

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

**CARACTERIZACIÓN DE LA SUSCEPTIBILIDAD VARIETAL AL
ESTRÉS PROVOCADO POR EL EXCESO Y DÉFICIT HÍDRICO
EN 8 CULTIVARES DE CEBADA CERVECERA Y 7 CULTIVARES
DE TRIGO PAN EN URUGUAY**

por

**Alejandro LAMARCA BIANCHESSI
Martín LAMARCA BIANCHESSI
Sebastián WORNICOV STOCKY**

**TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2010**

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. Esteban Hoffman

Ing. Agr. M.Sc. Luis Viega

Ing. Agr. Ph.D. Ariel Castro

Fecha:

Autor:

Alejandro Lamarca Bianchessi

Martin Lamarca Bianchessi

Sebastián Wornicov Stocky

AGRADECIMIENTOS

A nuestro director de tesis el Ing. Agr. Esteban Hoffman.

Agradecer a los ingenieros agrónomos Andrés Baeten, Ariel Castro, Luis Viega y Mónica Cadenazzi por los aportes realizados.

Con este trabajo se concluye una etapa muy importante de nuestras vidas, creemos pertinente y necesario agradecer a los que nos acompañaron siempre e incondicionalmente, a los que confiaron en nosotros y se comprometieron a ayudarnos. A ellos, los nuestros, que fueron relegados en nuestra dedicación, pero fueron y son prioritarios en nuestros corazones. Gracias Padres y hermanos.

A todos los familiares, amigos y compañeros que nos apoyaron, especialmente en los momentos difíciles.

Un agradecimiento muy sentido a nuestros seres queridos que ya no están y que son parte de esto, esperamos enorgullecerlos y honrarles en nuestras vidas.

A los que nos educaron y formaron, esperamos no defraudarlos ni como profesionales, ni como personas. Tenemos presente el compromiso asumido con nuestra sociedad, con nuestros recursos y con nuestra nación.

Gracias. Los autores.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VIII
 1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	 1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	3
2.1 IMPORTANCIA DE LOS CULTIVOS DE TRIGO Y CEBADA EN EL URUGUAY.....	 3
2.2 ANTECEDENTES NACIONALES SOBRE EL EFECTO DEL ESTRÉS HÍDRICO EN TRIGO Y CEBADA.....	 3
2.3 DEFICIENCIA HÍDRICA.....	5
2.3.1 <u>Introducción</u>	5
2.3.2 <u>Cambios a nivel del suelo bajo condiciones de déficit hídrico</u>	5
2.3.3 <u>Generación del déficit hídrico en la planta</u>	7
2.3.4 <u>Respuesta vegetal al déficit hídrico</u>	9
2.3.5 <u>Cambios a nivel del crecimiento y desarrollo, en respuesta al déficit hídrico</u>	 9
2.3.6 <u>Efecto del déficit hídrico sobre el rendimiento y sus componentes</u>	 10
2.3.7 <u>Efecto del déficit hídrico en diferentes estadios</u>	16
2.3.8 <u>Diferencias varietales bajo condiciones de déficit hídrico</u>	16
2.3.9 <u>Indicadores de estrés por déficit hídrico</u>	18
 2.4 EXCESO HÍDRICO.....	 20
2.4.1 <u>Introducción</u>	20
2.4.2 <u>Efecto del exceso hídrico sobre la concentración de oxígeno en el suelo</u>	 21
2.4.3 <u>Cambios químicos del suelo en condiciones de exceso hídrico</u>	23
2.4.4 <u>Bases fisiológicas en respuesta al estrés generado por el exceso hídrico</u>	 25
2.4.5 <u>Mecanismos de tolerancia al exceso hídrico</u>	26
2.4.6 <u>Efecto del exceso hídrico sobre el rendimiento y sus componentes</u>	 26
2.4.7 <u>Importancia de la duración e intensidad del estrés por exceso hídrico</u>	 28
2.4.8 <u>Susceptibilidad varietal en función de distintos estadios</u>	30
2.4.8.1 <u>Respuesta al anegamiento en la etapa de germinación</u>	31

2.4.8.2 Respuesta al anegamiento en toda la estación de crecimiento de la planta.....	32
2.4.9 <u>Indicadores de estrés por exceso hídrico</u>	33
2.4.10 <u>Interacción con otros factores</u>	35
2.4.10.1 Temperatura.....	35
2.4.10.2 Practicas agronómicas para reducir el efecto del anegamiento.....	35
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	37
3.1 DESCRIPCIÓN DEL ENSAYO.....	37
3.1.1 <u>Ubicación</u>	37
3.1.2 <u>Manejo del ensayo</u>	37
3.1.3 <u>Tratamientos evaluados</u>	38
3.1.4 <u>Variedades</u>	38
3.1.5 <u>Tratamientos de estrés hídricos</u>	39
3.2 DETERMINACIONES.....	40
3.2.1 <u>Suelo</u>	40
3.2.1.1 Humedad del suelo.....	40
3.2.2 <u>Planta</u>	40
3.2.2.1 Número de plantas y tallos.....	40
3.2.2.2 Biomasa.....	40
3.2.2.3 Espigas por planta.....	40
3.2.2.4 Granos por espiga.....	40
3.2.2.5 Peso de grano.....	40
3.2.2.6 Largo de ciclo.....	41
3.2.2.7 Indicadores fenotípicos de estrés hídrico.....	41
3.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	41
4. <u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	43
4.1 EVOLUCION DE HUMEDAD DEL SUELO Y TEMPERATURA.....	43
4.2 EXPERIMENTO 1. RESPUESTA VARIETAL DIFERENCIAL AL ESTRÉS HÍDRICO EN TRIGO.....	46
4.2.1 <u>Efecto cultivar</u>	46
4.2.1.1 Rendimiento, biomasa e índice de cosecha.....	46
4.2.1.2 Componentes de rendimiento para los diferentes cultivares estudiados.....	51
4.2.1.3 Componentes que explican la variación en el número de espigas para el efecto cultivar.....	56
4.2.2 <u>Efecto de los diferentes niveles de estrés sobre el promedio de las variedades evaluadas</u>	58
4.2.2.1 Rendimiento.....	58
4.2.2.2 Biomasa e índice de cosecha.....	60

4.2.2.3 Componentes del rendimiento para los diferentes tratamientos hídricos de estrés.....	61
4.2.2.4 Componentes que explican la variación del número de espigas para el efecto promedio de los cultivares.....	62
4.2.2.5 Largo del ciclo para el efecto estrés.....	64
4.2.3 <u>Efecto del estrés hídrico para cada uno de los cultivares evaluados.....</u>	64
4.2.3.1 Rendimiento.....	65
4.2.3.2 Biomasa e Índice de Cosecha.....	67
4.2.3.3 Componentes del rendimiento para la interacción variedad por estrés.....	69
4.2.3.4 Efecto del estrés hídrico en el patrón de macollaje para las variedades evaluadas.....	71
4.2.3.5 Largo de ciclo para la interacción cultivar por estrés.....	74
4.2.4 <u>Indicadores fenotípicos de estrés hídrico.....</u>	75
4.3 EXPERIMENTO 2. RESPUESTA VARIETAL DIFERENCIAL AL ESTRÉS HÍDRICO EN CEBADA.....	84
4.3.1 <u>Efecto cultivar.....</u>	84
4.3.1.1 Rendimiento, biomasa e índice de cosecha para el efecto cultivar.....	84
4.3.1.2 Largo de ciclo para el efecto cultivar.....	88
4.3.1.3 Componentes del rendimiento para el efecto cultivar.....	89
4.3.1.4 Caracterización del macollaje para el efecto cultivar.....	94
4.3.2 <u>Efecto Estrés.....</u>	95
4.3.2.1 Rendimiento.....	95
4.3.2.2 Biomasa e índice de cosecha.....	97
4.3.2.3 Efecto del tratamiento hídrico sobre los componentes del rendimiento.....	98
4.3.2.4 Componentes del macollaje.....	100
4.3.2.5 Largo de ciclo.....	102
4.3.3 <u>Efecto del estrés hídrico para cada uno de los cultivares evaluados.....</u>	103
4.3.3.1 Rendimiento en grano por planta.....	103
4.3.3.2 Biomasa e índice de cosecha.....	105
4.3.3.3 Componentes del rendimiento que explican la variación de los cultivares frente al estrés.....	108
4.3.3.4 Componente del macollaje para la interacción variedad por estrés.....	110
4.3.3.5 Largo de ciclo para la interacción cultivar por estrés.....	114
4.3.4 <u>Indicadores fenotípicos de estrés hídrico.....</u>	115
5. <u>CONSIDERACIONES FINALES.....</u>	122

5.1 <u>Consideraciones finales para el experimento de trigo</u>	122
5.2 <u>Consideraciones finales para el experimento de cebada</u>	124
6. <u>RESUMEN</u>	128
7. <u>SUMMARY</u>	130
8. <u>BIBLIOGRAFIA</u>	144
9. <u>ANEXOS</u>	149

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Síntesis de resultados de trabajos que estudiaron el efecto del déficit hídrico sobre el rendimiento y sus componentes en trigo y cebada.....	15
2. Resumen de resultados que reportan respuesta diferencial de variedades bajo déficit hídrico.....	17
3. Resultados de experimentos que estudiaron el efecto del exceso hídrico en trigo y cebada.....	28
4. Variedades de trigo y cebada seleccionadas para los experimentos.....	38
5. Temperatura media mensual registrada en la estación de crecimiento del cultivo en el año del experimento y temperatura media para la serie histórica.....	44
6. Análisis de varianza para rendimiento de grano por planta.....	47
7. Rendimiento, Biomasa e Índice de cosecha promedio por planta para cada cultivar.....	49
8. Componentes de rendimiento para el efecto cultivar.....	55
9. Componentes del macollaje para las variedades evaluadas.....	56
10. Efecto de la condición hídrica sobre rendimiento, biomasa e índice de cosecha.....	60
11. Componentes de rendimiento para los diferentes tratamientos hídricos.....	61
12. Largo de ciclo para las condiciones hídricas evaluadas	64
13. Análisis de varianza para la biomasa total e índice de cosecha.....	67
14. Biomasa e índice de cosecha para la interacción variedad por tratamiento.....	68
15. Componentes del rendimiento para la interacción variedad por estrés.....	70
16. Componentes del macollaje para la interacción cultivar por estrés.....	72

