro horas.

III.2.3 CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA

La conductancia estomática de la hoja bandera se midió con un porómetro de balance nulo en condiciones estables, modelo LICOR 1600. El principio de funcionamiento de un porómetro de este tipo consiste en el mantenimiento de una humedad constante en el interior de una cubeta cerrada con tres puntos únicos del contacto con el exterior: la apertura de medida en la que se coloca la superficie transpirante y por la que entra agua en la cámara, el orificio de inyección de aire seco y el orificio de salida de aire a humedad constante por el que sale un flujo equivalente al de aire seco inyectado más el agua aportada por la hoja. El gradiente de presión parcial de vapor entre la hoja y el aire y la resistencia ejercida por los estomas y la cutícula determinan el valor de la transpiración.

Las estimaciones se realizaron al mediodía solar tanto en el haz como en el envés de cuatro hojas por genotipo. Para ello, en primer lugar se fijó el valor de la humedad a mantener constante dentro de la cubeta, que coincidió con la humedad relativa del aire. Posteriormente, se introdujo la porción de hoja con la cara estomática expuesta hacia el interior de la cubeta, procurando que el termopar quedara en contacto con la hoja y que el sensor cuántico registrara una irradiancia igual a la de la hoja. La apertura utilizada en la cámara fue de 2 cm². Se consideró que se había alcanzado la estabilidad cuando varios ciclos consecutivos proporcionaban el mismo resultado.

El LICOR 1600 utilizado para estimar la conductancia estomática fue prestado por el Departamento de Fisiología Vegetal de la Facultad de Biología de Barcelona. Esta restricción en la disponibilidad del porómetro justifica el menor número de muestreos efectuados: 2 en P91 y 3 en el resto, coincidiendo siempre con determinaciones de potencial hídrico y de contenido relativo de agua.

III.2.4 DISCRIMINACIÓN ISOTÓPICA

La relación isotópica ¹³C/¹²C se determinó en harina procedente de granos maduros en un espectrómetro de masas. Se realizaron dos determinaciones en una única muestra representativa por genotipo y ensayo, utilizando, en el análisis estadístico, la media de ambas observaciones. Los análisis se efectuaron en ISOTOPE Serv Inc (Los Alamos, NM, USA), utilizando un estándar secundario calibrado contra carbonato cálcico de belemnites (PDB) procedente de la formación PeeDee de Carolina del Norte (USA). Los resultados se expresaron en unidades ε¹³C, donde,

$$\epsilon^{13}C(\text{‰}) = 100 * \left(\frac{Rm}{Rs} - 1 \right)$$

expresión en la cual R_m es la relación $^{13}C/^{12}C$ de la muestra y R_s la relación en el estandar.

El valor de la discriminación, Δ , expresado en ‰, fue obtenido a partir de δ_a y δ_p , donde a y p se refieren al aire y planta respectivamente (Farquhar y col 1989):

$$\Delta = \frac{\delta_a - \delta_p}{1 + \delta_p}$$

Frente al PDB, el CO_2 atmosférico presenta una desviación, δ_a , de, aproximadamente, -8.00‰, valor utilizado para el cálculo de Δ a partir de la expresión anterior.

III.2.5 RENDIMIENTO

El rendimiento se determinó en las parcelas destinadas a tal fin y en los ensayos P90, G91 y P91.

III.2.6 TRATAMIENTO ESTADÍSTICO

La distinta edad de las hojas bandera dentro de un muestreo (una vez que todos los genotipos han alcanzado este estado), constituye un factor de variación. Conocida su fuerte influencia en el valor del potencial y del contenido de agua, la edad se introdujo en el análisis estadístico realizado con las medias de cada genotipo por muestreo y por localidad como una covariable. La edad de la hoja se expresó en función del número de filocronos transcurridos desde su total aparición, en base a la escala de Haun (1973) (Capítulo II). Los valores medios de cada una de las variables se han estimado por el método de mínimos cuadrados para poder corregir el efecto de la edad.

III.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

III.3.1 ESTATUS HÍDRICO

III.3.1.1 Potencial hídrico

El potencial hídrico del suelo, y, por lo tanto, el agua disponible para el cultivo determinan, en parte, el potencial hídrico de la planta (Kramer 1987). Por lo tanto, el régimen hídrico de cada ensayo está relacionado con la posible variabilidad encontrada, tal y como se aprecia en la tabla 3-1, donde figuran los resultados del análisis de covarianza.

	GL	Ψ	IWC	RWC
Edad	1	251.9***	0.11*	332.9***
Ensayo	3	84.1***	0.23***	14.9*
Edad* Ensayo	3	19.5*	0.19**	36.5***
Genotipo	5	9.8	0.12*	6.3
Ciclo	1	6.1	0.01	13.7
Dentro Inv	2	1.6	0.20	2.4
Dentro Prim	2	22.9**	0.05	0.8
Ensayo* Genot	15	6.6	0.15***	5.5
Ens*Ciclo	3	2.5	0.43***	5.4
Ens*Inv	6	4.2	0.11*	9.5
Ens*Pri	6	11.4*	0.01	1.7
Edad* Genotipo	5	4.9	0.07	12.3*
Edad* Ciclo	1	1.2	0.11	48.7**
Edad* Inv	2	9.2	0.08	5.6
Edad* Pri	2	2.0	0.03	1.8
Edad* Ens* Genot	15	3.5	0.12***	5.1
Edad*Ens*Cic	3	3.4	0.33***	7.4
Edad*Ens*Inv	6	4.0	0.10*	7.0
Edad*Ens*Prim	6	3.9	0.01	1.3
Error	57	6.1	0.03	4.3
CV%		13.0	6.9	2.3

Tabla 3-1. Cuadrados medidos y significación del análisis de covarianza de la edad, como variable independiente, para el potencial hídrico (Ψ), water potencial en Mpa, contenido inicial de agua (IWC) en g agua/g tejido vegetal y contenido relativo de agua (RWC) en ‰, en seis genotipos y tres ensayos.

*, p<0.05; **, p<0.01

Las diferencias significativas en el factor ensayo ([Tabla 3-1](#)) indican un régimen hídrico diferencial, esto es, el grado de estrés es diferente en cada uno de ellos, tal y como se puede intuir de los datos pluviométricos ([Tabla 1-4](#), capítulo I).

En la [Tabla 3-2](#) se expresan las medias corregidas para el factor edad, si bien, la estimación de las mismas por mínimos cuadrados no permite realizar la comparación según el test de mínima diferencia significativa. En ella se observa que P91, en el que no existe limitación de agua, el potencial alcanza valores más altos. Para el cultivo, en términos de potencial, parece ser más perjudicial un estrés durante la fase de desarrollo, representado por P90 y G90, que a final de ciclo (G91) ([Tabla 3-2](#)). El que en G90 el potencial medio sea igual a -2.47 MPa, inferior al resto de ensayos, no solamente vendría explicado por la carencia de pluviometría antes de la aparición de la hoja bandera. La siembra excesivamente tardía de este ensayo habría contribuido a una mayor rapidez del desarrollo, produciendo adaptaciones xeromórficas de las que cabe destacar el menor tamaño de la hoja (Araus y col 1986a). Así, aunque el aporte hídrico durante el período de medición es el más elevado, no se produce una recuperación del cultivo en términos de potencial (Blum y col 1990).

Ensayo	Ψ	IWC	RWC
G90	-2.47	2.78	85.66
G91	-1.82	2.28	85.84
P90	-1.98	2.88	87.28
P91	-1.42	2.52	92.10
Genotipo			
1P	-1.65	2.73	89.16
3P	-1.97	2.64	88.67
6P	-1.83	2.60	87.68
1I	-2.15	2.61	86.25
2I	-1.71	2.62	88.57
3I	-2.15	2.50	87.89
Ciclo			
P	-1.82	2.65	88.51
I	-1.95	2.58	87.57

Tabla 3-2. Medias estimadas por mínimos cuadrados, corregidas en el efecto de la edad del potencial hídrico (Ψ) en Mpa, contenido inicial de agua (IWC) en g agua/g tejido vegetal y contenido relativo de agua (RWC) en %.

La respuesta de un genotipo al estrés, es decir, el grado de susceptibilidad que presenta al déficit hídrico ha sido valorado en numerosos estudios vía potencial hídrico (Kramer 1987). Genotipos resistentes manifestarían valores más altos de potencial, los cuales estarían relacionados con una mayor producción (Winter y col 1988). Curiosamente, en triticale, el análisis conjunto de los cuatro ensayos no revela, a primera vista, la existencia de variabilidad genotípica, no detectándose, como consecuencia, un comportamiento diferencial entre genotipos con distinto hábito de crecimiento ([Tabla 3-1](#)). La edad de la hoja bandera es, mayoritariamente, la responsable de la variación encontrada ([Tabla 3-1](#)).

El efecto de la edad en las relaciones hídricas de la hoja ha sido destacado en otros trabajos. Dedio (1975) ya indicó el efecto de la edad en la capacidad de retención de agua. McCaig y Romagosa (1991) destacaron, de nuevo, la notable influencia de la edad y de la posición de la hoja en la tasa de pérdida de agua. El muestreo en genotipos con distinta tasa de desarrollo, y, por tanto, con un número de hojas distintas, es fácilmente abordable mediante el corte de la última hoja completamente desarrollada (McCaig y Romagosa 1987). Para comparar hojas en distintos niveles de inserción, propusieron la utilización de un modelo logarítmico con los grados día transcurridos desde siembra para corregir la variación introducida por la edad (McCaig y omagosa 1989).

La disminución del potencial hídrico con la edad de la hoja bandera ([Figura 3-1](#)) coincide con lo observado en otros estudios en cereales (Feres y col 1978, Cantero 1989, Gallardo 1989). La ontogenia de la hoja produce un incremento en la resistencia de la planta al flujo de agua (Feres y col 1978), si bien, la demanda evaporativa creciente a medida que avanza la estación y el agotamiento de las reservas de agua afectan simultáneamente a la tasa de disminución del potencial (Flower y Ludlow 1986).

Aparentemente, el comportamiento de los genotipos en cuanto a potencial hídrico es idéntico, es decir,

no parece existir variabilidad genotípica ([Tabla 3-1](#)). Posiblemente el error total sea elevado y capaz de enmascarar las posibles diferencias. En cambio, dentro de los cultivares de primavera existe significación. Al realizar análisis de varianza para cada uno de los ensayos, aparecen diferencias significativas en los ensayos P90 y G90 y no en P91 y G91. Esto, en concordancia con lo indicado por Matin y col (1989) sugiere la escasa resolución del potencial para discriminar entre genotipos por su resistencia a estrés en condiciones no limitantes. En la [Tabla 3-3](#) se muestran las medias corregidas para el efecto de la edad del potencial hídrico en hoja bandera, las cuales, como ya se ha mencionado, no permiten hacer comparaciones. No obstante, sirven para conocer aproximadamente el comportamiento genotípico. En G90 destaca por su alto potencial el genotipo 1P.



GENOT	G90	G91	P90	P91
1P	-1.9	-1.9	-1.7	-1.3
3P	-2.7	-2.1	-2.4	-1.6
6P	-2.2	-1.6	-1.9	-1.3
1I	-2.7	-1.6	-2.1	-1.4
2I	-2.9	-1.8	-2.3	-1.5
3I	-2.3	-1.8	-1.8	-1.5
CICLO				
P	-2.3	-1.9	-2.0	-1.4
I	-2.6	-1.7	-2.1	-1.5

Tabla 3-3. Medidas corregidas para la edad de la hoja bandera por mínimos cuadrados de potencial hídrico (MPa) en cada ensayo individual. P indica ciclo de primavera, I ciclo de invierno

Los resultados de este trabajo parecen indicar que el tipo de ciclo no está asociado a evoluciones diferenciales en las relaciones hídricas (Tabla 3-1). La aparición de diferencias entre genotipos de invierno y primavera en muchos casos está justificada por la distinta edad de las hojas muestreadas, tal y como se comprobó en los análisis de varianza previos a la corrección de la edad. Sin embargo, la capacidad de mantener altos potenciales hídricos bajo estrés, esto es, de manifestar tolerancia al estrés es algo inherente al genotipo.

III.3.1.2 Contenido inicial y contenido relativo de agua

Diversos estudios demuestran la gran relación de los procesos metabólicos de la planta con el contenido relativo de agua (Flower y Ludlow 1986, Kramer 1987, Rascio y col 1988). El que genotipos más resistentes de trigo posean RWC mayores (Matin y col 1989, Ritchie y col 1990) y la alta heredabilidad señalada en algunos trabajos (Schonfeld y col 1988, Tahara y col 1990) hacen pensar en la posibilidad de utilización de este carácter como criterio de selección.

En los resultados obtenidos en este capítulo se aprecian diferencias significativas entre ensayos, las cuales estarían relacionadas con los aportes hídricos al cultivo (Tabla 3-2). En el RWC medio de cada ensayo existe una influencia clara del agua recibida, no sólo a partir de la emergencia de la hoja bandera sino durante todo el ciclo (Tabla 3-2). Así, P91 muestra los mayores niveles de hidratación, con RWC de 92%, mientras que las diferencias no son tan claras entre P90, G90 y G91.

La edad de la hoja bandera es un factor que también afecta al nivel de contenido relativo de agua (Tabla 3-1). En trigo, la influencia de la edad en el RWC ha sido destacada por Tahara y col (1990). En general, la evolución con el tiempo manifiesta una tendencia descendente (Figura 3-2), con unas oscilaciones mucho menos acusadas que en el caso del potencial.

El análisis conjunto del RWC en los cuatro ensayos, análogamente a lo que sucede con el potencial hídrico, no revela diferencias genotípicas (Tabla 3-1). Sin embargo, cuando se realiza independientemente para cada localidad, muestra variabilidad genotípica significativa en P91 y G91, destacando 6P y 2I por su mayor RWC (Tabla 3-4).

GENOT	G90	G91	P90	P91
1P	88.2	84.5	90.8	92.4
3P	84.2	84.9	82.9	89.5
6P	86.9	87.4	86.1	93.4
1I	86.7	85.5	89.7	92.3
2I	82.6	86.8	85.9	93.7
3I	84.8	85.2	87.4	92.2
CICLO				
P	86.4	85.6	86.6	91.8
I	84.7	85.8	87.6	92.7

Tabla 3-4. Medias corregidas para el efecto de la edad estimadas por mínimos cuadrados del contenido relativo de agua en % para cada ensayo.

Cuando el contenido de agua de la hoja bandera se expresa por unidad de peso seco (IWC), también se detectan efectos ocasionados por la ontogenia (Tabla 3-1) en el análisis conjunto de las cuatro localidades.

Gráficamente ([Figura 3-2](#)), se aprecia una tendencia al descenso del IWC con el tiempo, aunque con oscilaciones mucho más acusadas, tal y como también se ha observado en trigo (Clarke y McCaig 1982b). Las diferencias genotípicas entre los diez cultivares de triticale son significativas ([Tabla 3-1](#)), al igual que se ha observado en sorgo (Wenzel y van den Berg 1987) y en trigo (Clarke 1987). Sin embargo, hay que tener en cuenta que al ser expresadas por unidad de peso seco, las variaciones en el peso seco de la hoja pueden llevar a confusión en la interpretación de resultados (Turner 1981). McCaig y Romagosa (1991) al referir el IWC por unidad de área aprecian variaciones en trigo.

El estudio de la respuesta de un genotipo al estrés en base al contenido inicial de agua no permite extraer conclusiones definitivas. Aunque se ha señalado su relación positiva con el rendimiento bajo sequía, es necesario contemplar la tasa de pérdida de agua de la hoja como el segundo componente que contribuye a una mayor capacidad de retención de agua (McCaig y Romagosa 1987). No siempre, genotipos con alto IWC son más resistentes al estrés.

III.3.1.3 Relación entre potencial y contenido relativo de agua: estimación del ajuste osmótico

En los seis genotipos de triticale, de forma similar a lo que sucede en otros trabajos (Flower y Ludlow 1986, Rascio y col 1988), potencial hídrico y contenido relativo de agua mantienen una relación lineal, disminuyendo ambos a lo largo del tiempo ([Figura 3-3](#)).

[Figura 3-4](#)

Cuando el estrés se acentúa, la capacidad genotípica de mantener altos valores de potencial hídrico y de contenido relativo de agua contribuye a una mayor supervivencia (Feres 1984, Flower y Ludlow 1986) y/o a incrementar la producción (Morgan 1984). El ajuste osmótico es el mecanismo que permite mantener constante el potencial de turgencia mediante acumulación de solutos (Feres 1984, Turner 1986, Barlow 1986, Sinclair y Ludlow 1985, Blum 1989) si bien cambios en la elasticidad de la membrana (Ike y Thurtell 1981, Tyree y Ritcher 1982, Kikuta y Ritcher 1986, Rascio y col 1988) o en el tamaño celular (Cutler y col 1977, Campbell y col 1979) también pueden estar implicados en la capacidad de mantener la turgencia. El ajuste osmótico es un carácter en el que interviene un componente constitutivo y uno inducido. Este último puede llegar a ser muy importante siendo recomendable su valoración en condiciones de estrés (Blum 1989). Sin embargo, se sabe que la capacidad de ajuste osmótico constitutiva es heredable (Ludlow y Muchow 1989) por lo que es interesante valorarla en condiciones hídricas óptimas.

El análisis detallado de la relación Ψ -RWC, mediante una transformación del tipo II (Ike y Thurtell 1981), es decir, $1/\Psi$ -RWC, permite conocer el módulo de elasticidad y el potencial osmótico a turgencia completa y a turgencia cero (Tyree y Richter 1982). Desplazamientos de esta curva como respuesta a estrés pueden ser indicativos de ajuste osmótico (Feres y col 1978) los cuales vendrían señalados por una mayor diferencia entre el potencial osmótico a turgencia completa de un tratamiento estresado frente a un testigo bien hidratado (Flower y Ludlow 1986).

Los valores derivados de las curvas $1/\Psi$ -RWC ([Figura 3-5](#)) son similares a los obtenidos en otros estudios de cereales (Gallardo 1989, Cantero 1989). En ellos se aprecia un mayor potencial osmótico a turgencia completa en el genotipo 2I, mientras que el mínimo corresponde a 3P ([Tabla 3-5](#)). La capacidad de ajustarse osmóticamente en 2I sería, por consiguiente, más elevada que en 3P. Según Flower y Ludlow (1986), esto sería un rasgo indicativo de la existencia de ajuste osmótico.

Genot	$\Psi (\pi, 100)$	$\Psi (\pi, 0)$	ϵ
1P	-1.49	-1.98	1.48
3P	-2.00	-2.20	1.76
6P	-1.49	-2.00	1.31
1I	-1.89	-2.00	1.80
2I	-1.15	-1.20	1.22
3I	-1.50	-1.90	1.57

Tabla 3-5. Parámetros característicos de las curvas $1/\Psi$ -RWC: potencial osmótico a turgencia completa ($\Psi_{\pi, 100}$) potencial osmótico a turgencia cero ($\Psi_{\pi, 0}$) y módulo de elasticidad (ϵ), todos ellos medidos en Mpa.

El módulo de elasticidad permite abordar de nuevo la capacidad potencial de ajuste osmótico. El incrementar la elasticidad de la pared celular ayuda a disminuir el potencial osmótico de la célula por salida de agua, sin que ello necesite la acumulación de solutos (Ike y Thurtell 1981). Células con paredes más elásticas sufren pérdidas de turgor menores (Morgan 1984). Una mayor elasticidad, está asociada, por consiguiente, a

menores módulos de elasticidad (Morgan 1984). Los valores de la [Tabla 3-4](#) de nuevo señalan, variaciones en la elasticidad para los seis genotipos que por orden decreciente serían 2I, 6P, 1P, 3I, 1I y 3P. Claramente, no existe un comportamiento diferencial entre triticales de distinto hábito de crecimiento, por lo que la respuesta al estrés parece venir controlada por el genotipo. Sin embargo, de nuevo es necesario remarcar que estos resultados se refieren al componente constitutivo siendo necesario profundizar más en el ajuste inducido, puesto que han sido evaluados, únicamente para condiciones de cultivo sin estrés.

Respecto a la contribución del ajuste osmótico al rendimiento cultivado en condiciones deficitarias de agua, en trigo, se ha encontrado una fuerte relación positiva entre estos dos caracteres en secano (Morgan 1984). Sin embargo, no todos los estudios detectan este tipo de relación (Bolaños y Edmeades 1991). De todos estos trabajos, es interesante comentar el trabajo de Blum y col (1989), en el que, en trigo cultivado en cámara y sometido a estrés artificial mediante polietilenglicol, encuentra una estrecha correlación negativa entre ajuste osmótico y disminución del crecimiento. A pesar de ello, los genotipos con mayor ajuste en cámara no producen más grano en ensayos realizados en condiciones de campo. Morgan (1984) sugiere la evaluación del ajuste osmótico mediante líneas isogénicas. Añade que, aunque la ventaja en términos de rendimiento desaparece bajo riego, ésta se expresa en estrés y contribuye, paralelamente, a la supervivencia. Como conclusión, recomienda su utilización como criterio de selección.



III.3.2 CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA

La ausencia de influencia de la edad de la hoja en la conductancia ha sido señalada por Araus y Tapia (1987) en trigo. En hoja bandera, la resistencia estomática prácticamente permanece constante, mientras que es la resistencia residual la que incrementa con el tiempo, provocando un descenso de la asimilación neta y acelerando la senescencia (Araus y col 1986b). Parece ser que el número de hoja sí que puede tener efectos en la conductancia, especialmente en cultivos en secano. Generalmente, se produce una adaptación xeromórfica de las hojas a medida que progresa la estación, disminuyendo el área y el volumen de las células del mesófilo. La conductancia residual disminuye en hojas superiores y la estomática puede llegar a incrementarse hasta en un 47% según Araus y col (1986a). Siembras tardías pueden originar efectos similares (Araus y col 1989).

En nuestras condiciones, los análisis de covarianza señalaron que la conductancia también parece ser independiente de la edad de la hoja bandera. Por ello, en el modelo del análisis de varianza se ha sustituido esta covariable por el factor muestreo. De esta forma se puede separar la variación ocasionada por los distintos muestreos de la variación total.

En los seis genotipos de triticale no se han detectado diferencias significativas entre la conductancia estomática del haz y del envés de la hoja bandera. En estos resultados, la conductancia de la hoja bandera en el envés toma unos valores que, aunque suelen ser menores que en el haz, estadísticamente no permiten afirmar la superioridad de transpiración por una de las caras de la hoja. Araus y col (1989) encontraron resultados similares en trigo. Por esta causa, se ha procedido al análisis de la conductancia estomática total, calculada como la suma de conductancias del haz y del envés.

	GL	gs
Ensayo	3	14.97
Ensayo* Muest	6	6.70**
Ciclo	1	0.04
Ensayo* Ciclo	3	4.61**
Ensayo* Mues* Ciclo	6	0.46
Ciclo* Genot	4	0.22
Ensayo* Ciclo* Genot	12	1.89**
Error	206	0.74
CV%		39

Tabla 3-6. Cuadrados medios y significación para la conductancia estomática total (gs) medida en cm/s, en seis genotipos y cuatro ensayos.

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$

En el análisis de varianza, se encuentran diferencias significativas entre muestreos las cuales, por ser un factor jerarquizado al ensayo, vienen reflejadas por el término ensayo*muestreo (Tabla 3-5). Debido a su elevada magnitud y a ser el denominador de la prueba F en el modelo mixto empleado, desaparece la significación en ensayos, esto es, el comportamiento diferencial observado en los ensayos es ocasionado por la variación entre muestreos. Aún así, las medias estimadas muestran una conductancia muy inferior en el ensayo G91, de valor 1.45 cm/s frente al resto, los cuales sobrepasan 2.0 cm/s (Tabla 3-7).

ENSAYO	gs
G90	2.50
G91	1.45
P90	2.28
P91	2.76
MDS*	0.70
GENOTIPO	
1	2.11
3	2.34
6	2.03
1	2.38
2	2.20
3	2.00
MDS*	0.41
CICLO	
P	2.16
I	2.20
MDS*	0.21

Tabla 3-7. Conductancia estomática (gs) media en cm/s, en seis genotipos y cuatro ensayos. Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para $p < 0.05$.

*Mínima diferencia significativa

La carencia de diferencias significativas para conductancia estomática total, tanto entre ciclos como en los seis genotipos de triticale analizados conjuntamente (reflejadas en la interacción ciclo*genotipo) (Tabla 3-5) concuerda con lo obtenido para trigo por Morgan y LeCain (1991), los cuales, cuando pasan a analizar separadamente cada muestreo encuentran diferencias aisladas. En este caso, en G91, ensayo en el que incidió un cierto estrés terminal, se puede detectar una ligera variabilidad entre genotipos en los dos últimos muestreos, al igual que en el último muestreo de P90 (resultados no mostrados). No obstante, la separación de medias no permite delimitar ningún comportamiento genotípico característico. Clarke y McCaig (1982a) y Winter y col (1988), entre otros, recalcaron la escasa utilidad de la conductancia estomática como técnica de muestreo. Según Clarke y McCaig (1982a) el error experimental suele ser elevado, enmascarando las diferencias varietales. Blum (1985) tampoco pueden diferenciar genotipos por su tasa de transpiración en hoja y en espiga por unidad de área. Más bien sería la magnitud de las áreas foliares la responsable de la variación total.

Independientemente de la ausencia de variabilidad genotípica, los resultados indican que, en nuestras condiciones, los estomas permanecen relativamente abiertos a mediodía. La representación gráfica de las conductancias estomáticas frente al potencial hídrico (resultados no mostrados) muestran una tendencia horizontal, es decir, no hay indicios de una respuesta estomática a los valores de potencial alcanzados. El déficit hídrico no ha sido tan severo en ninguno de los ensayos para producir cierre estomático, si bien, los menores valores de conductancia en G91 se deberían a la presencia de un cierto estrés terminal (Acevedo 1987). En algunos de estos muestreos, el potencial hídrico de la hoja bandera ha llegado a alcanzar los -2.6 MPa.

Aunque en triticale no se dispone de datos sobre el potencial hídrico que ocasiona cierre estomático, en principio cabría esperar esta respuesta, por lo menos en el ensayo más seco. Fereres y col (1978), en sorgo, tampoco encuentran respuesta estomática con potenciales de -2.0 MPa, ni diferencias entre testigo regado y estrés. Turner (1986) revisa en girasol, la falta de relación entre potencial y resistencia estomática.

III.3.3 DISCRIMINACIÓN ISOTÓPICA $^{13}\text{C} | ^{12}\text{C}$

La existencia de variabilidad genotípica para la discriminación isotópica $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ se ha encontrado en trigo (Condon y col 1987, Morgan y col 1992), cebada (Hubick y Farquhar 1989, Romagosa y Araus 1991), triticale (Condon y col 1987), gramíneas pratenses (Johnson y Basset 1991) y *Vigna umbellata* (Kirchoff y col 1989, Hall y col 1990). Sin embargo, en estos diez genotipos de triticale las diferencias no han sido significativas, si bien, éstas se han detectado para el factor ensayo (Tabla 3-8).

	GL	Δ
Ensayo	2	0.98*
Genotipo	9	0.30
Ciclo	1	0.15
Dentro Inv	2	0.02
Dentro Pri	6	0.37
Error	17	0.20
CV%		39

Tabla 3-8. Cuadrados medios y significación para el valor de la discriminación isotópica $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}(\Delta)$ en diez genotipos y tres ensayos.

*, $p < 0.05$

Otra posible fuente de desviación podría estar relacionada con el momento de formación de los órganos analizados. Es importante que las determinaciones isotópicas se realicen en tejidos sintetizados en las mismas condiciones, ya que las variaciones ambientales se reflejan en el valor de D. En este caso, el órgano analizado ha sido el grano, en el cual, la distinta fenología de los genotipos, con diferencias de hasta dos semanas en antesis, ha podido constituir un factor adicional de variación. Hall y col (1990) encuentran mayor valor de la discriminación en hojas en los genotipos más tempranos de *Vigna umbellata*. En principio, bajo un estrés terminal progresivo, cabría esperar una disminución de Δ a medida que la fecha de antesis se retrasa. No obstante, en nuestras condiciones ambientales no siempre se ha producido un incremento lineal del estrés por lo que no es posible predecir en qué sentido va a variar la discriminación al retrasarse la floración.

El interés de la discriminación, D, reside, entre otros factores, en su posible correlación negativa con la eficiencia en el uso del agua, calculada como el cociente de la actividad fotosintética y la conductancia estomática (Farquhar y col 1989). Así, ligeras variaciones en la conductancia estomática (gs) se reflejarían de forma inmediata en Δ (Condon y col 1987). La incidencia de déficit hídrico, disminuiría la conductancia estomática, produciendo un incremento en la eficiencia, y, por consiguiente, un descenso en la discriminación (Morgan y col 1992).

ENSAYO	Δ
G91	17.57 a
P90	16.95 b
P91	17.35 a
MDS*	0.59
GENOTIPO	
1P	17.17
2P	17.20
3P	17.38
4P	17.46
5P	17.59
6P	16.71
7P	17.83
1I	17.03
2I	17.16
3I	17.38
MDS*	0.79
CICLO	
P	17.34
I	17.17
MDS*	0.41

Tabla 3-9. Medias y separación de medias del valor de la discriminación isotópica $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}(\Delta)$ en diez genotipos y tres ensayos. Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para $p < 0.05$. *Mínima diferencia significativa

En G91, ensayo en el que la conductancia ha sido menor, muestra los valores más altos de

discriminación (Tabla 3-9). Sin embargo, no hay que olvidar que las mediciones de conductancia son puntuales, mientras que una de las ventajas señaladas de la discriminación isotópica es el ser una medida integradora de los procesos metabólicos dentro del cultivo (Richards 1987, Hubick y Farquhar 1989, Farquhar y col 1989). Así, aunque en la formación del grano ha incidido estrés terminal, la translocación de asimilados de pre-antesis sintetizados en condiciones no limitantes podría haber desviado la relación isotópica esperada. De hecho, si los potenciales hídricos se consideran relacionados con el nivel de estrés, el ensayo P90 sería en el que el déficit hubiera sido mayor (Tabla 3-2). Los valores medios de Δ son inferiores en este ensayo, lo cual podría reflejar este mayor estrés. Lamentablemente no se dispone de información sobre G90, en el que se eliminaron parte de las parcelas de rendimiento por su nascencia deficiente, con lo que no se puede comprobar si en este ensayo, con un estrés más acentuado, la discriminación presenta valores inferiores.

La correlación fenotípica de la producción de grano con la discriminación alcanza un valor de 0.60 ($p < 0.01$), de magnitud similar obtenida en cebada para δ por Romagosa y Araus (1991), y en la misma dirección que la observada en trigo (Condon y col 1987, Read y col 1991) y en gramíneas pratenses (Johnson y col 1990) entre otros (Figura 3-5). Aunque en términos generales se observa la tendencia de producir más cuando Δ aumenta, han aparecido algunas desviaciones dentro de ensayos, posiblemente relacionadas con la distinta fenología de los genotipos de triticale.

III.4 CONCLUSIONES

En triticale, los resultados procedentes de los cuatro ensayos sembrados permiten afirmar que:

- 1.- El hábito de crecimiento del cultivar no influye en las relaciones hídricas de la hoja bandera de los genotipos ensayados al corregir la edad de la hoja como factor de covariación.
- 2.- Por ello, es necesario considerar la edad de la hoja en los análisis estadísticos del estatus hídrico. De no realizarse esta corrección, las diferencias genotípicas encontradas podrían ser debidas a la distinta fenología del material vegetal.
- 3.- A medida que avanza la edad de la hoja bandera, el potencial hídrico, el contenido relativo de agua y el contenido inicial de agua de ésta decrecen paulatinamente.
- 4.- Las diferencias genotípicas de potencial hídrico observadas como respuesta al ambiente son mayores cuando el potencial disminuye. Por contra, el contenido relativo de agua discrimina entre genotipos incluso cuando no existen condiciones limitantes.
- 5.- El contenido inicial de agua, por sí solo, no permite conocer con exactitud la respuesta de un genotipo al déficit hídrico. Sería necesario conocer la tasa de pérdida de agua para poder valorar la capacidad de mantener un alto nivel hídrico en presencia de estrés.
- 6.- En los seis genotipos de triticale, el potencial osmótico a turgencia completa y los módulos de elasticidad derivados de la relación Y-RWC, pueden ser indicativos de variabilidad en la capacidad de ajustarse osmótica y/o elásticamente, si bien, ésta no está asociada al hábito de crecimiento del genotipo.
- 7.- La edad de la hoja bandera, si bien es un factor importante en las relaciones hídricas, no parece influir en la conductancia estomática.
- 8.- La no detección de variabilidad en los seis genotipos de triticale señalan una escasa utilidad de esta técnica como criterio de selección en nuestras condiciones.
- 9.- En triticale, no parece existir variabilidad genotípica para la discriminación isotópica $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, si bien se aprecia un claro efecto ambiental.
- 10.- Los resultados preliminares indican que en triticale también existe una correlación positiva significativa entre la discriminación isotópica, Δ , y el rendimiento.

III.5 BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo E. 1987. Assessing crop and plant attributes for cereal improvement in water limited Mediterranean environments. En: **Drought Tolerance in winter cereals**. JP Srivastava, E Porceddu, E Acevedo, S Varma (eds). John Wiley. pp 303-320
- Araus JL, Alegre L, Tapia L y Calafell R. 1986a. Relationship between leaf structure and gas exchange in wheat leaves at different insertion levels. *J of Exp Bot*, 37:1323-1333.
- Araus JL, Santiveri P, Bosch D, Royo C y Romagosa I. 1992. Carbon isotope discrimination in ear parts of triticale: influence of grain filling. *Plant Physiol*, (En prensa).
- Araus JL, Tapia L y Alegre L. 1989. The effect of changing sowing date on leaf structure and gas exchange characteristics of wheat flag leaves grown under Mediterranean climate conditions. *J. Exp. Bot*, 40: 639-646.
- Araus JL y Tapia L. 1987. Photosynthetic gas exchange characteristics of wheat flag leaf blades and sheaths during grain filling. The case of a spring crop under mediterranean climate conditions. *Plant Physiol*, 85: 667-673.
- Araus JL, Tapia L, Azcón-Bieto J y Caballero A. 1986b. Photosynthesis, nitrogen levels and dry matter accumulation in flag leaves during grain filling. En **Biological Control of Photosynthesis**. Editado por R Marcelle, H Clijsters y M Van Poucke.
- Austin RB. 1987. Characteristics of wheat and their influence on yield and water use. En: **Drought Tolerance in winter cereals**. JP Srivastava, E Porceddu, E Acevedo, S Varma (eds). John Wiley. pp 321-336.
- Barlow EWR. 1986. Water relations of expanding leaves. *Aust J Plant Physiol*, 13:45-58.
- Beadle CL, Ludlow MM y Honeysett JL. 1985. Water Relations. En: **Techniques in bioproductivity and photosynthesis**. Editado por J Coombs, DO Hall, SP Long y JMO Scurlock. Pergamon Press. pp 50-61
- Berry JA. 1989. Studies of mechanisms affecting the fractionation of carbon isotopes in photosynthesis. En: *Stable isotopes in ecological research*. P.W. Rundell, J.R. Ehleringer y K.A. Nagy (eds). Springer-Verlag.
- Bidinger FR, Mahalakshmi V y Rao GDP. 1987. Assessment of drought resistance in pearl millet. I. Factors affecting yields under stress. *Aust J Agric Res*, 38:37-48.
- Blum A. 1989. Osmotic adjustment and growth of barley genotypes under drought stress. *Crop Sci*, 29:230-233.
- Blum A, Golan G, Mayer J, Sinmena B, Shpiler L y Burra J. 1989. The drought response of landraces of wheat from the northern Negev Desert in Israel. *Euphytica*, 43:87-96.
- Blum A, Mayer J y Gozland G. 1982. Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat. *Field Crop Res*, 5:137-146.
- Blum A, Poiarkova H, Golan G y Mayer J. 1983. Chemical dessication of wheat plants as a simulator of post-anthesis stress. I. Effects on translocation and kernel growth. *Field Crop Res*, 6:51-58.
- Blum A, Ramaiah S, Kanemasu ET y Paulsen GM. 1990. Wheat recovery from drought stress at the tillering stage of development. *Field Crops Research*, 24:67-85.
- Bolaños J y Edmeades GO. 1991. Value of selection for osmotic potential in tropical maize. *Agron J*, 83:948-956.
- Boyer JS. 1970. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol*, 20:351-364.
- Campbell GS, Papendick RI, Rabie E y Shayo-Ngowi AJ. 1979. A comparison of osmotic potential, elastic modulus, and apoplastic water in leaves of dryland winter wheat. *Agron J*, 71:31-36.
- Cantero C. 1989. Caracterización agronómica y respuesta a la fertilización nitrogenada de genotipos de cebada (*Hordeum vulgare*, L) y triticale (*XTriticosecale*, Wittmark). Tesis Doctoral. ETSIA Lleida.
- Cantero C, Villar JM y Fereres E. 1988. Relaciones hídricas de genotipos de cereal de invierno en condiciones de secano semiárido en la Segarra. III. Jornadas de riegos y drenajes. Madrid.
- Clarke JM. 1987. Use of physiological and morphological traits in breeding programmes to improve drought resistance of cereals. En: **Drought Tolerance in winter cereals**. JP Srivastava, E Porceddu, E Acevedo, S Varma (eds). John Wiley. pp 171-190.
- Clarke JM y McCaig TN. 1982a. Excised-leaf water retention capability as an indicator of drought resistance of *Triticum* genotypes. *Can J Plant Sci*, 62:571-578.
- Clarke JM y McCaig TN. 1982b. Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat. *Crop Sci*, 22:503-506.
- Clarke JM y Romagosa I. 1989. Evaluation of excised-leaf water loss rate for selection of durum wheat for dry environments. En *Proc Physiology-Breeding of winter cereal for stressed mediterranean environments*, INRA, France. pp 159-165.
- Clarke JM y Townley-Smith TF. 1986. Heritability and relationship to yield of excised-leaf water

retention in durum wheat. *Crop Sci*, 26:289-292.

Condon AG, Richards RA y Farquhar GD. 1987. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. *Crop Sci*, 27: 996-1001

Cutler JM, Rains DW y Loomis RS. 1977. The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiol Plant*, 40:255-260.

Dedio W. 1975. Water relations in wheat leaves as screening test for drought resistance. *Can J Plant Sci*, 55:369-378.

Farquhar GD, Ehleringer JR y Hubick AG. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol*, 40:503-537

Farquhar GD y Richards RA. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust J Plant Physiol*, 11:539-552.

Fereres E. 1987. Responses to water deficits in relation to breeding for drought resistance. En: **Drought Tolerance in winter cereals**. JP Srivastava, E Porceddu, E Acevedo, S Varma (eds). John Wiley. pp 263-274.

Fereres E. 1984. Adaptation des vegetaux a la secheresse. Strategies et mecanismes. *Bull Soc bot Fr* 131, Actual bot 1:17-32.

Fereres E, Acevedo E, Henderson DW y Hsiao TC. 1978. Seasonal changes in water potential and turgor maintenance in sorghum and maize under water stress. *Physiol Plant*, 44:261-267.

Fischer RA y Maurer R. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust J Agric Res*, 29:897-912.

Fischer RA y Turner NC. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann Rev Plant Physiol*, 29:277-317.

Flower DJ y Ludlow MM. 1986. Contribution of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water stressed pigeonpea (*Cajanus cajan*, L) leaves. *Plant, Cell and Environment*, 9:33-40.

Gallardo, M. 1989. Productividad y resistencia a la sequía del tritordeo (*Hordeum chilense x Triticum ssp*) en relación a la de los cereales cultivados. Tesis Doctoral. ETSIA Córdoba.

Hall AE, Muters RG, Hubick KT y Farquhar GD. 1990. Genotypic differences in carbon isotope discrimination by cowpea under wet and dry field conditions. *Crop Sci*, 30:300-305.

Haun JR. 1973. Visual quantification of wheat development. *Agron J*, 65:116-119

Hsiao TC. 1973. Plant responses to water stress. *Ann Rev Plant Physiol*, 24: 519-570.

Hubick K y Farquhar GD. 1989. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gained to water lost in barley cultivars. *Plant Cell and Environment*, 12:795-784

Ike IF y Thurtell GW. 1981. Osmotic adjustment in indoor cassava in response to water stress. *Physiol Plant*, 52:257-262.

Johnson DA, Asay KH, Tieszen LL, Ehleringer JR y Jefferson PG. 1990. Carbon isotope discrimination: potential in screening cool-season grasses for water-limited environments. *Crop Sci*, 30:338-343.

Johnson RC y Basset LM. 1991. Carbon isotope discrimination and water use efficiency in four cool-season grasses. *Crop Sci*, 31:157-162

Johnson RC y Kanemasu ET. 1982. The influence of water availability on winter wheat yields. *Can J Plant Sci*, 62:831-838.

Jones HG. 1987. Breeding for stomatal characters. En: *Stomatal function*. E Zeiger, GD Farquhar y IR Cowan (eds). Stanfor Univ. Press. California

Jones MM y Rawson HM. 1979. Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water-use efficiency and osmotic potential in sorghum. *Physiol Plant*, 45:103-111.

Kikuta SB y Ritcher H. 1986. Graphical evaluation and partitioning of turgor responses to drought in leaves of durum wheat. *Planta*, 168:36-42.

Kirchoff WR, Hall AE y Thomson WW. 1989. Gas exchange, carbon isotope discrimination and chloroplast ultrastructure of a chlorophyll-deficient mutant of cowpea. *Crop Sci*, 29:109-115.

Kramer JP. 1987. Plant relative water content and related methods: historical perspectives and current concerns. En *Proc of International conference on measurement of soil and plant water status*. Centennial of Utah University. pp 1-8.

Levitt J. 1972. Responses of plants to environmental stress. Academic Press, New York.

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

Matin MA, Brown HJ y Ferguson H. 1989. Leaf Water potential, relative water content and diffusive resistance as screening techniques for drought resistance in barley. *Agron J*, 81:100-105

McCaig TN y Romagosa I. 1991. Water status measurement of excised leaves: position and age effects.

Crop Sci, 31:1583-1588.

McCaig TN y Romagosa I. 1989. Measurement and use of excised leaf water status in wheat. *Crop Sci*, 29:1140-1145.

McCaig TN y Romagosa I. 1987. Measurement and use of excised leaf water contents as a drought screening technique. En *Proc of International conference on measurement of soil and plant water status. Centennial of Utah University*. pp 235-240.

Morgan JA, LeCain DR, McCaig TN y Quick JS. 1992. Transpiration efficiency, water relations and carbon isotope discrimination in winter wheat. (En prensa).

Morgan JA y LeCain DR. 1991. Leaf gas exchange and related traits among 15 winter wheat genotypes. *Crop Sci*, 31:443-448.

Morgan JM. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol*, 35: 299-319.

Morgan JM. 1977. Differences in osmoregulation between wheat genotypes. *Nature*, 270:234-235.

National Research Council. 1989. Triticale. A promising addition to the world's cereal grain. National Academy Press, Washington, DC.

Quarrie SA y Jones HG. 1979. Genotypic variation in leaf water potential, stomatal conductance, and abscisic acid content in spring wheat subjected to artificial drought stress. *Ann Bot*, 44:323-332.

Passioura JB. 1977. Grain yield, harvest index and water use of wheat. *Aust J Plant Physiol*, 3:559-565.

Rascio A, Cedola MC, Sorrentino G, Pastore D y Wittmer G. 1988. Pressure-volume curves and drought resistance in two wheat genotypes. *Physiol Plant*, 73:122-127.

Read JJ, Johnson RC, Carver BF y Quarrie SA. 1991. Carbon isotope discrimination, gas exchange and yield of spring wheat selected for abscisic acid content. *Crop Sci*, 31:139-146.

Richards RA. 1987. Physiology and the breeding of winter-grown cereals. En: **Drought Tolerance in winter cereals**. JP Srivastava, E Porceddu, E Acevedo, S Varma (eds). John Wiley. pp 133-150.

Ritchie SW, Nguyen HT y Holaday AS. 1990. Leaf water content and gas-exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Sci*, 30:105-111.

Romagosa IR y Araus JL. 1992. Acciones mitigantes de los efectos de la sequía en la agricultura: la mejora genética vegetal. (En prensa).