17. Largo de ciclo en días para la interacción variedad por tratamiento.....	74
18. Valores de $Pr > F$ de los tres indicadores de estrés evaluados para las fuentes de variación en trigo.....	75
19. Valores de clorosis foliar basal, turgencia foliar e índice de verde, al final del período de estrés, para todos los cultivares evaluados.....	77
20. Coeficientes de correlación (r) entre índice de estrés (IE) y rendimiento en grano por planta, para distintas combinaciones de clorosis foliar basal y turgencia foliar.....	79
21. Nivel de tolerancia y capacidad de recuperación para las diferentes variedades frente al déficit hídrico.....	82
22. Nivel de tolerancia y capacidad de recuperación para las diferentes variedades frente al exceso hídrico.....	83
23. Resumen del análisis de varianza para rendimiento en grano por planta.....	85
24. Rendimiento, Biomasa e Índice de cosecha promedio por planta para cada cultivar.....	87
25. Largo de ciclo de los cultivares para el promedio de los tratamientos.....	88
26. Componentes de rendimiento para las variedades evaluadas.....	92
27. Componentes del macollaje para los cultivares evaluados.....	94
28. Biomasa e índice de cosecha para los tratamientos estudiados.....	97
29. Componentes del rendimiento para los tratamientos evaluados.....	99
30. Largo de ciclo para los tratamientos evaluados.....	102
31. Resumen del análisis de varianza para biomasa de planta e índice de cosecha.....	106
32. Biomasa e índice de cosecha para la interacción cultivar por estrés.....	107
33. Componentes del rendimiento que explican la variación de los cultivares frente al estrés.....	108

34. Componentes del macollaje para la interacción cultivar por estrés.....	113
35. Largo de ciclo (días desde emergencia a Z47) para cada cultivar y tratamiento.....	114
36. Valores de $Pr > F$ para los tres parámetros de estrés evaluados al final del periodo de estrés.....	115
37. Valores de clorosis foliar basal, turgencia foliar e índice de verde, al final del período de estrés, para todos los cultivares evaluados.....	118
38. Coeficientes de correlación y análisis de varianza entre índice de estrés (IE) y rendimiento en grano por planta, para distintas combinaciones de clorosis foliar basal y turgencia foliar.....	119

Figura No.

1. Cambios químicos en el suelo durante el anegamiento.....	24
2. Plantas de trigo y cebada en espigazón bajo telado.....	37
3. Evolución de la humedad en peso en suelo para los tres tratamientos de estrés (a) y el nivel de humedad para cada cultivar de cebada y trigo al día 10 de iniciado el tratamiento (b).....	43
4. Temperatura media, máxima y mínima diaria registrada durante el ciclo del cultivo.....	45
5. Rendimiento en grano por planta para las variedades de trigo.....	47
6. Relación entre biomasa total a cosecha, índice de cosecha y rendimiento por planta.....	48
7. Rendimiento por planta para el promedio de las variedades y para el tratamiento normal tomando en cuenta el largo de su ciclo, desde emergencia a Z65.....	50
8. Rendimiento por planta y peso de grano (PG) en función de la variación total de granos por planta (a). Rendimiento por planta en función del peso de grano (b).....	51
9. Relación entre número de espigas por planta, número de granos por espigas con el número de granos por planta.....	53
10. Relación entre el número de espigas por planta y el número de granos por espiga.....	53
11. Rendimiento de grano en función del número de espigas por planta y el número de granos por espigas.....	54
12. Patrón de macollaje de las variedades para el promedio de los tratamientos.....	57
13. Rendimiento por planta para cada condición hídrica.....	58
14. Resultados obtenidos del efecto estrés sobre los componentes del macollaje.....	63

15. Rendimiento relativo por planta, para la interacción cultivar por estrés.....	65
16. Rendimiento por planta para la interacción cultivar por estrés.....	66
17. Patrón de macollaje en función de diferentes estadios y para las diferentes variedades.....	73
18. Promedio de los índices al final de los 9 días de estrés (Z33-Z34), para los tres niveles hídricos evaluados.....	76
19. Relación entre turgencia y rendimiento promedio para las variedades.....	78
20. Índice combinado de estrés general y relación con el rendimiento por planta final a cosecha.....	80
21. Inverso del índice compuesto de estrés (1/ICE) para la interacción variedad por estrés.....	81
22. Rendimiento en grano por planta para las variedades de cebada.....	85
23. Relación entre Biomasa, Índice de cosecha y Rendimiento por planta.....	86
24. (a) Rendimiento por planta y peso de grano en función de la variación total de granos por planta (b) Relación entre el peso de grano y el rendimiento por planta.....	89
25. (a) Número de granos por espigas en relación al número de granos por planta y (b) número de espigas por planta en relación al número de granos por planta.....	90
26. Relación entre el número de espigas por planta y los granos por espiga.....	91
27. (a) Relación entre el número de espigas por planta y el rendimiento por planta (b) Relación entre número de granos por espigas y el rendimiento en grano por planta.....	91
28. Patrón de macollaje de las variedades estudiadas.....	95
29. Rendimiento por planta para cada condición hídrica.....	96
30. Resultados obtenidos del efecto estrés sobre los componentes del macollaje.....	101

31.	Rendimiento relativo por planta, para la interacción cultivar por estrés.....	103
32.	Rendimiento por planta para la interacción cultivar por estrés.....	105
33.	Patrón de macollaje para cada cultivar y tratamiento.....	112
34.	Promedio de los índices al final de los 9 días de estrés (Z33-Z34) para los tres niveles hídricos evaluados.....	116
35.	Relación entre el Índice de estrés y el rendimiento para cada tratamiento.....	119

1. INTRODUCCIÓN

El trigo (*Triticum aestivum L*) y la cebada (*Hordeum vulgare L*) son cultivos de invierno de gran importancia a nivel mundial. El trigo es el cereal mas cultivado y es el tercero en volumen producido luego del maíz y el arroz (Pérez et al., 2008). Mientras que la cebada es el cuarto cultivo cerealero en importancia tanto en área como en producción (Samad et al., 2001).

En el Uruguay estos cultivos y en particular el trigo ha tenido un rol histórico que en la actualidad se viene reivindicando, ocupando 476000 hectáreas en la zafra 2008, siendo la mayor área en los últimos treinta años. La cebada es el segundo cultivo de invierno en importancia, teniendo un rol relevante en la rotación de cultivos, abarcando 129900 hectáreas (URUGUAY. MGAP. DIEA, 2008).

La expansión agrícola (hacia las zonas centro, noreste y este del país) con suelos cuyas propiedades y características varían radicalmente de la zona tradicional agrícola, suelos marginales con menor aptitud agrícola (menor fertilidad natural, menor capacidad de almacenaje de agua, suelos con drenajes pobres, etc.), le adjudican al factor suelo un rol fundamental en la contribución a un posible estrés hídrico. La intensificación de los sistemas agrícolas y el incremento en los potenciales de rendimiento, han llevando a que en los cultivos de invierno el agua se convierta en un componente relevante de la variación del potencial concretado en diferentes años y chacras (Hoffman et al., 2008).

Considerando las variaciones de suelo anteriormente mencionadas, la variabilidad de las precipitaciones, la demanda atmosférica y el consumo de agua de los cultivos se podrían presentar tres situaciones hídricas durante el ciclo del cultivo: periodos de déficit hídrico, periodos de exceso hídrico y periodos donde la situación hídrica no es limitante. En las dos primeras situaciones (déficit y exceso) es probable que se genere un estrés hídrico en la planta provocando una disminución en el rendimiento y la calidad del grano (dependiendo de la intensidad y duración del estrés, estadios de desarrollo en que es afectada la planta, mecanismos de respuesta y capacidad de recuperación entre otros factores).

Considerando la importancia que tiene la variabilidad climática y su influencia sobre el rendimiento de los cultivos de trigo y cebada, es de sumo interés conocer cómo afecta el anegamiento y la sequía y cuáles son las variedades dentro de cada especie que se comportan mejor en cada situación. Sin embargo en el Uruguay existen escasos antecedentes que intenten caracterizar el comportamiento varietal de trigo y cebada frente al estrés hídrico.

Se pueden determinar 3 etapas con respecto a la respuesta de las plantas al estrés hídrico. Etapa pre estrés, etapa de estrés y etapa de recuperación (post estrés). La etapa de estrés puede generar diferentes respuestas en los cultivares; niveles desde susceptibilidad a niveles de tolerancia. A la salida del estrés se puede medir mediante diferentes indicadores el grado de respuesta a ese periodo. Esos indicadores se pueden correlacionar con mecanismos de respuesta de la planta frente al estrés. Las interacciones resultantes entre las diferentes etapas mencionadas generaran el potencial de rendimiento bajo las condiciones de estrés sometidas. Por ejemplo, interacciones de respuesta tolerante a la etapa de estrés con baja capacidad de recuperación tendría menor potencial que respuesta tolerante con buena capacidad de recuperación (Hoffman et al., 2008).

El objetivo del presente trabajo es caracterizar la susceptibilidad varietal en respuesta al estrés provocado por déficit y exceso hídrico durante parte del periodo crítico en ocho cultivares de cebada cervecera y siete cultivares de trigo pan.

Los objetivos específicos de este trabajo son: **i.**-Determinar la relación que existe entre la variación de potencial asociado al estrés hídrico e indicadores fenotípicos de estrés, como clorosis foliar, turgencia foliar basal e índice de verde (en base a LCCh-IRRI). **ii.**-Conocer cuáles son los componentes asociados con la variación de rendimiento. **iii.**-Evaluar el efecto del estrés hídrico en el largo de ciclo.

Hipótesis: Existe respuesta diferencial entre los cultivares de cada especie frente al estrés provocado por déficit y exceso hídrico.

2. REVISIÓN BIBLIOGRAFICA

2.1 IMPORTANCIA DE LOS CULTIVOS DE TRIGO Y CEBADA EN EL URUGUAY

El trigo y la cebada son los cultivos de invierno más importantes en el Uruguay. El cultivo de trigo ha tenido una importancia histórica, no solo por ser el cereal mas cultivado sino por la mano de obra que ha empleado en las diferentes fases agroindustriales. El cultivo ocupó la mayor área de siembra en el año 1955 alcanzando 790000 ha, desde entonces ha disminuido el área de siembra (Ernst, 2004). Sin embargo desde la zafra 2004/2005 ha recobrado parte de su importancia histórica alcanzando en la actualidad una área de siembra de 476000 has (URUGUAY. MGAP. DIEA, 2008). Este incremento en la superficie se ha dado hacia suelos con una menor aptitud agrícola, y ha tenido un rol clave en la secuencia con el cultivo de soja en condiciones de mínimo laboreo (Pérez et al., 2009).

La cebada es un cultivo con larga tradición en nuestro país, que ha presentado transformaciones importantes en las últimas décadas, tanto en área como en producción y en sus características tecnológicas. Ha pasado de ocupar 4000 hectáreas en la década del 30 (Castro, 1997), a un área de 129900 hectáreas en el 2008 (URUGUAY. MGAP. DIEA, 2008).

2.2 ANTECEDENTES NACIONALES SOBRE EL EFECTO DEL ESTRÉS HÍDRICO EN TRIGO Y CEBADA

Couto, citado por Ernst (2004), determinó que las lluvias en los meses de setiembre a noviembre explican el 36 % de la variación de rendimiento en trigo. También a nivel experimental Gonnet y De León, citados por Ernst (2004), determinaron que el balance hídrico explica un 57% de la variación de rendimiento.

Díaz (2005), señala que la cebada es particularmente sensible al exceso de agua. La dificultad de crecer y desarrollarse en suelos parcialmente anegados puede apreciarse cuando se siembra cebada en bajos o zonas planas y ocasionalmente el problema puede presentarse en una proporción importante de la chacra, como ocurrió en los años 2001 y 2002.

En Uruguay las precipitaciones en los meses de Mayo, Junio, Julio y Agosto generalmente superan a la demanda por parte del cultivo; sumadas a los suelos diferenciados, con un horizonte B pesado y relativamente impermeable, conforman las condiciones para que se presenten frecuentes excesos hídricos temporarios (Díaz, 2005).

A nivel nacional se ha comenzado a generar información que advierte sobre las fallas en la concreción del potencial de rendimiento por déficit y exceso hídrico durante la fase de encañado y llenado de grano en cebada y trigo (Hoffman et al. 2007, Hoffman et al. 2008, Pérez et al. 2009).

Ernst et al., citado por Hoffman et al. (2001), determinaron en trigo para un año seco, sembrado en junio, sin problemas sanitarios, que el exceso hídrico provocado por el riego durante el periodo primer macollo-antesis redujo el rendimiento en un 13%.

En los trabajos preliminares iniciados en el 2006 en Facultad de Agronomía, el exceso hídrico en estadios tempranos provocó pérdidas de potencial del orden de 18 a 28%, en trigo y cebada respectivamente (Hoffman et al., 2009).

En el 2007, en cebada, de 8 cultivares evaluados todos fueron afectados por un corto período de anegamiento en encañazón (8 días) con pérdidas promedio de 30 %. La magnitud de las pérdidas variaron de 14 a 36% entre cultivares (Hoffman et al., 2008).

Para años sin aparentes condiciones extremas de exceso hídrico, Díaz (2005) concluye que el 23% de la variación del rendimiento de cebada estuvo explicado por la tolerancia al anegamiento de los distintos cultivares.

En el año 2007 se registraron condiciones de exceso hídrico en floración y llenado de grano. En el cultivo de cebada este exceso determinó una caída del 35% en la media nacional. En ese año, fueron evidentes a nivel de campo los contrastes en la tolerancia al anegamiento de distintos cultivares de cebada. En el año 2008 el déficit hídrico se dio principalmente al final del ciclo del cultivo coincidiendo con el llenado de grano (Hoffman et al., 2008).

Pérez et al. (2009) evaluaron y caracterizaron el efecto de un déficit progresivo de agua implementado a partir de 50% de anthesis y hasta madurez fisiológica en cinco cultivares de trigo sembrados en Uruguay. En este trabajo existió un efecto del déficit hídrico en el rendimiento y aptitud industrial del grano de trigo, y también existió un efecto en el peso de grano para la interacción cultivar por estrés.

En el Uruguay se carece de una caracterización varietal por su tolerancia al déficit o al exceso hídrico, que permita manejar las diferencias en susceptibilidad a nivel de campo. Tampoco se dispone de un protocolo rápido y económico que permita generar dicha información en forma continua para todos los nuevos cultivares lanzados al mercado, la cual posibilitaría planificar mejor la estructura varietal en función de las

distintas condiciones de riesgo dado por región, tipo de suelo y topografía (Hoffman et al., 2009).

2.3 DEFICIENCIA HÍDRICA

2.3.1 Introducción

Mazza et al. (1993), define a la sequía como un fenómeno ambiental, meteorológico, que comprende la falta de lluvias durante un período suficiente como para ocasionar el agotamiento parcial o total del agua disponible en el suelo y producir daños en los vegetales. La magnitud de los daños ocasionados en la planta y el período de tiempo requerido para ello serán en función de la especie, del estado fisiológico de la planta, la capacidad de almacenamiento de agua del suelo, y la demanda atmosférica que afecta la tasa de evaporación y transpiración.

La sequía a nivel mundial puede presentarse en forma permanente, como en áreas desérticas; estacionales, en áreas con estaciones definidas húmedas y secas; o bien ocasional como en muchas áreas húmedas. Existen varios patrones de escasez de agua. Así, durante la estación de crecimiento el patrón puede ser de sequía temprana, sequía terminal o sequía intermitente (Mazza et al., 1993).

La tolerancia a la sequía en las especies de cultivos está asociada al grado en que estas regulan el contenido de agua y el potencial hídrico foliar durante el estrés. La capacidad de una planta para mantener su estado hídrico a medida que el potencial de agua del suelo disminuye, constituye una adaptación al déficit hídrico. Esta capacidad se manifiesta en el contenido relativo de agua, en el potencial de solutos de los tejidos y en el ajuste osmótico (Acevedo et al., citado por Ortiz et al., 2003).

Se utilizan criterios diferentes de resistencia a la sequía para especies cultivadas y no cultivadas. Para estas últimas, el concepto de resistencia a la sequía se refiere a la capacidad de la especie de sobrevivir a condiciones de déficit hídrico y mantener su presencia en un sitio determinado. Entre las especies cultivadas, se dice que un cultivar manifiesta tolerancia a la sequía cuando su rendimiento se ve menos afectado por el estrés que el de otro cultivar (Mazza et al., 1993).

2.3.2 Cambios a nivel del suelo bajo condiciones de déficit hídrico.

Se le adjudica al factor suelo un rol fundamental en la generación de un posible estrés por déficit hídrico. El suelo funciona como la reserva de agua que absorben las plantas, y por lo tanto las características físicas de ese suelo son relevantes. Condicionan

la cantidad de agua disponible en un volumen de suelo, y afectan la forma en que varía el potencial agua y la conductividad hidráulica a medida que un suelo húmedo va perdiendo agua. A medida que se seca un determinado volumen de suelo húmedo el aire ocupa gradualmente mayores proporciones de los vacíos existentes, y la interfase aire/agua/sólido que se manifestaba en los capilares de mayor diámetro se extiende a los capilares cada vez más finos. En consecuencia cae el potencial hídrico (Mazza et al., 1993).

Las precipitaciones son el aporte principal de agua, no obstante se producen pérdidas en el suelo que determinan el contenido de agua, tales como el escurrimiento durante la lluvia, la infiltración en profundidad hacia napas profundas, la transpiración de las plantas y la evapotranspiración (ambas determinadas por la demanda atmosférica) (Hoffman et al., 2001).

Por otra parte, no toda el agua retenida por el suelo entre sequedad y capacidad de campo puede ser utilizada por las plantas, ya que estas últimas sólo pueden extraer agua hasta cierto potencial agua. Este límite se denomina como el punto de marchites permanente que es de aproximadamente -1.5 MPa para muchas plantas cultivadas, aunque puede ser bastante inferior en algunas especies. La cantidad de agua no aprovechable por las plantas en un suelo que ha llegado al punto de marchites puede ser muy importante en un suelo arcilloso por ejemplo, puede alcanzar ese estado cuando todavía contiene las 2/3 partes del agua que contiene a capacidad de campo (Mazza et al., 1993).

La conductividad hidráulica del suelo no es una constante, sino que está en función del contenido hídrico del suelo y de la textura del suelo. Respecto a la textura del suelo, cerca de capacidad de campo, la conductividad del suelo es máxima para suelos arenosos, y disminuye progresivamente en suelos limosos y arcillosos, de acuerdo al tamaño promedio de los poros que caracteriza cada uno de estos suelos (Mazza et al., 1993).

A medida que un suelo se seca va cambiando su conductividad. En suelos arenosos, con poros grandes, se puede interrumpir fácilmente la continuidad de las películas de agua que rodean las partículas, disminuyendo bruscamente su conductividad. Por el contrario en suelos arcillosos, la existencia de una red de capilares muy finos determina que estas discontinuidades no resulten importantes hasta que se ha extraído cantidades mayores de agua. Gracias a ello, pueden tener conductividad superior a los suelos arenosos en un determinado rango de contenido volumétrico de agua (Mazza et al., 1993).

En la situación corriente donde las raíces de un cultivo van desecando un perfil, inicialmente húmedo, de arriba hacia abajo, el crecimiento continuado de las raíces que exploran zonas de mayor contenido hídrico del suelo constituye la determinante principal de la tasa de extracción de agua por parte del cultivo. La distribución de raíces en el perfil del suelo, tanto en peso como en densidad, muestra grandes variaciones durante el desarrollo de los cultivos. En general la mayor parte del crecimiento radicular de un cultivo anual se da antes de la floración, siendo escaso o nulo durante el crecimiento de los frutos (Mazza et al., 1993).

2.3.3 Generación del déficit hídrico en la planta

Por definición se puede decir que existe déficit hídrico en un tejido cuando su potencial agua (Ψ) se halla por debajo del que corresponde al agua pura. La magnitud de un déficit hídrico en una planta depende de la interacción entre el potencial del agua del suelo y del desajuste que puede existir en las evoluciones diarias de la absorción y transpiración del agua. (Mazza et al., 1993).