Romagosa IR y Araus JL. 1991. Genotype-Environment interaction for grain yield and ¹³C discrimination in barley. En: *Proc. Barley Genetics VI*. pp 563-567.

Sanchez-Díaz MF y Kramer PJ. 1971. Behaviour of corn and sorghum under water stress and during recovery. *Plant Physiol*, 48:613-616.

Shepherd K, Cooper PJM, Allan AY, Drennan DHS y Keatinge JDH. 1987. Growth, water use and yield of barley in Mediterranean-type environments. *J agric Sci*, 108:365-378.

Sinclair TR y Ludlow MM. 1985. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical legumes. *Aust J Plant Physiol*, 13:329-41.

Schonfeld MA, Johnson RC, Carver BF y Mornhinweg DW. 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Sci*, 28:526-531.

Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet JP y Hemmingsen EA. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148:339-346.

Tahara M, Carver BF, Johnson RC y Smith EL. 1990. Relationship between relative water content during reproductive development and winter wheat grain yield. *Euphytica*, 49:255-262.

Tyree MT y Ritcher H. 1982. Alternate methods of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications. II. Curvilinearity in water potential isotherms. *Can J Bot*, 60:911-916.

Turner NC. 1988. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrig Sci*, 9:289-308.

Turner NC. 1986. Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Aust J Plant Physiol*, 13:175-90

Turner NC. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil*, 58:339-366.

Von Caemmer S y Hubick KT. 1989. Short-term carbon isotope discrimination in C₃-C₄ intermediate species. *Planta*, 178:475-481.

Wenzel WG y van den Berg WJ. 1987. Leaf water retention of excised leaves as a measure of drought resistance in grain sorghum genotypes. *S Afr J Plant Soil*, 4:31-34.

Winter SR, Musick JT y Porter KB. 1988. Evaluation of screening techniques for breeding drought-resistant winter wheat. *Crop Sci*, 28:512-516.

Wirth E, Kelly GJ, Fischbeck G y Latzko E. 1977. Enzyme activities and products of CO₂ fixation in various photosynthetic organs of wheat and oat. *Z Pflanzphysiol*, 82:78-87.

Wright GC y Smith RCG. 1983. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to

drought stress. II. Root water uptake and water use. *Aust J Agric Res*, 34:627-636.

Ziegler-Jöns A. 1989. Gas exchange of ears of cereals in response to carbon dioxide and light. I. Relative contribution of parts of the ears of wheat, oat, and barley to the gas exchange of the whole organ. *Planta*, 178:84-91.



CAPÍTULO IV. EVOLUCIÓN DEL CRECIMIENTO DEL GRANO

IV.1 INTRODUCCIÓN

El triticale presenta cierta sensibilidad a poseer el llamado 'síndrome del asurado' (Bertholdsson y col 1987). El llenado del grano es aparentemente normal, pero en algunos casos, cuando se ha terminado la fase de crecimiento lineal, ocurre una disminución del peso seco simultánea a la pérdida de agua. Las causas de este fenómeno parecen estar asociadas al origen de este cultivo y son consecuencia de su constitución genética. Entre ellas se han mencionado como más importantes la actividad de la enzima alfa-amilasa durante el período de llenado (Klassen y col 1971, Dedio y col 1975), fallos en la biosíntesis de almidón (Heneen y col 1987), anomalías mitóticas (Kaltsikes y col, 1975), problemas en la endorreplicación del DNA (Herz y Brunori 1985a, 1985b) y desequilibrios en la heterocromatina de los cromosomas procedentes del centeno (Bennet 1977, Kaltsikes y Gustafson 1984, Gustafson y col 1984, Heneen y col 1987).

La obtención de triticales secundarios mejorados ha paliado en gran medida este problema, habiéndose incrementado el peso específico del grano hasta valores cercanos a 75 kg/hl (Varughese y col 1986, Merker 1987). No obstante, la duración del período de llenado sigue siendo muy larga. El problema del asurado se agudiza con las altas temperaturas de final de la primavera y la carencia de agua que afectan al ciclo de los cereales en el área mediterránea. Por todo ello, en el presente capítulo se aborda la evolución del llenado del grano, estudiando la presencia de variabilidad genotípica así como la influencia ambiental en las variables que definen el rendimiento, es decir, tasa y duración del llenado del grano.

IV.1.1 TASA DE LLENADO DEL GRANO Y DURACIÓN DEL PERÍODO DE LLENADO

Durante el período de llenado del grano, las altas temperaturas de final de la primavera pueden ocasionar por sí mismas unas pérdidas superiores a las que produce el déficit hídrico, siendo de especial importancia el efecto conjunto de ambos tipos de estrés. De los dos factores que determinan el rendimiento, es decir, tasa de llenado y duración del período de llenado, es éste último el que parece estar más influenciado por la temperatura. En trigo, Wiegand y Cuellar (1981) encontraron una disminución de 3.1 días en el período de llenado por cada °C de incremento en la temperatura media diaria. En cuanto a si este acortamiento se ve compensado o no por un aumento en la tasa, existen resultados confusos, aunque parece ser que está más extendida la opinión de que no existe ninguna compensación. Bruckner y Frohberg (1987) matizaron que aunque las temperaturas elevadas incrementan el movimiento de fotoasimilados desde la hoja bandera hacia la espiga, no siempre se traduce en una elevación de la magnitud de la tasa, puesto que se acentúan las pérdidas de carbono por respiración.

Dada la gran influencia del ambiente en la duración del período de llenado del grano, es muy difícil, en algunos casos, discernir la variación genotípica propiamente dicha (Wiegand y Cuellar 1981, Katsantonis y col 1986). Sin embargo, en numerosos estudios de maíz (Cross 1975), trigo (Bruckner y Frohberg 1987), cebada (Rasmussen y col 1979) y arroz (Jones y col 1979) se han detectado diferencias genotípicas para este carácter.

También se ha observado variabilidad intraespecífica para la tasa de llenado del grano en trigo (Nass y Reisser 1975, Wiegand y Cuellar 1981, Bruckner y Frohberg 1987), en cebada (Ho y Jui 1989), en avena (Wych y col 1982), en arroz (Jones y col 1979) y en maíz (Katsantonis y col 1986). La influencia ambiental en el valor de la tasa es de menor cuantía que sobre la duración y, genéticamente, parece ser que está controlada por factores aditivos (Katsantonis y col 1986).

La relación de la tasa y la duración del período de llenado con la producción de grano ha sido muy estudiada en diversos cultivos. Sin embargo, y especialmente en la duración, los resultados son bastante contradictorios. En trigo, Nass y Reiser (1975), Van Sanford (1985) y Bruckner y Frohberg (1987), entre otros, no encontraron correlación entre ambas variables. Tampoco se ha detectado en algunos trabajos sobre cebada (Metzger y col 1984, Ho y Jui 1989), avena (Wych y col 1982) y arroz (Jones y col 1979). En cambio, la producción estuvo fuertemente ligada a la duración del llenado en estudios de maíz (Daynard y col 1971, Cross 1975, Katsantonis y col 1986), de trigo (Gebeyehou y col 1982a, 1982b) y de cebada (Rasmussen y col 1979).

Wiegand y Cuellar (1981), en trigo, señalaron que, puesto que la duración del llenado está muy influenciada por la temperatura en condiciones de estrés, el peso final del grano es proporcional a la tasa. Bruckner y Frohberg (1987) indicaron la fuerte relación existente entre tasa y producción pero no con la duración del llenado. Nass y Reisser (1975), Jones y col (1979), Wych y col (1982), Van Sanford (1985) y, en general, la mayoría de los estudios citados hasta el momento, han afirmado la gran influencia que ejerce la tasa en la determinación del rendimiento. Por consiguiente, la selección de genotipos con alta tasa de llenado parece ser una buena estrategia para incrementar la producción de grano (Van Sanford 1985, Bruckner y Frohberg 1987,

Knott y Gebeyehou 1987), especialmente en zonas donde la duración del llenado está limitada por las altas temperaturas (Wiegand y Cuellar 1981, Bruckner y Frohber 1987).

Por último, es interesante comentar la metodología a utilizar para la determinación de la tasa y de la duración del llenado. Las regresiones lineales durante la fase de crecimiento lineal del grano han sido un método ampliamente difundido. La pendiente de la recta es directamente la tasa de llenado, y, generalmente, se considera finalizado el llenado cuando el grano ha alcanzado alrededor del 90% de su peso (Johnson y Tanner 1972, Van Sanford, 1985). Los modelos polinómicos suponen un gran avance, ya que no es necesario delimitar la fase lineal para efectuar la regresión. Generalmente se usan ecuaciones de segundo o de tercer grado para ajustar la evolución del peso seco del grano. La tasa y la duración se extraen de las curvas mediante derivación (Jones y col 1979). Recientemente, Darroch y Baker (1990) han desarrollado un modelo de ajuste logístico, el cual proporciona coeficientes de determinación superiores al 98% y en el que el peso seco máximo del grano es uno de los parámetros que definen la ecuación.

IV.1.2 TRANSLOCACIÓN DE ASIMILADOS HACIA EL GRANO

El suministro de asimilados hacia el grano durante su formación proviene tanto de la fotosíntesis como de la translocación de reservas acumuladas en pre-antesis. La importancia relativa de cada una de estas vías depende, fundamentalmente, de las condiciones ambientales durante el llenado. Así, mientras que en climas frescos y lluviosos es la fotosíntesis la que más contribuye en el llenado (Austin y col 1977), la translocación de asimilados almacenados es especialmente importante en climas secos y calurosos (García del Moral y Ramos 1989, Pheloung y Siddique 1991, Acevedo y col 1991).

Parece ser que el tallo y la hoja bandera son los órganos que más reservas translocan hacia el grano. Austin y col (1977) destacaron la pérdida de peso específico del tallo desde antesis hasta madurez en trigo y atribuyéndola a la movilización de carbohidratos. El papel del último entrenudo del tallo en la acumulación de reservas, especialmente de azúcares solubles, ha sido señalado más importante que el de las propias hojas (McCaig y Clarke 1982). Mientras que el contenido en carbohidratos de los limbos se mantiene prácticamente constante durante el llenado del grano, en los tallos se produce una disminución progresiva con el tiempo. Además, los tallos son capaces de almacenar temporalmente asimilados procedentes de la fotosíntesis después de antesis, actuando como órgano regulador entre la máxima producción de asimilados y el máximo requerimiento de los mismos. La hoja bandera juega un papel doble en el suministro de asimilados. Además de actuar como almacén de nutrientes, la vaina, al quedar más protegida, mantiene la actividad fotosintética una vez que ha comenzado la senescencia (Araus y Tapia 1987).

Respecto al nitrógeno, la evolución durante el llenado del grano es similar a la que sufren los carbohidratos. El contenido es máximo en antesis para después decaer tanto en tallo como en hoja bandera (limbo y vaina) (Araus y col 1986). En trigo, se ha valorado la translocación de este nitrógeno entre un 50 y un 90%, una vez más, dependiendo de las condiciones de cultivo (Van Sanford y McKown 1987).

La cuantificación exacta de la translocación requiere el marcaje con ^{14}C . Recientemente se han desarrollado métodos de evaluación indirecta que consisten en la aplicación de desecantes químicos con el fin de eliminar la fotosíntesis de la planta. De esta forma el llenado del grano tiene lugar a expensas de los asimilados existentes en los distintos órganos (Blum y col 1983a, 1983b). El tamaño final del grano indica la capacidad de mantener el crecimiento a partir de las reservas procedentes de la planta (Clarke 1987). En cuanto a la utilización de esta técnica para 'simular' estrés terminal es necesario puntualizar que mediante el uso de desecantes artificiales únicamente se paraliza la actividad fotosintética. No reproduce todos los efectos ocasionados por el estrés. Así, en el cribado de genotipos tolerantes al estrés, la desecación artificial en plantas sólo puede ser utilizada como medida indirecta de la translocación hacia el grano (Blum y col 1983b).

Los productos comunmente aplicados en trigo para eliminar la actividad fotosintética de la planta son clorato magnésico, clorato sódico (Blum y col 1983a, 1983b, 1989) y yoduro potásico (Turner y Nicolás 1987). De ellos, parece ser que el yoduro potásico es el más indicado para eliminar la actividad fotosintética de la planta sin interrumpir el resto del metabolismo (Turner y Nicolas 1987).

El momento de aplicación del tratamiento desecante también entre un 50 y un 90%, una vez más, dependiendo de las condiciones de cultivo (Van Sanford y McKown 1987).

La cuantificación exacta de la translocación requiere el marcaje con ^{14}C . Recientemente se han desarrollado métodos de evaluación indirecta que consisten en la aplicación de desecantes químicos con el fin de eliminar la fotosíntesis de la planta. De esta forma el llenado del grano tiene lugar a expensas de los asimilados existentes en los distintos órganos (Blum y col 1983a, 1983b). El tamaño final del grano indica la capacidad de mantener el crecimiento a partir de las reservas procedentes de la planta (Clarke 1987). En cuanto a la utilización de esta técnica para 'simular' estrés terminal es necesario puntualizar que mediante el uso de desecantes artificiales únicamente se paraliza la actividad fotosintética. No reproduce todos los efectos ocasionados por el estrés. Así, en el cribado de genotipos tolerantes al estrés, la desecación artificial en plantas sólo puede ser

utilizada como medida indirecta de la translocación hacia el grano (Blum y col 1983b).

Los productos comunmente aplicados en trigo para eliminar la actividad fotosintética de la planta son clorato magnésico, clorato sódico (Blum y col 1983a, 1983b, 1989) y yoduro potásico (Turner y Nicolás 1987). De ellos, parece ser que el yoduro potásico es el más indicado para eliminar la actividad fotosintética de la planta sin interrumpir el resto del metabolismo (Turner y Nicolas 1987).

El momento de aplicación del tratamiento desecante también puede modificar los resultados (Clarke 1987). Generalmente se considera 14 días después de anthesis como el momento ideal, ya que la fase de crecimiento lineal ha comenzado y es cuando el grano necesita más aporte de asimilados (Blum y col 1983a, 1983b, 1989; Turner y Nicolas 1987, Hossain y col 1990).

IV.1.3 MODIFICACIÓN DE LA RELACIÓN FUENTE-SUMIDERO

En numerosos estudios, la existencia de limitaciones en la relación fuente-sumidero, es decir, en la capacidad de la planta para suministrar asimilados (fuente) o del grano para almacenarlos (sumidero), han sido señaladas como las responsables de la obtención de granos con un deficiente llenado (Radley y Thorne 1981, Shanahan y col 1984, Ma y col 1990). En condiciones de estrés terminal, la senescencia precoz inhibe la fotosíntesis (Austin y col 1977) y, por consiguiente, supone una importante reducción de la fuente en el suministro de asimilados hacia el grano. Según Blum y col (1983b), la modificación del sumidero hacia un mayor número de granos de menor tamaño podría contribuir a la obtención de rendimientos más altos en este tipo de situaciones. Esta recomendación se basa en la menor disminución del peso del grano que sufren los granos de menos tamaño cuando se les pulveriza con clorato magnésico.

La reducción del tamaño del sumidero es otra de las vías para discernir si el deficiente llenado del grano es consecuencia de una limitación de la fuente o del sumidero. En trigo, esta alteración se ha realizado mediante distintos procedimientos tales como la eliminación de una flor de cada espiguilla (Radley 1978), desgranar la mitad longitudinal de la espiga (Blum y col 1983a, Ma y col 1990) e incluso cortar la mitad superior de la espiga (Radley y Thorne 1981, Perez y col 1989). En todos estos casos, se ha obtenido un incremento en el peso seco de los granos que permanecen, originado por un aumento de la tasa de llenado (Simmons y col 1982). Este crecimiento compensatorio depende del genotipo: en general, genotipos con granos pequeños son capaces de acumular más materia seca (Simmons y col 1982, Blum y col 1983a, Ma y col 1990). Este mayor tamaño de los granos que permanecen en la espiga suele estar relacionado con un incremento en la deposición de almidón. No obstante, si la alteración se ha inducido en las primeras fases del desarrollo del grano, es posible que el endospermo posea un mayor número de células, consecuencia de una mayor división celular (Radley 1978, Radley y Thorne 1981).

La alteración del sumidero también puede afectar a la deposición de nitrógeno en el grano. En trigo, al eliminar la parte superior de la espiga, se produce una mayor acumulación de nitrógeno en los granos restantes. Esto pudiera indicar que el número de granos por espiga y el tamaño de los mismos regulan la translocación de nitrógeno (Radley 1978, Perez y col 1989, Ma y col 1990).

Los factores que regulan las relaciones fuente-sumidero no son del todo conocidos, aunque parece ser que son las hormonas las que regulan el flujo de asimilados hacia el grano. Blum y col (1988) proponen que al modificar el sumidero se disminuye la actividad de la fuente como consecuencia de la acumulación de ácido abscísico en las hojas. No obstante, Ma y col (1990) no encuentran ninguna relación entre el crecimiento compensatorio del grano y el ácido abscísico presente en las hojas. Las giberelinas y las auxinas también se han señalado como limitantes para el llenado: al eliminar granos en la espiga se produciría un incremento de giberelinas y de auxinas en las glumas y granos, lo que indica que estas sustancias pueden ser limitantes en las espigas intactas (Radley 1978). Sin embargo, experimentos con ^{14}C en trigo indican que las auxinas no son las responsables del control de la asimilación (Wardlaw y Moncur 1976). Así pues, se necesitan más estudios para determinar qué sustancias son las que determinan las relaciones fuente-sumidero en cereales de invierno.

IV.1.4 OBJETIVOS

Dado que las condiciones ambientales desfavorables intensifican la presencia de asurado en triticale, en este capítulo se pretende,

1.- Estudiar la existencia de comportamientos diferenciales en función del hábito de crecimiento para la tasa y la duración del llenado, así como la translocación en la hoja bandera y en el último entrenudo del tallo.

2.- Establecer si el deficiente llenado del grano de algunos genotipos está relacionado con desequilibrios en la relación fuente-sumidero. En concreto, se observarán los efectos en el peso del grano, tasa y duración del llenado de:

a.- La disminución de la fuente producida por la aplicación de desecantes artificiales.

b.- La reducción del tamaño del sumidero mediante impedir la formación de los granos en la mitad de

la espiga.



IV.2 MATERIALES Y MÉTODOS

IV.2.1 MATERIAL VEGETAL

IV.2.1.1 Variabilidad existente en el cultivo

El análisis de la variabilidad para los parámetros que definen la curva de llenado, es decir, peso máximo del grano, tasa y duración del llenado, se realizó en la colección de diez triticales y en los ensayos G90, P90, G91 y P91, todos ellos descritos en el apartado [1.2.1](#) del capítulo I (pág 11).

IV.2.1.2 Modificación de la relación fuente-sumidero

Se utilizaron cuatro genotipos adicionales, dos de ellos con un alto peso de 1000 granos (uno mexicano y otro europeo). Se efectuaron alteraciones en la fuente (planta) y en el sumidero (grano) para observar los efectos en el crecimiento del grano. Se sembraron en tres ensayos durante las campañas

89-90 y 90-91, cuyas notaciones son DP90, DG91 y DP91. La descripción detallada del material vegetal y de los ensayos figura en el apartado [1.2.2](#) del capítulo I (pág. 13).

IV.2.2 VARIABILIDAD EXISTENTE EN EL CULTIVO

Como ya se ha mencionado, se utilizaron los diez genotipos de triticales de la colección, sembrados en los ensayos G90, P90, G91 y P91. Para realizar el seguimiento del llenado del grano, en antesis, se marcaron 100 espigas principales en cada parcela con las anteras visibles en la zona central (Estado 65 de la escala de Zadoks). Cada 5-8 días se cortaron 10 espigas marcadas en la campaña 89/90 y 5 en la 90/91. La primera toma de muestras siempre coincidió con la antesis. Las espigas principales se cortaron a nivel del último nudo desarrollado. En una bolsa de plástico hermética se transportaron al laboratorio en donde se fraccionaron en espiga, limbo y vaina de la hoja bandera y último entrenudo del tallo. De cada una de ellas se obtuvo el peso fresco y el peso seco (48 horas a 60°C). En las espigas, previamente a la determinación del peso seco, se extrajeron dos granos por espiga de la zona central (tres en la campaña 90/91), pesándose en fresco y, posteriormente, en seco. En cada fracción también se determinó el área mediante un medidor de área foliar Delta-T. Esto solamente se hizo una vez durante el período de llenado coincidiendo con el momento de antesis. El peso específico de cada fracción se obtuvo directamente de la división del peso seco y del área.

IV.2.2.1 Determinación del peso máximo del grano, tasa de duración del llenado

El peso seco del grano desde antesis hasta madurez se ajustó a la curva logística de expresión:

$$Y = \frac{W}{(1 + e^{B-CX})} \quad (1)$$

en donde **Y** es el peso seco estimado del grano, **X** es el tiempo transcurrido desde antesis en grados día, **W** es el peso máximo del grano y **B** y **C** son constantes derivadas en el ajuste.

La tasa máxima de llenado se obtiene cuando **Y = 0.5 W**, que corresponde, aproximadamente, a la mitad de la fase lineal del período de grano, momento en que la pendiente es máxima. Derivando y sustituyendo en la expresión (1):

$$\text{Tasa } \left(\frac{\text{mg}}{\text{grado día}} \right) = \frac{C * W}{4}$$

Se considera que el llenado del grano se completa cuando el grano alcanza el 95% de su peso, por lo que la duración se obtiene directamente por sustitución en (1):

$$\text{Duración (grados día)} = \frac{B + 2,944}{C}$$

IV.2.2.2 Translocación de asimilados

En limbo y vaina de la hoja bandera y en el último entrenudo del tallo se estudió la evolución del peso específico durante el período de llenado. Se estimó la translocación por diferencia entre el peso específico máximo y el peso específico final de cada fracción.

IV.2.2.3 Rendimiento

Se determinó la producción de grano en las parcelas de rendimiento de los ensayos P90, G91 y P90. En G90, no pudo obtenerse una estimación adecuada del rendimiento debido a los problemas de nascencia ya indicados en el [capítulo I](#).

IV.2.3 MODIFICACIONES DE LA RELACIÓN FUENTE-SUMIDERO

En los cuatro genotipos de los ensayos DP90, DG91 y DP91, la metodología para el seguimiento de las curvas de llenado ha sido paralela a la utilizada en la colección de triticales (apartado [IV.2.2](#)). Así pues, fue posible obtener el peso máximo del grano, la tasa y la duración del llenado (apartado [IV.2.2.1](#)) y una estimación de la translocación desde las tres fracciones analizadas, es decir, limbo y vaina de la hoja bandera y último entrenudo del tallo (apartado [IV.2.2.2](#)). Por último, se estimó el rendimiento y, en este caso, el peso de 1000 granos (apartado [IV.2.2.3](#)). Los experimentos realizados consistieron en la reducción de la fuente mediante el tratamiento con desecantes y en la reducción del tamaño del sumidero impidiendo la formación de granos en la mitad de la espiga. A continuación se describe la metodología utilizada en cada uno de ellos.

IV.2.3.1 Reducción de la fuente: aplicación de desecantes

Se realizaron tratamientos con desecantes artificiales para eliminar la actividad fotosintética de la planta y, de esta manera, disminuir el flujo de asimilados hacia el grano. Se efectuó en dos etapas:

a.- Comparación de desecantes: yoduro potásico frente a clorato sódico

Durante la campaña 89/90 se aplicaron dos productos químicos, yoduro potásico y clorato sódico, con el fin de determinar el más adecuado para reproducir los efectos del estrés terminal. De las tres parcelas principales del ensayo DP90, una permaneció intacta para ser utilizada como testigo y en las otras dos se aplicaron, respectivamente, yoduro potásico al 0.3% y clorato sódico al 4%. Ambos tratamientos se efectuaron a los 14 días de antesis.

b.- Determinación del momento de aplicación

En la segunda etapa, realizada en la campaña 90/91 se intentó determinar el momento de aplicación óptimo del desecante. En este caso, únicamente se utilizó yoduro potásico al 0.3% como producto desecante. En DG91 y DP91, además de la parcela intacta como testigo, se efectuaron tratamientos a los 7 días (en la segunda parcela principal) y a los 14 días (en la tercera) después de antesis.

IV.2.3.2 Reducción del sumidero: disminución del número de granos en la espiga

Adicionalmente, durante las campañas 89/90 y 90/91, se impidió la formación de granos en la mitad de la espiga para estudiar si el menor peso de los granos está relacionado, en algunos genotipos, con una incapacidad del grano (sumidero) en acumular los asimilados disponibles. En DP90, DG91 y DP91, se marcaron, además de las 100 espigas en la parcela control (tratamiento testigo), 70 espigas adicionales en las que se modificó el tamaño del sumidero. Esto se realizó mediante el punzamiento de los ovarios de la mitad de la espiga, impidiéndose, de esta manera, la formación del grano.

IV.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

IV.3.1 VARIABILIDAD EXISTENTE EN EL CULTIVO

IV.3.1.1 Peso máximo del grano, tasa y duración del llenado

El procedimiento matemático de cálculo de las curvas de llenado en base a expresiones logísticas proporciona un ajuste excelente. En todos los casos, la bondad del mismo ha sido muy buena, con coeficientes de determinación superiores al 95% y, en general, por encima del 98%. En la [Figura 4-1](#) se muestra, como ejemplo, la evolución del peso seco y del contenido de humedad del grano en un genotipo de primavera (1P) y uno de invierno (3I).

Antes de pasar al análisis de las variables que caracterizan las curvas de llenado, esto es tasa y duración, es necesario indicar que, en ninguno de los diez genotipos de triticales, se ha detectado una pérdida en el peso seco del grano durante la fase de maduración, característica principal del denominado 'síndrome del asurado' (Bertholdsson y col 1987). A pesar de ello, el grano una vez maduro y en mayor o menor medida dependiendo del genotipo, ha presentado síntomas visuales de asurado. Se ha observado que durante su desarrollo, el grano es completamente redondeado, especialmente al final de la fase de crecimiento lineal. Sin embargo, la maduración conlleva cambios en la morfología exterior que le originan un aspecto arrugado. Serían necesarios estudios de microscopía electrónica para poder conocer la evolución del tamaño de las células y las causas que originan, en este caso, el asurado.

En los resultados del análisis de varianza, se observa que, en los diez genotipos analizados, parece existir variabilidad para el peso máximo del grano (W) (Tabla 4-1). De forma similar a lo que sucede en cebada (Ho y Jui 1989), trigo (Gebeyehou y col 1982a, Van Sanford 1985, Darroch y Baker 1990), avena (Wych y col 1982) y maíz (Katsantonis y col 1986), también existe variabilidad en la tasa de llenado (Tabla 4-1). Sin embargo, en nuestras condiciones, no se han detectado diferencias significativas en la duración del llenado del grano en los diez genotipos de triticale (Tabla 4-1), en contra de lo que sucede en cebada (Ho y Jui 1989), en trigo (Gebeyehou y col 1982a) y en maíz (Katsantonis y col 1986). Aún así, hay otros estudios en los cuales tampoco se han encontrado diferencias para este carácter (Darroch y Baker 1990).

La igualdad en la duración del período de llenado quizás esté relacionada con las características climáticas de la zona de cultivo. En nuestras condiciones, la antesis en estos genotipos se produce a finales de mayo, fecha excesivamente tardía, ya que coincide con las altas temperaturas de final de la primavera. Esto podría provocar una disminución notable en la duración del llenado (Bruckner y Frohberg 1987). En trigo, Wiegand y col (1981) estimaron esta reducción en 3.1 días por cada grado centígrado de aumento sobre 15 °C.

	GL	W	T	D
Ensayo	3	837**	61**	91949**
Blq* Ensayo	7	23ns	1.3ns	10359**
Genotipo	9	553**	39**	5461ns
Ciclo	1	3948**	311**	1862ns
Dentro Inv	2	68ns	3ns	8762ns
Dentro Pri	6	150**	8ns	5139ns
Genot* Ensayo	27	24**	5**	10634**
Ciclo*Ens	3	62*	10**	29508**
Inv*Ens	6	41*	7**	19616**
Pri*Ens	18	12ns	3ns	4524ns
Error	108	11	1.5	3516
CV%		6.7	10.8	8.6

Tabla 4-1. Cuadrados medios y significación para el peso máximo del grano (W) medido en mg, la tasa de llenado ($T \cdot 10^2$) en mg/grados día y la duración del período de llenado (D) en grados día en diez genotipos de triticale y cuatro ensayos.

Las diferencias genotípicas en el peso máximo del grano y en la tasa de llenado, parecen venir asociadas, en su mayor parte, al hábito de crecimiento (Tabla 4-1). La tasa de llenado es superior en los genotipos de primavera (Tabla 4-2), hecho que contribuye a la obtención de un mayor peso del grano dado que la duración del llenado no difiere estadísticamente entre ciclos (Tabla 4-1 y Tabla 4-2).

En estos resultados es posible apreciar diferencias significativas para el factor ensayo para las tres variables que definen la curva de llenado (Tabla 4-1). Las medias por ensayo revelan la posibilidad de compensación entre tasa y duración, así, en G90, con la menor duración del llenado, la velocidad de acumulación de materia seca en el grano es muy elevada (Tabla 4-2). Un mismo peso del grano puede ser alcanzado, por consiguiente, con distintas combinaciones de tasa y duración. Por ello, Darroch y Baker (1990) señalan el peso máximo del grano como el parámetro más adecuado para discriminar entre genotipos.

ENSAYO	W	T	D
G90	50.1 c	0.132 a	596 d
P90	43.5 d	0.101 c	673 c
G91	56.4 a	0.130 a	706 b
P91	52.7 b	0.113 b	749 a
MDS*	3.0	0.003	30
GENOT			
1P	50.1 c	0.126 bc	652
2P	58.9 a	0.127 bc	722
3P	54.5 b	0.125 bc	672
4P	56.6 ab	0.135 ab	682
5P	57.5 ab	0.145 a	665
6P	55.8 b	0.133 b	682
7P	49.2 c	0.118 c	681
1I	41.5 d	0.097 d	665
2I	44.1 d	0.095 d	718
3I	39.0 e	0.089 d	676
MDS*	2.9	0.011	66
CICLO			
P	54.6 a	0.130 a	679
I	41.6 b	0.094 b	686
MDS*	2.0	0.007	29

Tabla 4-2. Medias y separación de medias para el peso máximo del grano (W) en mg, la tasa de llenado (T) en mg/grado día y la duración del período de llenado (D) en grados día en diez genotipos de triticale y cuatro ensayos. I indica ciclo de invierno, P ciclo de primavera.

Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para $p < 0.05$.

*Mínima diferencia significativa

Se ha detectado interacción ambiente*genotipo para las tres variables analizadas (Tabla 4-1), en todos los casos, asociadas al término ciclo*ambiente e invierno*ambiente. El hecho de que los triticales de primavera, en estos ensayos, se comporten de la misma forma independientemente del ambiente, hace pensar en la posibilidad de que para ellos no existan unas condiciones limitantes reales durante el período de llenado del grano. Sugiere, por tanto, un escape al estrés térmico terminal.

Las relaciones entre tasa y duración del llenado y el rendimiento han sido ampliamente discutidas en la bibliografía. En general, en trigo y en cebada parece ser que la tasa está correlacionada con la producción y con el peso del grano (Nass y Reiser 1975, Bruckner y Frohberg 1987, Ho y Jui 1989). Sin embargo, en algunos casos es la duración lo que determina el rendimiento (Daynard y col 1971, Cross 1975, Katsantonis y col 1986). En triticale, al realizar correlaciones fenotípicas para cada hábito de crecimiento se aprecia que, en los cultivares de primavera, la producción de grano no está relacionada con la duración del llenado pero sí con la tasa, existiendo una correlación negativa entre tasa y duración (Tabla 4-3). En los cultivares de invierno, la tasa no está correlacionada ni con el rendimiento ni con la duración del llenado (Tabla 4-3).

	Invierno				Primavera			
	W	Tasa	Duración	Rdto	W	Tasa	Duración	Rdto
W	1	0.26ns	0.81***	0.59***	1	0.60***	0.28*	0.74***
Tasa		1	0.28ns	0.28ns		1	-0.54***	0.52***
Duración			1	0.49**			1	0.06ns
Rdto				1				1

Tabla 4-3. Correlaciones fenotípicas y nivel de significación para el peso máximo del grano (W) en mg, tasa de llenado (T) en mg/grado día, duración del llenado (D) en grados día, rendimiento (RDTO) en g/parcela y peso de 1000 granos (P1000G) en g para cada ciclo de cultivo.

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$

El mayor peso de la duración o de la tasa en la producción generalmente se atribuye a las condiciones de cultivo. En ambientes limitantes, la duración del llenado es restringida y similar para todos los genotipos, con

lo cual un mayor rendimiento está ocasionado por una alta tasa. En el caso inverso, esto es, en ambientes de cultivo óptimos, no existen factores que limiten la duración del llenado, con lo cual, a mayor duración mayor producción. Puesto que en el clima mediterráneo las altas temperaturas limitan el llenado del grano, estaríamos dentro del primer supuesto. No obstante, aunque los genotipos de primavera se adaptan a este modelo, los genotipos de invierno se comportan de modo contradictorio. Una posible justificación a este hecho hay que buscarla en la estrategia de estos cultivares: la tasa de llenado es muy baja, por lo que el rendimiento se incrementa a costa de alargar el periodo de llenado. Así pues, aunque la duración se vea muy disminuida por el efecto de las temperaturas, el rendimiento sigue estando relacionado con la duración en contra del comportamiento esperable.

Respecto a la existencia de correlación fenotípica negativa entre tasa y duración del llenado, Gebeyehou y col (1982a) y Bruckner y Froberg (1987), entre otros, encontraron, en trigo, que era debida a una fuerte correlación ambiental. Por lo tanto, en presencia de estrés terminal, los genotipos con alta tasa y duración corta del llenado se verían favorecidos, produciéndose, en ellos, un escape de las condiciones adversas. Este razonamiento de nuevo sugiere la posibilidad de que, en los cuatro ensayos realizados, los triticales de primavera escapen a las altas temperaturas de final de ciclo típicas de ambientes mediterráneos.

IV.3.1.2 Translocación de asimilados

De las dos fuentes de suministro de asimilados al grano, fotosíntesis después de espigado y translocación, es ésta última la que presenta mayor importancia en climas secos y calurosos (García del Moral y Ramos 1989, Acevedo y col 1991, Pheloung y Siddique 1991). En nuestro caso, la valoración de la translocación se ha realizado por diferencia entre el peso específico máximo de cada órgano (limbo y vaina de la hoja bandera y último entrenudo del tallo) y el peso específico final, medidos ambos en mg/cm². Se ha observado que el peso específico máximo en todas las fracciones y, especialmente en el último entrenudo del tallo, se alcanza unos quince días después de antesis. Resultados similares han sido señalados en trigo por Austin y col (1977) y Blum y col (1983a). Este incremento inicial de peso del tallo sería debido a la acumulación temporal de asimilados procedentes de la fotosíntesis. De esta forma, estaría actuando como órgano regulador entre el momento de máxima producción de fotoasimilados y el de máximo requerimiento de los mismos (McCaig y Clarke 1982).

Gráficamente (Figura 4-2) puede apreciarse una cierta pérdida de peso en las tres fracciones analizadas. En la hoja bandera, el limbo se mantiene más estable mientras que la vaina sufre un descenso en el peso específico más acentuado. No obstante, es en el último entrenudo del tallo donde parece existir una mayor translocación.

A pesar de estas apreciaciones, en el análisis de varianza únicamente las diferencias genotípicas son significativas en la vaina de la hoja bandera, las cuales están asociadas al hábito de crecimiento del cultivar (Tabla 4-4): los genotipos de primavera pierden más peso que los de invierno (Tabla 4-5).

	GL	Limbo	Vaina	Tallo
Ensayo	3	1.5 ns	15.8 ns	283*
Ensayo* blq	8	2.7 ns	7.9 ns	48 ns
Genotipo	9	2,7 ns	22.7*	65 ns
Ciclo	1	1.1 ns	97.6*	30 ns
Dentro Inv	2	0.2 ns	8.6 ns	138 ns
Dentro Pri	6	3.7 ns	14.6 ns	37 ns
Genot* Ensayo	27	2.5*	9.8 ns	37 ns
Ciclo* Ens	3	3.4 ns	9.2 ns	6 ns
Inv* Ens	6	4.2*	6.0 ns	84 ns
Pri* Ens	18	1.7 ns	11.0 ns	25 ns
Error	108	1.4	10.5	53
CV%		39	45	45

Tabla 4-4. Cuadrados medios y significación para la translocación (mg/cm²) del limbo y vaina de la hoja bandera y del último entrenudo del tallo en diez genotipos de triticales y cuatro ensayos.

*, p<0.05; ** p<0.01

De las tres fracciones analizadas, el tallo es el que experimenta una mayor pérdida de peso por unidad de área verde (Tabla 4-5), y aunque las diferencias no son significativas, los triticales de primavera sufren un mayor descenso en el peso específico del tallo que los de invierno.

Posiblemente, la falta de variabilidad obtenida sea consecuencia de los altos coeficientes de variación. Se hace necesario señalar que, el tamaño de la muestra, si bien es suficiente como para determinar con precisión la evolución del peso seco del grano, no permite estimar con exactitud las pérdidas de peso específico de cada fracción. Probablemente, si el tamaño de la muestra fuera mayor aparecerían diferencias que no se han podido detectar con la metodología utilizada.

ENSAYO	L	V	T
G90	3.4	5.5	17.1 a
P90	2.7	6.9	12.0 b
G91	3.0	7.8	19.5 a
P91	2.8	7.9	16.1 a
MDS*	0.8	2.5	3.7
GENOT			
1P	3.3	9.9 a	19.4
2P	1.9	5.9 bc	15.1
3P	3.8	8.0 ab	16.6
4P	2.8	7.6 ab	16.3
5P	2.8	7.7 ab	18.6
6P	3.6	7.7 ab	16.7
7P	3.0	6.5 bc	12.9
1I	3.1	5.9 bc	12.5
2I	2.7	6.6 bc	19.1
3I	2.8	4.7 c	14.5
MDS*	1.1	2.9	6.5
CICLO			
P	3.0	7.6 a	16.5
I	2.9	5.7 b	15.4
MDS*	0.6	1.3	2.9

Tabla 4-5. Medias y separación de medias para la translocación en limbo (L) y vaina (V) de la hoja bandera y tallo (T) medido en mg/cm² en 10 genotipos de triticale y cuatro ensayos. I indica ciclo de invierno, P ciclo de primavera.

Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para $p < 0.05$.

*Mínima diferencia significativa

IV.3.2 MODIFICACIÓN DE LA RELACIÓN FUENTE-SUMIDERO

IV.3.2.1 Disminución de la fuente: aplicación de desecantes artificiales

En algunos casos, el deficiente llenado del grano es ocasionado por una limitación de la fuente en el suministro de asimilados (Shanahan y col 1984, Bruckner y Froberg 1991). En presencia de estrés terminal, la paralización de la actividad fotosintética supone una limitación en el flujo de asimilados hacia el grano y, por lo tanto, una incapacidad de la fuente para que el grano alcance su tamaño potencial. Mediante tratamientos con desecantes artificiales, puede reproducirse este efecto, y estudiar cómo la translocación de asimilados desde las partes vegetativas de la planta contribuye a paliar el inferior suministro de nutrientes (Blum y col 1983a, 1983b). Permite conocer si el bajo peso del grano está asociado a una limitación del sumidero o a una limitación de la fuente. Por ello, en cuatro genotipos de triticale (dos de peso de 1000 granos alto y dos de bajo) se realizaron tratamientos con desecantes a los 7 y/o 14 días después de antesis. Las fechas de antesis de cada uno de ellos en cada ensayo figuran en la siguiente tabla:

	P90	G91	P91
M1	11/5/90	13/5/91	21/5/91
M2	8/5/90	11/5/91	17/5/91
E1	26/5/90	20/5/91	26/5/91
E2	24/5/90	18/5/91	25/5/91

Tabla 4-6. Fechas de antesis de los 4 genotipos de triticale utilizados para modificar la relación fuente-sumidero.

a.- Comparación de desecantes: yoduro potásico frente a clorato sódico

En triticale, la aplicación de clorato sódico al 4% a los 14 días después de anthesis para simular el estrés terminal no parece ser aconsejable. En la [Figura 4-3](#) se han representado los efectos del yoduro potásico y del clorato sódico en las curvas de llenado respecto al testigo para los genotipos E1 y M2 como ejemplo representativo. Se observa claramente cómo el clorato sódico produce una paralización del crecimiento del grano. En consecuencia, el rendimiento y el peso de 1000 granos son las variables utilizables para la comparación de los productos desecantes.

Los tres tratamientos, esto es, testigo, aplicación de yoduro potásico y de clorato sódico, presentan diferencias significativas tanto en el rendimiento como en el peso de 1000 granos ([Tabla 4-7](#)). El clorato sódico origina unas reducciones muy severas, de hasta el 50% en el peso del grano ([Figura 4-3](#)). Turner y Nicolás (1987) obtuvieron resultados similares, con reducciones cercanas al 70% del peso del grano. Esto supone que la acción de este producto no se limita a reducir la actividad fotosintética. También paraliza la translocación. Por ello, no es recomendable la utilización de este producto para simular los efectos del estrés sobre la actividad fotosintética de la planta. Sin embargo, puede presentar cierto interés en el estudio del crecimiento del grano en las primeras fases del desarrollo, ya que mediante su aplicación es posible estimar fácilmente el peso alcanzado por el grano en el momento del tratamiento.

También es necesario considerar la dosis de aplicación, que en este caso ha sido la recomendada por Blum y col (1983a). Con dosis menores quizás puedan conseguir efectos menos intensos y similares a los que suceden en condiciones naturales por estrés terminal. Hossain y col (1990), con clorato sódico al 2%, obtuvieron reducciones en el tamaño del grano de, aproximadamente, un 40%.

	GL	RDTO	P1000G
Trat	2	330553**	922.9**
Blq* Trat	6	7808 ns	3.9 ns
Genot	3	4001**	217.0**
Genot* Trat	6	17533*	22.4*
Error	18	4390	6.4
CV%		28	9.1

Tabla 4-7. Cuadrados medios y significación para el rendimiento, medido en g/m², y del peso de 1000 granos, medido en gramos, en 4 genotipos de triticale en el ensayo DP90. Comparación de desecantes: yoduro potásico frente a clorato sódico.

*, p<0.05; **, p<0.01

El yoduro potásico es más recomendable como desecante artificial, ya que, aparentemente, no interfiere directamente en el metabolismo de la planta. Las reducciones en el peso de 1000 granos y en el rendimiento son menores que en el caso anterior ([Tabla 4-8](#)) y, según Turner y Nicolás (1987), perfectamente comparables a las que suelen suceder en situaciones de estrés.

Trat	RDTO	P1000G
Testigo	403 a	35.7 a
IK	231 b	29.1 b
ClO ₃ Na	71 c	18.3 c
MDS*	56	2.1

Tabla 4-8. Medias y separación de medias del rendimiento (g/m²) y el peso de 1000 granos (g) del factor tratamiento obtenidas con cuatro genotipos de triticale en el ensayo DP90. Comparación de desecantes: yoduro potásico frente a clorato sódico.

Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para p<0.05.

*Mínima diferencia significativa

El análisis de varianza también revela la presencia de diferencias genotípicas en las dos variables analizadas. En la [Figura 4-4](#) se han representado las medias para cada tratamiento en las que se aprecia que los genotipos E1 y M1 tienen un peso de 1000 granos superior ([Tabla 4-7](#)).

Blum y col (1983a) observaron que los genotipos de trigo que poseen grano más pequeño son los que mejor toleran las condiciones estresantes, y, en los que la reducción del peso de 1000 granos es menor. Por ello,

propone la modificación de la distribución del sumidero (más granos de menor tamaño) como un carácter asociado a la tolerancia al estrés. En nuestro caso, las reducciones en el peso de 1000 granos, han sido, dentro de cada origen, mayores para los genotipos de grano lleno. Así, al aplicar yoduro potásico, en los mexicanos la disminución del tamaño del grano ha alcanzado el 24,76% y 20,4% para M1 y M2 respectivamente, y en los europeos el 16,03% y 11,98% para E1 y E2. En el caso del clorato sódico, los valores oscilan entre el 40 y el 50%, manteniendo la misma tendencia. Como conclusión, también es posible indicar que, en triticale, los genotipos de grano lleno se ven más afectados por el estrés.