Como se generan estos déficits hídricos, con fines de comprensión agronómica lo explica Mazza et al., 1993, en un sistema simple: una planta creciendo en una maceta cuyo suelo se ha llevado a capacidad de campo y luego ha sido expuesto a condiciones naturales sin resuministro de agua, (condición similar a la utilizada en nuestro trabajo, y explicación válida para el tratamiento de déficit hídrico ver materiales y métodos). El autor explica el suceso cronológicamente: en la madrugada del primer día se puede esperar que $\Psi_{\text{suelo}} = \Psi_{\text{hoja}} = -0,03$ MPa. Después, al comienzo del día la luz incidente sobre las hojas provoca la apertura estomática y provee la energía necesaria para la evaporación del agua. La matriz porosa de las paredes del mesófilo, como así también los protoplastos incluidos, pierden agua y decae el Ψ_{hoja} . La interfase agua-aire se extiende hacia los poros de menor diámetro, disminuyendo el potencial mátrico del agua en la interfase. Este potencial mátrico se transmite como tensión por el agua del xilema, produciéndose en consecuencia la absorción de agua por la raíz. Las resistencias al movimiento de agua en el suelo y planta determinan un desajuste entre las cantidades absorbidas y transpiradas, produciéndose un déficit hídrico reflejado en el hecho que $\Psi_{\text{hoja}} < \Psi_{\text{suelo}}$. Esta diferencia se va acentuando durante la primera parte del día debido a la creciente demanda atmosférica. El bajo potencial de agua en la hoja se transmite, cada vez más amortiguado, al resto de la planta, de tal forma que $\Psi_{\text{hoja}} < \Psi_{\text{raíz}} < \Psi_{\text{suelo}}$. Después de promediar el día, decae la demanda atmosférica, y al declinar la tarde se produce el cierre progresivo de los estomas, disminuyendo por ambas causas la transpiración. El empinado gradiente de potencial de agua entre la hoja y el suelo hace que continúe la absorción a tasa elevada y superior al de la transpiración. Gracias a esta diferencia, se va recuperando el Ψ_{hoja} , y en algún momento durante la

noche se puede volver a la situación donde $\Psi_{\text{suelo}} = \Psi_{\text{raíz}} = \Psi_{\text{hoja}}$. Si no ocurre resuministro hídrico lógicamente el valor del potencial agua del suelo será menor al inicial, reflejando la extracción de agua producida durante el día. La marcha de los potenciales agua en los distintos puntos del sistema es similar, en términos generales durante los días subsiguientes, pero las diferencias de potencial entre suelo, raíz y hoja durante el día aumentan, y se retrasa progresivamente el momento en que se recupera la situación $\Psi_{\text{hoja}} = \Psi_{\text{suelo}}$ a la noche. El incremento de la resistencia del suelo a medida que decae el potencial es la determinante principal de estos cambios. El patrón arriba descrito se repite varias veces hasta que un día el nivel de desecamiento del suelo es tan importante que se produce un aumento de resistencia foliar, ya sea porque el nivel de ABA en xilema aumenta o el valor de Ψ_{hoja} cae por debajo del umbral (supuestamente -1,5 MPa), requerido para aumentar la resistencia foliar. La reducción de la transpiración que resulta tiene como consecuencia una disminución con respecto a lo observado en días anteriores, de las diferencias máximas entre Ψ_{hoja} y Ψ_{suelo} . A pesar de esta reducción en la transpiración el sistema sigue perdiendo agua, si bien a tasa reducida, el valor de Ψ_{suelo} continúa disminuyendo. De no existir un resuministro de agua, se puede llegar a la situación en que la planta permanece marchita todo el día, y ni siquiera recupera su turgencia durante la noche. El valor de Ψ_{hoja} en que la planta comienza a marchitarse varía con la especie, pero a los efectos del ejemplo se lo ha considerado como -1,5 MPa. El valor de Ψ_{suelo} en el que el Ψ_{agua} de la hoja ya ha decaído hasta que su potencial de turgencia es nulo (marchitez) y para el cual se cumple $\Psi_{\text{suelo}} = \Psi_{\text{raíz}} = \Psi_{\text{hoja}}$, se conoce como punto de marchitez permanente. El valor de Ψ_{suelo} para el que se alcanza el punto de marchitez permanente depende de la especie, habiéndose observado diferencias considerables en este sentido (existen plantas capaces de mantener su turgencia hasta valores de Ψ_{suelo} de -24 MPa, y el tomate puede llegar a estar turgente en un sustrato de potencial de agua = -4 MPa). El mínimo potencial osmótico en que se puede desarrollar las células de las plantas es la determinante fundamental del punto de marchitez característico de cada especie (Mazza et al., 1993).

La evolución de Ψ_{hoja} en el ejemplo considerado deja claro que el Ψ_{suelo} impone el nivel mínimo de déficit hídrico, ya que Ψ_{hoja} no puede exceder Ψ_{suelo} (salvo en la situación donde hay absorción de agua por la hoja en fase líquida o, más raro aún, en fase vapor) (Mazza et al., 1993).

Los términos déficit hídrico y estrés hídrico se usan generalmente indistintamente. Si bien es claro que el término estrés hídrico es amplio y comprende ambos fenómenos déficit y exceso hídrico, se puede restringir el uso de estrés hídrico a aquellas situaciones en que algún proceso fisiológico se resiente por reducción del potencial agua, pero en la práctica esta pauta no resulta del todo útil ya que hay procesos fisiológicos que son restringidos por potenciales relativamente altos: -0,2 MPa en el caso

de elongación celular. Distintos procesos fisiológicos comienzan a afectarse con grados de estrés diferentes, siendo la expansión de las hojas, por ejemplo bastante más sensible que el cierre estomático y éste, a su vez que la muerte foliar (Mazza et al., 1993).

2.3.4 Respuesta vegetal al déficit hídrico

El estrés hídrico puede llegar a afectar negativamente al conjunto de las funciones fisiológicas de la planta, como fotosíntesis, respiración y reacciones metabólicas diversas, además de repercutir en variaciones anatómicas sobre el crecimiento, reproducción y desarrollo del fruto y/o semilla. En términos agronómicos estos efectos se traducen en bajas de rendimiento cuantitativo y/o cualitativo (Israelsen y Hansen, citados por San Martín y Acevedo, 2001).

Como respuesta al déficit hídrico la planta comienza a producir una serie de mecanismos para tratar de contrarrestar la situación y poder sobrevivir al estrés resultante. Algunos mecanismos de respuesta encontrados en la bibliografía son: el desarrollo radicular en busca de agua en el suelo, el ajuste osmótico, las variaciones en la conductancia estomática, la regulación del contenido agua, la variación en la eficiencia de transpiración (Mazza et al., 1993), la producción de radicales libres y etileno (Bartoli et al., 1996, Puebla et al., 1996), y la presencia de las dehidrinas y acuaporinas (que afectan la permeabilidad de la membrana) (López et al., 2002) entre otros mecanismos.

2.3.5 Cambios a nivel del crecimiento y desarrollo, en respuesta al déficit hídrico

El déficit hídrico provoca en la planta un estrés, que se ve reflejado en un menor crecimiento celular, una menor área foliar, una reducción de la fotosíntesis, una menor producción de biomasa, obteniendo como consecuencia un menor rendimiento de los cultivos (Acevedo et al., citados por Acevedo et al., 2005).

Es conocido que el déficit hídrico disminuye el peso de planta, Dicking y Wright (2007) en Reino Unido, reporta diferencias significativas en el peso seco de los tallos y la duración de área foliar cuando el déficit hídrico se impuso a floración, y Neira (2004) reporta que la materia seca total se redujo un 32,6% en el tratamiento seco, siendo la materia seca radicular más afectada reduciéndose en 36.5%, mientras que la materia seca aérea se redujo 31.7% en el tratamiento seco.

En cuanto al desarrollo, el efecto del déficit hídrico sobre el largo del ciclo es contradictorio según la bibliografía. De acuerdo con Magrín, citado por Abbate y Cantareto (2007) la fecha de anthesis se adelantaría con un estrés hídrico moderado y se

retrasaría con un estrés más severo, pudiendo modificarse el día en que finaliza el período de crecimiento de espiga (PCE). Sin embargo Abbate et al., citados por Abbate y Cantareto (2007) no encontraron que la duración del PCE se afecte de manera importante por sequía (diferencia entre -2 y 1 día, $n=5$).

En referencia al largo del ciclo y la relación con el rendimiento en grano, se ha obtenido cultivares tolerantes a la sequía por el hecho que han logrado ajustar el ciclo de los cultivos al patrón de disponibilidad hídrica de cada zona (Mazza et al., 1993). Concuenda Richards et al. (2001) quien manifiesta que solo dos características han tenido mayor impacto en mejorar rendimientos: el periodo de floración y el peso de planta. La manipulación genética del periodo de floración ha tenido un importante ajuste a la duración del periodo de crecimiento vegetativo, crecimiento reproductivo y llenado de grano en relación al aporte de agua, al periodo de heladas y a la demanda evaporativa.

Por ejemplo en clima mediterráneo donde el periodo de déficit ocurre progresivamente y acentuándose hacia el final del ciclo, la floración temprana constituye un mecanismo de escape a la sequía, lo que significa que genotipos con fecha de floración temprana sufrirán en menor medida los efectos del estrés hídrico tardío (Ortiz et al., 2003).

En conclusión el efecto del largo de ciclo sobre el rendimiento bajo estrés hídrico dependerá de las condiciones y la ubicación del estrés en el ciclo. En condiciones de déficit hídrico progresivo que se acentúan al final del ciclo típico de clima mediterráneo los cultivares de ciclo corto se ven favorecidos por un escape al estrés. Mientras que en ambientes en el que el estrés ocurra temprano en el ciclo los cultivares de ciclo largo podrían presentar ventajas frente a los cultivares de ciclo corto debido a un mayor periodo de recuperación.

2.3.6 Efecto del déficit hídrico sobre el rendimiento y sus componentes.

A continuación se presentan diferentes resultados del efecto del déficit hídrico sobre el rendimiento y sus componentes. Las reducciones encontradas y los componentes afectados dependerán del estado fenológico del cultivo y duración del estrés.

Solís (2002) indujo a un déficit hídrico cuando el cultivo se encontraba en la fase de crecimiento de la espiga. Con una reducción de 80 mm obtuvo una disminución del 23 % en rendimiento (7045 kg/ha vs 5540 kg/ha), lo que significa 18.8 kg de grano por cada milímetro de déficit. El componente más afectado fue el número de granos. m^2 (-18.8%) explicado por la reducción del número de espigas. m^2 . Coincidentemente

Hochman, citado por Solís (2002) señala que el componente número de granos.m² disminuye sensiblemente cuando el estrés hídrico ocurre durante la fase de rápido crecimiento de la espiga, que es el período comprendido entre la aparición de la penúltima hoja y 10 días después de antesis.

Luego del comienzo de la elongación del tallo se inicia el crecimiento de la espiga, siendo este uno de los procesos más críticos en la definición del rendimiento y, particularmente, del número de granos por espiga. Debido a que el tallo y la espiga crecen al mismo tiempo durante la última etapa de la encañazón, la competencia por recursos entre ambos órganos es un aspecto crucial para el crecimiento de la espiga, ya que es el órgano de mayor importancia en términos de rendimiento. Durante esta etapa, una mayor partición de asimilados hacia las espigas, se traducirá en un mayor número de granos al momento de la cosecha. En términos generales, el número de flores que se producen dentro de cada espiguilla en trigo no es una limitante, ya que en la mayoría de los cultivares, y para las diferentes condiciones del ambiente, se inician entre 9-10 primordios de flores. Sin embargo, sólo sobreviven entre 3-4 flores al momento de la floración. Así, si se compara el número de flores fértiles respecto del total iniciadas es posible observar que entre 60-70 % de las flores iniciadas mueren. La magnitud de dicha mortandad depende fundamentalmente de los recursos que se particionen hacia la espiga durante la última etapa de encañazón. Es por esto que un estrés hídrico en esta etapa afectaría en forma importante los componentes que determinan el rendimiento (Miralles, 2002).

En relación a los granos.espiga⁻¹, Solís (2002) no encontró diferencias estadísticas entre niveles hídricos, a diferencia de los resultados de Oosterhuis y Cartwright, citado por Solís (2002) quien encontró que en condiciones de déficit hídrico en invernadero la disminución de los granos.espiga⁻¹ fue causada por un aumento del aborto floral en los extremos de las espigas.

Giunta et al., Zhong-huand Rajaram, citados por Karam et al. (2009) encontraron que el número de granos.espiga⁻¹ y el número de espigas.m² fueron los componentes más sensibles a la sequía, tras al ver impuesto el déficit durante todo el ciclo del cultivo, mientras que el peso de grano permanece relativamente estable debido a la alta translocación de asimilados acumulados durante el período pre antesis.

El peso de los granos es el último componente del rendimiento en ser determinado y se correlaciona en forma negativa con el número de granos al producirse efectos compensatorios entre ambos (Fischer, citado por Solís, 2002). Solís (2002) para el peso de grano no encontró diferencia significativa entre niveles hídricos y determinó que un 83 % de la varianza fue causada por el factor genotipo, cuyo efecto fue

significativo, esto lo atribuye a que el menor número de espigas y por lo tanto de granos.m² no causó una disminución en la disponibilidad de fotoasimilados para cada grano, por lo que no disminuyó su peso individual. Hochman y Kobata et al., citados por Solís (2002) afirman que el déficit hídrico durante el periodo de llenado de grano en trigo reduce el peso de los granos.

Giunta et al. (2003) señalan reducciones significativas de rendimiento en el orden de 25, 54 y 87 % para 3 niveles de déficits hídricos, bajo, intermedio y severo respectivamente, cuando el estrés se impuso durante todo el ciclo. Para el caso del tratamiento severo hubo una reducción del 60 % de espiguillas fértiles y una reducción del 48% en el número de granos por espiguilla. Para el tratamiento intermedio se explicó por un menor peso de grano.

Dickin y Wright (2007) para condiciones de déficit hídrico característico del clima mediterráneo (a partir de antesis), señalan pérdidas relativas del orden de 53% y 17% para experimentos realizados en el 2002 y 2003 respectivamente.

El déficit hídrico en antesis en simulaciones desarrolladas por Amir y Sinclair (2003) han tenido un efecto negativo en el rendimiento en grano, debido a que antesis coincide con el periodo de desarrollo del cultivo que requiere mayores cantidades de agua. En concordancia, Solís (2002) señala que el periodo de floración es muy sensible al déficit de agua, pues afecta la producción de polen y la fertilización.

El rendimiento bajo déficit hídrico puede expresarse por el rendimiento potencial del genotipo, su fecha de floración (capacidad de escape) y un rendimiento residual o respuesta del genotipo al estrés hídrico (DRI). El índice de respuesta al estrés hídrico (DRI), diseñado para entregar una estimación de la respuesta genotípica al estrés hídrico una vez descartados los efectos de la fecha de floración y del rendimiento potencial, se calcula utilizando la siguiente ecuación:

$$Y_s = a + bY + cFL + DRI + e$$

Donde Y_s corresponde al rendimiento bajo condiciones de estrés; Y al rendimiento potencial; FL a los días de emergencia a antesis y e al error experimental. El DRI ha sido mencionado como un posible criterio para seleccionar genotipos resistentes a sequía o bien caracteres fisiológicos asociados a la resistencia que puedan ser manipulados como caracteres genéticos independientes y se podría usar para evaluar los efectos de caracteres morfológicos y fisiológicos específicos sobre la respuesta al estrés hídrico (Bidingier et al., citados por Solís, 2002). Solís (2002) luego de calcular el DRI para 20 genotipos, indicó que hubo genotipos tolerantes, susceptibles y aquellos que no

tuvieron una respuesta específica al déficit hídrico. Señala además que el rendimiento y DRI, se asociaron ($R^2 = 0,80$) solo para el nivel hídrico deficitario NH2 (80 mm menos en etapa de crecimiento de espiga), donde las correlaciones indican que bajo condiciones de estrés hídrico algunos componentes del rendimiento fueron más adecuados que otros para predecir el rendimiento en grano, tal es el caso de los granos.m² y de los granos.espiga⁻¹. Además cuantificó que el rendimiento bajo estrés hídrico se explicó en un 47 % por el DRI y 37 % por el rendimiento potencial. No existiendo aporte de la fecha de floración, esperable al haber utilizado genotipos con similar fecha de floración.

De 20 genotipos evaluados, el cultivar Parula fue el que tuvo mayor resistencia a sequía con un valor de DRI de 2,45. El rendimiento en grano de este genotipo tuvo un 2,3% de diferencia entre niveles hídricos. El genotipo más sensible al estrés hídrico fue W 3918 A/JUP con un valor de DRI de -3,53 y aproximadamente un 43% de diferencia en rendimiento entre niveles hídricos. El índice de respuesta al estrés hídrico (DRI) se asocio con el rendimiento y sus componentes sólo en el tratamiento de déficit hídrico. El coeficiente de correlación entre DRI y rendimiento fue elevado 0.88 ($P < 0,001$), para biomas $r = 0.456$ ($P < 0,1$), Índice de cosecha $r = 0.436$ ($P < 0,1$), para Granos.m² $r = 0,696$ ($P < 0,01$) y para Granos.espiga⁻¹ $r = 0,5657$ ($P < 0,01$) (Solís, 2002).

Foulkes et al. (2007) trabajaron con híbridos de trigo (R-Sp y B-So) sometidos a déficit hídrico (desde emergencia de espigas a llenado de grano durante 50 días). El tratamiento redujo el número de granos por espiga y el peso individual de grano, pero el número de espigas por metro cuadrado se mantuvo constante. El año siguiente, donde el estrés por déficit hídrico se dio antes (emergencia de hoja bandera), se redujo el número de espigas por metro cuadrado y el peso individual de grano, pero no fue afectado el número de granos por espiga (Foulkes et al., 2007).

El tratamiento redujo el rendimiento en 2,19 tt.ha⁻¹ (26%) en la población B_So y 2,41 tt.ha⁻¹ (26%) en la población R_Sp. Estas pérdidas de rendimiento son típicas en el final de la estación de crecimiento en trigo de invierno en el Reino Unido. En ambas poblaciones, las líneas de mayor rendimiento bajo riego tienden a perder más rendimiento bajo déficit hídrico pero aún mantienen los más altos rendimientos. Esto es consistente con otras investigaciones desarrolladas bajo las mismas condiciones de déficit hídrico en Israel (Blum, citado por Foulkes et al., 2007) y México (Fischer y Maurer, citado por Foulkes et al., 2007). El punto de inflexión en el cual se reporta una correlación negativa entre rendimiento potencial y rendimiento bajo sequía ocurre cuando los rendimientos bajo sequía están en la región de 2 tt.ha⁻¹. Es el caso de déficit muy severo. En esto concuerda Blum, citado por Foulkes et al. (2007).

Hoffman et al. (2008) realizaron una evaluación para comparar el comportamiento de distintos cultivares de cebada cervecera frente al estrés hídrico (anegamiento y déficit) durante la etapa de encañado. Para un estrés de 8 días, a partir de Z 31-32. En promedio para todos los cultivares evaluados, existió un mayor efecto en la depresión del rendimiento por planta para el exceso hídrico -30% (1.29g por planta), mientras el estrés hídrico por déficit, redujo el rendimiento por planta en un 18 % (1.55 g de rendimiento por planta).

Existió un efecto significativo del estrés hídrico sobre el componente número de granos por planta, esta reducción fue explicada por una caída en el número de espigas (-21% para exceso hídrico y -10% para déficit hídrico), no encontrándose efecto sobre el peso de grano (PG). Coincidentemente con los resultados obtenidos por Hoffman y Viega, citados por Hoffman et al. (2008) en cuanto al componente que es afectado es el que estaría siendo determinado en el período de estrés aplicado. No se encontraron diferencias significativas en los componentes número de granos por espigas y peso de grano. Para este trabajo se consideró que el número de macollos a Z 31 (antes de inicio de los tratamientos) eran iguales, por lo tanto la reducción en las espigas fue consecuencia del incremento en la tasa de mortalidad de macollos. Resultando en una disminución en la fertilidad final de tallos a cosecha de 68, 86 y 78 % para anegado, normal y seco, respectivamente (Hoffman et al., 2008).