Aunque aparentemente la reducción del peso de 1000 granos es de menor magnitud que la del rendimiento, la comparación de estas variables en términos relativos revela que este efecto es más bien una cuestión de escala. Así, al aplicar yoduro potásico, el rendimiento medio y el peso de 1000 granos se reducen en, aproximadamente, un 28% y un 20%. Dado que ambos criterios discriminan por igual entre tratamientos (Tabla 4-8), de cara a utilizar uno de ellos como criterio de selección se recomendaría estimar el peso de 1000 granos. Este parámetro es más fácil de medir en un programa de mejora, puesto que, en numerosas ocasiones la disponibilidad de material vegetal es reducida dificultando la valoración del rendimiento.

b.- Determinación del momento de aplicación del desecante

Las reducciones tan severas en el rendimiento y en el peso de 1000 granos producidas por el tratamiento con clorato potásico hicieron, que en una segunda fase de este trabajo, se pasara a determinar el momento idóneo de aplicación del desecante únicamente para el yoduro potásico. Algunas de las curvas de llenado al aplicar yoduro potásico (0.3%) a los 7 y 14 días después de antesis respecto al testigo, se representan en la Figura 4-5

En este caso, tal y como se aprecia en la figura anterior, al no producirse una paralización total del llenado del grano después de aplicar el desecante, es posible calcular las variables que definen cada curva, es decir, peso máximo del grano, tasa y duración. Sin embargo, dada la existencia de una interacción significativa fecha de aplicación*ensayo, el análisis estadístico se ha realizado por separado para cada localidad. Un resultado común en los dos ensayos es la carencia de significación en la duración del llenado para el factor tratamiento, en contra de lo señalado por Blum y col (1983a), que encuentra una disminución importante en la duración al aplicar clorato magnésico a los 14 días después de antesis.

En DG91, los tratamientos desecantes no modifican significativamente los parámetros que definen la curva del llenado, esto es, peso máximo del grano, tasa y duración del llenado (Tabla 4-9), lo que también se puede observar gráficamente para el genotipo E1 (Figura 4-4). Esto sugiere que, quizás, los tratamientos con desecantes no fueran del todo efectivos, ya que no fueron capaces de disminuir el flujo de asimilados hacia los granos centrales de la espiga principal. No obstante, probablemente los hijuelos secundarios se vieran afectados más intensamente, por lo que sí que es posible apreciar una cierta disminución, sobre todo en el rendimiento. Evidentemente, esta reducción es más severa cuando se trata a los 7 días que a los 14 (Tabla 4-10), si bien, para el peso de 1000 granos es similar en ambos momentos (Tabla 4-10).

GL	DG91					DP91					
	RDTO	P1000G	W	T	D	RDTO	P1000G	W	T	D	
Fecha	2	141197**	129.1 **	51.2 ns	0.9 ns	742 ns	239511**	236.2**	472.1**	35.7**	14088 ns
Blq* Fecha	6	14799 ns	8.4 ns	13.4 ns	2.1 ns	9278 ns	8836 ns	6.6 ns	5.2 ns	1.1 ns	9238 ns
Genot	3	24668*	273.9 **	285.3 **	14.6 *	13889 ns	17681 ns	366.2**	467.7**	36.2**	19912 ns
Genot* Fecha	6	7697 ns	10.2 ns	12.3 ns	1.2 ns	3059 ns	24634 *	3.3 ns	39.2 ns	8.5*	17302 ns
Error	18	6137	4	12.5	3.6	10413	8869	5.0	39.7	2.5	20393
CV%		12	4	7	16	14	17	6	13	16	19

Tabla 4-9. Cuadrados medios y significación para el rendimiento (g/m^2), peso de 1000granos (g), peso máximo del grano en mg(W), tasa de llenado en mg/grado día grano (T) y duración del período de llenado en grados día (D) de cuatro genotipos de triticale en los ensayos DP91 y DG91. Determinación del momento de aplicación del desecante: 7 días después de antesis frente a 14 días.

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$

En DP91, los tratamientos con desecantes afectan a todas las variables excepto a la duración del período de llenado (Tabla 4-9). Los efectos que se observan son similares, es decir, se obtiene una disminución en el rendimiento, en el peso del grano y en la tasa como consecuencia de la eliminación de la actividad fotosintética. Sin embargo, no se pueden distinguir tan claramente diferencias ocasionadas por el momento de aplicación (Tabla 4-10).

GENOT	DG91					DP91				
	RDTO	P1000G	W	T	D	RDTO	P1000G	W	T	D
M1	689 a	47.1 a	53.6 a	0.131 a	681	588	39.5 b	47.1	0.100 b	712
M2	663 ab	36.7 b	43.4 b	0.104 b	717	505	30.5 c	39.5 c	0.078 c	704
E1	573 c	46.7 a	55.7 a	0.121 ab	759	546	44.5 a	55.2 a	0.123 a	770
E2	609 bc	37.9 b	47.5 c	0.106 b	717	490	32.1 c	40.7 c	0.084 c	802
MDS*	77	1.9	3.5	0.019	101	93	1.9	6.2	0.016	141
FECHA										
Tes	749 a	45.8 a	52.3 a	0.118	716	695 a	41.7 a	52.1 a	0.116 a	727
14D	617 b	40.6 b	49.6 ab	0.115	706	451 b	33.2 c	39.5 c	0.083 b	728
7D	534 c	39.8 b	48.3 b	0.113	700	450 b	34.9 b	45.3	0.089 b	787
MDS*	67	1.7	2.1	0.016	87	81	1.6	5.4	0.013	122

Tabla 4-10. Medias y separación de medias para el rendimiento (g/m^2), el peso de 1000 granos (g), el peso máximo del grano (g), la tasa (mg/grado día) y la duración del llenado (grados día) para el factor fecha de aplicación en cuatro genotipos de triticale y en los dos ensayos realizados durante la campaña 90/91.

Determinación del momento de aplicación de desecantes: 7 días frente a 14 días después de anthesis.

Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para $p < 0.05$.

* Mínima diferencia significativa

c.- Efecto de la aplicación de desecantes sobre la translocación de asimilados

Según Blum (1983b), al paralizar la actividad fotosintética de la planta mediante la aplicación de desecantes, se debería producir, como respuesta a la disminución de la fuente, un incremento de la translocación de asimilados hacia el grano. Sin embargo, este efecto no se ha observado cuando se ha aplicado clorato sódico como desecante. En la [Tabla 4-11](#), se aprecia claramente cómo en el tallo la movilización de asimilados es estadísticamente inferior a la aplicación de ioduro potásico e incluso al testigo, hecho que podría estar relacionado con una interferencia en la translocación. En la vaina de la hoja bandera se aprecia una tendencia similar, si bien, no existe una significación estadística. Evidentemente, tal y como señalan las curvas de llenado de la [Figura 4-3](#), el crecimiento del grano queda, prácticamente, interrumpido, por lo que los requerimientos de nutrientes son nulos. De nuevo, se sugiere que la aplicación de clorato sódico al 4% no es una técnica recomendable para simular estrés terminal en nuestras condiciones.

GENOT	L	V	T
M1	2.7	6.2	13.6
M2	2.5	7.1	10.1
E1	2.6	5.5	11.5
E2	3.4	6.8	10.7
MDS*	1.6	4.3	7.0
TRAT			
Tes	2.6	5.1	12.8 a
IK	2.8	8.8	16.1 a
CIO3Na	3.0	5.4	5.7 b
MDS*	1.4	3.7	6.1

Tabla 4-11. Medias y separación de medias para la translocación (g/m^2) en limbo y vaina de la hoja bandera y tallo en los cuatro genotipos de triticale del ensayo DP90 en los que se han aplicado ioduro potásico (0.3%) y clorato sódico (4%) como desecantes artificiales. Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para $p < 0.05$.

*Mínima diferencia significativa

Por el contrario, en la aplicación de ioduro potásico a los 14 días después de anthesis, se aprecia una tendencia a incrementar la movilización de reservas desde la vaina de la hoja bandera y el último entrenudo del tallo, si bien, no presenta significación estadística ([Tabla 4-11](#)). Respecto a la respuesta de la translocación al momento de aplicación del desecante (7 días frente a 14 días después de anthesis), no ha sido posible determinar un comportamiento diferencial en la vaina de la hoja bandera y en el último entrenudo del tallo (Resultados no mostrados). Es necesario volver a señalar que quizás la unidad muestral sea muy pequeña y los errores

experimentales sean capaces de enmascarar las diferencias en la translocación ocasionadas por los tratamientos, así como la presencia de variabilidad genotípica.

En cuanto al papel del limbo de la hoja bandera, independientemente de la carencia de significación estadística para genotipos y tratamientos, se podría indicar el escaso papel que juega en la translocación en condiciones de estrés. Blum y col (1983a) no encontraron, en limbos, movilización de reservas al aplicar desecantes señalando que, incluso dentro del tratamiento control, la participación del limbo en el llenado del grano mediante la translocación es de un valor muy pequeño.

IV.3.2.2 Disminución del sumidero: reducción del número de granos en la espiga

En trigo, la disminución del tamaño del sumidero se traduce en una mayor acumulación de materia seca en el grano (Simmons y col 1982, Blum y col 1983a, Ma y col 1990). En triticale, al impedir la formación de granos en la mitad de la espiga, se ha apreciado un efecto similar (Figura 4-6). El incremento en la tasa de llenado respecto a granos procedentes de espigas intactas es el responsable del mayor peso del grano (Tabla 4-12 y Tabla 4-13), ya que, de forma similar a lo que sucede en trigo (Simmons y col 1982), esta alteración del sumidero no afecta a la duración del llenado (Tabla 4-12).

No obstante, el crecimiento compensatorio conseguido nunca ha sido lo suficientemente grande como para paliar la reducción ocasionada por la eliminación del 50% de los granos. Ma y col (1990) sugieren que quizás se produzca una limitación en el sumidero para la acumulación de los asimilados adicionales que están disponibles. Otra explicación podría ser que parte de los asimilados del tallo se translocaran hacia las otras espigas de la planta, puesto que la modificación únicamente se realiza en la espiga principal. Así, pudiera ser interesante comparar el peso del grano de una planta completa intacta frente a una planta en la que se ha eliminado parcialmente la espiga principal.

	GL	DP90			DG91			DP91		
		W	T	D	W	T	D	W	T	D
Genotipo	3	505***	13*	36134 ns	158***	11*	9497 ns	119***	30**	4197 ns
	2	58 ns	4 ns	29393 ns	7 ns	1 ns	4119 ns	23 ns	3 ns	4979 ns
	6	34 ns	4 ns	14265 ns	17 ns	1 ns	4925 ns	16 ns	4 ns	5846 ns
	1	713*	24*	11239 ns	287***	24**	278 ns	487***	60*	4607 ns
	3	39 ns	21*	59187 ns	13 ns	3 ns	5378 ns	19 ns	8 ns	13293 ns
	6	24	4	10275 ns	5.6	1.7	2535	6	7	10553
CV		10	18	15	4.2	10	7	4	20	14

Tabla 4-12. Cuadrados medios y significación del peso máximo del grano en mg(W), tasa de llenado en mg/grado día (T) y duración del período de llenado en grados día (D) de cuatro genotipos en los que se ha reducido el tamaño del sumidero en tres ensayos

*, p<0.05; **, p<0.01

Genot	P90			G91			P91		
	W	T	D	W	T	D	W	T	D
M1	49.0 ab	0.128 a	669	56.2 b	0.137 ab	681	55.4 bc	0.119 bc	704
M2	46.1 b	0.097 ab	708	49.2 c	0.120 bc	671	52.4 c	0.108 c	750
E1	55.5 a	0.122 a	668	61.8 a	0.143 a	734	62.9 a	0.157 a	710
E2	34.1 c	0.090 b	540	56.1 b	0.115 c	752	55.7 b	0.144 ab	688
MDS*	7.1	0.032	170	3.1	0.018	67	3.3	0.035	137
Trat									
Cas	51.3 a	0.123 a	651	59.3 a	0.139 a	713	61.1 a	0.148 a	727
Tes	41.0 b	0.095 b	641	52.3 b	0.119 b	706	52.1 b	0.116 b	699
MDS*	5.1	0.022	106	2.2	0.012	47	2.3	0.025	97

Tabla 4-13. Medias y separación de medias (LSD) para el peso máximo del grano en mg (W), tasa de llenado en mg/grado día (T) y duración del período de llenado en grados día (D) en cuatro genotipos en los que se ha modificado la relación fuente-sumidero.

Al representar el porcentaje de incremento del peso seco del grano respecto del peso medio del testigo en los tres ensayos, claramente se observa una tendencia a un mayor crecimiento en los granos más pequeños

(Figura 4-7). Blum y col (1983a) y Ma y col (1990) encontraron resultados similares. Esto hace pensar en que la obtención de granos de poco peso puede estar relacionada con limitaciones de la fuente para el suministro de asimilados.

Como análisis complementario se ha estudiado el efecto de la modificación del sumidero en la translocación. Tampoco se han detectado diferencias entre genotipos y no parece existir una respuesta diferencial en la movilización de reservas ocasionada por la reducción del número de granos en la espiga en ninguna de las tres fracciones, es decir, limbo y vaina de la hoja bandera y último entrenudo del tallo (Resultados no mostrados). Esto podría significar que, el crecimiento compensatorio de los granos ha tenido lugar, aparentemente, a partir de la fotosíntesis de la espiga.

IV.4 CONCLUSIONES

Las conclusiones de los resultados obtenidos en el presente capítulo se pueden englobar en dos grupos:

A.- Variabilidad en el llenado del grano en triticale. Relaciones entre tasa y duración del llenado con el rendimiento.

1.- En triticale, se aprecia la existencia de variabilidad para el peso máximo del grano y para la tasa de llenado. Estas diferencias van ligadas, fundamentalmente, por el hábito de crecimiento de los cultivares. Los genotipos de primavera presentan un mayor peso del grano y una tasa de llenado más elevada que los de invierno.

2.- La duración del llenado del grano no varía estadísticamente entre ciclos. Posiblemente, el efecto de las altas temperaturas del final de primavera acortan el llenado del grano y enmascaran las posibles diferencias entre hábitos de crecimiento.

3.- Los genotipos de invierno tienen una fecha de antesis excesivamente tardía para nuestra zona incidiendo condiciones climáticas muy desfavorables en el llenado. Esto hace que el potencial de este tipo de cultivares no pueda expresarse por completo.

4.- La no existencia de interacción genotipo*ambiente pudieran indicar que en estos genotipos se produce un escape del estrés terminal.

5.- En los diez genotipos de triticale analizados, si bien se ha detectado la existencia de translocación (medida como diferencia en el peso seco específico máximo y el final) tanto en hoja bandera como en el último entrenudo del tallo, ésta presenta variabilidad genotípica únicamente en la vaina de la hoja bandera.

6.- En los genotipos de primavera la movilización de reservas en la vaina es estadísticamente superior a los de invierno. En el limbo de la hoja bandera y en los tallos es ligeramente superior.

7.- Parece ser que el último entrenudo del tallo es el órgano que más capacidad tiene de acumular asimilados. El limbo de la hoja bandera apenas pierde peso, con lo cual, su papel en la producción es muy limitado en nuestras condiciones.

B.- Modificación de la relación fuente-sumidero B.1.- Reducción del tamaño de la fuente: aplicación de desecantes

8.- En triticale, la utilización de clorato sódico como desecante artificial produce unos efectos muy drásticos en el llenado, posiblemente ocasionados por interferencias directas en el crecimiento del grano. Como consecuencia, no es un producto recomendable para simular la paralización de la actividad fotosintética que sucede en condiciones de estrés terminal.

9.- El yoduro potásico origina reducciones en el peso máximo del grano, en la tasa de llenado y en la duración reflejándose esto en una disminución significativa de la producción y del peso de 1000 granos.

10.- El parámetro más adecuado para estimar los efectos de los desecantes en un programa de mejora es el peso de 1000 granos.

11.- La translocación, obtenida por diferencia de pesos específicos, se ve incrementada como consecuencia de la aplicación de yoduro potásico si bien no existe una significación estadística. En cambio, se paraliza, especialmente en el último entrenudo del tallo, al pulverizar con clorato sódico. Este último efecto posiblemente esté relacionado con la paralización del crecimiento del grano que se produce, eliminándose la demanda de asimilados hacia el grano.

12.- No se ha detectado una respuesta genotípica en la translocación como respuesta al tratamiento con desecantes. Posiblemente, el tamaño de la unidad muestral sea poco representativo para detectar diferencias significativas.

B.2.- Reducción del sumidero: disminución del número de granos en la espiga

13.- La reducción del sumidero, mediante impedir la formación de granos en la espiga, ocasiona un incremento en el peso máximo de los granos restantes y una mayor tasa de llenado. Este tratamiento no afecta a la duración del llenado.

14.- No parecen existir limitaciones en el tamaño del sumidero ya que, en todos los casos, se produce un crecimiento compensatorio en el grano.

15.- Este crecimiento compensatorio es mayor a medida que el tamaño del grano disminuye. En ningún caso llega a paliar la reducción que supone eliminar el 50% de los granos de la espiga.

16.- La translocación no varía al reducir el sumidero. El crecimiento compensatorio se realiza, aparentemente, a partir de la fotosíntesis.



IV.5 BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo E, Craufurd PQ, Austin RB y Perez-Marco P. 1991. Traits associated with high yield in barley in low-rainfall environments. *J Agric Sci, Camb*, 116:23-36.
- Araus JL y Tapia L. 1987. Photosynthetic gas exchange characteristics of wheat flag leaf blades and sheaths during grain filling. The case of a spring crop grown under mediterranean climate conditions. *Plant Physiol*, 85:667-673
- Araus JL, Tapia L, Azcón-Bieto J y Caballero A. 1986. Photosynthesis, nitrogen levels and dry matter accumulation in flag leaves during grain filling. En **Biological control of photosynthesis**. Editado por R Marcelle, H Clijsters y M Van Poucke. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, pp 199-297.
- Austin RB, Edrich JA, Ford MA y Blackwell RD. 1977. The fate of the dry matter, carbohydrates and 14C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. *Ann Bot*, 41:1309-1321.
- Bennet MD. 1977. Heterochromatin, aberrant endosperm nuclei and grain shrivelling in wheat-rye genotypes. *Heredity*, 39:411-419.
- Bertholdsson NO, Karlsson R y Stoy V. 1987. Kernel shrivelling and carbohydrate supply in triticale. *Sveriges Utsadesforenings*, 97:23-29
- Blum A, Golan G, Mayer J, Sinmena B, Shpiler L y Burra J. 1989. The drought response of landraces of wheat from the northern Negev Desert in Israel. *Euphytica*, 43:87-96
- Blum A, Mayer J y Golan G. 1988. The effect of grain number per ear on source activity and its water-relations in wheat. *J Exp Bot*, 39:106-114.
- Blum A, Mayer J y Golan G. 1983b. Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of post-anthesis stress. II. Relations to drought stress. *Field Crop Res*, 6:149-155.
- Blum A, Poiardova H, Golan G y Mayer J. 1983a. Chemical dessication of wheat plants as a simulator of post-anthesis stress. I. Effects on translocation and kernel growth. *Field Crop Res*, 6:51-58
- Bruckner PL y Frohberg RC. 1991. Source-sink manipulation as a postanthesis stress tolerance screening technique in wheat. *Crop Sci*, 31:326-328.
- Bruckner, PL y Frohberg RC. 1987. Rate and duration of grain fill in spring wheat. *Crop Sci*, 27:451-455.
- Clarke JM. 1987. Use of physiological and morphological traits in breeding programmes to improve drought resistance of cereals. En **Drought tolerance in winter cereals**. Editado por Jp Srivastava, E Porceddu, E Acevedo y S Varma. Wiley, pp 171-191
- Cross, HZ. 1975. Diallel analysis of duration and rate of grain filling of seven inbred lines of corn. *Crop Sci*, 15:532-535
- Darroch BA y Baker RJ. 1990. Grain filling in three spring wheat genotypes: Statistical Analysis. *Crop Sci*, 30:525-529.
- Daynard TB, Tanner JW y Duncan WG. 1971. Duration of the grain filling period and its relation to grain yield in corn. *Crop Sci*, 11:45-48.
- Dedio W, Simmonds DH, Hill RD y Shealy H. 1975. Distribution of alpha amylase in the triticale kernel during development. *Can J Plant Sci*, 55:29-36.
- García del Moral LF y Ramos J. 1989. Fisiología de la producción de grano. En **La cebada**. Editado por JL Molina-Cano. Mundi Prensa, Madrid, pp 137-178.
- Gebeyehou G, Knott DR y Baker RJ. 1982a. Rate and duration of grain filling in durum wheat cultivars. *Crop Sci*, 22:337-340
- Gebeyehou G, Knott DR y Baker RJ. 1982b. Relationship among duration of vegetative and grain filling phases, yield components and grain yield in durum wheat cultivars. *Crop Sci*, 22:287-290.
- Gustafson JP, Lukaszewski AJ y Robertson K. 1984. Chromosome substitutions and modifications in hexaploid triticale: a re-evaluation. Genetics and breeding of triticale. EUCARPIA. Francia, 1984, pp 15-27.
- Heneen WK, Brismar K y Karlsson G. 1987. Cytological and anatomical aspects of kernel shrivelling in triticale. *Sveriges Utsadesforenings* 97:13-21.
- Herz, M y Brunori A. 1985a. Nuclear DNA content in the endosperm of developing grain of hexaploid triticales and parental species. *Z Pflanz*, 95:336-345.
- Herz, M y Brunori A. 1985b. Endosperm DNA content and dry matter accumulation in the developing grain of hexaploid triticales and parental species. *Z Pflanz*, 95:346-351.
- Ho KM y Jui PY. 1989. Duration and rate of kernel filling in barley. *Cer Res Comm*, 17:69-76.
- Hossain ABS, Sears RG, Cox TS y Paulsen GM. 1990. Dessication tolerance and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. *Crop Sci*, 30:622-627.
- Johnson DR y Tanner JW. 1972. Calculation of the rate and duration of grain filling in corn. *Crop Sci*, 12:485-486

- Jones DB, Peterson ML y Geng S. 1979. Association between grain filling rate and duration and yield components in rice. *Crop Sci*, 19:641-644
- Kaltsikes PJ y Gustafson JP. 1984. The heterochromatin story in triticale. *Genetics and breeding of triticale*. EUCARPIA. Francia 1984, pp 5-13.
- Kaltsikes PJ, Roupakias DG y Thomas JB. 1975. Endosperm abnormalities in **Triticum-Secale** combinations. *Can J Bot*, 53:2050-2086.
- Katsantonis N, Gagianas A, Sfakianakis J y Fotdladis N. 1986. Inheritance of duration and rate of grain filling and their relationship to grain yield in maize. *Z Pflanzenzüchtg*, 96:115-121.
- Klassen AJ, Hill RD y Larter EN. 1971. Alpha amylase activity and carbohydrate content as related to kernel development in triticale. *Crop Sci*, 11:265-267.
- Knott DR y Gebeyehou G. 1987. Relationships between the lengths of the vegetative and grain filling periods and agronomic characters in three durum wheat crosses. *Crop Sci*, 27:857-860
- Ma YZ, MacKown CT y Van Sanford DA. 1990. Sink manipulation in wheat: compensatory changes in kernel size. *Crop Sci*, 30:1099-1105.
- McCaig T y Clarke JM. 1982. Seasonal changes in nonstructural carbohydrate levels of wheat and oats grown in a semiarid environment. *Crop Sci*, 22:963-970.
- Merker A. 1987. Triticale, a new crop: How far from practical use?. *Sveriges Utsadesforenings*, 97:5.
- Metzger DD, Czaplowski ST y Rasmusson DC. 1984. Grain filling duration and yield in spring barley. *Crop Sci*, 24:1101-1105.
- Nass, HG y Reisser B. 1975. Grain filling period and grain yield relationships in spring wheat. *Can J Plant Sci*, 55:673-678.
- Perez P, Martinez-Carrasco R, Martin del Molino IM, Rojo B y Ulloa M. 1989. Nitrogen uptake and accumulation in grains of three winter wheat varieties with altered source-sink ratios. *J of Exp Bot*, 40:707-710.
- Pheloung PC y Siddique KHM. 1991. Contribution of stem dry matter to grain yield in wheat cultivars. *Aust J Plant Physiol*, 18:53-64.
- Radley ME. 1978. Factors affecting grain enlargement in wheat. *J of Exp Bot*, 29:919-934.
- Radley ME y Thorne GN. 1981. Effects of decreasing the number of grains in ears of cvs Hobbit and Maris Huntsman winter wheat. *Ann appl Biol*, 98:149-156.
- Rasmusson DC, McLean I y Tew TL. 1979. Vegetative and grain filling periods of growth in barley. *Crop Sci*, 19:5-9
- Shanahan JF, Smith DH y Welsh JR. 1984. An analysis of post-anthesis sink-limited winter wheat grain yields under various environments. *Agron J*, 76:611-615.
- Simmons SR, Crookston RK y Kurle JE. 1982. Growth of spring wheat kernels as influenced by reduced kernel number per spike and defoliation. *Crop Sci*, 22:983-988.
- Turner NC y Nicolas ME. 1987. Drought resistance of wheat for light-textures soils in a mediterranean climate. En **Drought tolerance in winter cereals**. Editado por Jp Srivastava, E Porceddu, E Acevedo y S Varma. Wiley, pp 203-216.
- Van Sanford, DA. 1985. Variation in kernel growth characters among soft red winter wheats. *Crop Sci*, 25:626-630
- Van Sanford DA y McKown CT. 1987. Cultivar differences in nitrogen remobilization during grain fill in soft red winter wheat. *Crop Sci*, 27:295-300
- Varughese G, Saary EE y Abdalla OS. 1986. Two decades of triticale breeding and research at CIMMYT. In *Proc. Int. Ttricale Sym. Sydney, 1986*, 148-169.
- Wardlaw IF y Moncur L. 1976. Source, sink and hormonal control of translocation in wheat. *Planta*, 128:93-100.
- Wiegand CL y Cuellar JA. 1981. Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. *Crop Sci*, 21:95-101.
- Wych RD, McGraw RL y Stuthman DD. 1982. Genotype x year interaction for length and rate of grain filling in oats. *Crop Sci*, 22:1025-1028.

CAPÍTULO V. CRECIMIENTO Y PRODUCTIVIDAD

V.1 INTRODUCCIÓN

El triticale fue originalmente considerado como una especie adaptada a zonas marginales. Sin embargo, la mejora de esta especie durante los últimos años ha proporcionado genotipos con un gran potencial productivo, capaces de competir, en nuestras condiciones, con el trigo y la cebada (Royo 1992). A pesar de ello, existe relativamente poca información sobre la contribución de ciertos caracteres morfosiológicos a la producción de grano en esta especie. Interesa, por consiguiente, conocer la variabilidad disponible en triticale sobre determinados parámetros relacionados con el rendimiento, especialmente, aquellos que sirven para definir y caracterizar el crecimiento del cultivo. Por ello, en este quinto capítulo se aborda el análisis del crecimiento de un conjunto de genotipos de triticale con distintos orígenes. Paralelamente, se pretende profundizar en los componentes del rendimiento, y, por último, en la producción de grano propiamente dicha.

V.1.1 CRECIMIENTO

El análisis clásico del crecimiento vegetal, desarrollado inicialmente para plantas aisladas y, posteriormente, ampliado a cultivos, está basado en considerar la biomasa durante el período vegetativo como dependiente de la capacidad de interceptación de la luz y de la actividad fotosintética (Gallagher 1979, Monteith y Elston 1981, García del Moral y col 1987). Dado que, inicialmente, la interceptación de la radiación es pequeña, el crecimiento de la cubierta vegetal es lento en el comienzo del ciclo, aumentando la tasa de producción de materia seca a medida que se va desarrollando. Caracteres tales como hojas grandes, rápida expansión foliar y ahijamiento temprano pueden ayudar a favorecer este proceso (Evans 1980).

El crecimiento, en la mayoría de los cultivos, sigue un modelo sigmoideal (Milthorpe y Moorby 1982). En trigo (Bauer y col 1987a), cebada (Baker y Gebeyehou 1982) y triticale (Ford y col 1984) también se ha encontrado este patrón en la evolución del peso seco del cultivo, con un máximo situado durante el período de maduración. Gent y Kiyomoto (1989), en trigo, situaron este punto quince días después de antesis. Para la producción de biomasa, se han detectado diferencias genotípicas en cebada, trigo y triticale (Baker y Gebeyehou 1982, Ford y col 1984, Austin y col 1989).

Las funciones polinómicas han sido utilizadas para caracterizar las curvas de crecimiento del cereal. Por ejemplo, Bauer y col (1987a), en trigo, expresaron la biomasa con una expresión cuadrática en la que la variable independiente fue el estado de desarrollo según la escala de Haun (1973). No obstante, es más corriente utilizar el tiempo desde emergencia medido en grados día como variable (Karimi y Siddique 1991).

La relación entre biomasa total y producción de grano ha sido demostrada en algunos estudios. En general y en ausencia de limitaciones para el cultivo, a mayor biomasa mayor rendimiento (Baker y Gebeyehou 1982, Ramos y col 1985, García del Moral y col 1987). Resultados similares se han obtenido por Boukerrou y Rasmusson (1990), proponiendo la selección de genotipos capaces de desarrollar una abundante cubierta vegetal. Esta selección, dada la laboriosidad del proceso de determinación de biomasa, se realizaría en base a índices visuales.

No obstante, la distribución de materia seca dentro de la planta juega un importante papel en la determinación del rendimiento. En trigo, Gent y Kiyomoto (1989) relacionaron las diferencias en la producción de grano con la distribución de fotosintatos y la retención de los mismos en madurez. Bauer y col (1987a) analizaron la proporción de hojas, tallos y espigas en distintos estadios de desarrollo en trigo. Las hojas, representaron el mayor porcentaje en hoja bandera mientras que los tallos fueron máximos en espigado. La pérdida de peso de éstos durante el período de maduración pueden ser indicativos de la movilización de reservas hacia el grano (Cutforth y col 1988). Bauer y col (1987b, 1987c), en trigo, estimaron que el 71% del nitrógeno y el 57 % del fósforo del grano provenían de la translocación desde hojas y tallo.

Las hojas constituyen el órgano primordial de interceptación de la radiación (Monteith y Elston 1981), si bien, en la capacidad fotosintética de la planta, los tallos y las espigas también juegan un notable papel. Por consiguiente, optimizar el índice de área foliar (LAI), definido como superficie foliar por unidad de suelo, y el índice de área verde (GAI), superficie fotosintética total por unidad de suelo, es de vital importancia para maximizar el rendimiento.

El peso seco de las hojas y el área foliar siguen una evolución similar durante el ciclo, con máximos que se producen con anterioridad a la antesis, generalmente situados alrededor del estadio de zurrón hinchado (Bauer y col 1987a). En trigo y en cebada, numerosos estudios han señalado la existencia de una fuerte relación entre el índice de área foliar (LAI) y producción de biomasa, así como la contribución al rendimiento final (Borojevic y col 1980, García del Moral y col 1985, Ramos y col 1985, Bauer y col 1987a, Karimi y Siddique 1991).

Sin embargo, la literatura es bastante contradictoria acerca de los valores óptimos de LAI. Aunque, en general, se considera que en cereales el LAI ideal se sitúa alrededor de 4, en situaciones de cultivo muy

intensivas, se han encontrado producciones de grano máximas con LAI comprendidos entre 9 y 10 (Borojevic 1979, Borojevic y col 1980).

Un aspecto que puede llegar a ser más importante que el propio índice de área foliar es la duración del área foliar (LAD) después de antesis, ya que, si el tejido fotosintético permanece más tiempo activo, la disposición de asimilados para el grano será mayor. De hecho, en un gran número de casos, diferencias en cosecha grano pueden ser explicadas por las variaciones en LAD desde antesis a madurez, existiendo buenas correlaciones entre este índice y la producción final de grano en varios cereales (Borojevic y Williams 1982, García del Moral y col 1987, Siddique y col 1989).

V.1.2 RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES

El rendimiento de un cereal puede expresarse por el producto de tres componentes:

$$\text{Producción grano } \left(\frac{\text{g}}{\text{m}^2} \right) = \frac{\text{n}^\circ \text{ espigas}}{\text{m}^2} * \frac{\text{n}^\circ \text{ granos}}{\text{espiga}} * \frac{\text{peso grano (g)}}{\text{grano}}$$

Sus magnitudes se determinan en distintos estadíos del desarrollo del cultivo, permitiendo que se compensen entre ellos.

V.1.2.1 Número de espigas por unidad de superficie

La densidad de espigas por unidad de superficie resulta de la combinación de dos variables, el número de plantas por unidad de superficie y el número de espigas por planta.

El número de plantas/m² está determinado, principalmente, por la dosis de siembra. Estudios sobre la influencia de la densidad de población sobre la producción de materia seca, han mostrado, generalmente, un incremento de la misma hasta alcanzar un umbral, con reducciones significativas a muy altas densidades (Hay y Walker 1989). Factores tales como fertilización nitrogenada y riego, afectan, considerablemente, a la densidad óptima de plantas para conseguir rendimientos máximos (Hay y Walker 1989).

En el número final de espigas por planta influyen el número de tallos producidos y la proporción de estos que dan lugar a espiga. Mientras que la primera depende fundamentalmente de las características genotípicas, densidad de siembra y aporte de nutrientes (Briggs y Aytenfisu 1980, Simmons y col 1982, Fowler 1983, García del Moral y col 1984, De la Morena y col 1986, Hay y Walker 1989, Kochhann y col 1990), la segunda es el resultado de la competición por un suministro limitado de asimilados dentro de la planta y por la intercepción de la luz dentro del cultivo (De la Morena y col 1986).

En numerosos estudios en trigo y cebada se ha comprobado como el número de espigas por unidad de superficie está fuertemente correlacionado con el rendimiento, señalándose este componente como el más importante en la determinación de la producción (Nass 1973, Borojevic y col 1980, Borojevic y Williams 1982, Siddique y col 1989, García del Moral y col 1991). En triticale, Sandha y col (1990b) también encontraron una fuerte relación del rendimiento con la densidad de espigas por unidad de superficie. En el trabajo de Carrillo y col (1983), en triticale, la herencia de este carácter presentó dominancia completa.

V.1.2.2 Número de granos por espiga

Este segundo componente del rendimiento se determina, primariamente, en el período de iniciación de espiguillas, si bien, la incidencia de condiciones desfavorables posteriores pueden originar mortalidad en espiguillas y, en consecuencia, disminuir el número final de granos (Hay y Walker 1989).

La fase de desarrollo apical se considera crítica porque en ella se determina el número de espiguillas por espiga y el número de flores por espiga. Frank y Bauer (1984), en trigo y en cebada, atribuyeron las diferencias en el rendimiento a la duración del desarrollo apical. En general, los factores que modifican la duración de la fase de iniciación, especialmente nitrógeno y agua, tienen influencia directa en este componente del rendimiento. Época y densidad de siembra también inciden sobre este carácter (Knott y Talukdar 1971, Hay y Walker 1989).

La disminución del número de granos por espiga relacionada con fallos en la polinización es debida, fundamentalmente, a incidencia de condiciones ambientales desfavorables durante la antesis. Hay y Walker (1989) han indicado que la magnitud de estas pérdidas suele ser pequeña, y, en la mayoría de casos, despreciable.

En trigo, cebada y triticale se ha detectado variabilidad para este carácter (Shanahan y col 1984, Sandha

y col 1990a, García del Moral y col 1991). Carrillo y col (1983), analizando un dialelo de 20 genotipos de triticale, encontraron dominancia parcial en el número de granos por espiga.

Shepherd y col (1987) observaron una relación lineal entre el número de granos y el rendimiento en cebada cultivada bajo condiciones mediterráneas. En trigo, Shanahan y col (1984) también encontraron mayor dependencia de la producción con el número de granos que con el peso de los mismos. De hecho, los incrementos en el rendimiento conseguidos en las últimas décadas gracias al desarrollo de variedades semienanas, se han atribuido a cambios en la distribución de la materia seca dentro de la planta hacia un mayor número de granos. La consecuencia final es un incremento en el índice de cosecha. Evidentemente, este incremento se ha conseguido actuando sobre el número de espigas por planta y sobre el número de granos por espiga (Austin y col 1989, Perry y D'Antuono 1989, Siddique y col 1989).

V.1.2.3 Peso unitario del grano

El peso del grano, definido durante el período de llenado, depende, fundamentalmente, de la cantidad de asimilados disponibles para ser transportados hacia la espiga durante su formación. La actividad fotosintética durante el llenado y las reservas acumuladas durante el período de pre-antesis contribuyen, en distinta medida, a la formación del grano (Hay y Walker 1989). Bajo condiciones no limitantes, entre el 90 y el 95% de los asimilados provienen de la fotosíntesis (Austin y col 1977). Sin embargo, las altas temperaturas y el déficit hídrico durante la formación del grano paralizan la fotosíntesis, acelerando la senescencia foliar y disminuyendo la duración del llenado (Wiegand y Cuellar 1981). En estas situaciones, la contribución de los asimilados almacenados en las partes vegetativas a la formación del grano puede ser muy importante. Richards y Townley-Smith (1987) estimaron la contribución de las resevas de pre-antesis alrededor del 60% bajo estrés, mientras que en presencia de riego, solamente, participaron en el llenado del grano en un 15%.

A pesar de la fuerte dependencia del tamaño del grano con el ambiente en el que se forma, se considera que es un carácter mucho más estable que los otros dos componentes del rendimiento (Royo y col 1988, Hay y Walker 1989).

V.1.3 OBJETIVOS

En este capítulo, se plantea:

1.- Estudiar la presencia de un comportamiento diferencial entre triticales de primavera y de invierno para las siguientes variables relacionadas con el crecimiento del cultivo:

- Peso seco del cultivo (CDW)

-Índice de área foliar (LAI) e índice de área verde (GAI)

-Duración del área foliar (LAD) y del área verde (GAD) en post-antesis

2.- Determinar la existencia de diferencias genotípicas asociadas al hábito de crecimiento y el efecto del ambiente para los componentes del rendimiento, índice de cosecha y producción de grano, en los diez genotipos de triticale.

3.- Profundizar en el estudio de la interacción genotipo*ambiente para el rendimiento.

V.2 MATERIALES Y MÉTODOS

V.2.1 MATERIAL VEGETAL

El análisis del crecimiento se efectuó en los diez genotipos de la colección de triticales descritos en el apartado [1.2.1](#) del capítulo I (pag 11), sembrados en los ensayos P90, G91 y P91. La falta de uniformidad en la nascencia en G90 debida a residuos de herbicidas hizo que en este ensayo no se pudiera estimar la evolución de la producción de biomasa ni el rendimiento.

La interacción genotipo*ambiente se estudió en los ensayos de rendimiento de la colección de triticale, por lo cual, también se incluyeron los datos procedentes de la campaña 1991-92, es decir, de los ensayos G92 y P92, cuya descripción, de forma similar, aparece en el apartado [1.2.1](#) del capítulo I (pag 11).

V.2.2 PESO SECO DEL CULTIVO

Representa la producción de materia seca del cultivo por unidad de superficie (Wilson 1981).

La evolución de la biomasa producida por el cultivo se estimó en el ensayo P90, en el cual se realizaron muestreos quincenales de todos los genotipos. El primero de ellos coincidió con el principio del encañado en los genotipos más tempranos, el último se efectuó en madurez fisiológica. En P91 y G91 se determinó el peso seco del cultivo (crop dry weight, CDW) en principios de encañado, antesis y madurez fisiológica.

Para ello, de las parcelas destinadas a la toma de muestras destructivas, se arrancaron 0.5 m lineales de un surco central. Posteriormente, las plantas se transportaron al laboratorio en bolsas herméticas. Una vez allí,

de cada muestra se contaron 50 tallos al azar que formaron la submuestra a procesar. El resto se pesó en fresco y, posteriormente, en seco tras permanecer 48 horas en estufa a 60°C. La submuestra se fraccionó en materia no fotosintética, hojas, tallos y espigas. De cada una de ellas se obtuvo el peso fresco, el área y el peso seco. El área se estimó con un medidor Delta-T, y, en el caso de espigas y tallos, se consideró la proyección plana como área.

V.2.3 ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR E ÍNDICE DE ÁREA VERDE

El índice de área foliar (leaf area index, LAI) cuantifica las dimensiones del aparato asimilados en relación al área de suelo (Watson 1947). El índice de área verde (green area index, GAI) engloba también la superficie fotosintética correspondiente a tallos y a espigas. Ambos índices se derivaron directamente de los resultados del apartado anterior.

V.2.4 DURACIÓN DEL ÁREA FOLIAR Y DEL ÁREA VERDE EN POST-ANTESIS

Con los valores del área foliar en el momento de antesis (LAI1) y el de madurez (LAI2) es posible calcular la duración del área foliar (leaf area duration, LAD) por aproximación gráfica al área de un trapecio que, bajo la curva de LAI frente al tiempo, delimitan las fechas consideradas, mediante la expresión (Kvet y col 1971):

$$LAD = \frac{LAI_1 + LAI_2}{2} * (t_1 - t_2)$$

en donde LAD es la duración del área foliar, LAI es el índice de área foliar y $(t_2 - t_1)$ representa el tiempo transcurrido entre los dos muestreos.

De forma paralela puede calcularse la duración de la cubierta vegetal (green area index, GAI) si en la fórmula se sustituyen el índice de área foliar (LAI) por el índice de área verde (GAI).

V.2.5 COMPONENTES DEL RENDIMIENTO. ÍNDICE DE COSECHA

Para estimar los componentes del rendimiento se arrancaron las plantas existentes en 0.5 m lineales de un surco determinándose en ellas el peso total, el número de espigas, el número de granos/espiga, el peso de 1000 granos y el peso total de granos. Con la biomasa total y la productiva se obtuvo el índice de cosecha. El peso hectolítrico se determinó en el grano procedente de las parcelas de rendimiento.

V.2.6 RENDIMIENTO E INTERACCIÓN GENOTIPO*AMBIENTE. MODELO AMMI

Para ampliar la información sobre la interacción genotipo*ambiente en los diez genotipos de triticale, se incluyeron, adicionalmente, los rendimientos de los ensayos G92 y P92. Por consiguiente, los datos incluidos en este apartado corresponden a diez genotipos y cinco ambientes.

Desde el punto de vista estadístico, en los últimos años se han desarrollado distintas metodologías que permiten, no sólo describir la interacción genotipo*ambiente, sino también profundizar en la naturaleza de la interacción. Entre ellas, destaca el modelo AMMI (Additive Main Effects and Multiplicative Interaction) por su aptitud para interpretar grandes series de datos productivos en un elevado número de ambientes (Crossa y col 1991). AMMI extrae los efectos genotípicos y ambientales, utilizando los componentes principales (PCA) para explicar la interacción genotipo*ambiente (Zobel y col 1988).

La definición de este modelo para un número de repeticiones de i genotipos en j ambientes es:

$$Y_{ij} = \mu + G_i + E_j + \sum_{n=1}^n \lambda_n \gamma_n \delta_{jn} + \epsilon_{ij}$$

donde μ es la media, G_i y E_j son los efectos principales del genotipo y del ambiente, λ_n es el valor singular para el n -ésimo eje PCA, δ_{ij} y γ_{jn} son escalas para el genotipo i y el ambiente j en el n -ésimo eje PCA y ϵ_{ij} es el residuo el cual incluye el error experimental. AMMI genera una familia de modelos con diferentes valores para N . El más simple AMMI0, con N igual a cero, considera como efectos principales al genotipo y al ambiente, para explicar la matriz de datos. AMMI1 considera, además, el primer componente principal para interpretar la matriz de residuos. AMMI2, incorpora los dos componentes principales para la variación no aditiva. Si un componente principal explica la mayor parte de G^*E , el AMMI puede ser interpretado a través de un biplot. Genotipos y ambientes se representan en el mismo diagrama, facilitando la interpretación de interacciones específicas de genotipos individuales con ambientes a través del signo y de la magnitud del componente principal. Si el PCA es cercano a cero el genotipo en cuestión presenta una adaptabilidad amplia en los ambientes ensayados. Por el contrario, un genotipo con un valor elevado en el PCA refleja una adaptación

específica en ambientes en los que el PCA posea el mismo signo. La aplicación de este método estadístico, permite, por consiguiente, separar sin dificultad los genotipos de amplia adaptabilidad de los que presentan una elevada interacción genotipo*ambiente.

V.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

V.3.1 PESO SECO DEL CULTIVO

En la [Tabla 5-1](#) se expresa el resultado del análisis de varianza realizado para el peso seco del cultivo (CDW) a principios de encañado, antesis y madurez fisiológica de los diez genotipos de triticale en los tres ensayos. La producción de materia seca resultó ser independiente del ambiente en encañado y en maduración ([Tabla 5-1](#)). En antesis, el ensayo G91, con siembra más temprana, presenta un mayor peso seco del cultivo ([Tabla 5-2](#)), posiblemente relacionado con la mayor longitud del período emergencia-floración ([Tabla 2-2](#), cap II).

	GL	CDWe	CDWa	CDWm
Ensayo	2	1042	176615*	127221
Ensayo* blq	6	3925	37604	73246
Genotipo	9	27869*	298057	63784
Ciclo	1	96727	1956473	27464
Dentro Inv	2	52138	149431	95419
Dentro Pri	6	8304*	71196	59292
Genot* Ens	18	8616**	2301109**	173028
Ciclo* Ens	2	11052	1293483**	142721
Inv* Ens	4	27406*	151502	134357
Pri* Ens	12	1947	79082*	190970
Error	54	3457	65605	160359
CV%		20.4	16.0	17.0

Tabla 5-1. Cuadrados medios y significación para el peso seco del cultivo, medido en g/m² a principios de encañado (CDWe), en antesis (CDWa) y en madurez fisiológica (CDWm) de diez genotipos de triticale en tres ensayos.

*, p<0.05; **, p<0.01

Los valores medios del CDW obtenidos en este trabajo ([Tabla 5-2](#)) señalan que, en nuestras condiciones, el triticale es capaz de producir una gran cantidad de biomasa durante el crecimiento vegetativo. Esta elevada producción de biomasa sugiere la posibilidad de utilizar esta especie para aprovechamiento mixto forraje-grano (García del Moral y col 1990). Aunque las retiradas de forraje suponen una cierta penalización del rendimiento grano posterior, tanto más importante a medida que el número de cortes se intensifica (García del Moral 1992), el realizar únicamente un corte por ciclo puede ser una práctica agronómicamente rentable sobre el triticale cultivado en secano en el sur de Andalucía (García del Moral y col 1990).

Ensayo	CDWe			CDWa			CDWm
P90	272			1489 b			2143
G91	295			1724 a			2391
P91	273			1564 b			2293
MDS*	35						207
Genot	P90	G91	P91	P90	G91	P91	
1	273 bcd	239 c	285	1199 d	1798 abc	1631 abc	2315
2	306 bc	282 bc	256	1502 cd	1540 bc	1855 a	2396
3	202 cd	279 bc	265	1218 d	1667 bc	1640 abc	2318
4	281 bcd	305 bc	280	1357 cd	1847 ab	1456 cde	2171
5	255 cd	297 bc	308	1183 d	1738 abc	1528 bcde	2206
6	223 cd	221 c	240	1121	1330 c	1710 ab	2243
7	180 d	233 c	221	1182 d	1574 bc	1373 de	2199
1	365 ab	517 a	292	2298 a	2239 a	1510 cde	2393
2	211 cd	223 c	301	2004 ab	1810 abc	1586 bcd	2190
3	441 a	351 b	272	1821 abc	1737 abc	1538 cde	2322
MDS*	109	91	101	511	504	252	377
Ciclo							
P	245 b	265 b	265	1252 b	1637 b	1599	2264
I	338 a	364 a	288	2041 a	1929 a	1550	2302
MDS*	70	72	45	241	258	158	320

Tabla 5-2. Medias y separación de medias del peso seco del cultivo (g/m^2) en encañado (CDWe), antesis (CDWa) y madurez fisiológica (CDWm) de diez genotipos de triticale en tres ensayos. P indica ciclo de primavera, I ciclo de invierno. Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para $p < 0.05$.

*Mínima diferencia significativa

En este estudio, las diferencias genotípicas en el peso seco del cultivo a principios del encañado parecen ser debidas, sobre todo, al tipo de ciclo (Tabla 5-1): los triticales de invierno presentan un mayor CDW que los de primavera (Tabla 5-2). En antesis, la interacción genotipo*ensayo utilizada como error para el término genotipo, enmascara las diferencias genotípicas observadas en los ensayos individuales y, una vez más, originadas, mayoritariamente, por el hábito de crecimiento (Tabla 5-2).

Austin (1989) señaló que la principal causa genética de variabilidad en la producción de biomasa es la duración del ciclo, la cual está influenciada por la sensibilidad a la temperatura y al fotoperíodo. Por ello, en ausencia de limitaciones para el desarrollo, los genotipos con mayor duración de ciclo poseen mayor materia seca por unidad de superficie. Posiblemente, en triticale, las diferencias en el peso seco del cultivo debidas al tipo de ciclo (Tabla 5-1), estén relacionadas con las duraciones del período vegetativo y del reproductivo. En la Figura 5-1 se representan, en cada ensayo, las duraciones medias de los tres períodos del ciclo para cada hábito de crecimiento.

El mayor peso seco del cultivo en encañado en el ciclo de invierno puede estar relacionado con la mayor duración del período vegetativo. El que en P91 no se observe esta superioridad de los genotipos invernales (Tabla 5-2) puede venir justificado por la escasa diferencia del período vegetativo entre hábitos de crecimiento en este ensayo: no llega a los 60 grados día, mientras que en los otros dos ensayos es superior a los 100 GDD (Figura 5-1). Las temperaturas de febrero en P91 fueron especialmente bajas (Tabla 1-1 y Tabla 1-2, cap I), con lo cual, los triticales de invierno podrían haber completado sus necesidades de vernalización rápidamente, mientras que en los genotipos de primavera el crecimiento podría verse ralentizado por el efecto de estas bajas temperaturas.

Si la duración del ciclo es, en último término, la responsable de las diferencias en la producción de materia seca observadas entre hábitos de crecimiento, la tasa de crecimiento del cultivo sería, por consiguiente, similar entre genotipos de distinto ciclo (Austin 1989).

En estos resultados se han encontrado dos evidencias que apoyan esta hipótesis. En primer lugar, el genotipo 2I, en el cual a pesar de ser de invierno el encañado suele producirse con anterioridad a 1I y 3I (Figura 2-1, cap II), presenta un peso seco que es estadísticamente inferior a éstos en P90 y G91 (Tabla 5-2). En segundo lugar, en P90, se poseen datos quincenales sobre la producción de biomasa. En el primer muestreo, en el cual, los genotipos de primavera se encontraban en principios de encañado y los de invierno a mitad del

ahijamiento, no se apreciaron diferencias significativas entre genotipos para el peso seco del cultivo (resultados no mostrados), si bien, al comparar esta misma variable cuando todos ellos habían terminado el período vegetativo, se obtuvo variabilidad (Tabla 5-2). Por consiguiente, las diferencias en CDW en encañado entre hábitos de crecimiento están relacionadas con la duración del período vegetativo de cada genotipo.

Dado que las duraciones del período reproductivo son similares entre hábitos de crecimiento (Figura 5-2), las diferencias en el peso seco del cultivo en antesis podrían ser consecuencia del crecimiento durante el período vegetativo. Este razonamiento también podría justificar el que tampoco se observen diferencias entre ciclos para el peso seco del cultivo en antesis en P91 (Tabla 5-2).

Aunque las diferencias de peso seco entre triticale de invierno y de primavera puedan ser atribuidas a las duraciones de los períodos del ciclo analizados, éstas no justifican la significación estadística de CDW dentro de los de primavera ya que este grupo mostró un desarrollo simultáneo (Tabla 5-1). Por consiguiente, es posible afirmar que existe cierta variabilidad para CDW en triticale.

En madurez fisiológica no se han detectado diferencias genotípicas en el CDW relacionadas con el hábito de crecimiento (Tabla 5-1), posiblemente, por las condiciones ambientales durante el período de maduración. En los genotipos de invierno, la altas temperaturas de final de la primavera acortaron, considerablemente, la maduración del grano (Tabla 2-2, cap II). En ambientes mediterráneos, los triticales de invierno quizás no puedan expresar todo su potencial productivo, ya que las condiciones durante el período de llenado son especialmente desfavorables. Por el contrario, en los genotipos de primavera, con una antesis anterior, se produce un escape del estrés térmico terminal (ver capítulo IV). Esta reducción en la duración del período de maduración sería, por consiguiente, la responsable de la igualdad del peso seco del cultivo en madurez fisiológica. La distribución de materia seca dentro de la planta muestra claramente cómo la formación de grano en los triticales de primavera es superior (Figura 5-3) llegando a compensar, la mayor producción de biomasa no económica de los genotipos de invierno en antesis.

La proporción relativa de las fracciones de la plantas en antesis y en madurez es indicativa de la existencia de translocación (Cutforth y col 1988). Los datos medios de los tres ensayos (Figura 5-3) señalan una mayor pérdida de peso en valor absoluto en tallos y en hojas en los genotipos de invierno: 133 g/m² y 107.9 g/m² respectivamente. En los de primavera, la disminución es de 120.5 g/m² para tallos y 67.5 g/m² para hojas. El papel del tallo como órgano de reserva puede ser, por consiguiente, más importante que el de las hojas (Blum y col 1983, McCaig y Clarke 1982), tal y cómo se desprende de estos resultados.

Sin embargo, al estudiar la translocación de la hoja bandera y del último entrenudo del tallo durante el período de llenado se aprecia que la disminución de peso específico es mayor en los triticales de primavera que en los de invierno (Tabla 4-5, Capítulo IV). Aunque, aparentemente parecen ser resultados contradictorios no hay que olvidar que aquí se está analizando la totalidad de los tallos y de las hojas. Por ello, dada la mayor producción de biomasa de los triticales de invierno, el balance global indica un valor absoluto superior en este tipo de líneas.

En relación a este punto, si se asume que la pérdida de peso seco entre antesis y madurez se debe a la movilización de reservas hacia el grano, es posible estimar la contribución de las mismas al peso final del grano para cada grupo de triticales. El rendimiento medio de estos tres ensayos fue de 701 g/m² para los genotipos de primavera y 598 g/m², lo que a partir de las cifras anteriores permite cifrar la translocación media en un 26,8% en los genotipos de primavera y en un 40,3% en los de invierno. Estos valores pueden significar una mayor incidencia de estrés durante el llenado del grano de los genotipos de invierno. Además, señalan, una vez más el importante papel que juegan las reservas de la planta en el llenado del grano en nuestras condiciones.

V.3.2 ÍNDICE DE ÁREA VERDE (GAI) E ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR (LAI)

En triticale, en los muestreos realizados se aprecia que, en general, los máximos para el índice de área foliar y el índice de área verde se alcanzan, respectivamente, en zurrón hinchado y en antesis (Figura 5-2). Resultados similares se han obtenido en otros trabajos de trigo y de cebada (Ramos y col 1985, Bauer y col 1987a, Siddique y col 1989). Evidentemente, la producción de materia seca mantiene una estrecha relación con el área fotosintética (García del Moral y col 1985, Bauer y col 1987a, Karimi y Siddique 1991).

Debido a la gran similitud de resultados en el análisis de varianza del GAI y del LAI en encañado y en antesis, en la Tabla 5-3 únicamente se presentan las sumas de cuadrados para el índice de área verde. En ella, se observa que existen diferencias entre ambientes en el índice de área verde y, por consiguiente, en el índice de área foliar a principios de encañado. En P90, GAI es significativamente inferior a P91 y G91 (Tabla 5-4). En antesis, si bien estadísticamente el área verde es similar en todos los ensayos (Tabla 5-3), se aprecian diferencias entre ellos para el índice de área foliar (Tabla 5-4). En este caso, P90 de nuevo manifiesta valores de LAI más bajos que el resto.

Es curioso observar cómo ensayos con CDW medios similares al final del período vegetativo (Tabla 5-2), presentan GAI y LAI diferentes (Tabla 5-4). Teniendo en cuenta que $CDW=LAI*1/LAR$, las diferencias en el índice de área foliar serán debidas a variaciones en LAR, siendo LAR una medida de la eficiencia asimiladora (peso/área foliar). Estas variaciones reflejan la influencia de los factores ambientales sobre los dos procesos básicos (fotosíntesis y respiración) que regulan la intensidad del crecimiento (Evans 1972).

	GL	GAle	GAIa
Ensayo	2	7.6**	3.3
Ensayo* blq	6	0.8	1.0
Genotipo	9	14.1**	5.2
Ciclo	1	62.2*	30.4
Dentro Inv	2	27.1	0.7
Dentro Pri	6	1.8*	2.5
Genot* Ens	18	3.5**	4.6**
Ciclo* Ens	2	7.8*	7.6*
Inv* Ens	4	11.0**	7.7
Pri* Ens	12	0.3	2.9**
Error	54	0.97	1.99
CV%		20.0	19.0

Tabla 5-3. Cuadrados medios y significación para el índice de área verde en encañado (GAle) y en antesis (GAIa) de diez genotipos de triticale en tres ensayos.
*, p<0.05; **,p<0.01

Respecto a las diferencias genotípicas en LAI, en encañado, el hábito de crecimiento explica, aproximadamente, el 50% de la variación observada. Esta superioridad de los triticales de invierno en el desarrollo de superficie fotosintética está relacionada, una vez más, con el mayor peso seco del cultivo (Tabla 5-2), y, por lo tanto, con la duración del período vegetativo. Sin embargo, el que el ahijamiento sea más largo no justifica la totalidad de las diferencias observadas entre ciclos en el GAI y LAI. Como ya se ha mencionado en el apartado anterior, el primer muestreo de P90 no revela variabilidad entre genotipos para el peso seco del cultivo, pero, por el contrario, sí que se observa que los triticales de invierno manifiestan valores superiores de GAI y LAI (Resultados no mostrados). El mayor número de hojas en el tallo principal al final del período vegetativo en los genotipos de invierno (6,7 es el número de hojas medio en los de invierno frente a 6.0 en los de primavera) puede contribuir a incrementar estas diferencias. Esto también se refleja en la mayor proporción de hojas en los genotipos invernales a principios de encañado (62.7% frente a 57.3% en los de primavera).

ENSAYO	GAle			GAIa			LAIe			LAIa		
P90	3.2 c			6.6			2.8 b			3.7 b		
G91	5.4 a			7.2			4.9 a			4.5 a		
P91	4.7 b			7.5			4.8 a			4.9 a		
MDS*												
GENOT	P90	G91	P91	P90	G91	P91	P90	G91	P91	P90	G91	P91
1P	2.8 b	4.4 c	4.6	5.1 cd	8.0	7.8 abc	2.4 b	4.0 c	4.2	3.1 cd	5.2	5.4 ab
2P	2.5 b	5.2 bc	4.5	6.7 bc	6.9	8.6 ab	2.1 b	4.7 bc	4.0	3.8 abc	4.4	5.5 ab
3P	1.9 b	4.6 c	4.1	4.7 d	6.6	7.5 abc	1.6 b	4.1 c	3.6	2.0 d	3.8	4.9 abc
4P	2.7 b	5.6 bc	4.9	6.1 bcd	7.2	6.7 abc	2.3 b	4.9 bc	4.8	3.5 bc	4.7	4.5 abc
5P	2.5 b	5.4 bc	5.3	7.4 b	7.8	6.8 abc	2.3 a	4.9 bc	4.8	4.6 ab	5.2	4.5 abc
6P	2.3 b	3.8 c	4.0	5.3 cd	5.7	7.9 ab	2.1 b	3.4 c	3.6	3.0 cd	3.7	5.4 ab
7P	1.9 b	4.0 c	5.3	5.8 bcd	7.4	5.0 c	1.7 b	3.6 c	3.8	3.5 bc	4.8	2.9 c
1I	5.9 a	10.4 a	5.5	9.9 a	7.5	6.0 bc	5.3 a	9.5 a	5.1	5.0 a	4.0	3.6 bc
2I	2.3 b	3.9 c	5.3	7.5 b	7.0	9.0 a	2.1 b	3.5 c	4.8	4.4 ab	4.4	6.1 a
3I	6.6 a	6.9 b	4.4	7.6 b	7.8	9.5 a	5.9 a	6.2 b	4.0	4.5 ab	4.9	6.4 a
MDS*	1.3	1.7	1.8	1.8	2.4	2.8	1.2	1.6	1.7	1.8	2.1	2.0
CICLO	P	I	MDS*	P	I	MDS*	P	I	MDS*	P	I	MDS*
P	2.4 b	4.7 b	4.5	5.9 b	7.1	7.2	2.1 b	4.2 b	4.1	3.3 b	4.6	4.7
I	4.9 a	7.1 a	5.1	8.4 a	7.4	8.1	4.4 a	6.4 a	4.6	4.6 a	4.4	5.3
MDS*	1.1	1.1	0.8	1.1	1.1	1.6	2.0	1.4	0.7	0.7	0.8	1.2

Tabla 5-4. Medias y separación de medias para el índice de área verde (GAI) y el índice de área foliar (LAI) a principios de encañado (e) y en antesis (a) de diez genotipos de triticale en tres ensayos. P indica ciclo de primavera, I ciclo de invierno. Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren

estadísticamente para $p < 0.05$. *Mínima diferencia significativa

Es necesario señalar los elevados valores del GAI y del LAI que presenta el genotipo II en el ensayo G91 en encañado. El que en este momento del ciclo existan 9.5 m^2 de hojas por m^2 de suelo es un hecho anormal. El desarrollo de una abundante cubierta vegetal puede llegar a ser perjudicial para la planta, especialmente porque impide el paso de luz a las hojas basales provocando una senescencia precoz. De hecho, parece ser que esto es lo que sucede en este caso. En antesis, el GAI ha descendido a 7.5 y el LAI a 4.0. Aunque en principio en estos valores se pensó que podía existir un cierto error experimental en la toma de datos, el análisis del porcentaje de materia no fotosintética en antesis reveló que, si bien, las hojas representan un 23% de la materia total, más de un 50% de las mismas están secas. Este mismo efecto también se produce en el mismo genotipo en los otros dos ensayos para el LAI, aunque no de una forma tan acusada. En P90 y P91, aproximadamente, el 40% de las hojas de II están secas en antesis.

En general, tal y como se observa en la [Tabla 5-4](#), esta disminución del LAI en antesis en G91 se produce en los genotipos con valores más elevados de LAI en encañado, y es especialmente importante en los triticales de invierno, en donde el porcentaje medio de hojas no fotosintéticas supera el 40%, frente a un 25% en los de primavera. Por lo tanto, pudiera ser que cuando la superficie fotosintética fuera superior a un óptimo, se acelerara la senescencia foliar de las hojas basales. De esta manera, disminuirían los valores de LAI hasta unos valores comprendidos entre 4 y 5, los cuales parecen ser considerados como óptimos para condiciones de cultivo similares a las nuestras.

V.3.3 DURACIÓN DEL ÁREA FOLIAR Y DEL ÁREA VERDE EN POST-ANTESIS

Borojevic y col (1980), Siddique y col (1989) y García del Moral y col (1987), entre otros, han señalado la existencia de variabilidad en trigo y en cebada para la duración del área foliar en post-antesis (LAD). En nuestras condiciones, no se han detectado diferencias genotípicas en triticales para LAD, con medias que varían entre 63 y 87 días. Resultados paralelos se han obtenido al intentar calcular la duración de la cubierta vegetal (GAD), con valores genotípicos medios comprendidos entre 110 y 134 días. Por el contrario, sí que se ha observado un fuerte efecto ambiental. En P90 la duración de la cubierta vegetal es menor: 64 y 113 días para LAD y GAD respectivamente. G91 muestra los valores más altos con 85 y 134 días, mientras que P91 es intermedio: 77 y 117.

En numerosos estudios, las diferencias genotípicas en la producción de grano presentan correlación positiva con la duración de área foliar (Borojevic y Williams 1982, Monteith y Elston 1981, García del Moral y col 1987). En nuestro caso, el rendimiento medio en cada ensayo es 5285, 7205 y 7317 kg/ha para P90, P91 y G91, respectivamente ([Tabla 5-6](#)), con lo que, por lo menos a nivel de localidad, parece cumplirse que a más duración del área foliar en post-antesis (o mayor GAD) mayor rendimiento. Sin embargo, en nuestras condiciones, LAD y GAD en post-antesis, parecen venir controladas por el ambiente, no siendo posible justificar las diferencias genotípicas en el rendimiento en base a la duración de la cubierta vegetal.

V.3.4 COMPONENTES DEL RENDIMIENTO E ÍNDICE DE COSECHA

El número de espigas $/\text{m}^2$, el número de granos por espiga y el peso de 1000 granos son caracteres para los cuales existe variabilidad en los diez genotipos de triticales analizados ([Tabla 5-5](#)). Carrillo y col (1983) y Sandha y col (1990a) también detectaron la presencia de variabilidad de los componentes del rendimiento en esta especie. Las diferencias genotípicas observadas para la densidad de espigas y el número de granos por espigas no están asociadas al hábito de crecimiento ([Tabla 5-5](#)). Sin embargo, los genotipos de invierno presentan un peso de 1000 granos significativamente inferior a los de primavera ([Tabla 5-6](#)).

	GL	ESP	GRANOS	P1000	PHEC	IC
Ensayo	2	118335*	173*	1193**	169**	0.0134**
Ensayo*blq	6	15218	28	8	2	0.0006
Genotipo	9	45523*	119**	347**	49**	0.0143**
Ciclo	1	25415	220	2855**	199*	0.043*
Dentro Inv	2	110337*	278	46**	2	0.005
Dentro Pri	6	26379**	51	32	40**	0.012**
Genot* Ens	18	17693*	30	11*	4**	0.00185
Ciclo*Ens	2	91460**	17	28*	29**	0.004
Inv* Ens	4	20037	59	18	1	0.001
Pri*Ens	12	4308	21	6	1	0.001
Error	54	8917	21	6	0.5	0.001
CV%		17.1	13.1	5.6	1.0	9.4

Tabla 5-5. Cuadrados medios y significación para la densidad de espigas por unidad de superficie (ESP), número de granos por espiga (GRANOS), peso de 1000 granos (P1000), en g, índice de cosecha (IC), peso del hectolitro (PHEC), en Kg/hl, y rendimiento (RDTO), en g/m², de diez genotipos triticales en tres ensayos.
*, p<0.05; **, p<0.01

Otro aspecto a tener en cuenta es la posibilidad de compensación entre los componentes del rendimiento, especialmente en el número de espigas por unidad de superficie y el número de granos por espiga. En nuestro caso, se puede apreciar claramente la existencia de compensación a nivel de las medias de cada ensayo (Tabla 5-6).

ENSAYO	ESP	GRANOS	P1000	PHEC	IC
P90	609 a	31.9 b	35.5 c	71.2 c	0.40 a
G91	484 c	36.3 a	48.1 a	75.9 a	0.41 a
P91	540 b	35.7 a	42.5 b	74.9 b	0.36 b
MDS*	50	3.0	5.0	0.6	0.02
GENOT					
1P	498 cde	37.0 bc	42.6 d	77.8 a	0.41 abc
2P	582 bc	34.7 bcde	48.1 a	74.2 d	0.43 a
3P	607 ab	32.7 def	46.5 ab	71.8 f	0.42 ab
4P	548 bcd	33.5 cde	46.7 ab	75.6 bc	0.43 a
5P	498 cde	35.4 bcd	45.1 bc	76.1 bc	0.39 bcd
6P	537 bcde	32.2 def	46.9 ab	76.8 b	0.43 a
7P	451 e	28.8 f	44.1 cd	73.2 e	0.32 e
1I	684 a	31.0 ef	30.9 f	71.2 g	0.33 e
2I	563 bc	38.1 ab	35.4 e	72.2 f	0.38 cd
3I	463 de	42.0 a	33.9 e	71.9 f	0.36 de
MDS*	90	2.0	2.0	0.6	0.07
CICLO					
P	533	33.5	45.7 a	75.1 a	0.40 a
I	570	37.0	33.4 b	71.8 b	0.36 b
MDS*	52	3.7	1.4	0.4	0.02

Tabla 5-6. Medias y separación de medias por la densidad de espigas por unidad de superficie (ESP), número de granos por espiga (GRANOS), peso de 1000 granos (P1000), en g, índice de cosecha (IC), peso del hectolitro (PHEC), en kg/hl, y rendimiento (rdto), en g/m², de diez genotipos de triticales en tres ensayos. I indica ciclo de invierno, P ciclo de primavera. Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para p<0.05.

*Mínima diferencia significativa

El producto de la densidad de espigas y del número de granos por espiga proporciona una idea aproximada del tamaño del sumidero. Es curioso observar que, en el análisis de varianza realizado para el número de granos por unidad de superficie, se han detectado diferencias significativas asociadas al hábito de

crecimiento, con un número de granos totales mayor en los genotipos de invierno ([Figura 5-4](#)). Esto podría sugerir que en los triticales de invierno el sumidero es demasiado grande, siendo incapaces de completar el llenado del grano. Por consiguiente, el menor peso del grano de los genotipos de invierno sería una respuesta de compensación entre los componentes del rendimiento, e indicaría una incapacidad de la fuente en el suministro de asimilados.

Se sabe que en el peso del grano el efecto ambiental suele ser de mayor importancia (Hay y Walker 1989). En estos genotipos de invierno, en su lugar de origen, la formación del grano tiene lugar a expensas de una baja tasa y de una duración larga del llenado. En nuestras condiciones, la tasa de llenado es estadísticamente inferior en los genotipos de invierno, sin embargo, las características climáticas mediterráneas suponen una penalización en la duración del período de maduración. En este caso este efecto es especialmente grave dadas las fechas de antesis tan tardías de estas líneas (Ver [capítulo IV](#)). Es posible que esta senescencia precoz origine una limitación en la fuente para el suministro de asimilados hacia el grano. Para poder afirmar esto, sería necesario evaluar las mismas variables en condiciones no limitantes, es decir, en las cuales no exista estrés térmico, para comprobar si con un tamaño de sumidero similar, estos genotipos son capaces de alcanzar pesos del grano superiores.

El peso del hectólitro de grano también es significativamente inferior en los triticales de invierno ([Tabla 5-6](#)), lo que, de nuevo, podría ser consecuencia de un ambiente menos favorable durante el llenado que en los triticales de primavera. Sin embargo, los valores obtenidos son altos, sobre todo si se compara con los orígenes de esta especie, en los que el peso del hectólitro apenas llegaba a los 60 kg/hl. Dentro de los genotipos de primavera también se aprecia cierta variabilidad para este carácter ([Tabla 5-5](#)). En general, los genotipos procedentes de CIMMYT suelen poseer pesos específicos altos, ya que, durante los últimos años, se ha ejercido una gran presión de selección para este carácter (Royo 1992, comunicación personal).

Respecto al índice de cosecha, una vez más, los genotipos de invierno presentan valores inferiores a los de primavera ([Tabla 5-6](#)). Los resultados acerca del peso seco del cultivo en antesis y en maduración, así como el análisis de la distribución de la biomasa dentro de la planta ([Tabla 5-2](#), [Figura 5-1](#)), permiten justificar los niveles alcanzados para este carácter. El peso seco del cultivo en madurez fisiológica no difiere entre ambos hábitos de crecimiento. Sin embargo, la distribución dentro de la planta muestra unas proporciones superiores de grano en los triticales de primavera. Si, con la misma producción de biomasa, la cantidad de grano formada es mayor, es lógico que los genotipos de primavera muestren índices de cosecha superiores. Gent y Kiyomoto (1989), en trigo, relacionaron las diferencias en el rendimiento con la distribución de fotosintatos dentro de la planta y, por lo tanto, con el índice de cosecha. Perry y d'Antuono (1989), comparando cultivares antiguos y modernos de trigo en Australia, también explicaron el avance en el rendimiento a partir de la partición de asimilados entre paja y grano. Así pues, la distribución de la biomasa dentro de la planta podría ser la responsable de las diferencias en el índice de cosecha entre triticales de invierno y de primavera y, por consiguiente, en la producción de grano.

Respecto a los valores medios del índice de cosecha, si bien son bajos respecto a las variedades semienanas de trigo, son comparables a los obtenidos en otros estudios. Vellanki y col (1986) detectó variabilidad para este carácter, con niveles situados entre 0.27 y 0.34. En nuestro caso, los triticales de primavera, para los que también parece existir variabilidad ([Tabla 5-5](#)), alcanzan índices de cosecha superiores a 0.40.

V.3.5 RENDIMIENTO. INTERACCIÓN GENOTIPO*AMBIENTE

Las diferencias observadas en los distintos caracteres analizados hasta el momento deberían expresarse, en último término, en el rendimiento grano. En la [Tabla 5-7](#) se expresan los cuadrados medios del anova realizado con los datos procedentes de cinco ensayos y diez genotipos.

	GL	RDTO
Ensayo	4	284986**
Ensayo* blq	10	9767
Genotipo	9	105344**
Ciclo	1	195751**
Dentro Inv	2	105059*
Dentro Pri	6	97822**
Genot* Ens	36	15474**
Ciclo* Ens	4	18482
Inv* Ens	16	16051*
Pri* Ens	24	14558**
Error	87	5119
CV%		11.0

Tabla 5-7. Cuadrados medios y significación para el rendimiento (RDTO), en g/m², de diez genotipos de triticales en cinco ensayos.

*, p<0.05; **, p<0.01

Se observa claramente como las diferencias genotípicas en el rendimiento son significativas. Además, no solamente existe un comportamiento diferencial entre hábitos de crecimiento, sino que dentro de cada uno de ellos se aprecia cierta variabilidad ([Tabla 5-7](#)). Aún así, el análisis global de los cinco ensayos parece señalar hacia un mayor rendimiento en los triticales de primavera ([Tabla 5-8](#)), lo cual, estaría relacionado con las diferencias observadas en el apartado anterior para los componentes del rendimiento y el índice de cosecha. Sin embargo, las medias en cada ambiente individual reflejan ciertas desviaciones del comportamiento descrito. En los dos ensayos de esta campaña, es decir, P92 y G92, no existe, desde el punto de vista estadístico, una clara superioridad productiva de ningún hábito de crecimiento, tal y cómo se refleja en la separación de medias del rendimiento para cada uno de los ensayos, si bien existe variabilidad genotípica dentro de cada grupo de cultivares ([Tabla 5-8](#)). La explicación a este efecto está relacionada con las características climáticas de la primavera durante la campaña 1991-92, con temperaturas por debajo de lo normal y pluviometría elevada a finales de mayo y principios de junio ([Tabla 1-1](#) y [Tabla 1-2, capítulo I](#)) y, por consiguiente, contrarias a las incidentes en el resto de los ensayos. De hecho, la separación de medias ([Tabla 5-8](#)) indica que el genotipo 2I es el responsable de esta desviación sobre el comportamiento de los triticales de invierno explicado en el apartado [V.3.4](#).

ENSAYO	RDTO	ENSAYOS INDIVIDUALES				
		P90	G91	P91	G92	P92
P90	544 c					
G91	732 a					
P91	720 a					
G92	599 b					
P92	515 c					
MDS*	60					
GENOT						
1P	666 ab	537 cde	809 ab	661 cde	733 ab	591 bc
2P	677 ab	590 bc	886 a	848 a	516 cd	544 bcd
3P	704 a	575 c	807 ab	779 abc	816 a	545 bcd
4P	626 b	574 c	798 ab	746 abcd	523 cd	490 cde
5P	669 ab	690 a	738 bc	775 abc	601 bc	543 bcd
6P	698 a	662 ab	834 ab	802 ab	580 c	614 ab
7P	460 d	326 f	550 d	597 e	417 d	409 e
1I	538 c	492 de	520 d	680 abcde	553 cd	446 de
2I	672 ab	552 cd	723 bc	681 bcde	723 ab	680 a
3I	508 c	446 e	652 cd	635 de	523 cd	285 f
MDS*	51	82	139	135	139	130
CICLO						
P	643 a	565 a	775 a	744 a	598	534
I	573 b	497 b	632 b	665 b	600	470
MDS*	52	65	100	80		

Tabla 5-8. Medias y separación de medias para el rendimiento, en g/m², de diez genotipos de triticale analizado en el conjunto de cinco ensayos e individualmente en cada uno de ellos. I indica ciclo de invierno, P ciclo de primavera.

Medias seguidas por una misma letra dentro de una columna no difieren estadísticamente para p<0.05.

*Mínima diferencia significativa

En concreto, la fecha de antesis de 2I, una semana posterior a la de los genotipos de primavera, pudo permitir el escape a las altas temperaturas, las cuales este año se presentaron a mediados del mes de mayo. La elevada pluviometría de finales de mayo y principios de junio coincidieron plenamente con el llenado del grano de este genotipo, lo cual podría explicar el alto rendimiento obtenido en los dos ensayos (Tabla 5-8). Por contra, 1I y 3I, en los que la antesis tuvo lugar con posterioridad, posiblemente el llenado del grano no estuvo sincronizado por completo con las condiciones favorables, que este año, y de forma anormal, se presentaron a finales de mayo.

Se hace necesario señalar la presencia de una interacción genotipo*ensayo significativa (Tabla 5-7), si bien, no hay una asociación de la misma al tipo de ciclo, es decir, la adaptabilidad a cada ambiente concreto parece estar asociada al genotipo y no al hábito de crecimiento, razonamiento derivado de la falta de significación en el término ciclo*ensayo.

La adaptabilidad genotípica a los ambientes en los que se ha desarrollado el trabajo experimental se ha estudiado mediante la aplicación del modelo AMMI al rendimiento de los diez genotipos en los cinco ensayos disponibles. Los resultados del análisis AMMI sugieren una adecuada explicación de la interacción genotipo*ambiente ya que es capaz de justificar, en base a tres componentes principales, el 92.8% de la variación total asociada a la interacción G*E. De ésta, el 53.5% es capturado por el primer componente principal, significativo para p<0.01. Los otros dos componentes principales, explican el 23.2% y 18.5 % de la variación respectivamente, de los cuales el tercero no es significativo. En la Tabla 5-9 se presenta el resultado del análisis AMMI.

Fuente	GL	SC	CM
Modelo	49	2613505	53336**
Genotipo	9	894347	99371**
Ensayos	4	1109875	277469**
G* E	36	609283	16924**
PCA1	12	322920	26910**
PCA2	10	141356	14135*
PCA3	8	112717	14089
Residuo	6	32290	5382
Error	97	543095	5598

Tabla 5-9. Modelo AMMI para el rendimiento en cinco ambientes y diez genotipos. SC representa la suma de cuadrados, CM cuadrados medios.

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$

En la [Figura 5-5](#) aparece el biplot resultante de este análisis para el PCA1, en el cual, la abcisa representa el efecto principal (medias genotípicas y ambientales) y la ordenada es el primer componente principal. En él se explica el 89.0% de la variación total.

La comparación de signos en el PCA de genotipos y ambientes permite indicar que no existe una interacción diferencial entre triticales con distinto hábito de crecimiento, tal y cómo ya se había observado en la partición de la interacción en el análisis de varianza ([Tabla 5-8](#)). En la [Figura 5-5](#) es posible diferenciar claramente los ensayos según las condiciones climáticas existentes, así, G92 y P92, en los que el aporte hídrico fue elevado durante la primavera presentan signo positivo en el primer componente principal. Respecto a la adaptabilidad de cada genotipos, es posible indicar que la siembra de 2P, 4P, 5P, 6P y 3I sería adecuada en ambientes similares a P90, P91 y G91, mientras que 1P, 3P, 7P, 1I y 2I se recomendarían para P92 y G92. De todos ellos, es necesario destacar la gran estabilidad de 7P, con un valor en el PCA de solamente 1.0, seguido, por 3I, en el que el PCA es de -6.0, ambos con un rendimiento medio relativamente bajo.

Puesto que en nuestro caso, el segundo componente principal también es significativo, se ha procedido a representarlo frente al rendimiento ([Figura 5-6](#))

Este segundo componente principal podría señalar la adaptabilidad genotípica a la localidad. Los triticales de primavera 1P, 2P, 3P y 4P parecen estar mejor adaptados a Gimennells, mientras que 1I, 2I y el resto de primavera, interaccionan positivamente con Palau. En esta 'preferencia' por una localidad en particular podrían intervenir dos tipos de factores, que a la vez, están estrechamente ligados. El tipo de suelo sería el que, en primer lugar, justificaría la adaptación: los genotipos de invierno producen más en suelos pesados, en los que la capacidad de retención del agua es mayor y, por lo tanto, durante el llenado del grano todavía disponen de ciertas reservas que les permiten compensar el estrés terminal. Por ello, 1I y 2I, presentan interacción positiva con Palau, si bien es de señalar que el genotipo 3I no sigue este comportamiento. De todas formas ya se ha mencionado que el componente genotípico en sí parece ser el que controla la adaptabilidad. Existe otro hecho adicional por el que los triticales más tardíos pudieran manifestar esta preferencia hacia Palau, el cual, está relacionado con el riego puntual que se ha suministrado cada año, y, que de igual forma, ayudaría a paliar el efecto del déficit hídrico y de las altas temperaturas primaverales. No obstante, aunque en esta localidad este tipo de cultivares se ven favorecidos, esto nunca se ha expresado en un mayor rendimiento.

Respecto al nivel productivo de los genotipos, se observa que, si bien los genotipos de primavera oscilan entre 6.25 y 7.0 t/ha excepto 7P, en los de invierno el rendimiento es más variable. De ellos destaca el genotipo 2I, con una producción media similar a los de primavera, si bien, dada la elevada magnitud del componente principal, es posible indicar que presenta una fuerte interacción genotipo*ambiente, por lo que su producción no es estable. Por el contrario, es de señalar la alta estabilidad del genotipo 7P, en el que el rendimiento es bajo.

Por último, sería conveniente realizar un balance comparativo entre los genotipos de invierno y de primavera. Aunque algunos estudios de comparación entre líneas de trigo de distintos ciclos señalan una superioridad productiva de los genotipos de invierno (Entz y Fowler 1991), en nuestras condiciones, esto no se ha apreciado. Si bien es cierto que las siembras de P90 y P91 pudieran ser algo tardías para que este tipo de material pueda expresar todo su potencial productivo, en G91, con siembra en noviembre, las diferencias en la producción deberían ser menores. De hecho, ni siquiera en la campaña 91-92, en la que la climatología fue anormal para nuestras condiciones y especialmente ventajosa para los cultivares tardíos existe una superioridad, todo lo más los rendimientos medios de ambos hábitos de crecimiento se igualan. Además, de nuevo es necesario señalar que es el genotipo 2I el que, con su alto rendimiento, eleva el nivel productivo medio de los

triticales invernales. Por ello, a pesar de que, como ya se ha visto, existe variabilidad dentro de cada ciclo, en términos generales, es posible recomendar la siembra de triticales de primavera en nuestras condiciones.

V.4 CONCLUSIONES

El análisis del crecimiento realizado en este capítulo permite diferenciar claramente el comportamiento de los diez genotipos de triticale según el hábito de crecimiento. Por ello, es posible concluir que:

1.- Los triticales de invierno presentan un peso seco del cultivo superior a los de primavera hasta antesis. Sin embargo, en madurez, la producción de biomasa es igual entre genotipos de distinto hábito de crecimiento.

2.- El mayor peso seco del cultivo en los triticales de invierno a principios del encañado y en antesis podría estar relacionado con la mayor duración del período vegetativo. De ser así, la velocidad de crecimiento sería similar entre genotipos de distinto ciclo.

3.- Las diferencias de peso seco entre antesis y madurez de tallos y de hojas señalan la existencia de translocación. En los genotipos de invierno el 40% del llenado del grano tiene lugar a expensas de las reservas procedentes de las partes vegetativas de la planta. Para los de primavera, este porcentaje se ha valorado en un 26%.

4.- El índice de área foliar y el índice de área verde presentan valores superiores en los triticales de invierno. La cubierta vegetal que pueden llegar a desarrollar es tan elevada que, en ocasiones, se acelera la senescencia de las hojas basales, reflejándose en un valor inferior del LAI en antesis.

5.- En nuestras condiciones, la duración del área foliar en post-antesis parece ser determinada por el ambiente. Por lo tanto, en este estudio, no se pueden explicar las diferencias genotípicas en el rendimiento a través de la duración del área foliar y/o área verde.

6.- En triticale, también existe variabilidad para los componentes del rendimiento expresados como espigas por m², granos por espiga y peso del grano. De ellos, únicamente en el peso de 1000 granos se aprecia una asociación con el hábito de crecimiento alcanzándose un mayor peso del grano en los genotipos de primavera. Este comportamiento, si bien no se refleja en el número de espigas/m² ni en el número de granos por espiga, aparece en el producto de ambos, es decir, en el número de granos por unidad de superficie, el cual, es superior en los genotipos de invierno.

7.- En nuestras condiciones, el índice de cosecha es superior en los triticales de primavera. Como consecuencia, el rendimiento de este tipo de genotipos es más elevado que en los genotipos de invierno.

8.- Los resultados obtenidos en este estudio permiten recomendar, para nuestras condiciones climáticas, la siembra temprana de variedades de triticales de primavera.

V.5 BIBLIOGRAFÍA

- Austin RB. 1989. Ecophysiology of crop plants. An overview. Curso Superior de Mejora Genética Vegetal. IAMZ, Zaragoza 1988-89.
- Austin RB, Edrich JA, Ford MA y Blackwell RD. 1977. The fate of the dry matter, carbohydrates and 14C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. *Ann Bot*, 41:1309-1321.
- Austin RB, Ford MA y Morgan CL. 1989. Genetic improvement in the yield of winter wheat: a further evaluation. *J agric Sci, Camb*, 112:295-301.
- Baker RJ y Gebeyehou G. 1982. Comparative growth analysis of two spring wheats and one spring barley. *Crop Sci*, 22:1225-1229.
- Bauer A, Frank AB y Black AL. 1987a. Aerial parts of hard red spring wheat. I. Dry matter distribution by plant development stage. *Agron J*, 79:845-852.
- Bauer A, Frank AB y Black AL. 1987b. Aerial parts of hard red spring wheat. II. Nitrogen and phosphorus concentration and content by plant development stage. *Agron J*, 79:852-858.
- Bauer A, Frank AB y Black AL. 1987c. Aerial parts of hard red spring wheat. III. Nitrogen and phosphorus concentration and content in kernels, anthesis to ripe stage. *Agron J*, 79:859-864.
- Blum A, Poiarkova H, Golan G y Mayer J. 1983. Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of post-anthesis stress. I. Effects of translocation and kernel growth. *Field Crop Res*, 6:51-58.
- Borojevic, S. 1979. Determination of optimal LAI and effective LAD for different wheat genotypes. In *Proc. 5th Int. Sympos. Wheat Genetics*. New Delhi, 155-162.
- Borojevic S, Cupina T y Krasmanovic M. 1980. Green area parameters in relation to grain yield of different wheat genotypes. *Z Pflanzenzüchtg*, 84:265-283.
- Borojevic S y Williams WA. 1982. Genotype x environment interactions for leaf area parameters and yield components and their effects on wheat yields. *Crop Sci*, 22:1020-1025.
- Boukerrou L y Rasmusson DD. 1990. Breeding for high biomass yield in spring barley. *Crop Sci*, 30:31-35.
- Briggs KG y Aytenfisu A. 1980. Relationship between morphological characters above de flag leaf node and grain yield in spring wheats. *Crop Sci*, 20:350-354.
- Carrillo JM, Monteagudo A y Sanchez-Monge E. 1983. Inheritance of yield components and their relationship to plant height in hexaploid triticale. *Z Pflanzenzüchtg*, 90:153-165.
- Crossa J, Fox PN, Pfeiffer WH, Rajaram S y Gauch HG. 1991. AMMI adjustment for statistical analysis of an international wheat yield trial. *Theor Appl Genet*, 81:27-37.
- Cutforth HW, Campbell CA, Jame YW, Clarke JM y DePauw RM. 1988 Growth characteristics, yield components and rate of grain development of two high yielding wheats, HY320 and DT367, compared to two standar cultivars, Neepawa and Wakoma. *Can J Plant Sci*, 68:915-928.
- De La Morena I, Ramos JM y García del Moral LF. 1986. Análisis del crecimiento y de la producción de grano en cultivos de cebada bajo las condiciones ambientales de la provincia de Granada. II. Evolución y supervivencia de los tallos hijos. *Anales de Edafología y Agrobiología*, 779-796.
- Entz MH y Fowler DB. 1991. Agronomic performance of winter versus spring wheat. *Agron J*, 83:527-532.
- Evans GC. 1972. **The quantitative analysis of plant growth**. Blacwell, Oxford. 734pp
- Evans LT. 1980. **Crop physiology: some case histories**. Cambridge University Press.
- Ford MA, Austin RB, Gregory RS y Morgan CL. 1984. A comparison of the grain and biomass yields of winter wheat, rye and triticale. *J agric Sci Camb*, 103:395-403.
- Fowler DB. 1983. Influence of date of seeding on yield and other agronomic characters of winter wheat and rye grown in Saskatchewan. *Can J Plant Sci*, 63:109-113.
- Frank AB y Bauer A. 1984. Cultivar, nitrogen and soil water effects on apex development in spring wheat. *Agron J*, 76:656-659.
- Gallagher JN. 1979. Field studies of cereal leaf growth. I. Initiation an expansion in relation to temperature and ontogeny. *J Exp Bot*, 117:625-636.
- García del Moral LF. 1992. Leaf area, grain yield and yield components following forage removal in triticale. *J Agronomy*, 168:100-107.
- García del Moral LF, de la Morena I y Ramos JM. 1987. Biomasa, duración del área foliar y proporción grano/hoja en relación con la cosecha y sus componentes en cebada. *Agricultura mediterranea*, 117:163-170.
- García del Moral LF, Ramos JM, García del Moral MB y Jiménez-Tejada MP. 1991. Ontogenic approach to grain production in spring barley based on path-coefficient analysis. *Crop Sci*, 31:1179-1185.
- García del Moral LF, Ramos JM y Recalde L. 1985. Relationship between vegetative growth, grain

yield and grain protein content in six winter barley cultivars. *Can J Plant Sci*, 65:523-532.