Peréz et al. (2009) evaluaron y caracterizaron el efecto de un déficit progresivo de agua implementado a partir de 50% de antesis y hasta madurez fisiológica en cinco cultivares de trigo sembrados en el Uruguay. Encontrando una reducción por efecto del tratamiento hídrico del 14,4 % en el rendimiento para el promedio de las variedades. Explicado principalmente por un efecto significativo en el peso de grano.

A continuación se presenta un cuadro como resumen de los resultados de experimentos que estudiaron el efecto del déficit hídrico en trigo y cebada.

Cuadro 1. Síntesis de resultados de trabajos que estudiaron el efecto del déficit hídrico sobre el rendimiento y sus componentes en trigo y cebada.

Lugar	Autor	Especie	Momento en el ciclo en que se dio el estrés	Reducción rendimiento	Componente más afectado
Chile	Solís (2002)	Trigo	Periodo crecimiento de espigas- final del ciclo	23%	Nº de granos.m ²
Chile	Neira (2004)	Trigo	Todo el ciclo	32%(2000) 50%(2001)	Nº de espigas.m ²
Chile-México	Acevedo et al. (2005)	Trigo	Todo el ciclo	22-40 %	Nº de granos.m ²
Chile	Ortiz et al. (2003)	Trigo	Todo el ciclo	50%	Nº de granos.m ²
Italia	Guinta (1993)	Trigo	Todo el ciclo (3 intensidades)	25-54-87%	Nº espigas.m ²
Reino Unido	Dickin y Wright (2006)	Trigo	Floración	17 % (2002) 53 % (2003)	Nº de granos. espiga
Inglaterra	Foulkes et al. (2007)	Trigo	Espigazón – Llenado de grano	26%	Nº granos y Peso de grano
Uruguay	Hoffman et al. (2007).	Cebada	Encañado durante 8 días	18%	Nº de espigas.m ²
Uruguay	Pérez et al. (2009)	Trigo	50 % floración - madurez fisiológica	14,4 %	Peso de grano

En resumen el cuadro indica magnitudes variables de pérdidas de rendimiento por déficit hídrico, que oscilan entre 14,4 y 87 %. Estos valores están en correspondencia según duración, momento e intensidad de estrés. En sequías prolongadas y severas se registran las mayores pérdidas, mientras que déficit cortos e impuestos al final del ciclo registran las menores pérdidas. Sin embargo con un déficit impuesto en un periodo puntual como antes, el rendimiento se ve reducido a la mitad. El momento de estrés en el ciclo de los cultivos utilizada en los diferentes trabajos corresponde a la problemática de ocurrencia del estrés de cada país. La mayoría de los trabajos encontrados se realizan con el cultivo de trigo, evidenciando la sensibilidad de la especie en oposición con el cultivo de cebada.

2.3.7 Efecto del déficit hídrico en diferentes estadios.

Todo déficit hídrico produce una reducción de los rendimientos, sin embargo, todos los cultivos tienen períodos críticos en los cuales son más sensibles a los efectos de la sequía. Estos son estados fenológicos en donde el efecto de un estrés hídrico es mayor, debido a que son etapas con un activo crecimiento y división celular, las que generan en un breve período de tiempo, grandes cambios de tamaño en algún componente de producción de la planta. La utilidad de conocer el o los períodos críticos de un cultivo radica en que se puede administrar el recurso hídrico en períodos de escasez, asignando el agua de acuerdo al estado fenológico, de manera de minimizar los daños en la producción y o para aumentar la eficiencia del uso del agua (Jara y Valenzuela, citados por San Martín y Acevedo, 2001).

El efecto del déficit hídrico depende del periodo de desarrollo en que ocurra. Las etapas de crecimiento más sensitivas al déficit hídrico con respecto al rendimiento de grano son la etapa de elongación de tallos, seguido por antesis y llenado de grano (Blum y Pnuel, Shpiller y Blum, García del Moral et al., citados por Karam et al., 2009). El déficit hídrico alrededor de antesis puede generar una pérdida en el rendimiento mediante la reducción del número de espigas y espiguillas afectando la fertilidad y sobrevivencia de las espiguillas (Giunta et al., 2003), mientras que el periodo de déficit durante el llenado de grano reduce el peso de grano (Royo et al., citados por Karam et al., 2009).

Actualmente no hay experimentos que evalúen la sensibilidad varietal sometida a estrés hídrico en diferentes estadios fenológicos. Esta afirmación está respaldada por Setter (2009) quien en comunicación personal aseguró la inexistencia de trabajos en dicha temática.¹

2.3.8 Diferencias varietales bajo condiciones de déficit hídrico.

Además de las diferencias entre cultivares, es conocido en la literatura que la cebada posee mayor tolerancia al estrés por déficit hídrico que el trigo. Las pérdidas potenciales registradas en el cultivo de cebada son menores. La intensidad del déficit hídrico que puede ser tolerado varía según la especie. Cuando se produce la deshidratación de un tejido, se produce una reducción del potencial osmótico (Ψ_o) al concentrarse los solutos celulares. Existen especies o cultivares que tienen la capacidad de disminuir aún más el Ψ_o , aumentando la concentración interna de solutos debido a un aumento neto en la cantidad de solutos celulares (Richards et al., 2001).

¹Setter, Tim. 2009. Com. Personal

Las diferencias entre trigo y cebada frente al déficit hídrico podrían estar explicadas por diferencias en el ajuste osmótico (Ludlow y Muchow, citados por Neira, 2004).

En la bibliografía revisada no se han encontrado trabajos que comparen el comportamiento entre trigo y cebada bajo las mismas condiciones experimentales frente al déficit hídrico.

Es abundante en la literatura consultada acerca de la variación de rendimiento registrada entre diferentes cultivares cuando estas son expuestas a condiciones de déficit hídrico (Solís 2002, Acevedo et al. 2005, Neira 2004, Mardeh et al. 2006, Hoffman et al. 2008). En el siguiente cuadro se presenta un resumen de algunos trabajos donde se estudió la respuesta diferencial de cultivares frente al déficit hídrico.

Cuadro 2. Resumen de resultados que reportan respuesta diferencial de variedades bajo déficit hídrico.

Autor	Especie	Momento en que se da el estrés	Nº de genotipos evaluados	Reducciones máximas y mínimas de cultivares bajo déficit hídrico respecto al normal	Diferencias máximas en rendimiento entre cultivares bajo estrés
Solís (2002)	Trigo	Periodo de crecimiento de espigas-final del ciclo	20	- 43 % - 2 %	38%
Neira (2004)	Trigo	Todo el ciclo	20	-58.5% - 11%	65 %
Hoffman et al. (2008)	Cebada	8 días durante el encañado	8	-36% -6%	36 %

El cuadro indica que frente a una misma condición de estrés, la respuesta estuvo fuertemente condicionada por el cultivar. Las magnitudes de las pérdidas en rendimiento entre cultivares son muy variables lo que evidencia la importancia de conocer el comportamiento del cultivar frente al estrés.

La performance relativa del rendimiento de diferentes genotipos en ambientes secos y ambientes más favorables parece ser un punto de inicio en la identificación de características relacionadas con la tolerancia al déficit hídrico y la selección de genotipos para su uso en ambientes secos (Clarke et al., citados por Mardeh et al., 2006).

No obstante es necesario tener en cuenta la performance en términos absolutos frente al estrés ya que una alta caída del rendimiento en porcentaje no indica que ese genotipo sea el que rinda menos frente a condiciones de déficit hídrico.

Al respecto Solís (2002) reportó que el genotipo menos sensible tuvo el mayor rendimiento en condiciones óptimas (9.721 Kg. ha⁻¹) y también en condiciones limitadas de agua (6.740 Kg. ha⁻¹) pese a que tuvo una reducción de 30.6% y equivalente a 37.2 kg de rendimiento en grano por cada milímetro impuesto por déficit. Foulkes et al. (2007), también señala que genotipos con el mayor rendimiento potencial perdieron mayor rendimiento bajo sequía. Pero a la vez existieron algunas interacciones donde las líneas con el mayor potencial de rendimiento mantenían los mayores rendimientos bajo sequía.

2.3.10 Indicadores de estrés por déficit hídrico

Existen diversas metodologías para cuantificar el estado hídrico de los cultivos, entre ellas el Crop Water Stress Index (CWSI) o índice de estrés hídrico del cultivo (CEHI), propuesto por Idso et al., citados por San Martín y Acevedo (2001). Diversos estudios realizados en los años 80, determinaron que la temperatura de la planta, específicamente la temperatura de la hoja, es un buen parámetro para determinar el estado hídrico de la planta, y de esta manera, su necesidad de riego el cual se basa principalmente, en la asociación diferencial de la temperatura entre la hoja y el aire, incluyendo la variabilidad ambiental, debida al déficit de presión de vapor (dpv). Con el desarrollo de los termómetros infrarrojos portátiles la tarea de medir la temperatura de la canopia se ha hecho mucho más fácil, impulsando a su vez la utilización del CEHI.

El CEHI, ha demostrado ser de gran precisión y practicidad en varias especies. Para la obtención del CEHI es necesario contar con dos funciones; la primera relaciona el diferencial de temperatura foliar y del aire (Tf-Ta) con el déficit de presión de vapor (Dpv) en un cultivo de máxima evapotranspiración; la segunda establece que en un cultivo totalmente estresado, TF-Ta es independiente del Dpv y solo función de la temperatura del aire. Dichas funciones son especie dependiente aunque algunos cultivos podrían compartirlas. El CEHI se calcula según la siguiente formula (Idso et al., citados por Maddonni y Carcova 1996).

$$\text{CEHI} = \frac{(T_f - T_a) - (T_{fns} - T_a)}{(T_{fs} - T_a) - (T_{fns} - T_a)}$$

Siendo Tfs: temperatura foliar, Ta: temperatura del aire Tfns: temperatura foliar de un cultivo no estresado y Tfs: Temperatura foliar de un cultivo totalmente estresado. Este índice fue validado por Maddonni y Carcova (1996) para maíces híbridos en Argentina.