García del Moral LF, Ramos JM y Recalde L. 1984. Tillering dynamics of winter barley as influenced by cultivar and nitrogen fertilizer: a field study. *Crop Sci*, 24:179-181.

García del Moral MB, García del Moral LF, Ramos JM y Marinetto L. 1990. Influencia de la retirada de forraje sobre la producción de grano en triticale (*XTriticosecale*, Wittmark). V Reunión portuguesa sobre triticale. Elvas.

Gent MPN y Kiyomoto RK. 1989. Assimilation and distribution of photosynthate in winter wheat cultivars differing in harvest index. *Crop Sci*, 29:120-125.

Haun JR. 1973. Visual quantification of wheat development. *Agron J*, 65:116-119.

Hay RKM y Walker AJ. 1989. An introduction to the physiology of crop yield. Longman Scientific Technical. 292p.

Karimi MM y Siddique KHM. 1991. Crop growth and relative growth rates of old and modern wheat cultivars. *Aust J Agric Res*, 42:13-20.

Knott DR y Talukdar B. 1971. Increasing seed weight in wheat and its effect on yield, yield components and quality. *Crop Sci*, 11:280-283.

Kochlann CH, Baier AC y Wientholter S. 1990. Harvest index, yield components and nitrogen content in triticale, wheat and rye. En *Proc 2nd Int Triticale Symp. Passo Fundo*, 71-73.

Kvet J, Ondok JP, Necas J y Jarvis PG. 1971. Methods of growth analysis. En **Plant photosynthetic production. Manual of methods**. Editado por Z Sestak, J Catsky y PG Jarvis. Dr. W Junk NV. pp 343-391.

McCaig TN y Clarke JM. 1982. Seasonal changes in nonstructural carbohydrate levels of wheat and oats grown in a semiarid environment. *Crop Sci*, 22:963-970.

Milthorpe FL y Moorby J. 1982. **An introduction to crop physiology**. 2ª ed Cambridge, Univ Press. 244 pp.

Monteith JL y Elston J. 1981. Performance and productivity of foliage in the field. En **The growth and functioning of leaves**. Editado por JE Dale & FL Mithorpe. Cambridge University Press, 499-517.

Nass HG. 1973. Determination of characters for yield selection in spring wheat. *Can J Plant Sci*, 53:755-762.

Perry MW y D'Antuono MF. 1989. Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982. *Aust J Agric Res*, 40:457-72.

Ramos JM, García del Moral LF y Recalde L. 1985. Vegetative growth of winter barley in relation to environmental conditions of grain yield. *J agric Sci, Camb*, 104:413-419.

Richards RA y Townley-Smith TF. 1987. Variation in leaf area development and its effect on water use, yield and harvest index of droughted wheat. *Aust J Agric Res*, 38:983-92.

Royo, C. 1992. **El triticale: bases para el cultivo y aprovechamiento**. Mundi Prensa, 95p.

Royo C, Romagosa I, Martín JA y Michelena A. 1988. Estabilidad de los componentes del rendimiento en triticale. *Ann. Aula Dei* 19:125-133.

Sandha GS, Gupta SK, Dhindsa GS y Gill KS. 1990a. Inheritance of flag leaf and important spike characters in triticale. En *Proc 2nd Int Triticale Symp. Passo Fundo*, 105-106.

Shanda GS, Sharma BD, Gill KS y Dhindsa GS. 1990b. Studies on determining the contribution of different characters to grain yield in triticale. En *Proc 2nd Int Triticale Symp. Passo Fundo*, 93-97.

Shanahan JF, Smith DH y Welsh JR. 1984. An analysis of post-anthesis sink-limited winter wheat grain yields under various environments. *Agron J*, 76:611-615.

Shepherd KD, Cooper PJM, Allan AY, Drennan DSH y Keatinge JDH. 1987. Growth, water use and yield of barley in Mediterranean-type environments. *J agric Sci Camb*, 108:365-378.

Siddique KHM, Belford RK, Perry MW y Tennant D. 1989. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Aust J Agric Res*, 40:473-87.

Simmons SR, Rasmusson DC y Wiersma JV. 1982. Tillering in barley: genotype, row spacing and seeding rate effects. *Crop Sci*, 22:801-805.

Vellanki RK, Gill KS, Sandha GS y Dhindsa GS. 1986. Genetics of harvest index and associated characters in triticale. En *Proc of Int Triticale Symp. Sydney*, 124-133.

Watson DJ. 1947. Comparative physiological studies on the growth of yield crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Ann Bot*, 11:41-76.

Wiegand CL y Cuellar JA. 1981. Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. *Crop Sci*, 21:95-101.

Wilson K. 1981. Analysis of growth, photosynthesis and light interception for single plants and stand. *Ann Bot*, 48:507-512.

Zobel RW, Wright MJ y Gauch HG. 1988. Statistical analysis of a yield trial. *Agron J*, 80:388-393.

VI. DISCUSIÓN GENERAL

En la evaluación comparativa de triticales de primavera y de invierno, realizada en los cuatro capítulos anteriores, se ha observado que la mayor parte de la variabilidad genética para los caracteres estudiados está asociada al hábito de crecimiento. Sería interesante, por consiguiente, profundizar en el por qué de estas diferencias relacionadas con el tipo de ciclo y reflejadas, en último término, en el rendimiento. Sin embargo, puesto que el rendimiento es la expresión integrada de todos los caracteres de la planta, vamos a analizar detalladamente cómo influye cada uno de ellos en la producción de grano. Esto va a hacerse a través del estudio de las correlaciones genotípicas y ambientales entre el rendimiento y las variables más importantes definidas en cada capítulo. Este análisis se ha efectuado para los diez genotipos que componen la colección, de los cuales siete son de primavera y tres son de invierno. Puesto que en G90 no se poseen datos de rendimiento, solamente se han incluido los resultados de los ensayos P90, P91 y G91. La estimación de las correlaciones se ha realizado mediante un análisis combinado varianza-covarianza.

Como paso previo a la discusión propiamente dicha es necesario recordar brevemente cuales son las características ambientales que pueden influir en las diferencias observadas entre triticales de distinto ciclo. En nuestras condiciones, el factor limitante de la producción en cereales es el estrés terminal, causado generalmente por el efecto de las altas temperaturas de final de la primavera y del déficit hídrico. No obstante, en las campañas 89/90, 90/91 y 91/92, han sido más importantes los golpes de calor que han incidido durante el llenado del grano que el propio déficit de agua. Las consecuencias sobre la producción de grano son más graves en los genotipos de invierno, ya que la antesis tiene lugar a finales de mayo, por lo que la duración del crecimiento del grano se ve afectada más negativamente que en los genotipos de primavera. Se pasa, a continuación, a detallar cuáles han sido las variables en las que se han detectado diferencias significativas para el factor hábito de crecimiento en cada uno de los capítulos de esta tesis, así como la influencia de cada uno de ellos en el rendimiento final.

El **análisis del desarrollo** ha señalado, claramente, un comportamiento diferencial entre hábitos de crecimiento. Así, en la duración del ciclo, primer carácter analizado, es posible separar estadísticamente ambos grupos de cultivares. Evidentemente, la duración total del ciclo, estimada en grados día desde siembra, es mayor en los genotipos de invierno. Ello está relacionado con la mayor duración del período siembra-antesis para este tipo de cultivares, puesto que el período de maduración, si bien es ligeramente inferior en los genotipos de invierno, no muestra diferencias significativas entre ciclos. Las altas temperaturas de final de la primavera, las cuales coinciden con el período de llenado, podrían ser las responsables de este acortamiento en la maduración. Por otro lado, la mayor longitud del intervalo de tiempo siembra-antesis en los triticales de invierno sin duda alguna está asociada a una menor tasa de aparición foliar y al mayor número de hojas en el tallo principal de este tipo de material.

La influencia de estas características en el rendimiento, valorada a través de las correlaciones genéticas, sugiere que, en nuestras condiciones, uno de los caracteres que influye de forma más notable en la producción de grano es la duración del período siembra a antesis. En la colección de triticale, la correlación genotípica obtenida entre estos caracteres ha alcanzado un valor negativo de -0.62, significativo para $p < 0.01$ (Tabla 6-1), debido a que en los triticales de invierno, con mayor tiempo transcurrido hasta antesis, poseen una menor producción de grano. Además, este grupo de cultivares, como ya se ha mencionado, presentan una duración del llenado ligeramente inferior. Puesto que la duración del período de llenado presenta una correlación positiva con el rendimiento ($r_g = 0.55$, Tabla 6-1), este hecho también tendría una cierta influencia desfavorable en el rendimiento de los genotipos de invierno.

De forma similar a lo que sucede en cebada (Rassmussen y col 1979, García del Moral y col 1991), trigo (Sayed y Gadallah 1983), avena (Wych y col 1982) y maíz (Corke y Kannenberg 1989), en triticale, las duraciones de los dos períodos analizados están asociados con una correlación genotípica de -0.57 (Tabla 6-1). Así, en los triticales de invierno, la menor duración del período de llenado parece estar controlada por factores genéticos y ligada a una mayor longitud del período siembra-antesis. Por tanto, a priori presentan características desfavorables para ser cultivados en nuestras condiciones de cultivo. Pero además, existe, adicionalmente, una clara influencia del ambiente en la combinación de los dos períodos, reflejada en una correlación ambiental significativa entre ambas variables y de valor -0.38 (Tabla 6-1). Esto también refuerza la idea de que el ambiente es desfavorable para los genotipos de invierno, ya que produce un acortamiento del período de llenado en aquellas líneas en las que la fecha de antesis tiene lugar más tarde. Como consecuencia, en nuestras condiciones, en los genotipos de triticale de invierno, la fecha de antesis es excesivamente tardía (finales de mayo) para poder alcanzar el rendimiento potencial. Para optimizar la producción se recomendaría, por consiguiente, la siembra de genotipos tempranos, en los que parece existir un escape del estrés terminal.

Las **relaciones hídricas en la hoja bandera**, por el contrario, no han señalado diferencias de comportamiento entre triticales de distinto ciclo. Cuando se comparan genotipos de distinta fenología interviene un tercer factor, la edad del órgano en el que se efectúa la medición, en este caso, la hoja bandera. Los

resultados han mostrado que la edad es la responsable, mayoritariamente, de las variaciones observadas en el estatus hídrico (potencial hídrico y contenido de agua), eliminando las diferencias entre hábitos de crecimiento observadas en los análisis estadísticos previos. La conductancia estomática total, si bien no presenta influencia de la edad, tampoco ha mostrado diferencias entre triticales de distinto ciclo. Asimismo, no se ha detectado variabilidad genotípica para la discriminación isotópica $^{13}C/^{12}C$. Por todo ello, las diferencias de rendimiento entre triticales de invierno y de primavera no son atribuibles aparentemente a las variables relacionadas con el estatus hídrico de la hoja bandera. Como consecuencia, no se han calculado las correlaciones genotípicas con ninguno de los caracteres analizados en el tercer capítulo de esta tesis.

El **crecimiento del grano**, analizado en el [capítulo IV](#), de nuevo señala características diferenciales para los triticales de primavera y de invierno. El peso individual alcanzado por el grano y la tasa de llenado son superiores en los genotipos primaverales. Sin embargo, no se aprecian, en nuestras condiciones, diferencias en la duración del llenado. De estos tres parámetros, si bien todos están relacionados positivamente con la producción de grano, parece ser el peso individual del grano el que más influencia ejerce sobre el rendimiento, con una correlación genética entre ambos de 0.83 ([Tabla 6-1](#)). Así, para optimizar la producción sería recomendable la selección de genotipos de alto peso del grano, que en nuestro caso, son, una vez más los triticales de primavera. Evidentemente, esta superioridad en el peso es conseguida a través de la tasa de llenado, ya que no existen diferencias en la duración del llenado entre ciclos.

DESARROLLO (1)				
		Tiempo a antesis (grados día)	Duración llenado (grados día)	Rendimiento (g/m ²)
Tiempo a antesis		-	-0.57*	-0.62*
Duración del llenado		-0.38*	-	0.55 ns
Rendimiento		0.23 ns	-0.02 ns	-
LLENADO DEL GRANO				
	Peso grano (mg)	Tasa llenado (mg/ grado día grano)	Duración llenado (grados día)	Rendimiento (g/m ²)
Peso individual del grano	-	0.97*	0.30*	0.68**
Tasa llenado	-0.63**	-	0.32*	0.55**
Duración llenado	-0.10**	-0.74**	-	0.83**
Rendimiento	0.10 ns	0.27 ns	0.23 ns	-
CRECIMIENTO				
	CDWa (g/m ²)	LAIa (m/m)	GAIa (m/m)	Rendimiento (g/m ²)
CDW antesis	-	0.47**	0.70**	-0.89**
LAI antesis	0.47**	-	0.80**	-0.23*
GAI antesis	0.54**	0.95**	-	-0.67*
Rendimiento	0.13 ns	0.10 ns	0.13 ns	-
	N espigas por m ²	N granos por espiga	Peso 1000 granos (g)	Rendimiento (g/m ²)
N espigas por	-	0.62**	-0.22*	0.39*
N de granos por	0.33 ns	-	-0.45**	-0.11 ns
Peso 1000 granos	0.16 ns	-0.11 ns	-	0.75**
Rendimiento	-0.13 ns	-0.33*	0.16 ns	-

Tabla 6-1. Correlaciones genotípicas y ambientales en diez genotipos de triticales y tres ambientes. Los grados de libertad son 8 para las correlaciones genotípicas y 49 para las ambientales.

Los valores por encima de la diagonal se refieren a las correlaciones genotípicas, por debajo, las correlaciones ambientales.

(1) Los grados de libertad para las correlaciones ambientales son 17

Las correlaciones ambientales pueden ayudar a interpretar si existen genotipos favorecidos en las condiciones de cultivo, en nuestro caso, correspondientes a un clima mediterráneo. Así, por ejemplo, la presencia de una fuerte correlación ambiental negativa entre tasa y duración puede ser indicativa de que los genotipos en los que el llenado se completa gracias a una tasa elevada escapan de los factores adversos de la última fase del ciclo (Bruckner y Frohberg 1987). De nuevo, esto sucede en los genotipos de primavera.

Además, se aprecia una correlación genotípica positiva entre tasa y duración lo cual indica que en los genotipos en los que la duración del llenado es más larga (y, como consecuencia, el período vegetativo es menor) la tasa de llenado es superior. Todo ello contribuye, una vez más, a sugerir que las diferencias productivas entre hábitos de crecimiento están relacionadas, en último término, con la fecha de antesis.

El [capítulo V](#), **crecimiento y productividad**, permite, una vez más, distinguir características diferenciales asociadas al tipo de ciclo. Los triticales de invierno son capaces de desarrollar una mayor cubierta vegetal, con un peso seco del cultivo superior y, en general, valores superiores para el índice de área foliar y el índice de área verde durante el período previo a antesis. No obstante, parece ser que la mayor producción de biomasa está asociada a una mayor duración del ciclo, y, especialmente, del período vegetativo.

La dependencia del rendimiento de estos caracteres se ha analizado únicamente para los valores de los índices de crecimiento estimados en antesis. Es bien conocido que el peso seco del cultivo, el índice de área foliar y el índice de área verde en antesis, mantienen una estrecha relación positiva con el rendimiento (García del Moral y col 1985, Ramos y col 1985, Karimi y Siddique 1991), sobre todo, en condiciones no limitantes. Sin embargo, en los diez genotipos de triticales todos ellos influyen negativamente en la producción ([Tabla 6-1](#)). El por qué de este hecho posiblemente esté relacionado, una vez más con la fecha de antesis. En trigo, Richards y Townley-Smith (1987) observaron cómo la producción estuvo relacionada con menor crecimiento en pre-antesis y menor LAI en condiciones de estrés terminal. En dicho estudio, los genotipos tempranos, con valores inferiores en estos índices, obtuvieron producciones superiores respecto a los tardíos. Tal y como se ha indicado, los triticales de invierno son los que presentan un mayor peso seco del cultivo, asociado a una mayor duración del período siembra-antesis. Por ello, en nuestro caso, esta mayor producción de biomasa se convierte en un carácter desfavorable, asociado a la menor producción de grano de los genotipos de invierno.

Respecto a los componentes del rendimiento, aunque existe variabilidad genotípica en la colección de triticales, únicamente se aprecia asociación con el hábito de crecimiento para el peso de 1000 granos, con valores superiores para los genotipos de primavera. Este comportamiento, si bien no se refleja en el número de espigas por unidad de superficie ni en el número de granos por espiga, aparece en el producto de ambos, es decir, en el número de granos total por unidad de superficie, el cual es superior en los genotipos de invierno.

De forma similar a lo que sucede en los índices de crecimiento analizados, los resultados sobre la relación entre el rendimiento y sus componentes parecen ser contradictorios a los de otros estudios. Se suele señalar el número de espigas por m² como el componente que determina la producción en condiciones mediterráneas (Siddique y col 1989, García del Moral y col 1991). Sin embargo, en el conjunto de diez genotipos parece ser más importante el peso de 1000 granos que la densidad de espigas por unidad de superficie y que el número de granos por espiga ([Tabla 6-1](#)). Los triticales de invierno, menos productivos, poseen un elevado número de granos por unidad de superficie y un menor peso del grano respecto a los de primavera. La presencia de estos tres genotipos de invierno justifica que la correlación obtenida no coincida con los resultados señalados por otros trabajos.

Una vez que se ha evaluado comparativamente un conjunto de genotipos de triticales de distintos ciclo, sería conveniente realizar una valoración sobre el por qué de este comportamiento diferencial. Si, a partir de los resultados obtenidos, se hubiera de señalar un carácter como el responsable mayoritario de las diferencias agronómicas obtenidas en nuestros ensayos entre triticales de invierno y de primavera, sin duda alguna sería la fecha de antesis. La precocidad supone una ventaja adaptativa para los genotipos de primavera que les permite el escape de las condiciones adversas terminales, en nuestro caso asociadas, en su mayor parte, a las altas temperaturas. Sin embargo, en los triticales de invierno, esto no sucede, por reduciéndose el período de llenado y, por lo tanto, penalizando el rendimiento. Resultados similares han sido obtenidos en numerosos estudios, la mayoría de los cuales recomiendan la siembra de genotipos tempranos en ambientes mediterráneos (Austin 1987, Acevedo 1987). De hecho, en el ideotipo de cebada para condiciones mediterráneas se propone la precocidad como el carácter más importante (Craufurd y col 1987, Molina-Cano y col 1990).

Aunque los resultados de este trabajo permiten recomendar la siembra de variedades de triticales de primavera es necesario señalar las condiciones de cultivo en las que se han desarrollado los ensayos. En ellos se han intentado reproducir las prácticas agronómicas de la zona, por lo que las siembras siempre se han realizado a partir de Noviembre, mes en el que los agricultores comienzan a sembrar el cereal de invierno. Así pues, de estos resultados no se concluye que siempre sea preferible sembrar triticales de primavera. En nuestras condiciones de cultivo y con las prácticas realizadas, la siembra de variedades de primavera optimiza el rendimiento. Es posible que en siembras muy tempranas (alrededor de 15 de Octubre) las diferencias en la producción de grano entre triticales de distinto hábito de crecimiento no sean tan elevadas e incluso lleguen a ser más rentables las variedades de ciclo invernal, especialmente debido a que las variedades de primavera pueden verse gravemente afectadas por las heladas primaverales tardías.

Para finalizar sería conveniente valorar las características fenológicas y fisiológicas que pueden contribuir a optimizar la producción en nuestros sistemas de cultivo. Evidentemente, tal y cómo se ha

mencionado repetidamente, para maximizar la producción de grano es conveniente buscar un ajuste fenológico a las condiciones óptimas de cultivo. La fecha de antesis es, por lo tanto, el primer carácter seleccionado. Esto implica que la definición del ideotipo para nuestras condiciones de cultivo se centre, exclusivamente, en los triticales de primavera. Para conocer con mayor exactitud la contribución de cada uno de los caracteres analizados al rendimiento se han calculado de nuevo las correlaciones genotípicas para los siete triticales de primavera, cuyos valores se expresan en la [Tabla 6-2](#).

La ausencia de variabilidad genética dentro de los triticales de primavera para la fecha de antesis hace que no exista correlación genotípica con el rendimiento. No obstante, la expresión de este carácter es correcta en este tipo de material, ya que, como ya se ha mencionado en el análisis del comparativo de triticales de invierno y de primavera, permite el escape del estrés terminal.

Caracteres	rg	H	E(H)
LLENADO			
Tasa de llenado (mg/grado día grano)	0.71**	0.46	0.016
Duración del llenado (grados día)	0.68**	0.20	0.015
Peso del individual del grano (mg)	0.88**	0.71	0.025
CRECIMIENTO			
CDW antesis (g/m ²)	0.76**	0.21	0.016
LAI antesis (m/n)	0.77**	0.32	0.021
GAI antesis (m/n)	0.87**	0.26	0.018
N de espigas por m ²	0.92**	0.40	0.020
N de granos por espiga	0.59**	0.32	0.021
Peso de 1000 granos (g)	0.85**	0.70	0.030

Tabla 6-2. Correlaciones genotípicas (rg) con el rendimiento, heredabilidad en sentido amplio (H) y los errores de la heredabilidad (E(H)) para siete triticales de primavera en tres ambientes (grados de libertad= 5).

El comportamiento de los triticales de primavera respecto a los parámetros que definen la curva de crecimiento del grano, es decir, peso individual del grano, tasa y duración del llenado, es similar al observado en el conjunto de diez genotipos ([Tabla 6-1](#)), si bien, los valores de las correlaciones genotípicas son más elevados, especialmente para la tasa de llenado y el peso del grano. De ellos, una vez más es el peso del grano el que más influye en el rendimiento, con un valor en la correlación de 0.88. Así pues, los genotipos 'ideales' de triticales para nuestras condiciones deben de poseer un peso del grano elevado. El avance genético en la selección para este carácter será, en principio, alto, ya que la heredabilidad es 0.71.

Puesto que la tasa y la duración del período de llenado determinan el peso final del grano, éste puede ser alcanzado de varias formas. En algunos estudios se recomienda la selección de genotipos con un largo período de llenado, sin embargo, aunque en nuestras condiciones la correlación obtenida de este carácter con el rendimiento es positiva y de valor 0.68, no hay que olvidar que la duración del llenado está fuertemente controlada por las altas temperaturas (Wiegand y Cuellar 1981). Por ello, Bruckner y Froberg (1987) proponen la tasa de llenado como el carácter adecuado para seleccionar genotipos altamente productivos bajo condiciones limitantes. De hecho, según nuestros resultados, la heredabilidad es mayor para la tasa de llenado que para la duración, por lo que el avance genético será más alto en el caso de seleccionar para elevada tasa de llenado. Sin embargo, dada la laboriosidad del proceso para calcular la tasa de llenado, no es posible utilizarla directamente como criterio de selección en un programa de mejora. Aún así, en nuestras condiciones, al no existir diferencias en la duración del llenado, al seleccionar por alto peso del llenado se está seleccionando simultáneamente para alta tasa de llenado. Aunque puede parecer redundante proponer en el ideotipo ambos caracteres, el que el peso del grano se consiga gracias a una elevada tasa es fundamental en condiciones de estrés terminal. Por ello, y a pesar de que ambos caracteres están claramente asociados, se han incluido conjuntamente dentro del ideotipo de triticales.

Los índices de crecimiento evaluados en antesis mantienen con el rendimiento una relación opuesta a la indicada en la [Tabla 6-1](#). Mientras que en los diez genotipos de triticales una mayor cubierta vegetal en antesis está asociada a una menor producción de grano, en los triticales de primavera los genotipos con mayores valores

en el peso seco del cultivo, el índice de área foliar y el índice de área verde poseen una mayor producción. Tal y como se había mencionado, la presencia de los tres triticales de invierno desviaban la naturaleza de la relación. Sería necesario calcular las correlaciones en los cultivares de invierno para comprobarlo. Sin embargo, el reducido número de genotipos no permite extrapolar resultados, especialmente dado que los grados de libertad se reducen a uno.

Así, el desarrollar una elevada cubierta vegetal en antesis es uno de los caracteres que deben formar parte del ideotipo de triticales de primavera. No obstante, las heredabilidades de estos tres índices de crecimiento, CDW, LAI y GAI, son bajas, por lo que el avance genético en la selección es lento. Ahora bien, en este caso, el manejo del cultivo, y, en especial, la fecha y la dosis de siembra, puede ayudar al establecimiento de una abundante cubierta vegetal y, de esta forma, a optimizar la producción. Puesto que los genotipos de primavera no requieren vernalización, la fecha de siembra tampoco debe ser excesivamente temprana ya que el espigado coincidiría con la época de riesgo de heladas.

En el caso de los componentes del rendimiento dentro de los genotipos de primavera y de forma similar al crecimiento, las correlaciones genotípicas varían respecto a lo que se ha descrito para el conjunto de diez triticales. Se puede afirmar que el número de espigas por unidad de superficie es el componente que determina la producción en los genotipos de primavera, de forma similar a lo que señalan otros estudios de cereales (García del Moral y col 1991). Esto demuestra que, tal y como se ha mencionado con anterioridad, en los tres genotipos de triticales de invierno este carácter presenta una relación negativa con el rendimiento. Los factores que determinan la densidad de espigas por unidad de superficie son, fundamentalmente, la densidad de siembra y el número de tallos por planta. Puesto que, en nuestro caso, la densidad de siembra es similar en todos los genotipos, el mayor número de espigas por unidad de superficie está asociado a una mayor capacidad de ahijamiento. Dentro de los componentes del rendimiento también hay que señalar la importancia del peso de 1000 granos, cuya correlación con la producción es 0.85.

Como conclusión, si se hubiera de definir un ideotipo de triticales, el atributo seleccionado en primer lugar sería la precocidad de los genotipos de primavera. No obstante, no hay que olvidar que en nuestras condiciones existe riesgo de heladas tardías por lo que es necesario ajustar cuidadosamente la fecha de siembra. En segundo lugar, se recomendaría que las variedades de primavera poseyeran una alta tasa de llenado, ya que, como ya se ha indicado la duración del llenado suele verse afectada por las altas temperaturas. Por ello, el mayor peso del grano se consigue, mayoritariamente, gracias a la tasa. También sería aconsejable una abundante cubierta vegetal, la cual es posible de obtener controlando la fecha y la densidad de siembra. Por último, conseguir un elevado número de espigas por unidad de superficie (actuando sobre la densidad de siembra y/o sobre la capacidad de ahijamiento) contribuirá a maximizar la producción de los triticales de primavera.

VII. CONCLUSIONES GENERALES

La evaluación agronómica y fisiológica de una colección de diez genotipos de triticale hexaploide durante tres campañas permite indicar que:

1.- En triticale, el hábito de crecimiento justifica la mayor parte de la variabilidad genotípica detectada para los caracteres relacionados con el desarrollo fenológico, el crecimiento del grano, la producción de biomasa y el rendimiento.

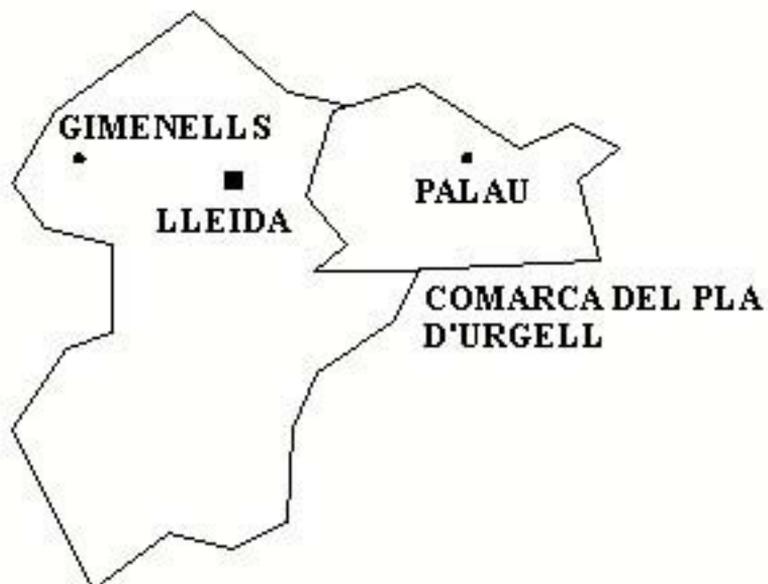
2.- La fecha de antesis parece ser la responsable de la diferencia de comportamiento entre triticales de distinto hábito de crecimiento. La precocidad de los genotipos de primavera permite un escape del estrés terminal. Por el contrario, en los genotipos de invierno, cuya floración tiene lugar a finales de mayo, las altas temperaturas de final de la primavera suponen una reducción del período de llenado, reflejándose este hecho en una menor producción de grano. En nuestras condiciones de cultivo es recomendable, por consiguiente, la siembra de variedades de triticale de primavera.

3.- Los atributos fenológicos y fisiológicos que pueden contribuir a maximizar la producción de triticale de primavera en nuestras condiciones son, además de la fecha de antesis, una alta tasa de llenado, elevado peso del grano, abundante cubierta vegetal en antesis, gran número de espigas por unidad de superficie.



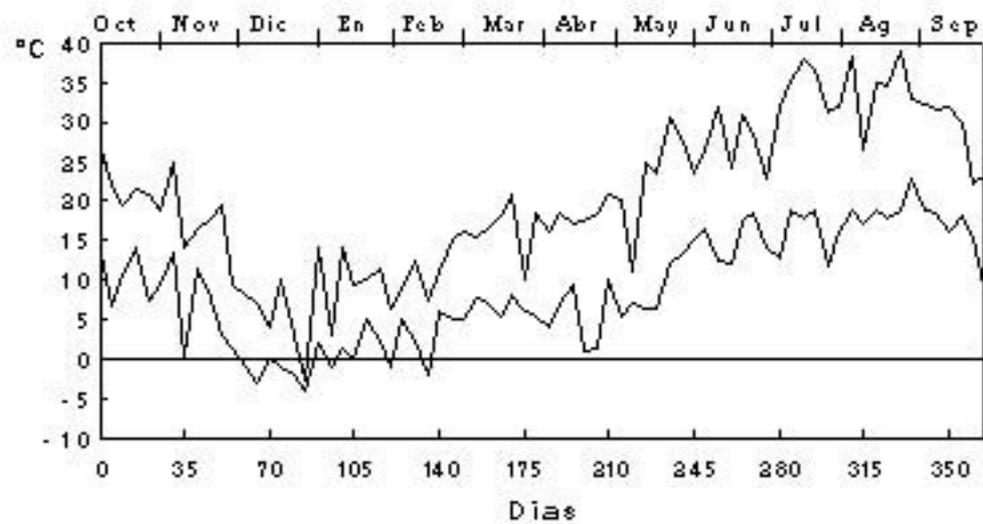
VIII. BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo E. 1987. Assessing crop and plant attributes for cereal improvement in water-limited Mediterranean environments. En: **Drought tolerance in winter cereals**. Editado por JP Srivastava, E Porcedu, E Acevedo y S Varma. John Wiley. pp 303-320.
- Austin RB. 1987. Some crop characteristics of wheat and their influence on yield and water use. En: **Drought tolerance in winter cereals**. Editado por JP Srivastava, E Porcedu, E Acevedo y S Varma. John Wiley. pp 321-336.
- Bruckner PL y Frohberg RC. 1987. Rate and duration of grain fill in spring wheat. *Crop Sci*, 27:451-455.
- Corke H y Kannenberg LW. 1989. Selection for vegetative phase and actual filling period duration in short season maize. *Crop Sci*, 29:607-612.
- Craufurd PQ, Clipson NP y Austin RB. 1987. Defining an ideotype for barley in low rainfall Mediterranean environments. En *Proc of Improvement and management of winter cereals under temperature, drought and salinity stresses*. Córdoba, 1987. pp 309-324.
- García del Moral LF, Ramos JM y Recalde L. 1985. Relationships between vegetative growth, grain yield and grain protein content in six winter barley cultivars. *Can J Plant Sci*, 65:523-532.
- García del Moral LF, Ramos JM, García del Moral MB y Jiménez-Tejada MP. 1991. Ontogenic approach to grain production in spring barley based on path-coefficient analysis. *Crop Sci*, 31:1179-1185.
- Karimi MM y Siddique KMH. 1991. Crop growth and relative growth rates of old and modern cultivars. *Aust J Agric Res*, 42:13-20.
- Molina-Cano JL, García del Moral LF, Ramos JM, García del Moral MB, Jiménez-Tejada P, Romagosa I, Roca de Togores F. 1990. Quantitative phenotypical expression of three mutant genes in barley and the basis for defining an ideotype for Mediterranean environments. *Theor Appl Genet*, 80:762-768.
- National Research Council. 1989. **Triticale: a promising addition to the world's cereal grains**. National Academy Press, Washington.
- Ramos JM, García del Moral LF y Recalde L. 1985. Vegetative growth of winter barley in relation to environmental conditions of grain yield. *J agric Sci, Camb*, 104:413-419.
- Rassmusson DC, McLean I y Tew TL. 1979. Vegetative and grain filling periods of growth in barley. *Crop Sci*, 19:5-9.
- Richards RA y Townley-Smith TF. 1987. Variation in leaf area development and its effect on water use, yield and harvest index of droughted wheat. *Aust J Agric Res*, 38:983-93.
- Royo C. 1992. **El triticale: bases para su cultivo y aprovechamiento**. Mundi prensa, 95p.
- Sayed HI y Gadallah AM. 1983. Variation in dry matter and grain filling characteristics in wheat cultivars. *Field Crop Res*, 7:61-71
- Siddique KHM, Belford RK, Perry MW y Tennant D. 1989. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a mediterranean-type environment. *Aust J Agric Res*, 40:473-87.
- Soil Survey Staff. 1987. *Keys to soil taxonomy*. SMSS technical monograph n.6. Ithaca, New York.
- Soil Survey Staff. 1975. *Soil Taxonomy. A basic system of soil classification for making and interpreting soil survey*. Agriculture Handbock 436. Washington.
- Wiegand CL y Cuellar JA. 1981. Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. *Crop Sci*, 21:95-101.
- Wych RD, McGraw RL y Stuthman DD. 1982. Genotype*year interaction for length and rate of grain filling in oats. *Crop Sci*, 22:1025-1028.