En el trabajo desarrollado por Foulkes et al. (2007) en Reino Unido se evaluaron la contribución de parámetros fisiológicos y fenotípicos al rendimiento en cultivares de trigo sometidos a déficit hídrico. La característica genética que mostró la más clara correlación con el mantenimiento del rendimiento de trigo bajo sequía fue la duración de hoja bandera, utilizando como indicador el porcentaje de área verde de hoja bandera (%AVHB). Existió una correlación fenotípica entre %AVHB en Z6.1 + 35 días y la pérdida de rendimiento ($r = -0,33$; $p < 0,09$) y el rendimiento relativo ($R_{\text{sequía}}/R_{\text{potencial}}$) bajo déficit hídrico entre los híbridos ($r = 0,69$; $p < 0,001$).

Los resultados presentados por Foulkes et al. (2007) mostraron que la correlación entre %AVHB en 2001 y en 2002 con el rendimiento fue significativo bajo riego y déficit hídrico, siendo ($r = 0,90$; $p < 0,001$) y ($r = 0,85$; $p < 0,001$) respectivamente. El autor sugiere una moderada heredabilidad para esta característica.

Los parámetros hídricos foliares como potencial de solutos (ψ_s), CRA (Contenido relativo de agua) y AO (ajuste osmótico) permiten caracterizar la respuesta de las plantas frente al estrés hídrico e identificar aquellos genotipos mejor adaptados. Sin embargo estos parámetros presentan una gran influencia del medioambiente lo que dificulta su análisis (Ortiz et al., 2003). En este trabajo los parámetros hídricos foliares CRA, ψ_{sh} y AO no estuvieron correlacionados con el rendimiento bajo estrés hídrico. La pendiente de ψ_{sh} se correlacionó negativamente con el rendimiento, lo que indica que el AO permite a la planta sobrevivir al estrés pero no tener mayor rendimiento.

Al igual que en el trabajo realizado por Ortiz et al. (2003), Solís (2002) estudió la contribución de parámetros fisiológicos al rendimiento en 20 genotipos de trigo. Encontrando que la conductancia estomática, el contenido de cenizas, la diferencia de temperatura entre canopia – aire y el ajuste osmótico no contribuyeron al rendimiento bajo estrés, ni tuvieron influencia en el rendimiento residual o respuesta del genotipo al estrés hídrico (DRI).

Hoffman et al. (2008) realizaron una evaluación para comparar el comportamiento de distintos cultivares de cebada cervecera frente al estrés hídrico (anegamiento y déficit) en la etapa de encañado durante 8 días, a partir de Z 31-32.

Al final del período de estrés (después de 8 días de iniciados los mismos), fueron evaluados tres indicadores contruidos a partir de los síntomas visibles en las distintas parcelas (Hoffman et al., 2008).

- Clorosis foliar basal, en escala de 1 a 5 (1 sin clorosis y 5 amarillamiento total de las hojas).

- Turgencia foliar, en escala de 1 a 5 (1, hojas totalmente turgentes y 5 ausencia de turgencia en todas las hojas).
- Índice de verde, medido a través de cartilla Leaf Color Chart de IRRI en escala de 2 a 5) (2 verde claro y 5 verde oscuro).

Los tratamientos por estrés hídrico se vieron reflejados en los tres índices seleccionados, el efecto cultivar para índice verde y turgencia foliar, y la interacción (objeto del estudio), solo mostró efecto a nivel de cambios en el índice de amarillamiento de las hojas basales (Hoffman et al., 2008).

En promedio, tanto el déficit como el exceso hídrico, incrementaron los niveles de clorosis foliar basal, la falta de turgencia foliar y disminuyeron el índice de verde. Sin embargo la interacción (que solo fue significativa a nivel de clorosis foliar basal), no estuvo asociada con el cambio a nivel de rendimiento por planta de cada cultivar (Hoffman et al., 2008).

En resumen se pueden encontrar diferentes indicadores que cuantifiquen el estado de estrés de una planta provocado por déficit hídrico, como pueden ser la temperatura de la hoja, el contenido relativo de agua (CRA), el ajuste osmótico (AO), el potencial de solutos (ψ_{sh}), la duración de la hoja bandera, nivel de turgencia, clorosis foliar basal e índice verde entre otros. Estos parámetros indican cuando la planta se encuentra estresada, la problemática estaría en qué medida estos indicadores se correlacionan con el rendimiento final de los cultivos. En este sentido el rendimiento final estaría asociado a otros factores como el período y condiciones de recuperación.

2.4 EXCESO HÍDRICO

2.4.1 Introducción

El anegamiento ha demostrado limitar los rendimientos de trigo en muchas regiones del mundo; se estima que un área alrededor de 10 millones de hectáreas sufre problemas de exceso hídrico en distintos países (Sayre et al., citados por Samad et al., 2001).

El problema del anegamiento a nivel mundial puede ocurrir por la combinación de sistemas de producción; drenaje del suelo; topografía y régimen de precipitaciones. En este sentido el anegamiento puede ocurrir por precipitaciones intensas y prolongadas, asociadas a suelos de bajos drenajes, regiones bajas asociadas a sistemas de riego para arroz, por infiltraciones de canales de riego, anegamiento ocasionado por afloraciones de aguas freáticas y desbordamientos de cursos de agua (Hoffman et al., 2001).

En regiones bajo riego, el mayor problema parece ser la falta de adecuados sistemas de drenaje. Los mayores ejemplos se dan en el subcontinente indio, ciertas regiones de China y en el delta del Río Nilo en Egipto. En el norte de India, 2,5 millones de hectáreas de trigo son afectadas por anegamientos intermitentes (Sharma y Swarup, citados por Samad et al., 2001).

El anegamiento limita los rendimientos de trigo y cebada en Australia debido a las crecientes (Grieve et al., McDonald y Gardner, Meyer y Barrs, citados por Samad et al., 2001). Áreas productoras en Egipto, Sudan y Nigeria también sufren regularmente por anegamiento. En parte de África y América Latina, abundantes periodos de precipitaciones combinado con suelos altamente diferenciados produce anegamientos que limitan la producción de trigo (Samad et al., 2001).

En Uruguay el balance de agua en el suelo determina un periodo de déficit en verano seguido de uno de recarga de agua en el suelo durante el invierno. Dado que se carece de una estación seca definida y en promedio llueve todo el año, la mayor determinante del contenido hídrico del suelo es la evapotranspiración dependiente de la demanda atmosférica, que al ser mínima durante los meses de invierno permite una recarga del contenido hídrico en esta época. Bajo estas condiciones, en las que normalmente transcurre la etapa vegetativa y parte importante de la etapa reproductiva de los cultivos de invierno, pueden ocurrir periodos de anegamiento de lo que se espera efectos negativos a nivel de la generación y concreción del potencial de rendimiento (Hoffman et al., 2001).

El anegamiento ocurre cuando el suelo está totalmente saturado, y el agua reemplaza el aire en los espacios porosos del suelo. En esas condiciones existe una falta de oxígeno en el suelo, restringiendo la respiración aeróbica a las raíces y otros organismos vivos (Samad et al., 2001).

2.4.2 Efecto del exceso hídrico sobre la concentración de oxígeno en el suelo.

Mediciones de la intensidad de anegamiento relacionan los cambios químicos que están asociados con la oxidación y la reducción del suelo. Sin embargo, con el tiempo bajo anegamiento el suelo gradualmente pierde parte del oxígeno, y se incrementan las concentraciones de otros gases, ciertos microelementos se reducen e incrementan en concentración en la solución del suelo, y ciertas fitotoxinas se acumulan (Samad et al., 2001).

El efecto primario del anegamiento del suelo sobre las plantas es reducir o impedir el intercambio gaseoso entre la planta y el suelo, dada la mayor resistencia a la difusión del oxígeno y del dióxido de carbono en el agua respecto al aire (Pardos, 2004).

Las concentraciones de gases de la solución del suelo es el primer cambio químico que ocurre durante el anegamiento debido a que la difusión de gases es 10000 veces más lenta en el agua que en el aire (Armstrong, citado por Setter y Waters, 2003). Gases que son consumidos como el O_2 son rápidamente reducidos, mientras que gases que son producidos, como el CO_2 y el etileno, son rápidamente acumulados. Cuando un suelo es anegado, la tasa de reducción del O_2 es dependiente de varios factores, incluidos la tasa de respiración de las raíces de las plantas y los microorganismos, la solubilidad de CO_2 en el agua, y la tasa de difusión de O_2 a través del suelo (Trought y Drew, citados por Setter y Waters, 2003).

En promedio, para las condiciones de Uruguay, con 30 a 50 días de suelos mojados y para suelos de drenajes moderados, es probable que se generen situaciones de reducido contenido de oxígeno en el suelo. Para estas condiciones el manejo del cultivo determina el nivel de riesgo (Hoffman et al., 2001).

La capacidad de aire de un suelo (volumen del suelo ocupada por aire) y la conductividad de agua del horizonte problema, determinan el riesgo potencial en un suelo al verse en condiciones de anaerobiosis. Los valores críticos son del 10% y 0,6 mm/h de capacidad de aire y conductividad hidráulica respectivamente (Gardener et al., citados por Hoffman et al., 2001). Duran y Kaplan, Garcia y Kaplan, citados por Hoffman et al. (2001) muestran que la capacidad de aire para suelos diferenciados del Uruguay, están por debajo de estos límites e indican que es factible por tanto que para gran parte del área agrícola del litoral uruguayo se den situaciones de anegamiento frente a condiciones de exceso de lluvias.

La limitación de oxígeno origina numerosos cambios físicos, químicos y biológicos en el suelo, entre los que cabe destacar: la producción de sustancias tóxicas (ácidos orgánicos, hidrocarburos gaseosos por ejemplo metano, dióxido de carbono y sulfuros), así como de etileno; y la pérdida de compuestos solubles de nitrógeno y desequilibrios en otros nutrientes debido a la actividad anaeróbica microbiana (Walker, citado por Pardos, 2004).