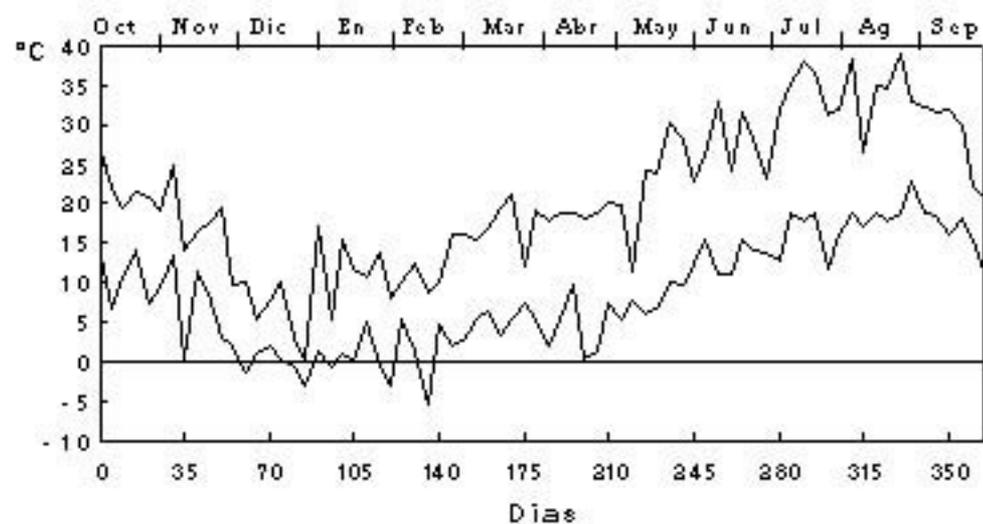
COMARCA DEL SEGRIA

GIMENELLS 90-91



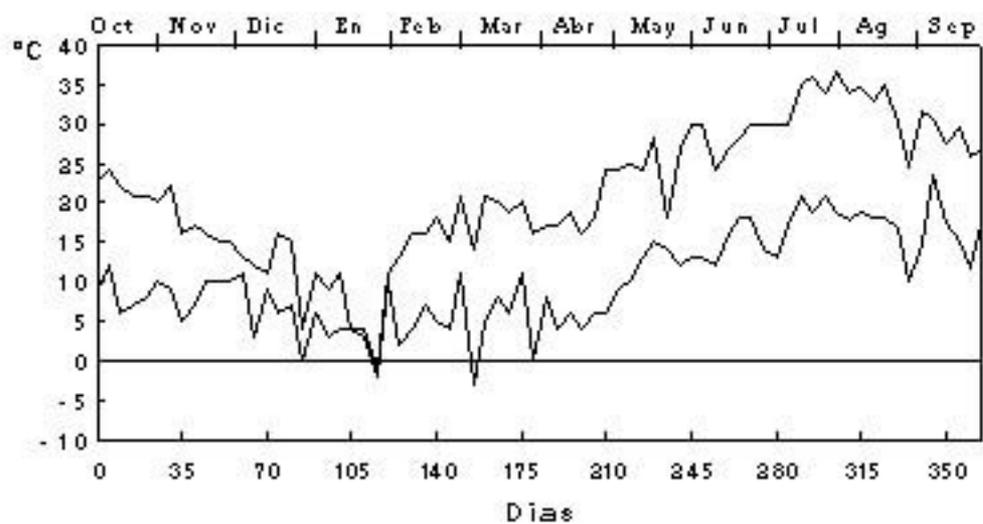
— Tmax — Tmin

PALAU 90-91



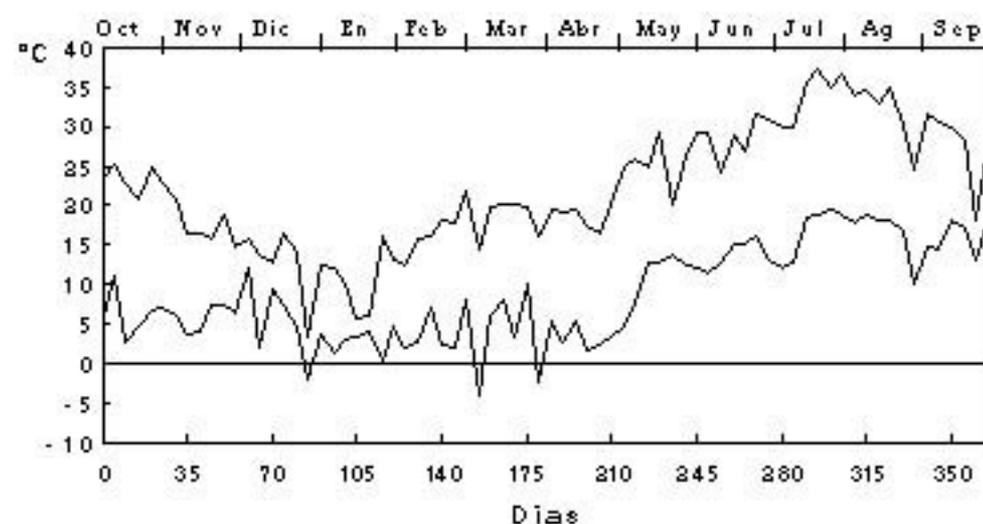
— Tmax — Tmin

GIMENELLS 89-90



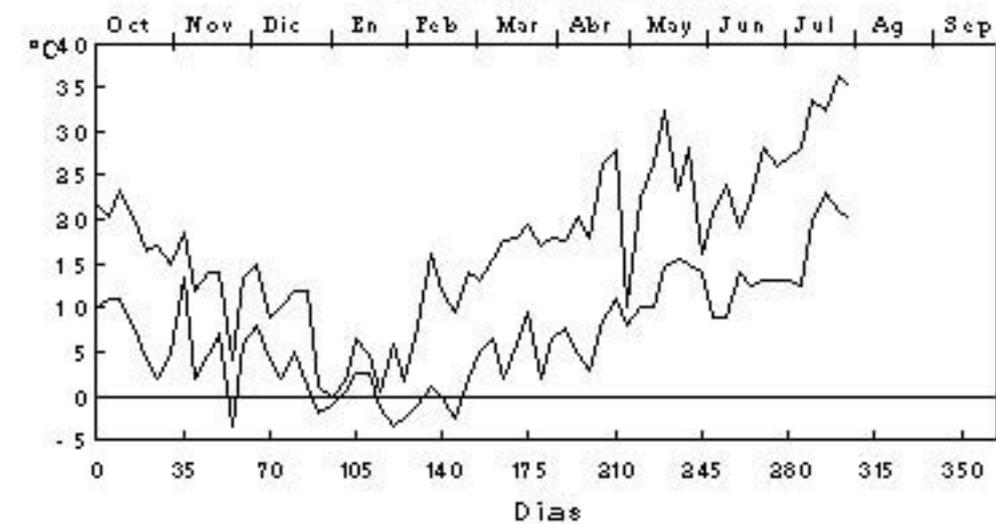
— Tmax — Tmin

PALAU 89-90



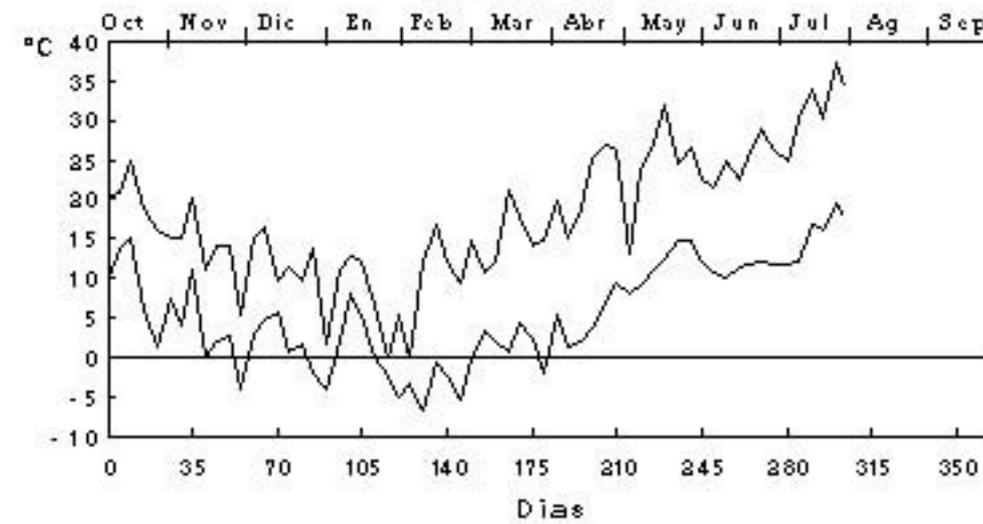
— Tmax — Tmin

GIMENELLS 91-92



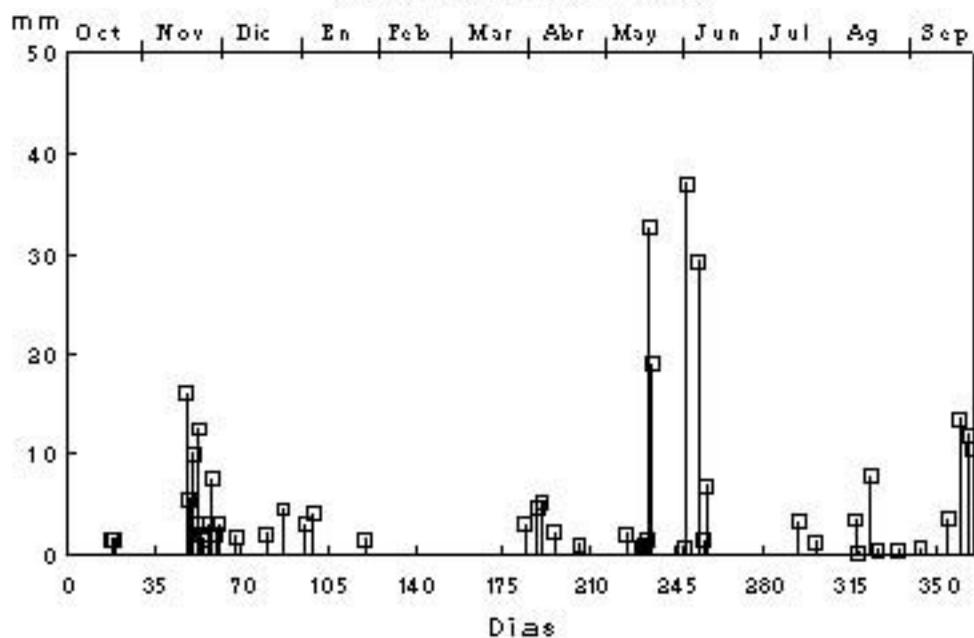
— Tmax — Tmin

PALAU 91-92

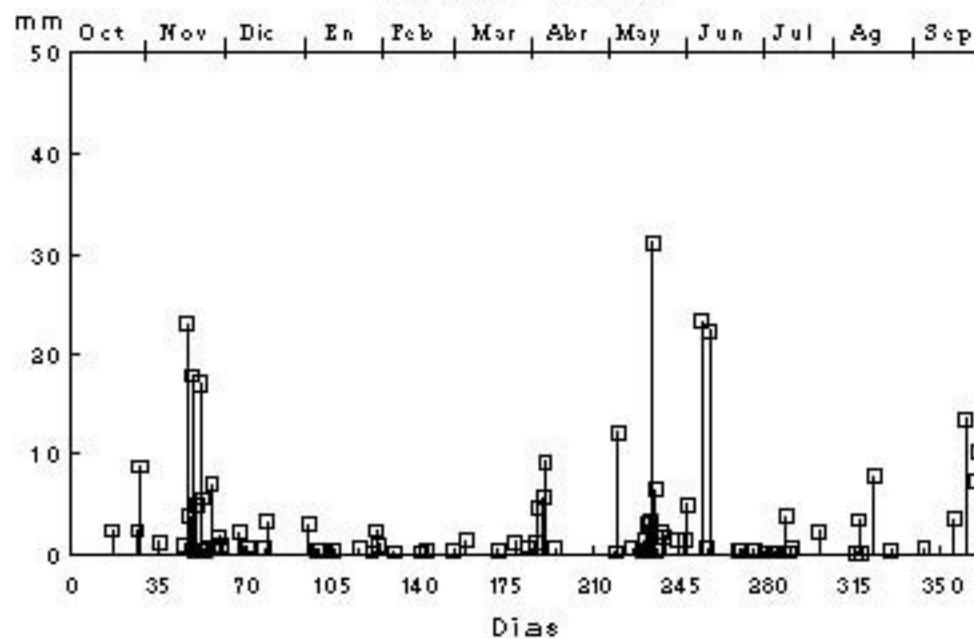


— Tmax — Tmin

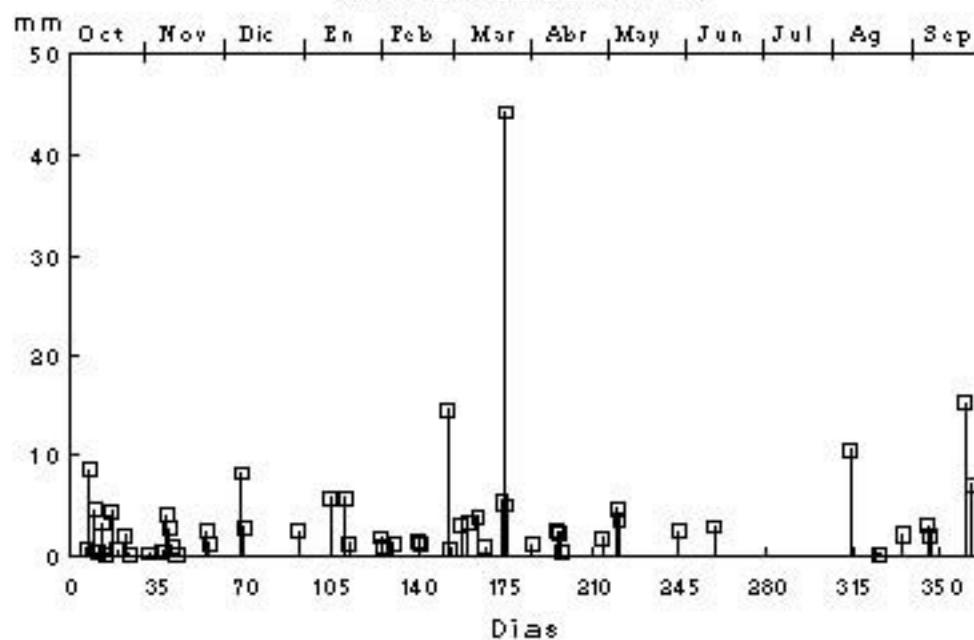
GIMEN ELLS 89-90



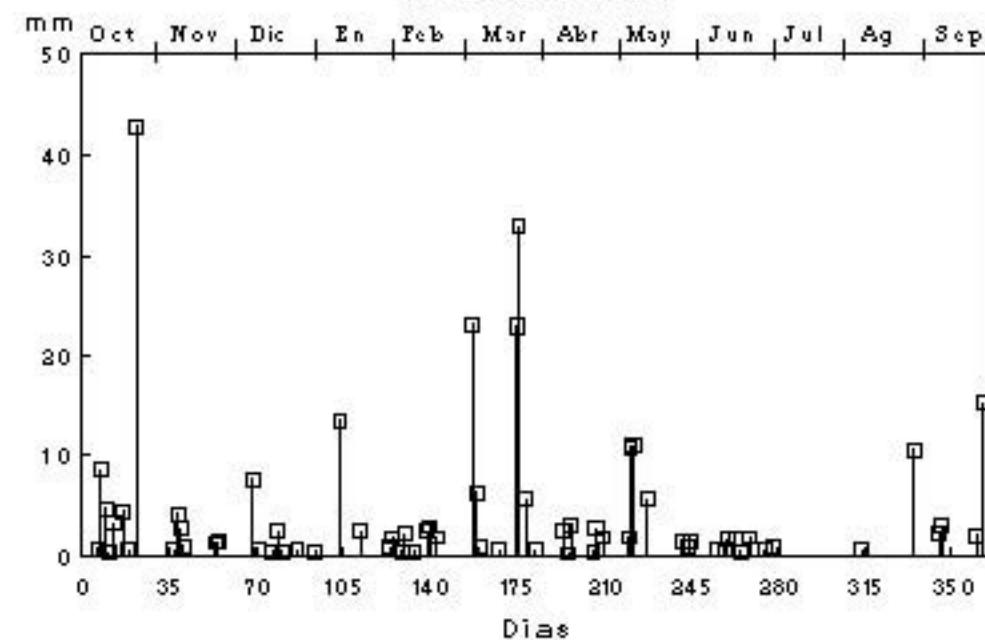
PALAU 89-90



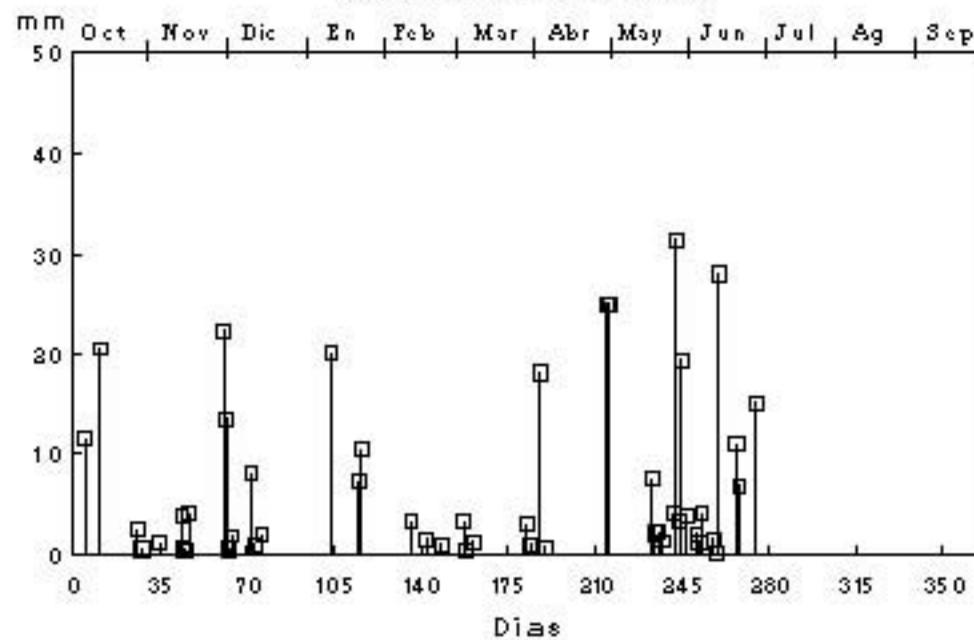
GIMEN ELLS 90-91



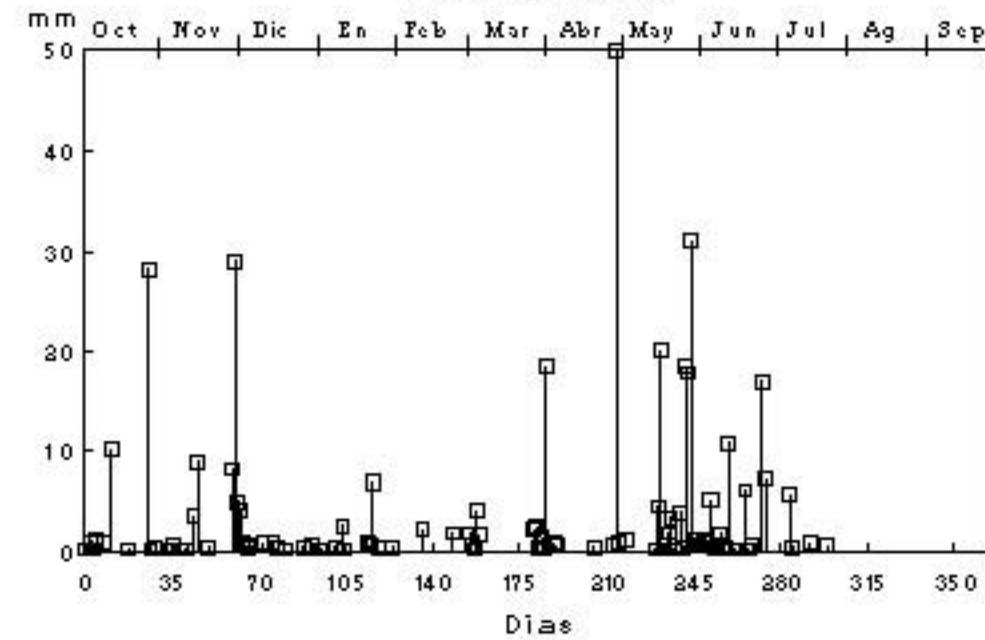
PALAU 90-91



GIMEN ELLS 91-92

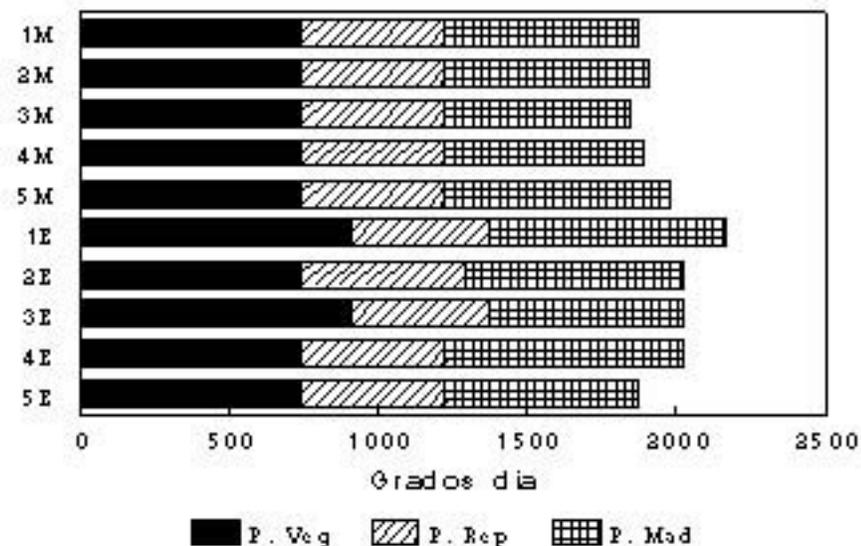


PALAU 91-92



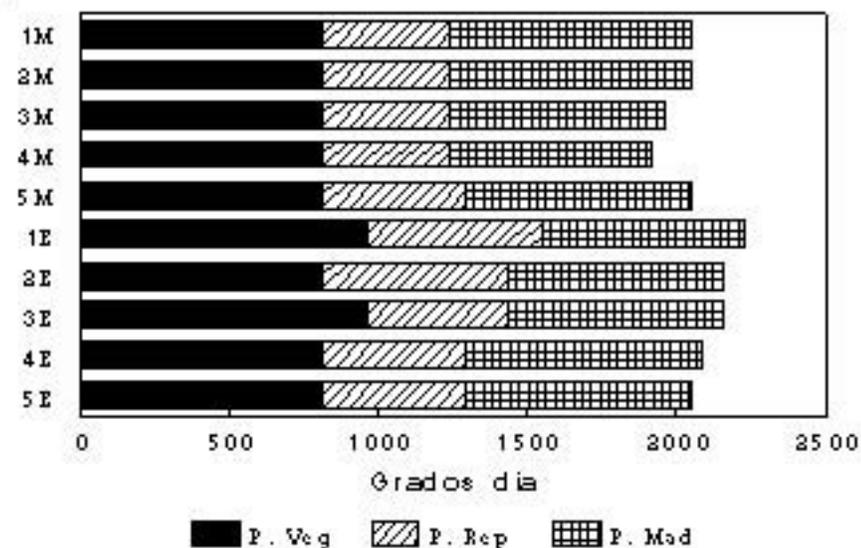
G90

Genotipo



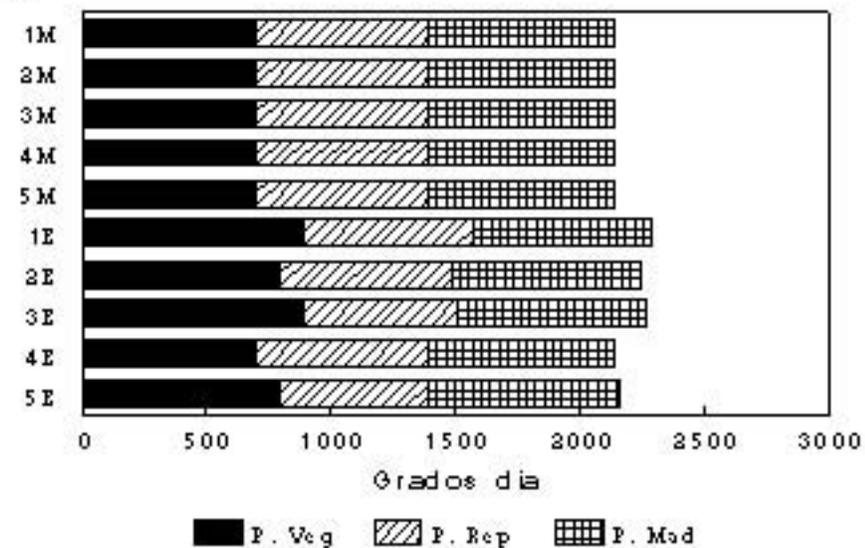
P90

Genotipo



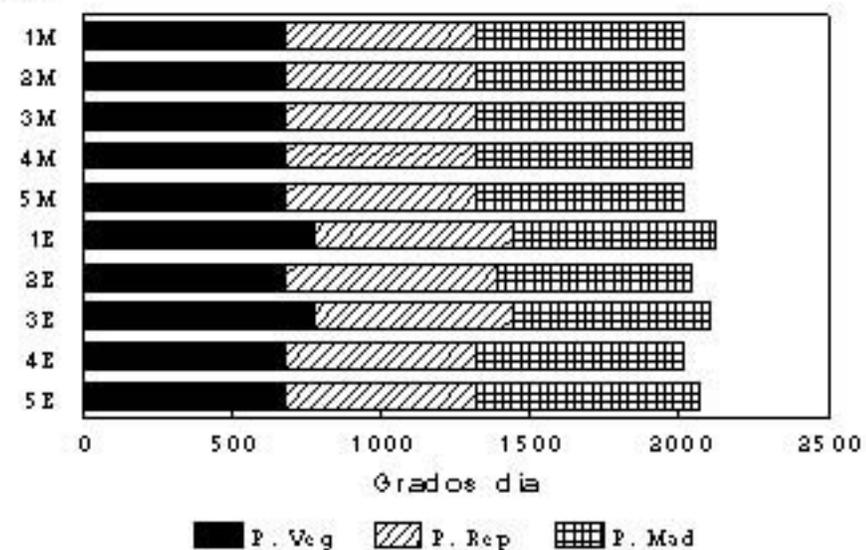
G91

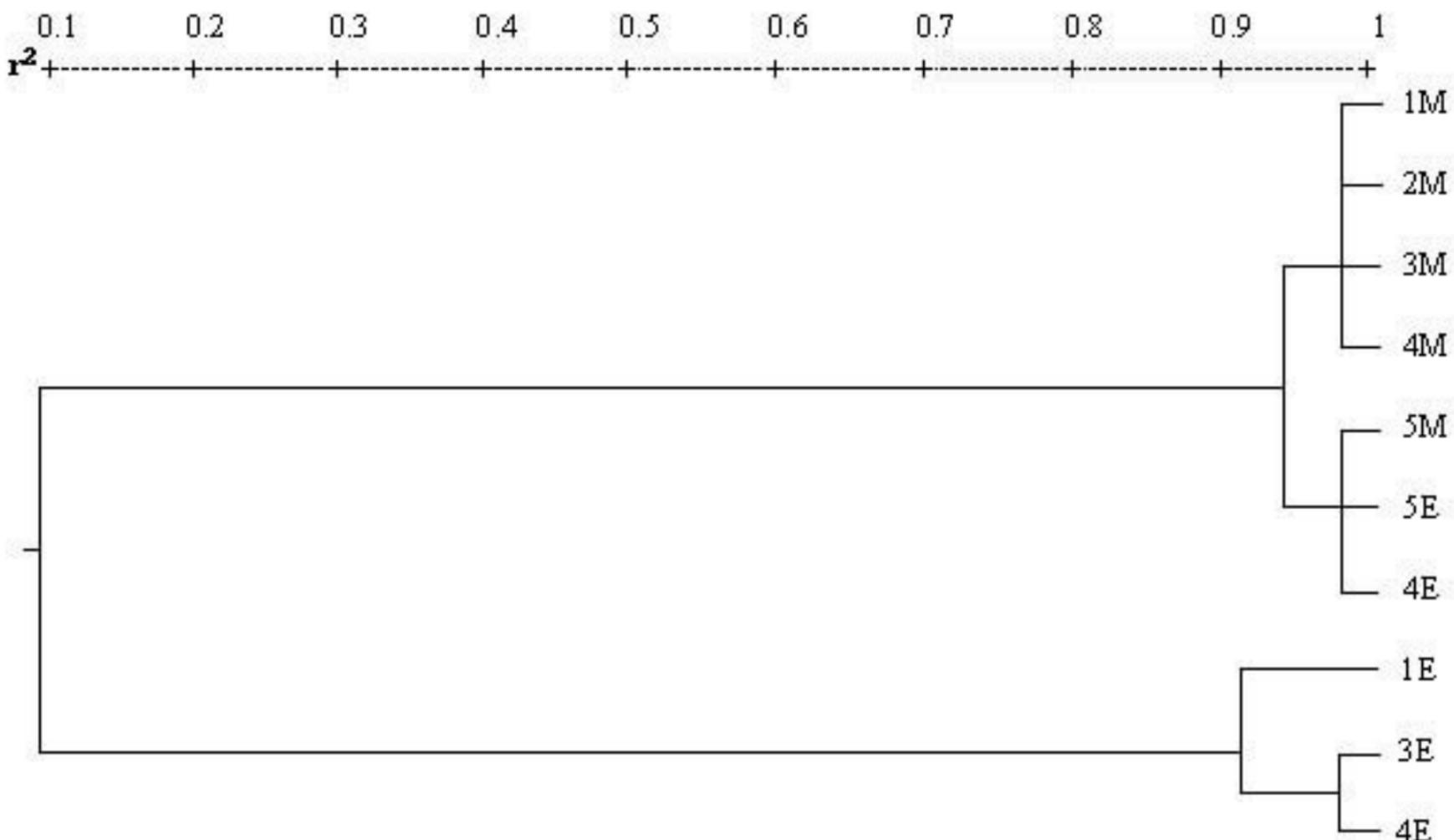
Genotipo



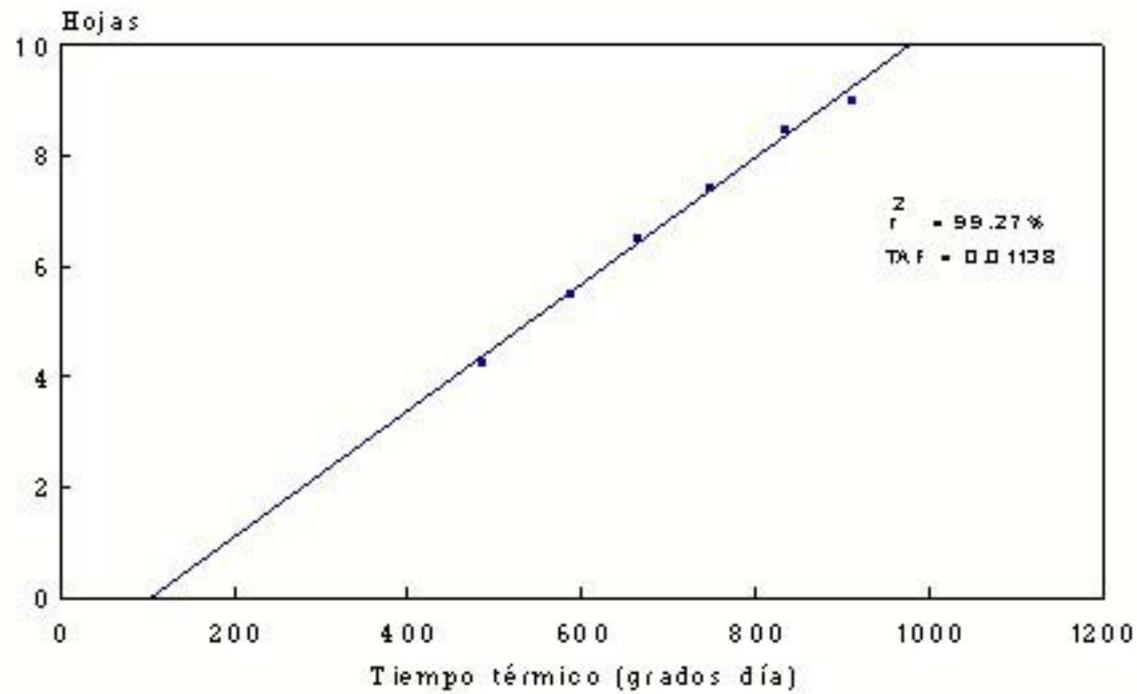
P91

Genotipo

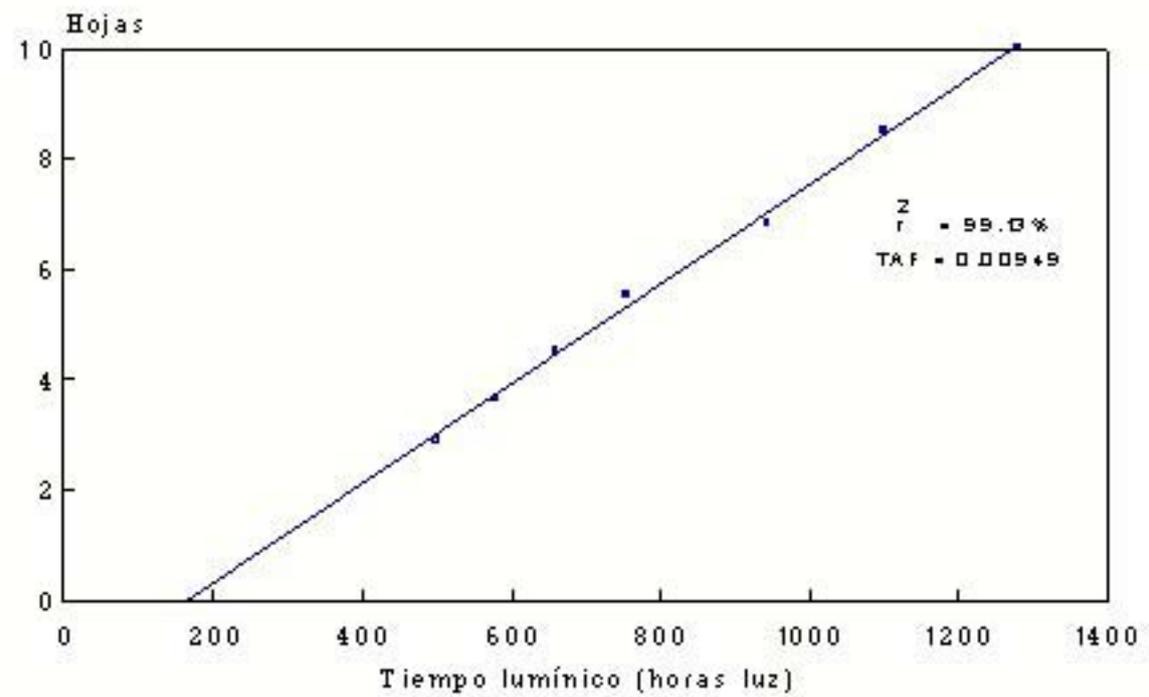




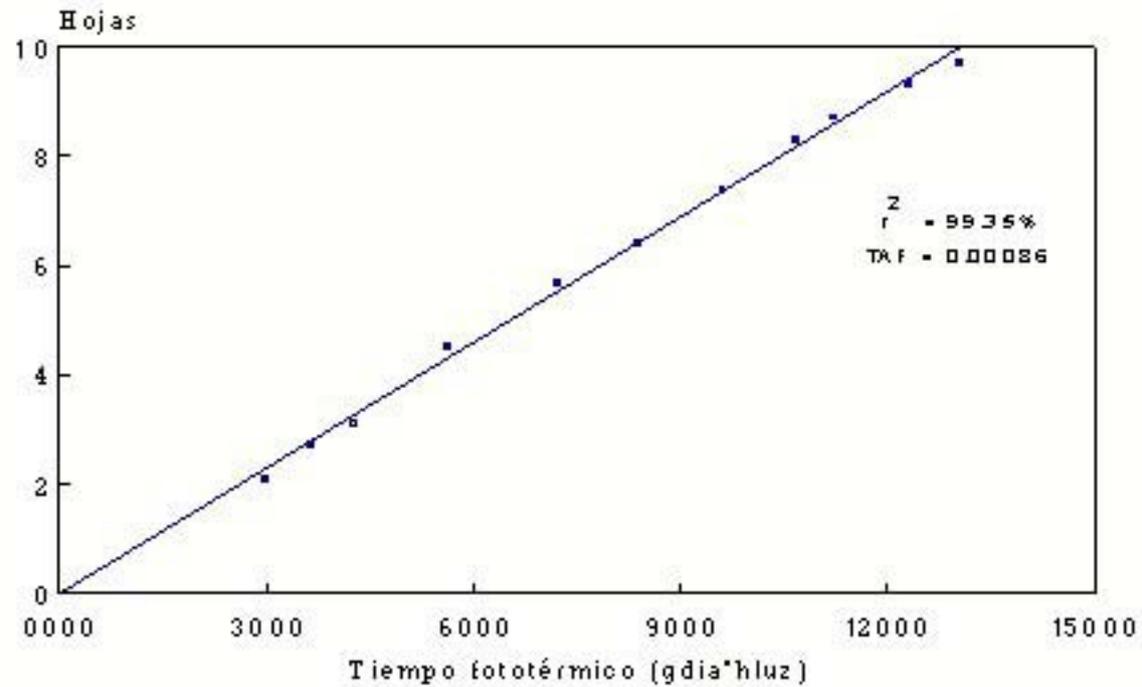
Genotipo 2P - Ensayo G90



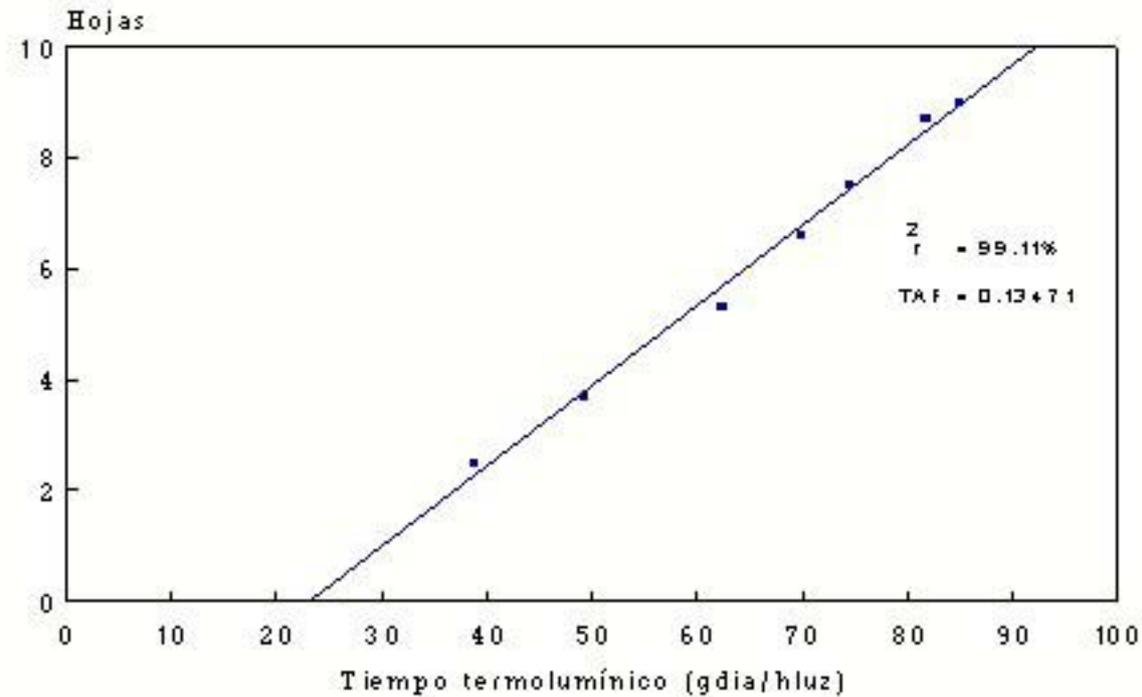
Genotipo 3I - Ensayo P90



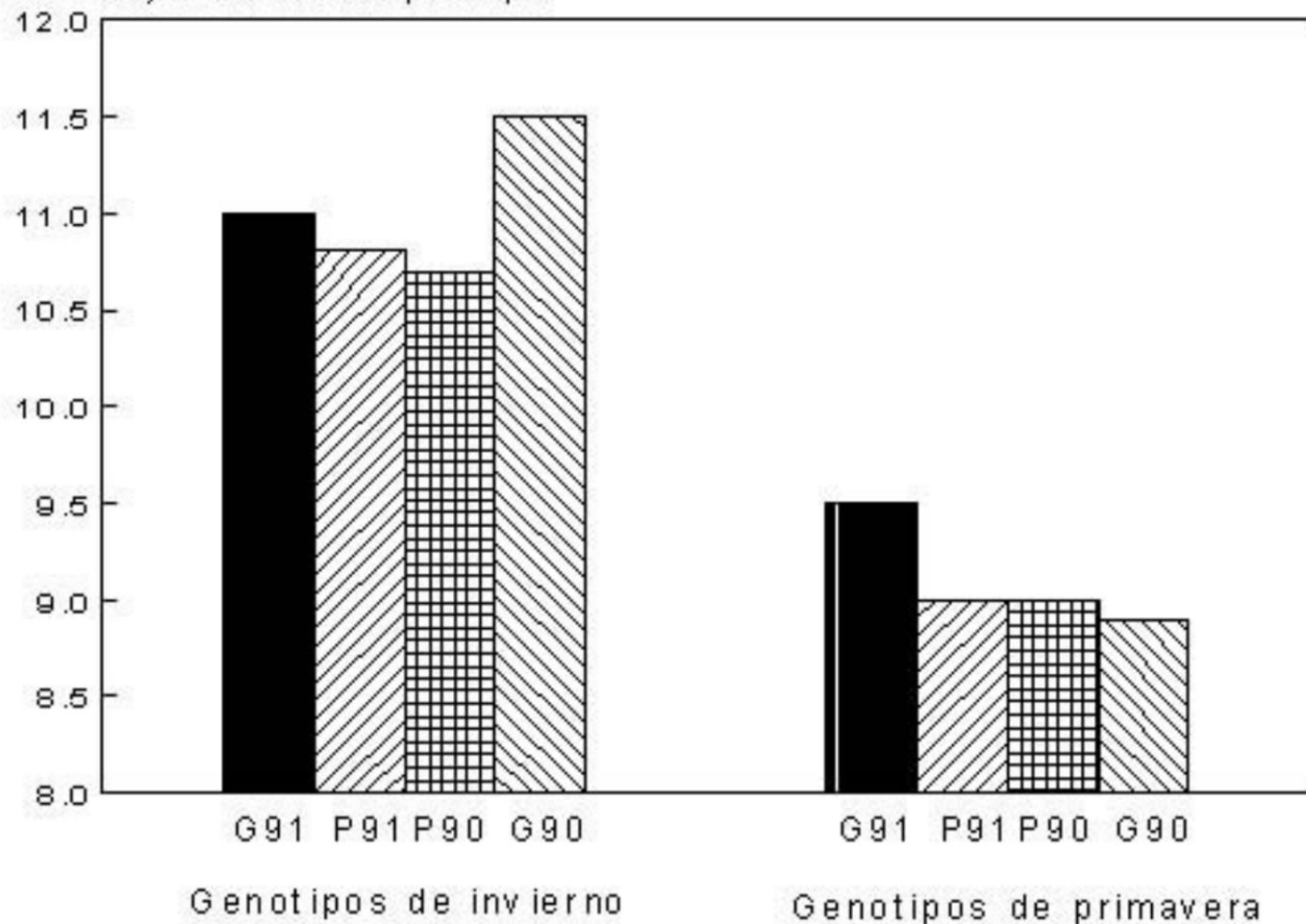
Genotipo 2I - Ensayo G91

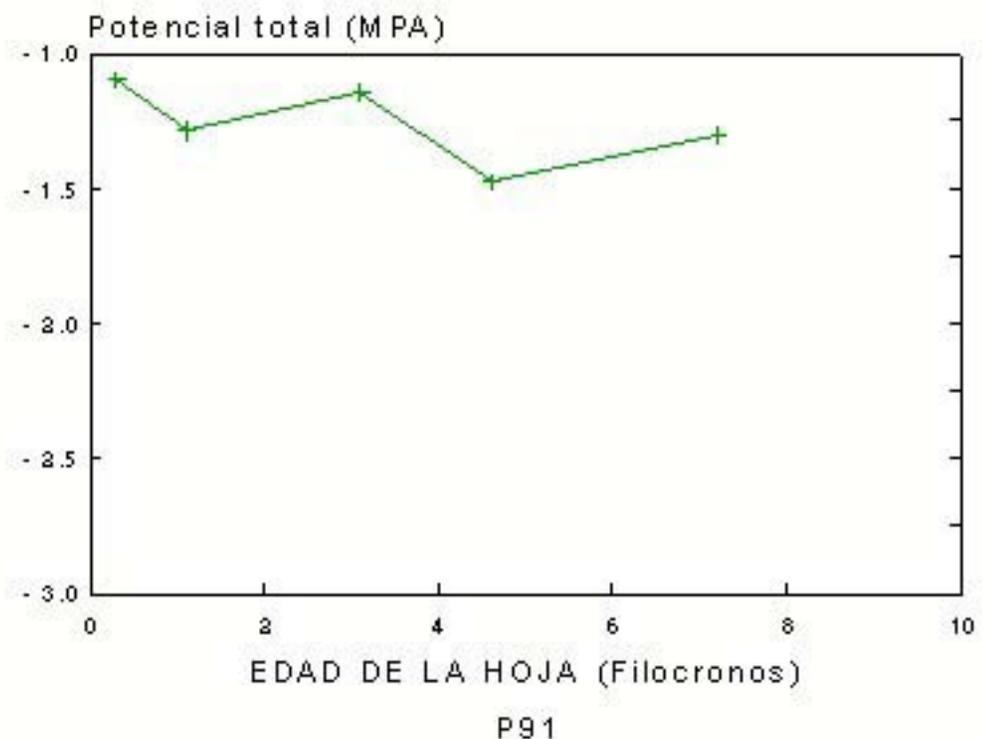
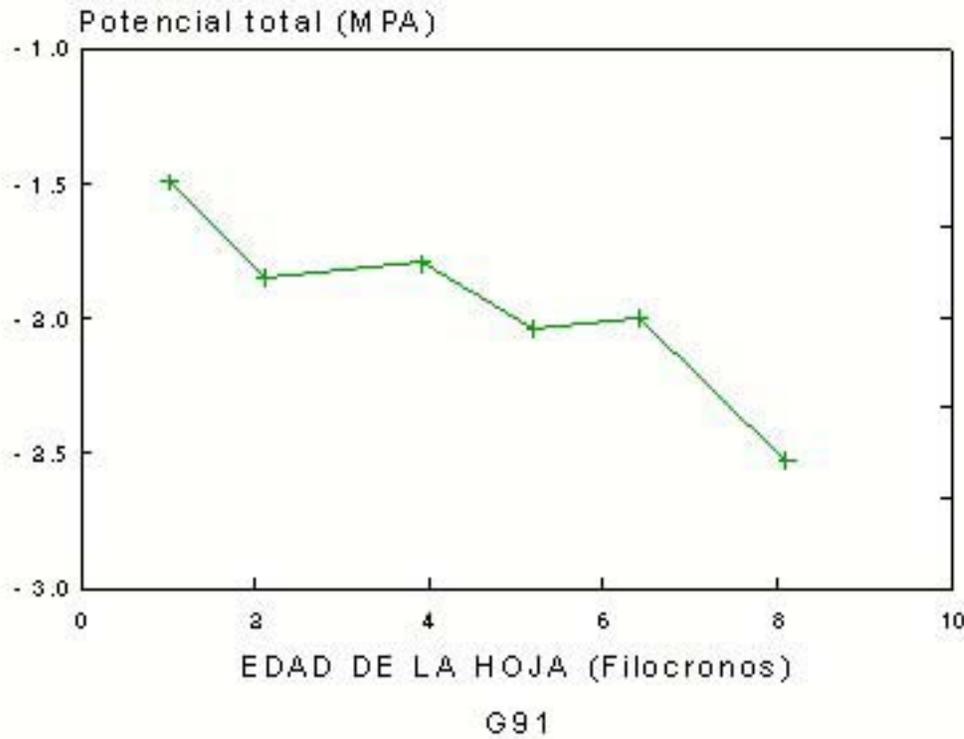
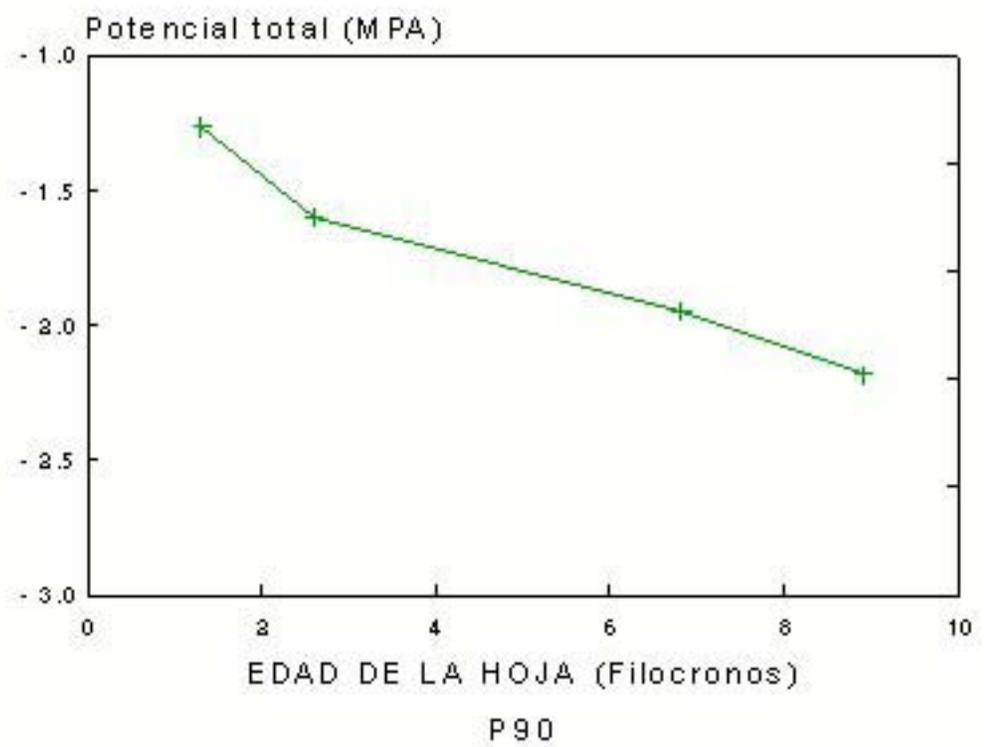
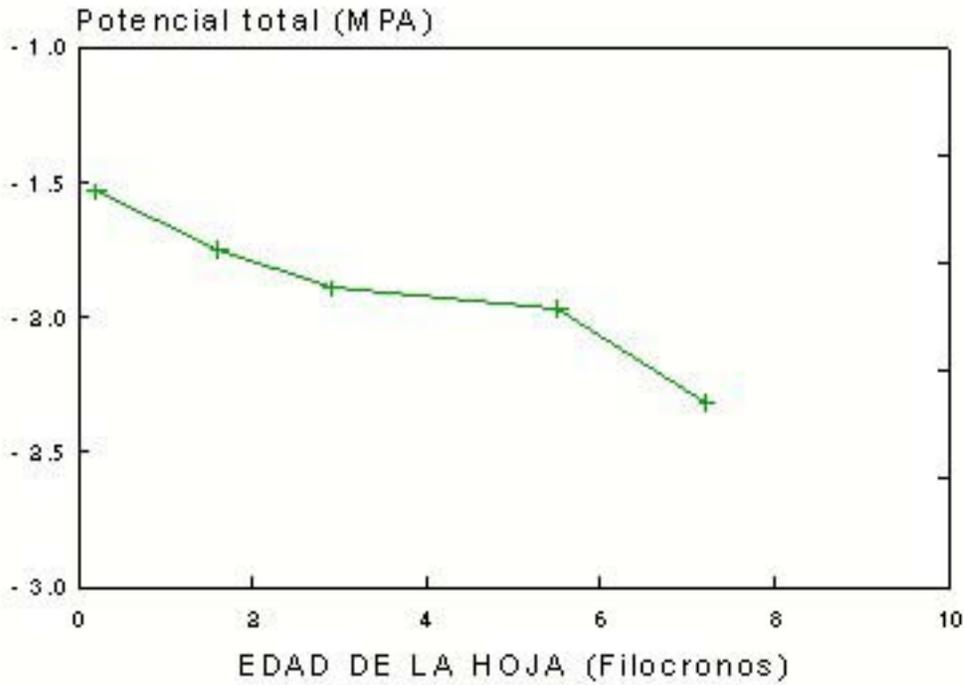


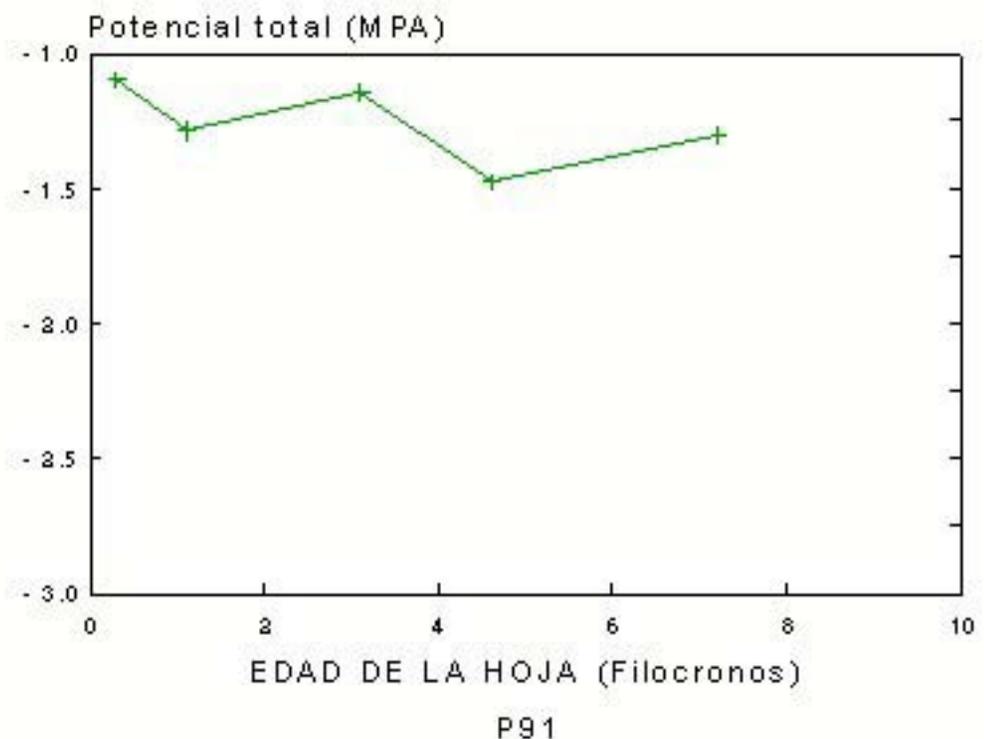
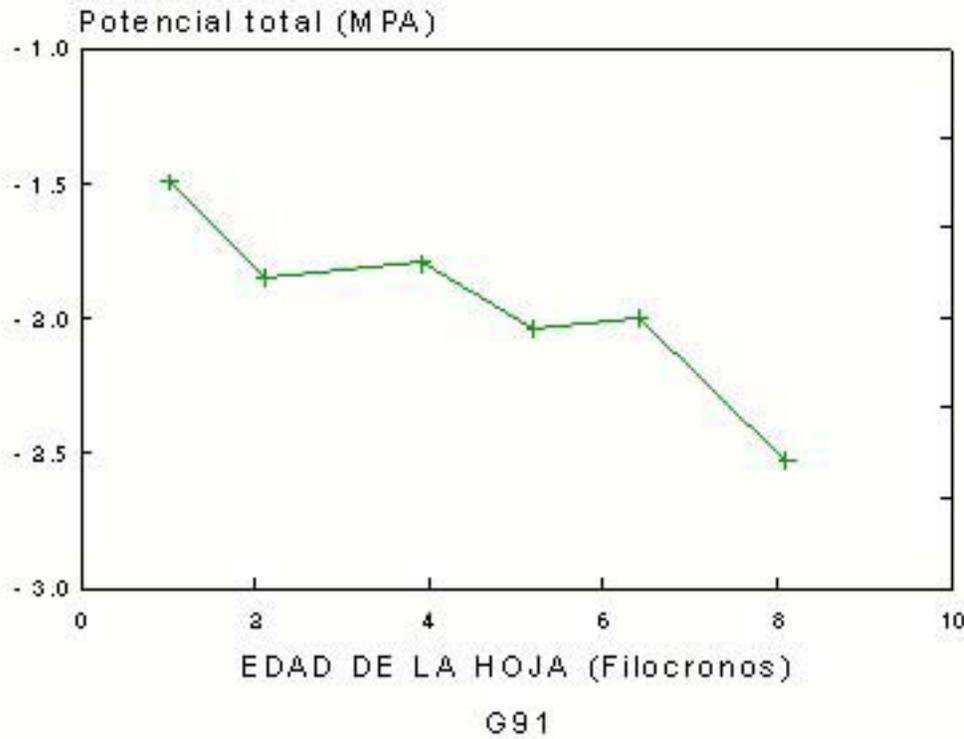
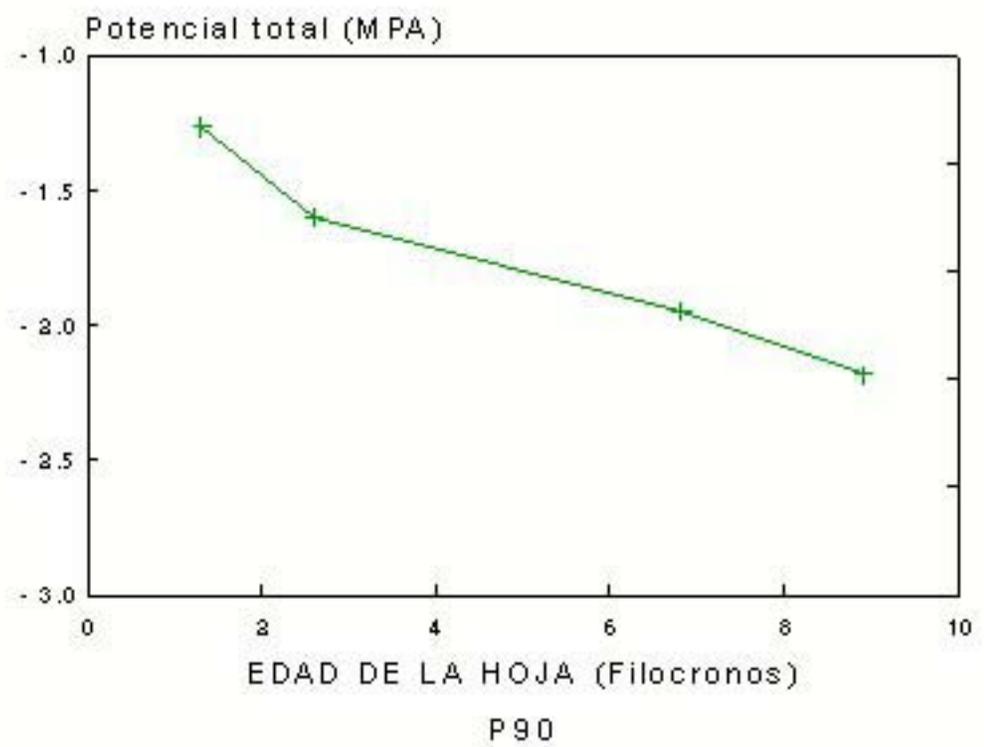
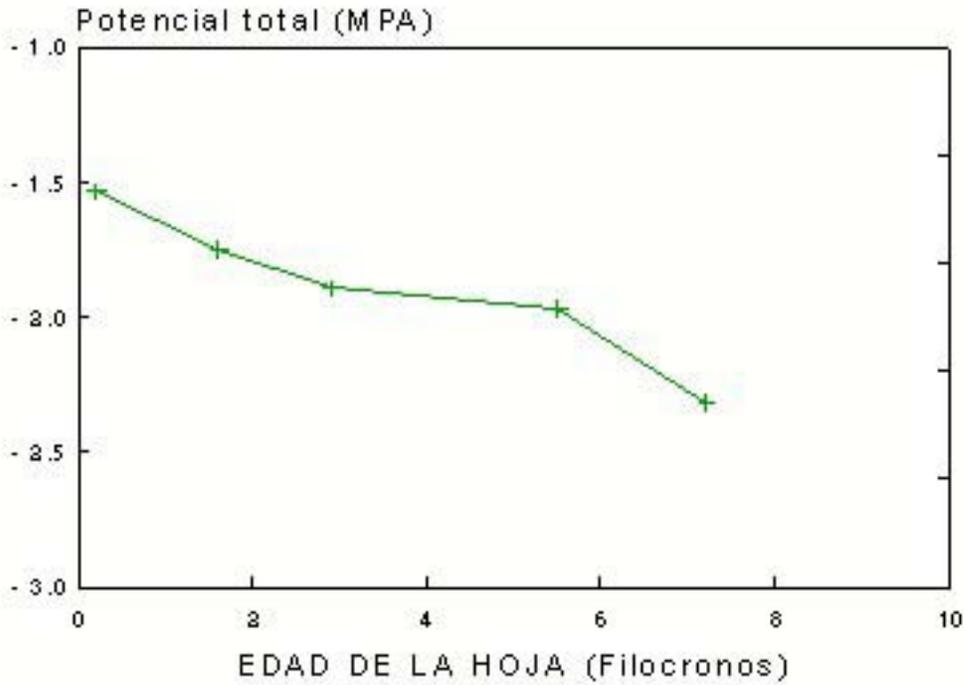
Genotipo 1P - Ensayo P91

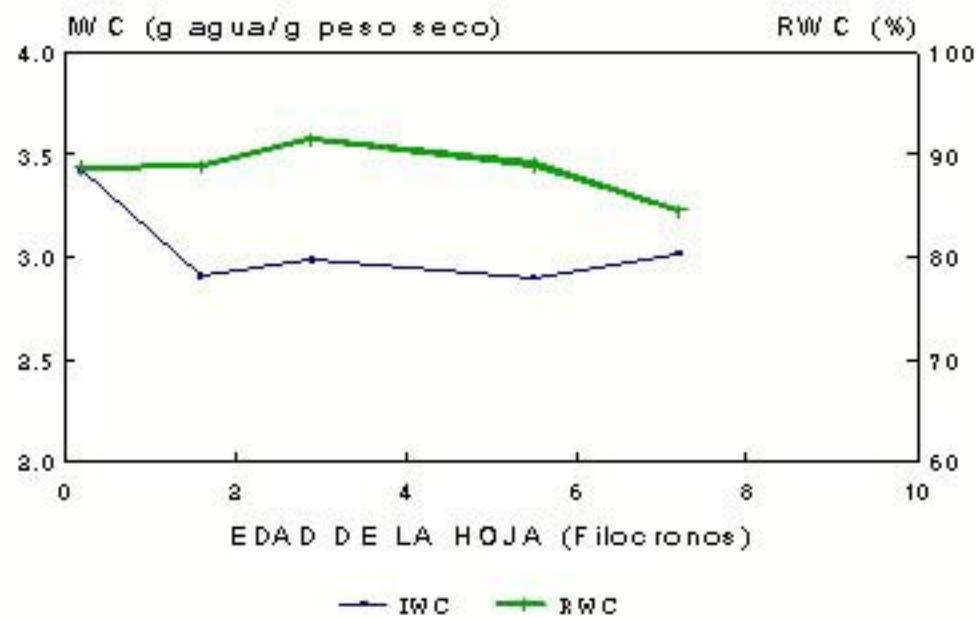


Hojas en el tallo principal

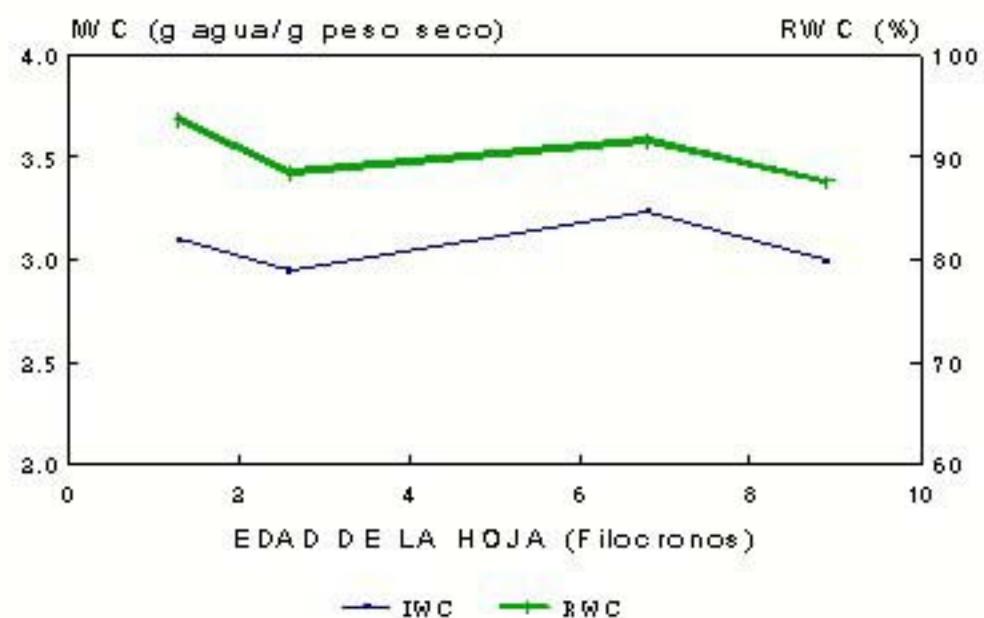




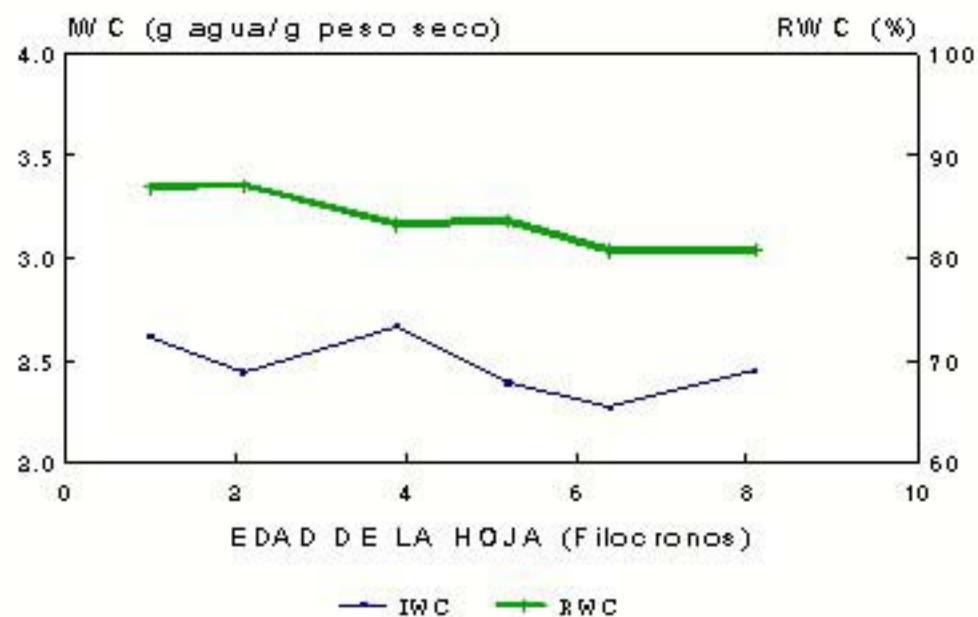




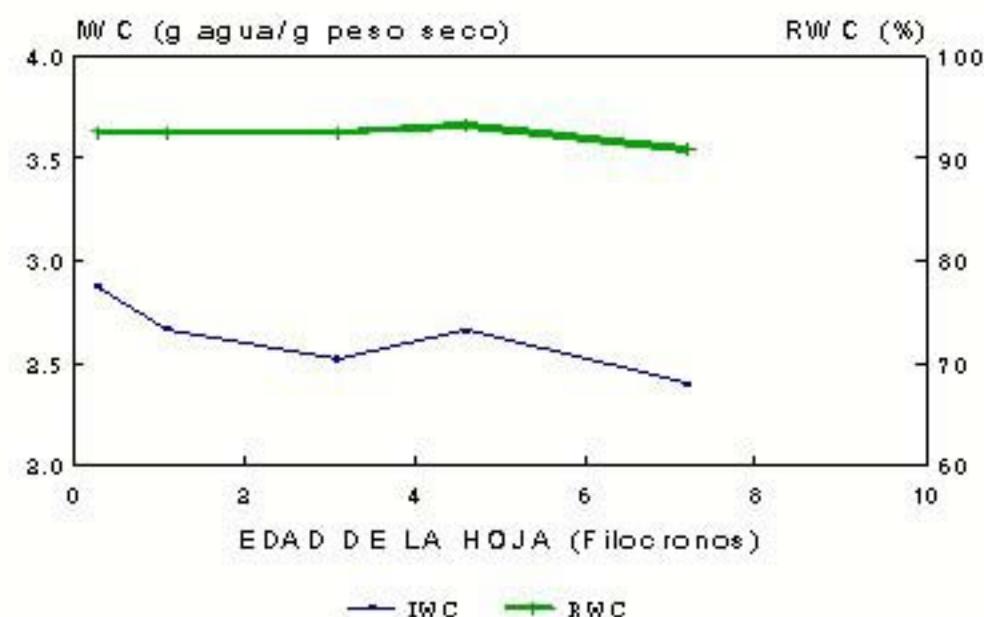
G90



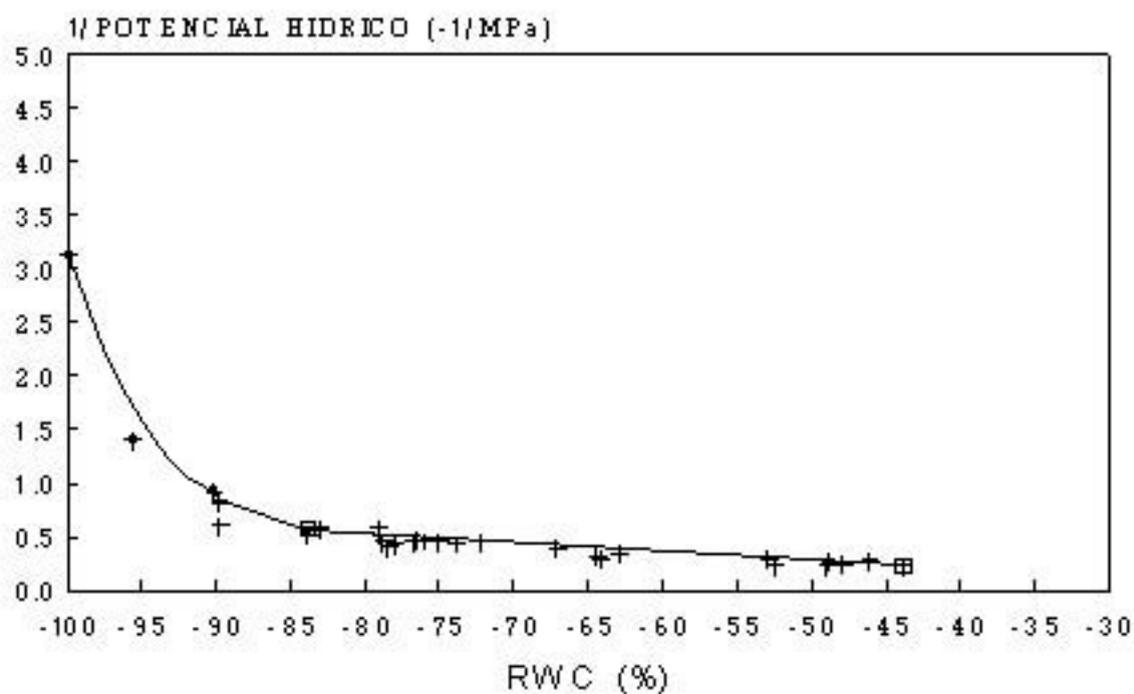
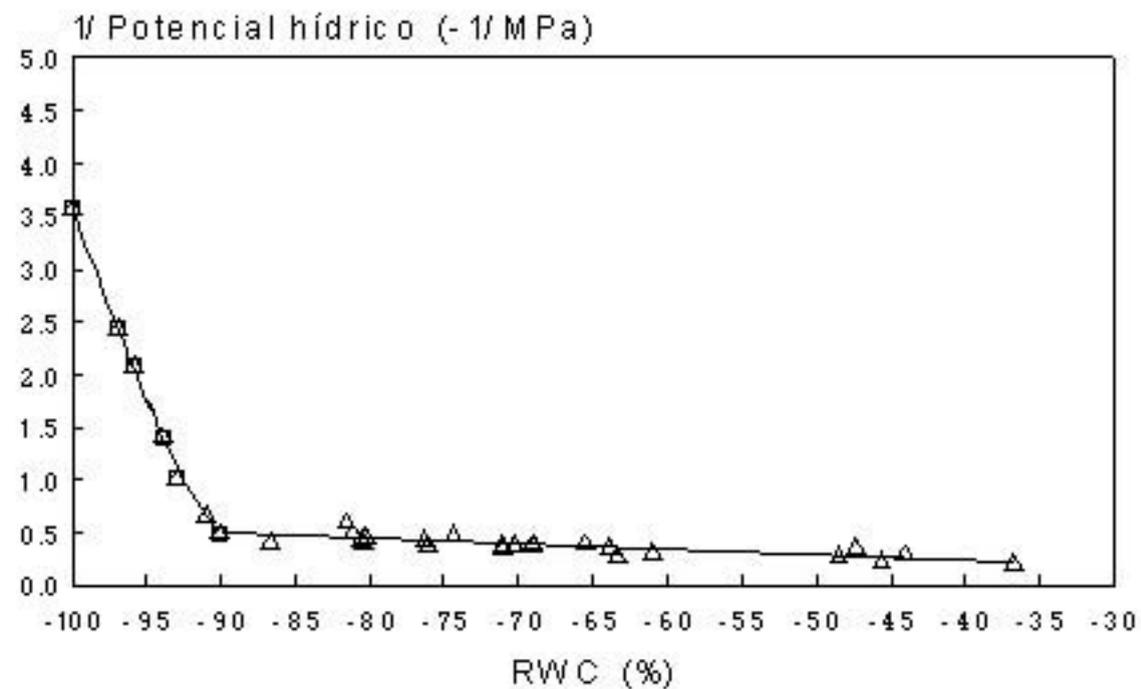
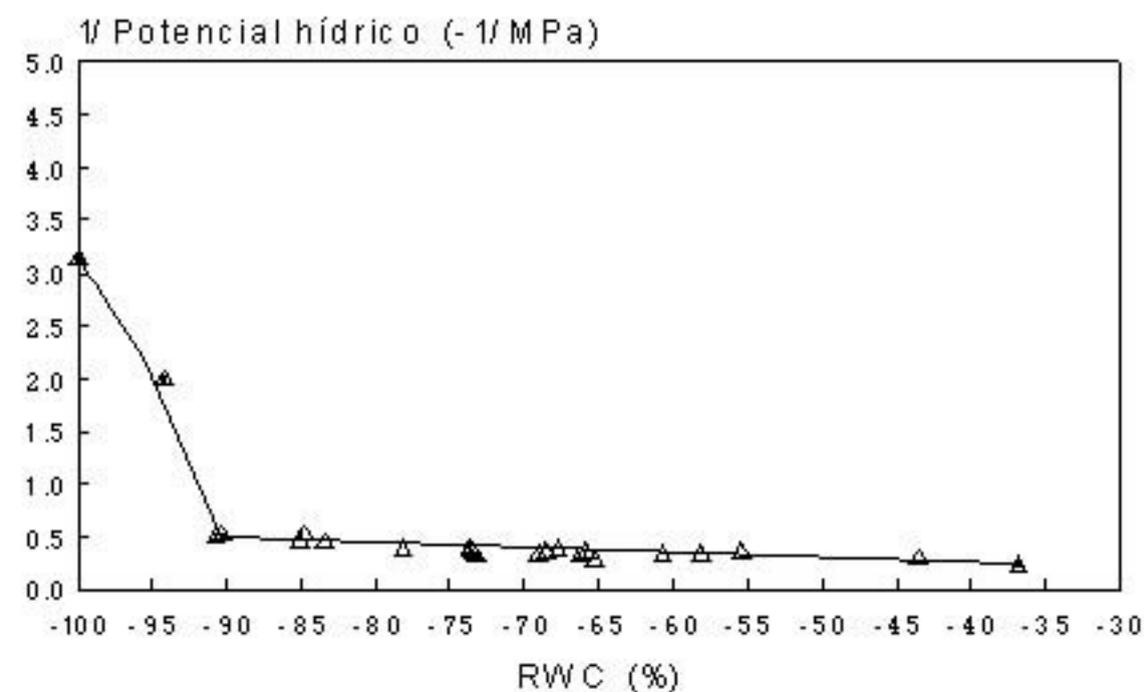
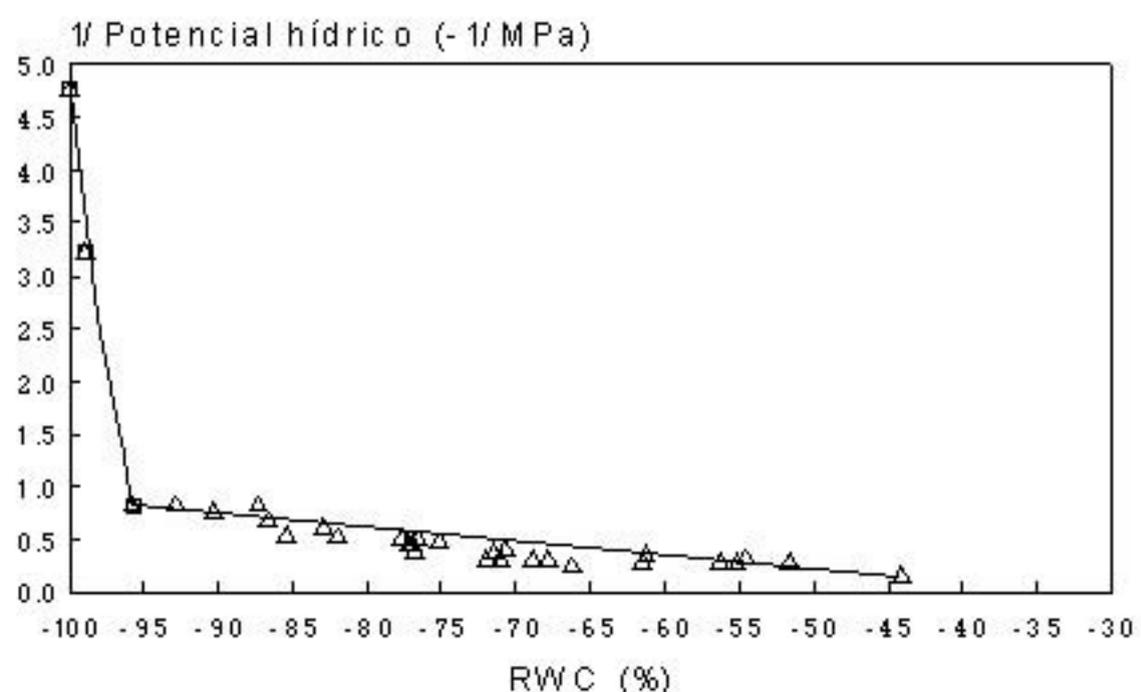
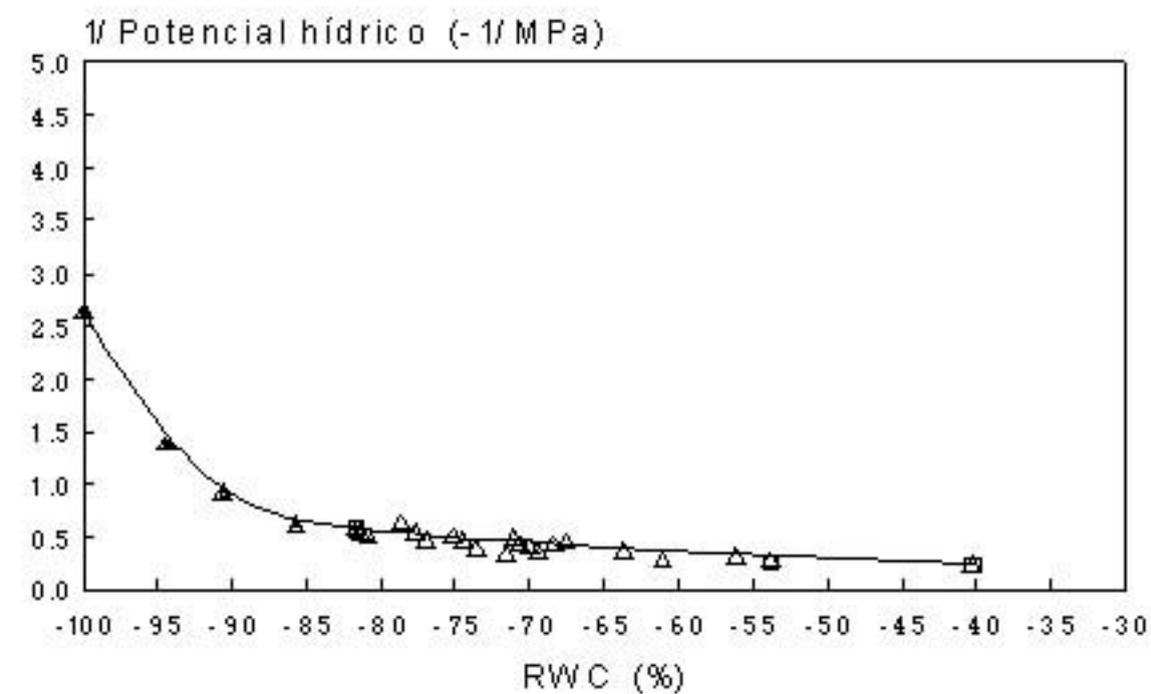
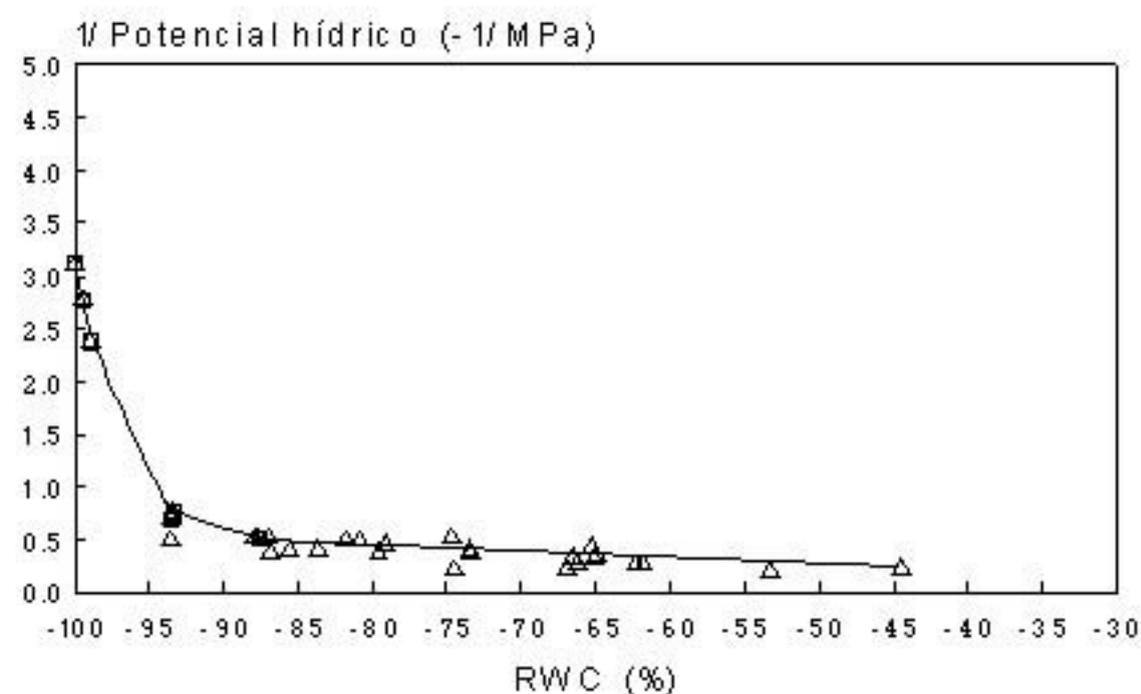
P90

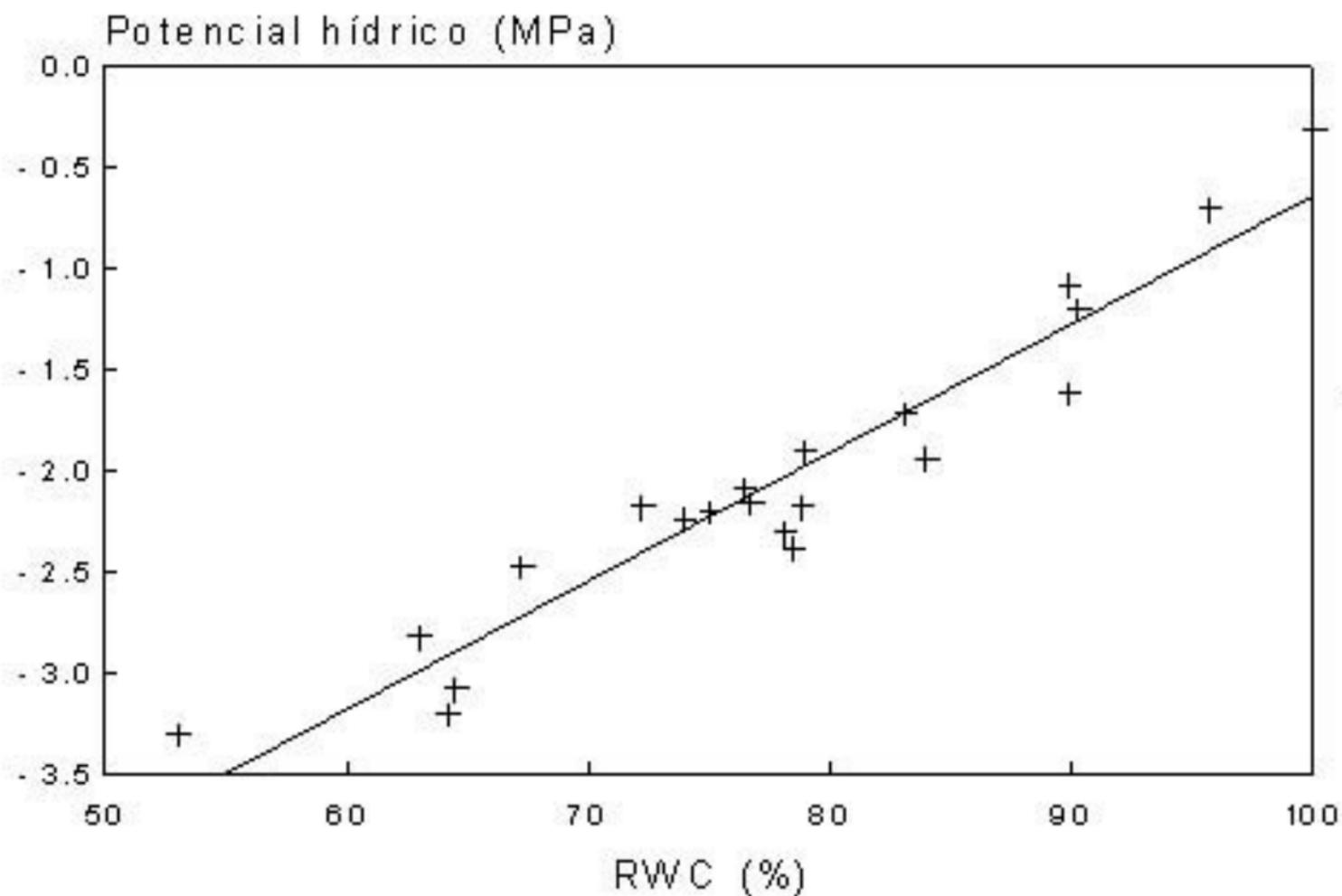


G91

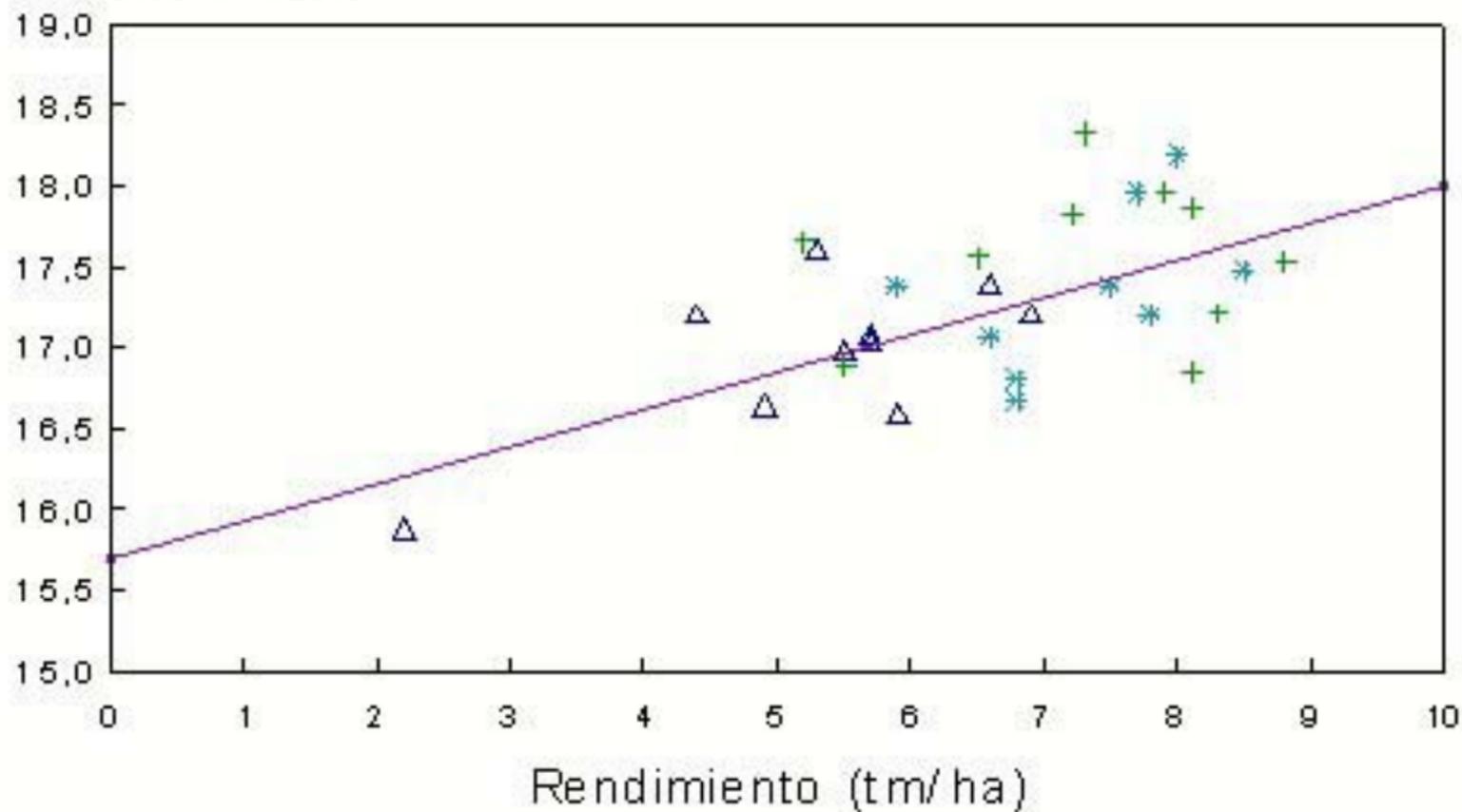


P91

1P**1I****3P****2I****6P****3I**



Discriminación

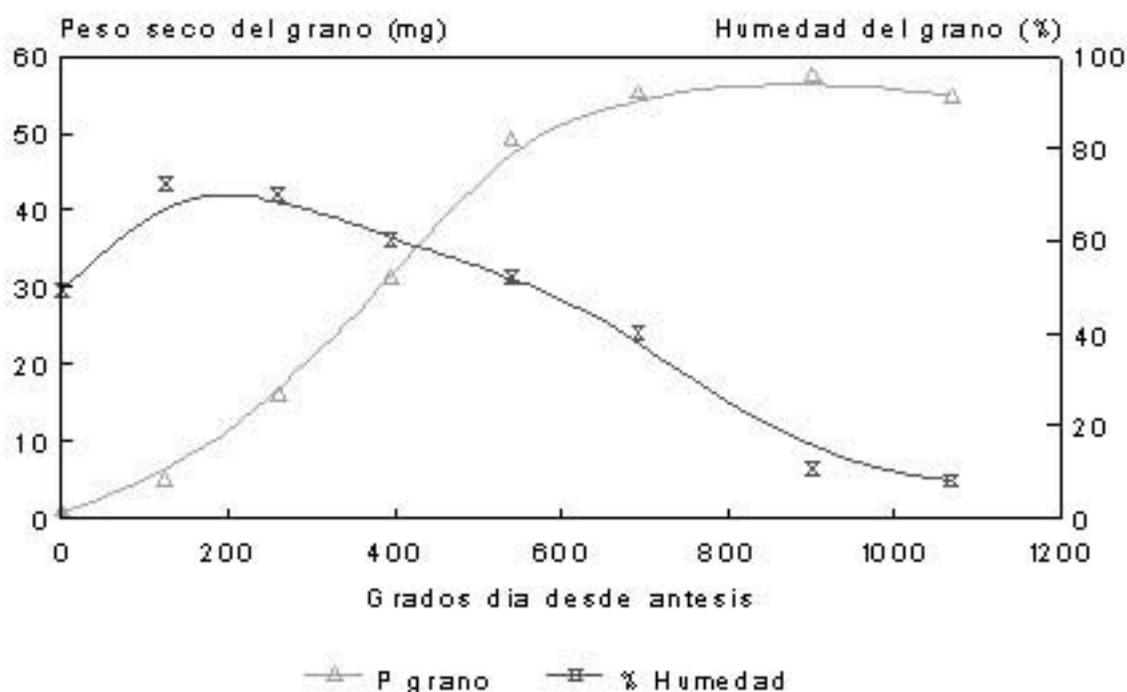


△ P90

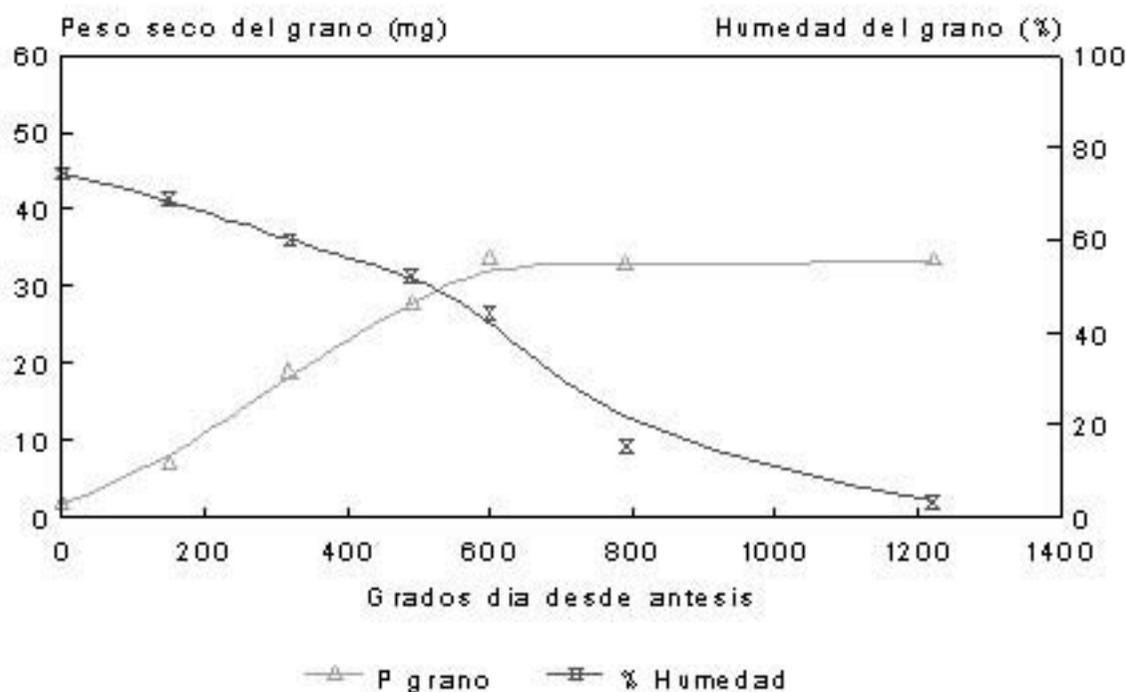
+ G91

* P91

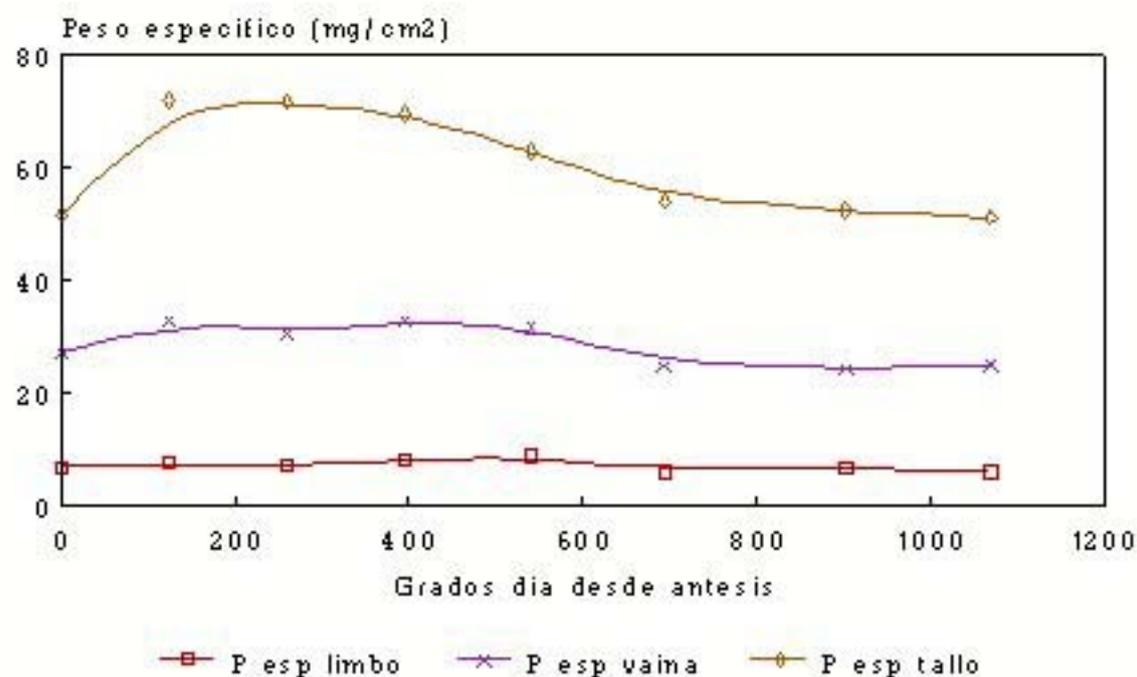
Genotipo 1P - Ensayo G91



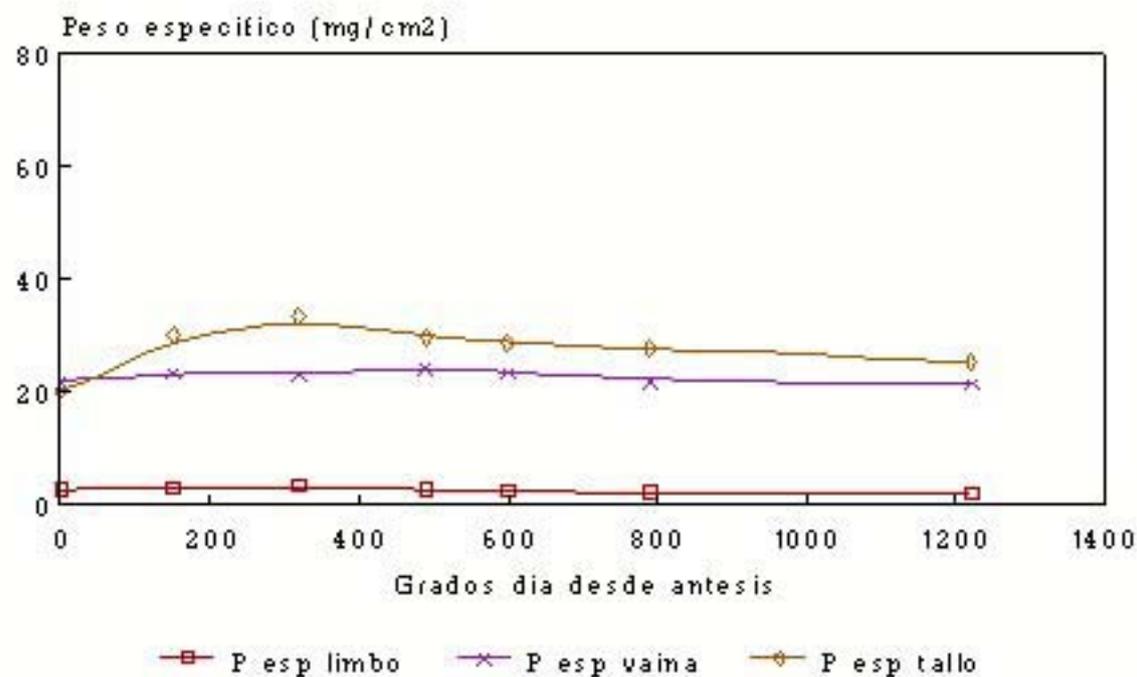
Genotipo 3I - Ensayo G90



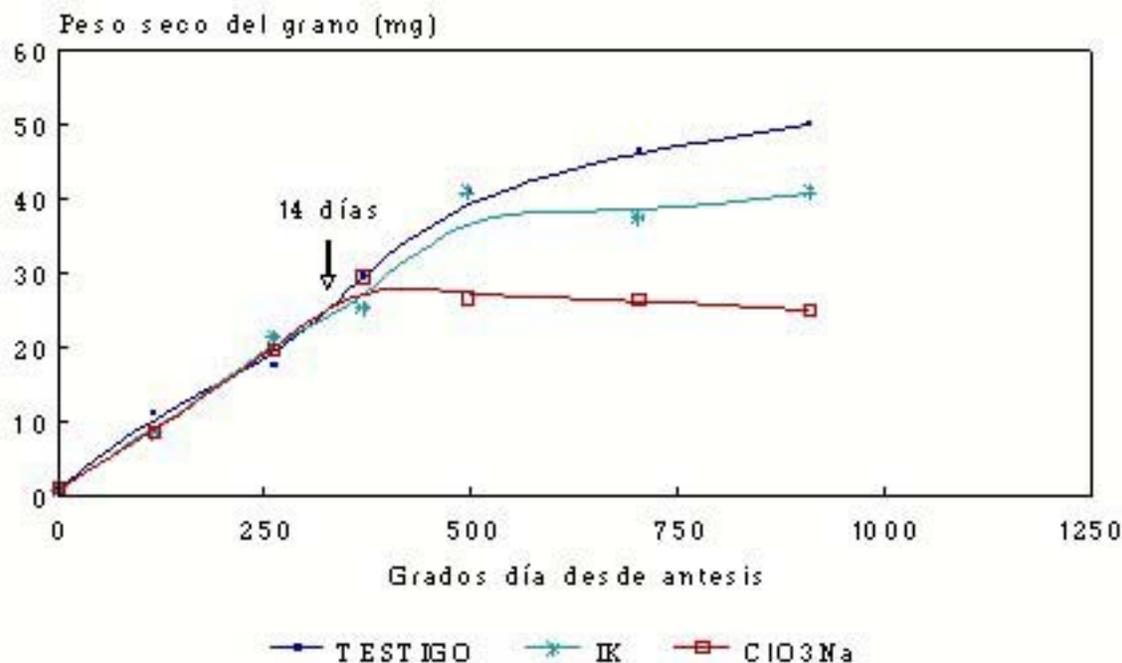
Genotipo 1P - Ensayo G91



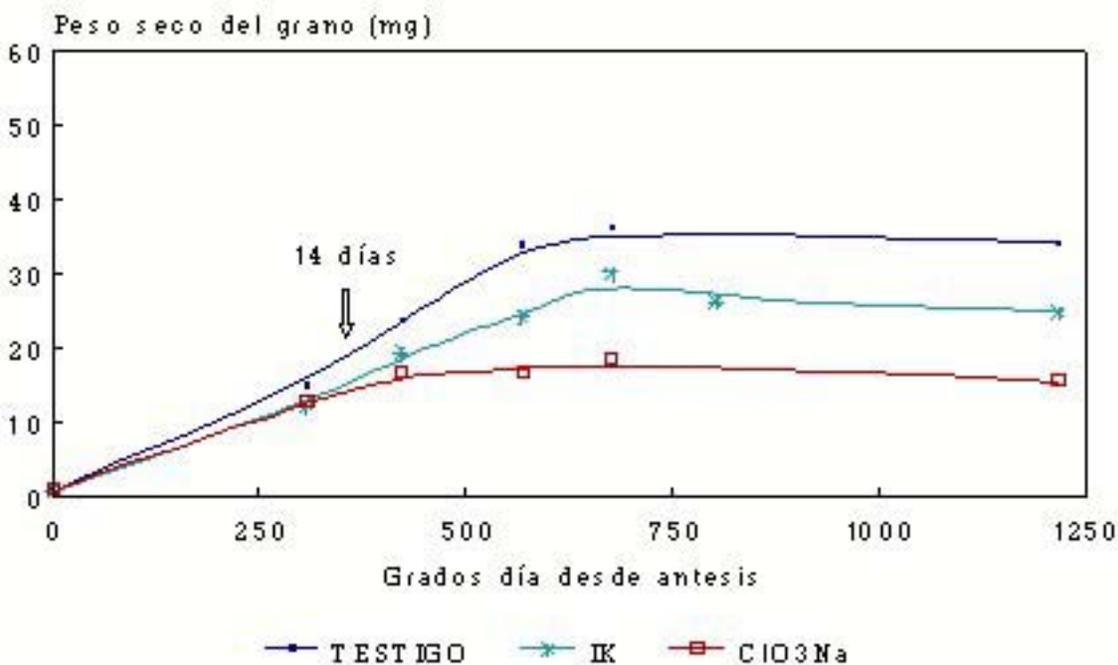
Genotipo 3I - Ensayo G90

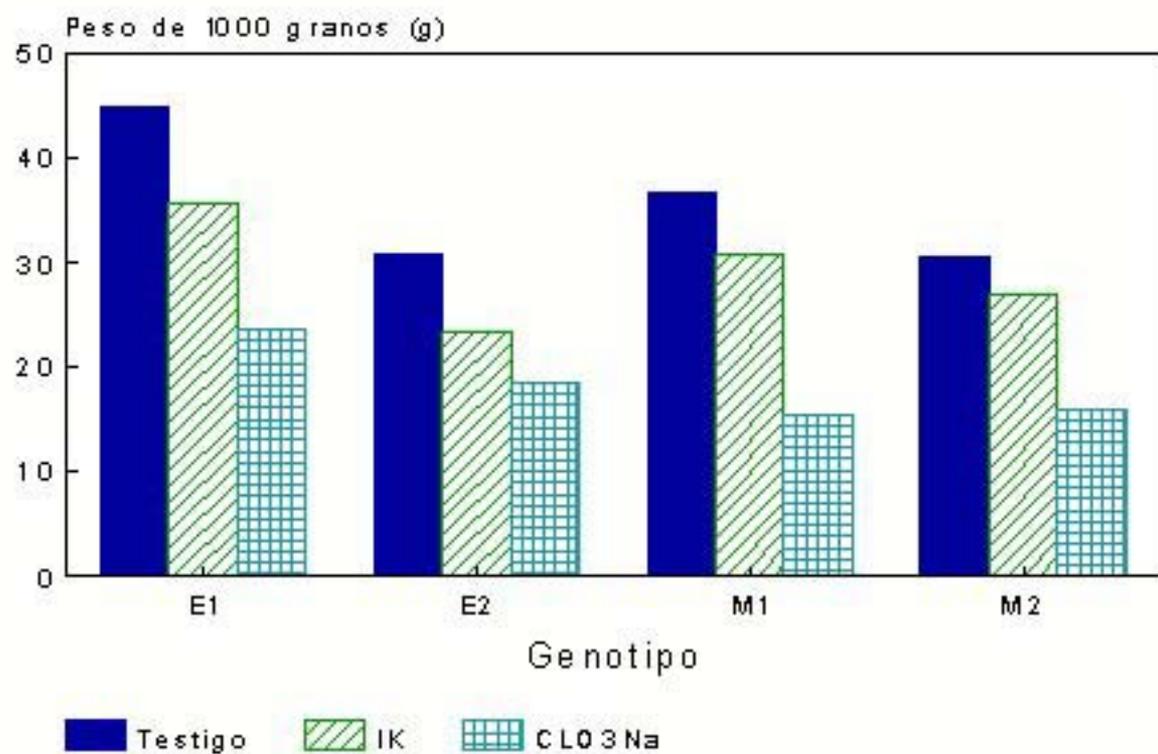
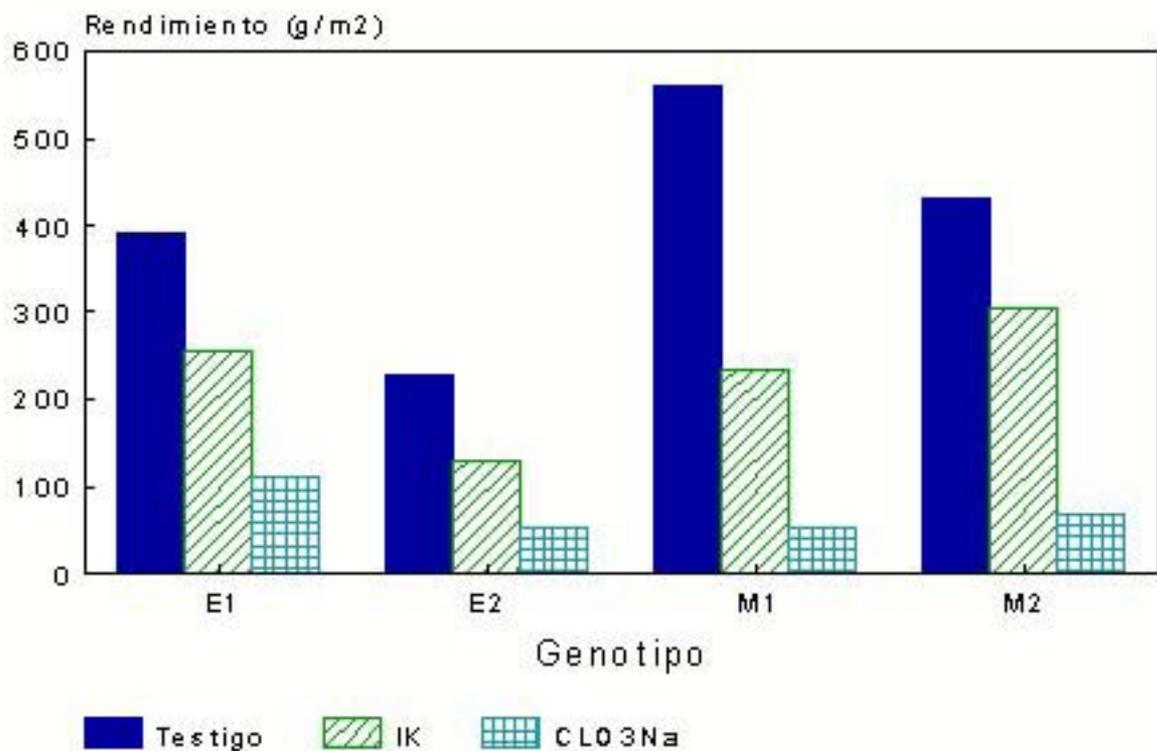


Genotipo E1

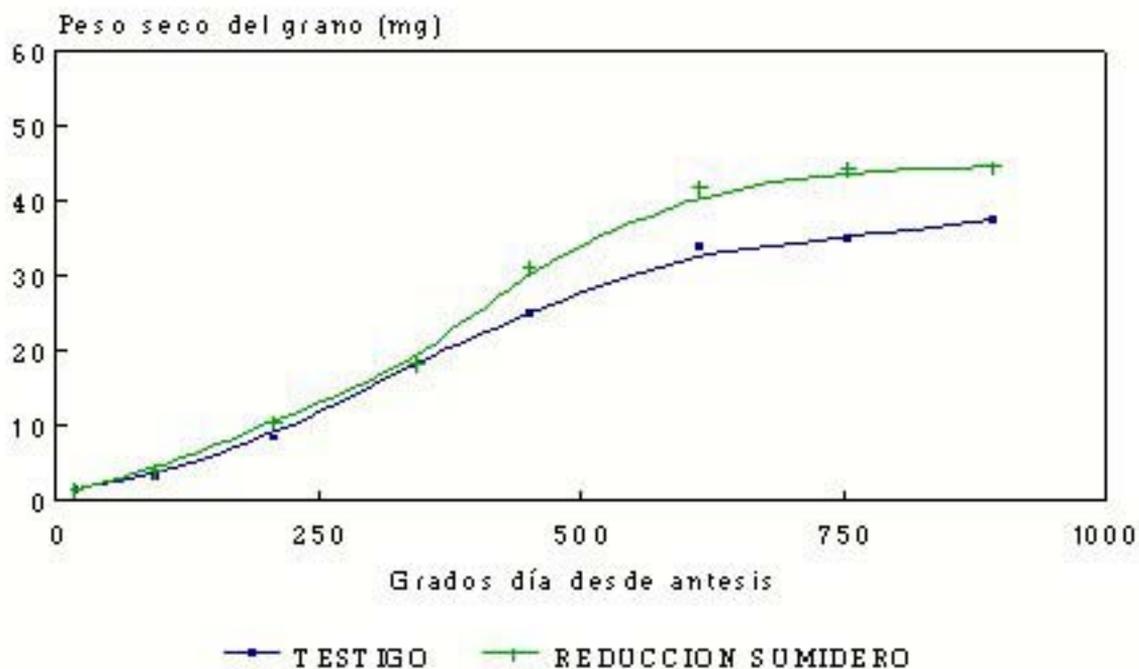


Genotipo M2

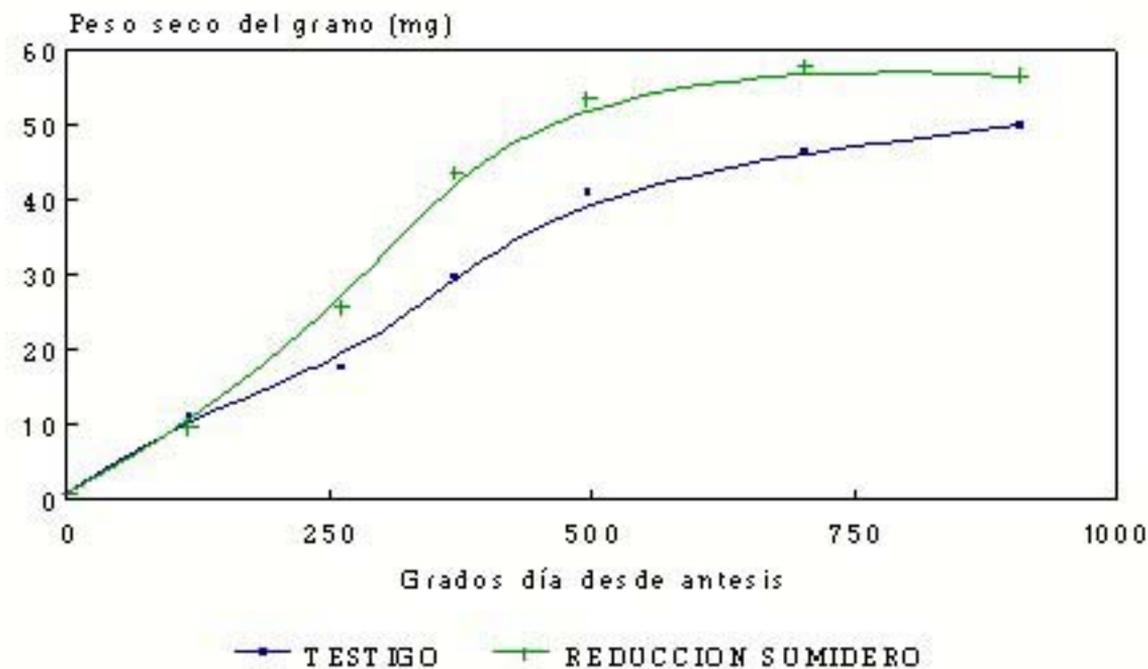


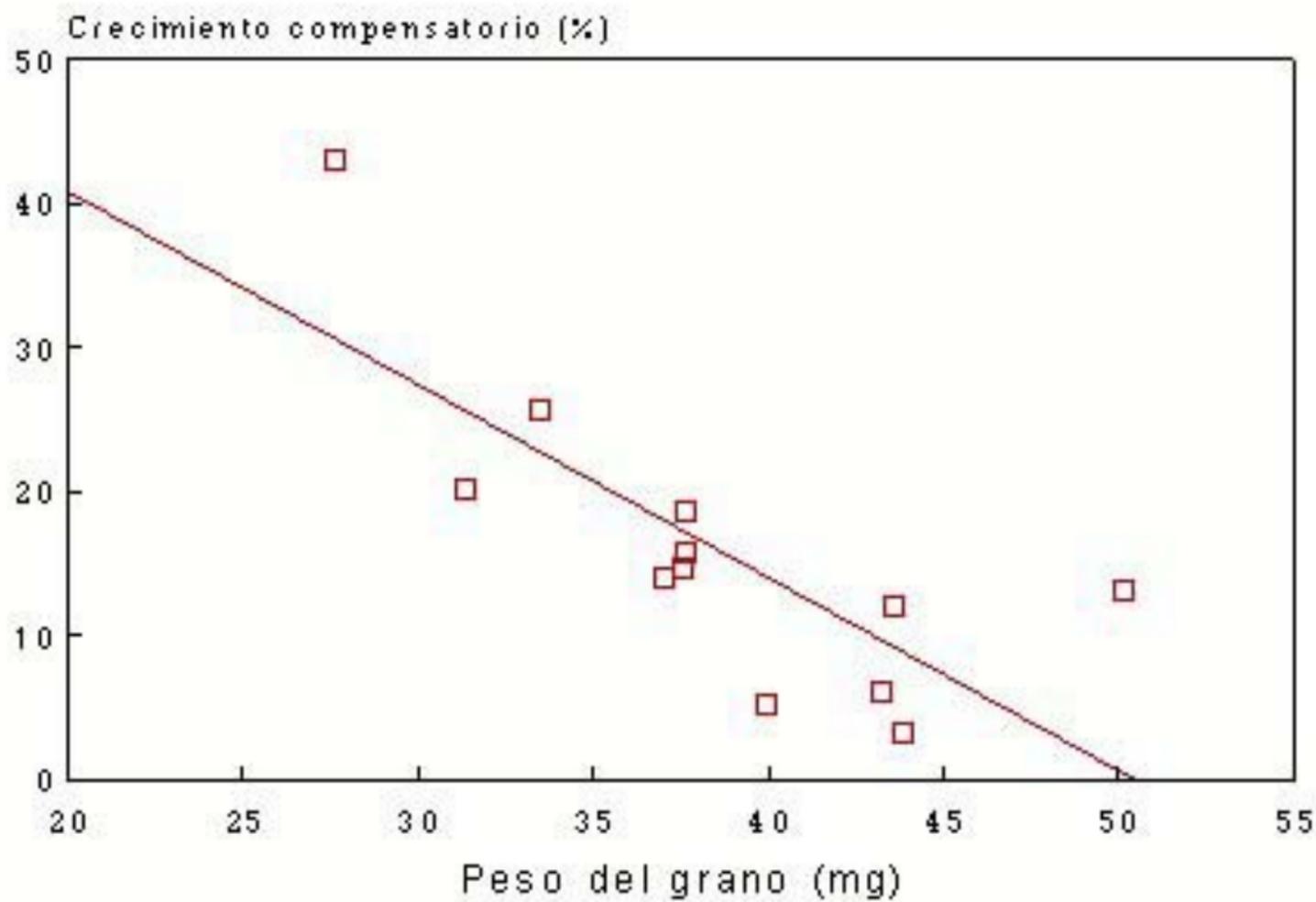


Genotipo M1 - Ensayo P91

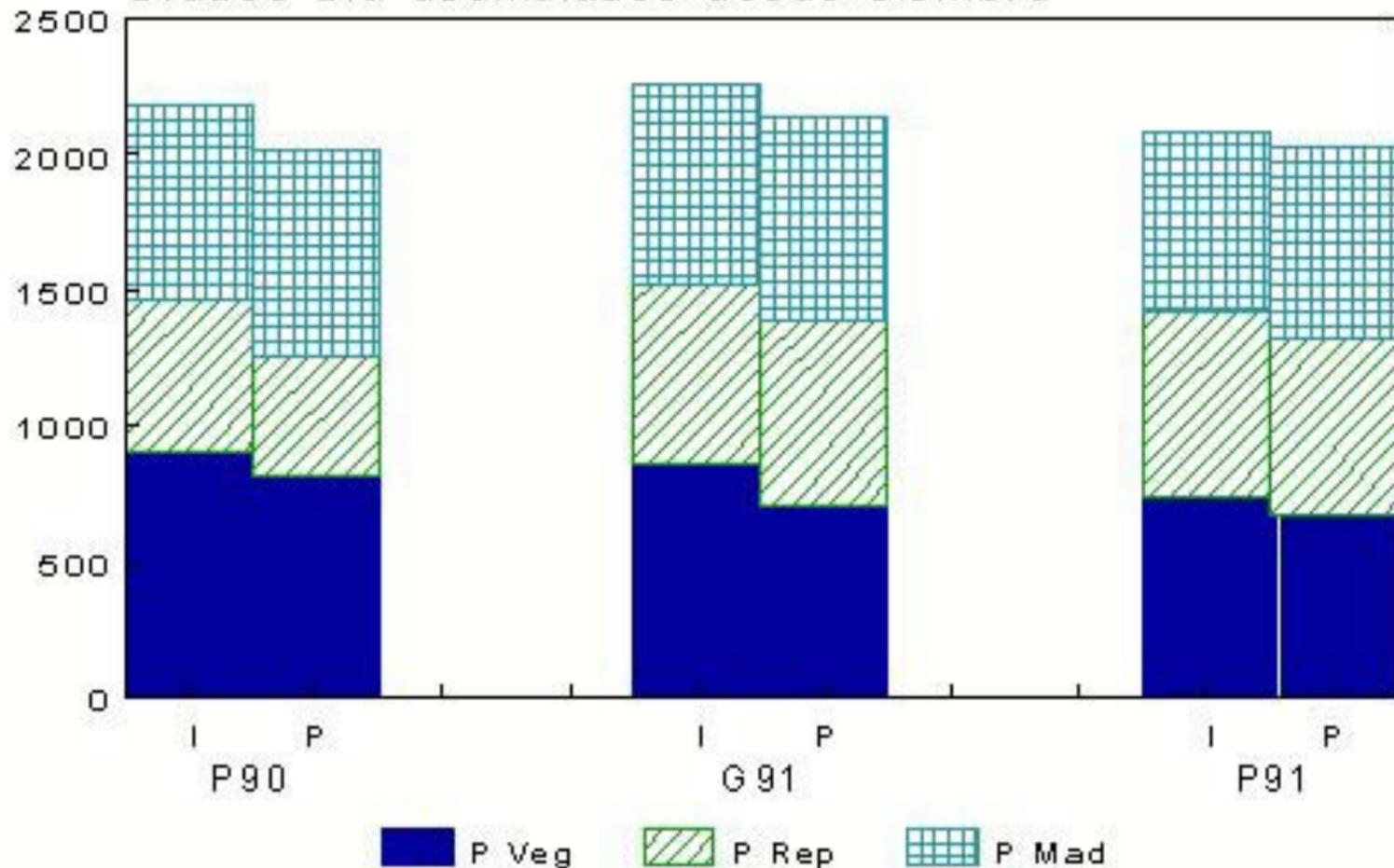


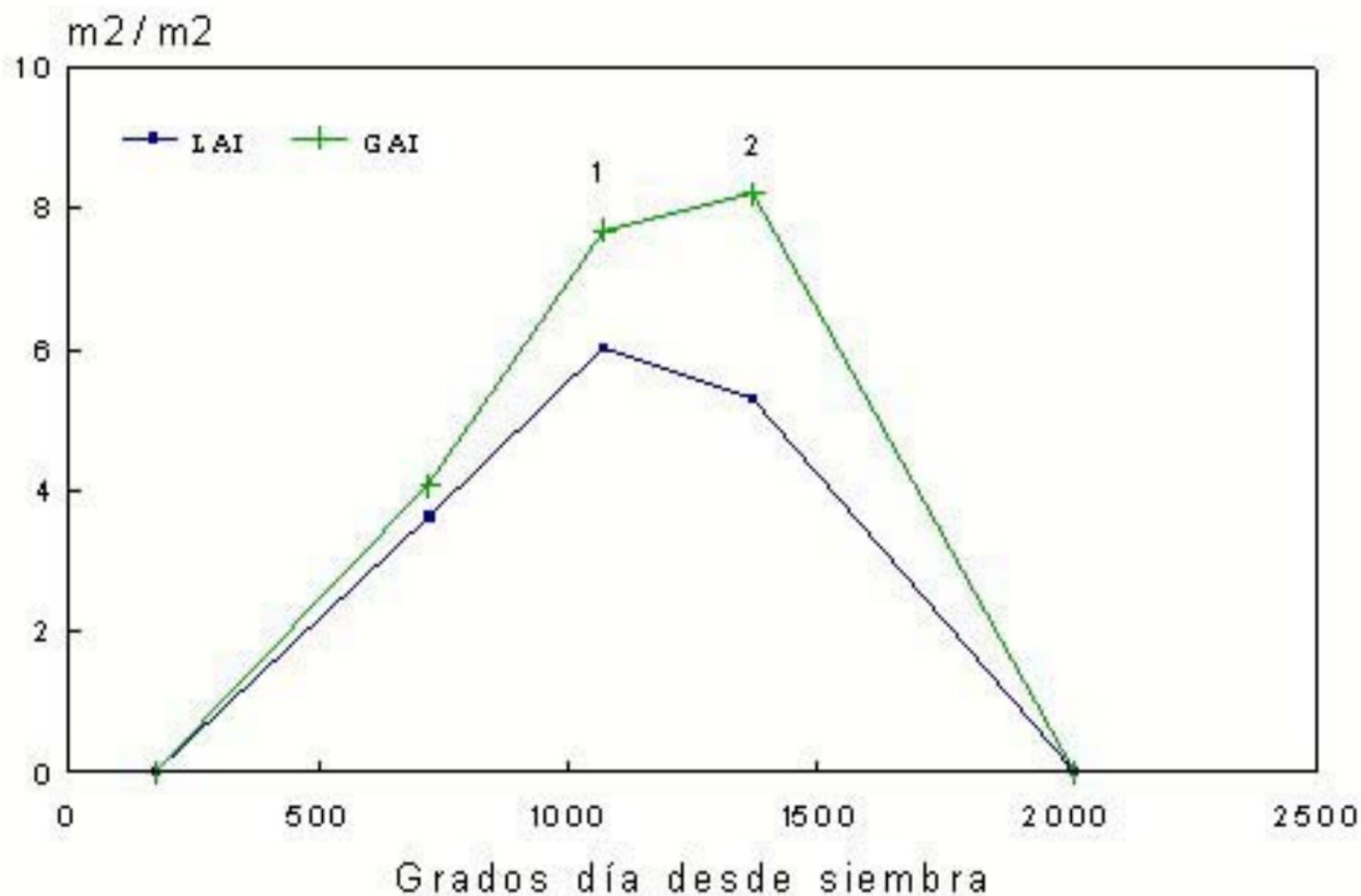
Genotipo E1 - Ensayo P90





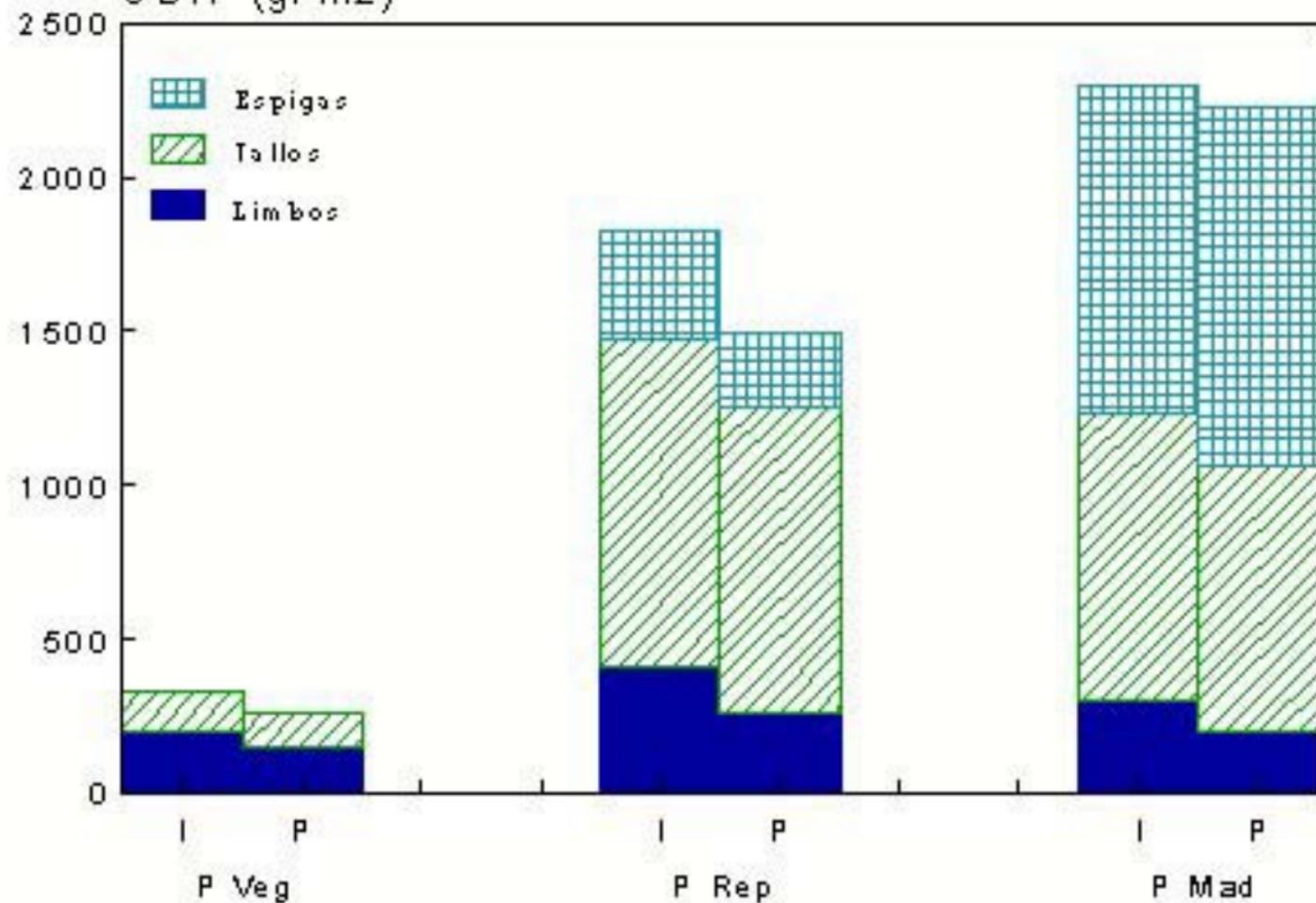
Grados día acumulados desde siembra

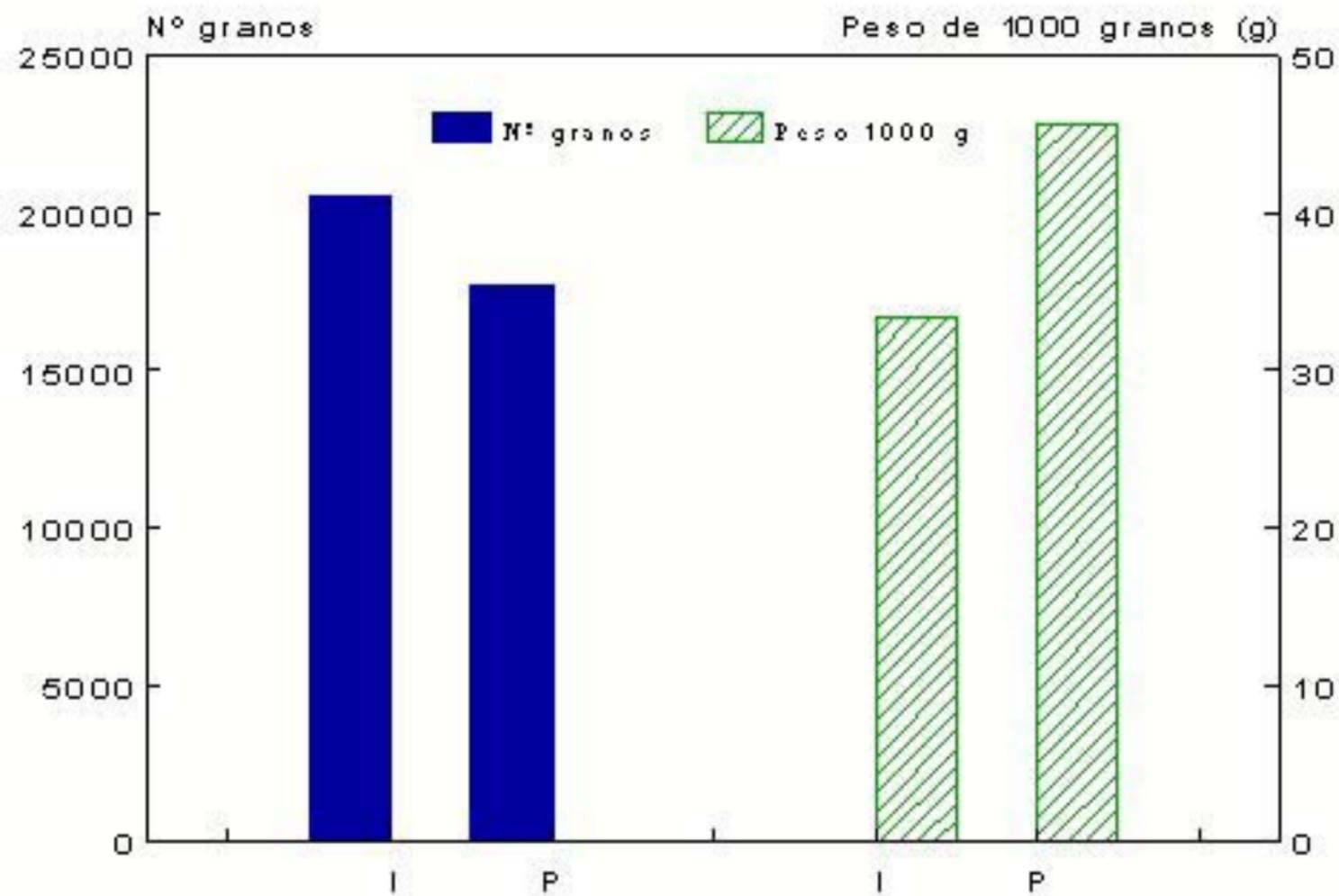




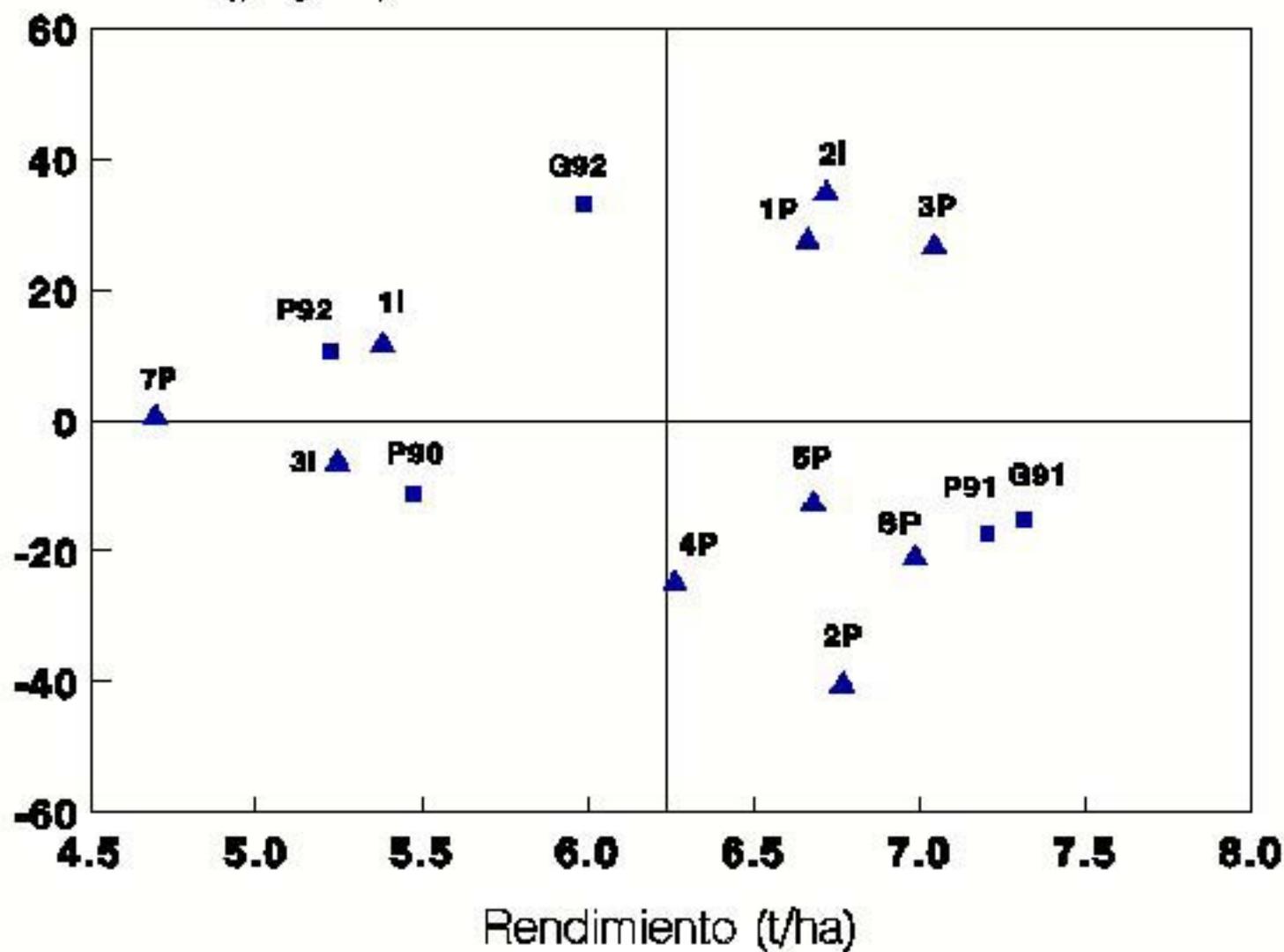
C DW (g/m²)

■ Espigas
■ Tallos
■ Limbos





PCA1 ($\sqrt{\text{kg/ha}}$)



PCA2 ($\sqrt{\text{kg/ha}}$)