De las medidas de oxígeno, del poder redox del suelo y del flujo de oxígeno resalta que la concentración de oxígeno del suelo es una de las medidas más usadas para monitorear el estado de oxigenación durante un corto plazo o los días después del

anegamiento. Las medidas redox del suelo son necesarias para caracterizar mayores reducciones de oxigenación del suelo (Samad et al., 2001).

El oxígeno disponible en el suelo anegado se agota con rapidez, pudiendo variar desde pocas horas a días, dependiendo de la temperatura entre otros factores. En la medida que el suelo se va anegando, los espacios aéreos son desplazados por agua, aunque el oxígeno se mantiene en el suelo disuelto en el agua o atrapados en microporos siendo rápidamente utilizado por la aspiración de las raíces y microorganismos del suelo (Christiansen y Lewis, citados por Hoffman et al., 2001).

Las condiciones que se pueden generar por efecto del exceso hídrico se traducen en distintos grados de disponibilidad de O_2 en el suelo, lo que genera o bien condiciones de hipoxia (bajo contenido de O_2 1-5 kPa) o de anoxia (anaerobiosis <1kPa) (Larcher, citado por Hoffman et al., 2001).

El estrés tiene lugar al generarse además de la falta de oxígeno poco soluble y difusible en el agua (hipoxia e incluso anoxia), por exceso de CO_2 y sobreproducción de etileno a nivel radicular. Sustancias tóxicas como etanol, acetaldehído y compuestos cianógenos son también consecuencia del anegamiento (Pardos, 2004).

2.4.3 Cambios químicos del suelo en condiciones de exceso hídrico

Las propiedades químicas del suelo cambian cuando las condiciones anaeróbicas persisten por muchos días, incrementando la disponibilidad de algunos elementos mientras que decrece la de otros. La transpiración de las plantas es afectada hasta que las raíces de trigo se recuperen (cuando las condiciones aeróbicas del suelo vuelvan) o se adapten a las condiciones anaeróbicas. No obstante, un anegamiento prolongado resultará en la muerte de las raíces. El anegamiento también limita la extracción de nutrientes por la planta debido a la reducción de la transpiración y la disminución de las funciones de las raíces (Samad et al., 2001).

A continuación se presenta la figura que muestra diferentes cambios químicos en el suelo durante el anegamiento en función del tiempo en diferentes condiciones de suelo y temperatura.

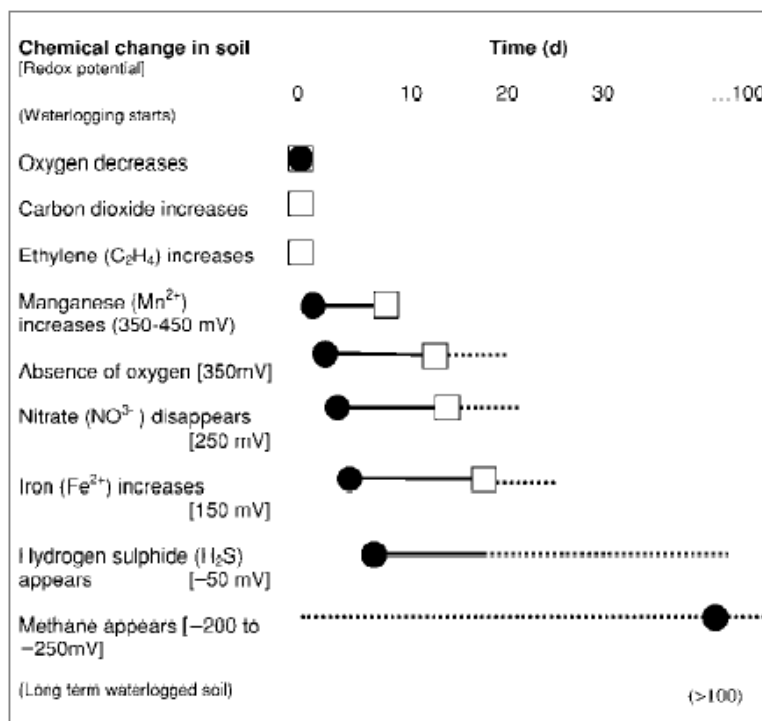


Figura 1. Cambios químicos en el suelo durante el anegamiento. Estos cambios químicos fueron medidos en un suelo arenoso con un horizonte B de pobre drenaje, en el Oeste de Australia (□; 5 – 15 °C) y en un suelo arcilloso pesado de las Filipinas (●; 25 – 35 °C) Fuente: Setter y Waters (2003).

Como se observa en la figura anterior la disminución del oxígeno se da en el día en que se impone el exceso hídrico, al mismo tiempo que se incrementa la concentración de dióxido de carbono y el etileno, siendo las consecuencias inmediatas del anegamiento independientemente del tipo de suelo y la temperatura (Setter y Waters, 2003).

El agotamiento del oxígeno en el suelo puede ocurrir desde el primer día de anegamiento en un suelo pesado y caliente (25-30°C) hasta el día doce en un suelo arenoso y frío (5-15°C). El incremento de magnesio, la desnitrificación, el incremento de Fe^{2+} , la aparición de sulfuro de hidrógeno y la aparición de metano son dependientes de la temperatura y del tipo de suelo. En todos los casos los cambios de estos elementos ocurren en forma anticipada en suelos pesados y calientes. No llegándose a detectar la aparición de sulfuro de hidrógeno y metano (ambos compuestos tóxicos) en el suelo arenoso con un horizonte B de pobre drenaje con temperaturas de 5 a 15 °C, aún a los 100 días de medición (Setter y Waters, 2003).

Muchos cambios químicos en el suelo en respuesta al anegamiento han sido reportados en la literatura:

- Disminución del oxígeno del suelo, generalmente mayor con temperaturas más altas (Belford et al., citados por Setter y Waters, 2003).
- Incremento en la concentración de Manganeseo, que puede ser tóxico en el crecimiento de la planta (Wagatsuma et al., Sparrow y Uren, citados por Setter y Waters, 2003).
- Desnitrificación del nitrógeno orgánico e inorgánico (Feigenbaum et al., Singh et al., Mascagni y Sabbe, Humphrey et al., citados por Setter y Waters, 2003).
- Disminución de la disponibilidad del Molibdeno (Mo) participa en la fosforilación cíclica y la fijación de CO₂ (Salcheva et al., citados por Setter y Waters, 2003).
- Capa de Hierro (Fe) mineral en la superficie de la epidermis de las raíces bajo anegamiento (Ding y Musgrave, citados por Setter y Waters, 2003).
- Ácidos grasos volátiles y compuestos fenólicos acumulados en suelos de alto contenido de materia orgánica afectan el metabolismo y el crecimiento. (Lynch, Jackson, citados por Setter y Waters, 2003).

2.4.4 Bases fisiológicas en respuesta al estrés generado por el exceso hídrico

Los mecanismos fisiológicos para la tolerancia al anegamiento son diversos y pueden ser agrupados según las características adaptativas relacionadas a (1) Fenología, (2) Morfología y anatomía (3) Nutrición (4) Metabolismo incluido catabolismo anaeróbico (Setter y Waters, 2003).

Los efectos directos de la pobre aeración a nivel radicular, como fuese comentado anteriormente, incluyen menor crecimiento radicular, problemas en la absorción de agua y nutrientes, menor tasa de elongación foliar, menor tasa de macollaje y acumulación de materia seca, anticipación de la senescencia y por tanto menor rendimiento en grano (Hoffman et al., 2001).

Belford et al., citados por Hoffman et al. (2001) sugieren que el daño al sistema radicular de los cultivos por bajas concentraciones de oxígeno en los suelos dúplex

(horizonte A con muy poca capacidad de almacenar agua y un B textural con muy baja conductividad hidráulica, característicos de Australia), no solo son a través de restricciones en la absorción de agua y nutrientes durante el invierno, sino que también a través de las restricciones en la absorción de primavera, debido al pobre sistema radicular. Cultivos con un pobre crecimiento en estos suelos, generalmente presentan falta de turgencia y clorosis de las hojas más viejas. La principal causa de esta clorosis se asocia a una baja disponibilidad de nitrógeno debido a pérdidas de nitratos por desnitrificación, y a tasas de absorción de nitrógeno más lentas por partes de las plantas en el suelo anaeróbico.

2.4.5 Mecanismos de tolerancia al exceso hídrico

Mecanismos de sobrevivencia o de mantenimiento de producción de biomasa y rendimiento de grano durante el anegamiento puede ser importante en las etapas de germinación y emergencia, durante la etapa vegetativa y reproductiva. Los mecanismos y características adaptativas al anegamiento encontradas en la bibliografía incluyen: incrementos en aerénquima y porosidad de raíz, suberización de la raíz, desarrollo de raíces finas en las capas de suelo más superficiales (Pardos, 2004), fermentación etanólica, reserva de carbohidratos y tolerancia al shock post anoxia y mecanismos de recuperación y regulación y cambios hormonales (Samad et al., 2001, (Setter y Waters, 2003). Pardos, 2004, Goggin y Colmer, 2007). Sin embargo, no todas estas características han demostrado contribuir en la tolerancia al anegamiento en trigo y cebada, ya que se han reportados resultados variables.

2.4.6 Efecto del exceso hídrico sobre el rendimiento y sus componentes

En trabajos realizados por Dickin y Wright (2007), señalan que bajo condiciones de anegamiento por 44 días, a 93 días post siembra, el rendimiento del cultivo de trigo disminuyó un 20%. Anegamientos por 58 días, impuestos a 64 días post siembras redujo en un 24 % el rendimiento.

Cannell et al., citados por Hoffman et al. (2001) estudiaron los efectos del anegamiento durante el invierno sobre el crecimiento de los cultivos de trigo y cebada. En cuanto al rendimiento, en cebada la pérdida observada fue del 30% y estuvo asociada a un menor número de espigas (-21%) y menor tamaño de espigas (-15%), siendo el peso de los granos muy poco afectado. En trigo se registro una disminución del rendimiento de 24%, siendo afectado el tamaño de espiga en un -11,8 % y el peso de grano y un -6%.

Gardener et al., citados por Hoffman et al. (2001) reportan para trigo frente a condiciones de anegamiento, que la reducción en capacidad de aire de un suelo de 15 % a un 5% determinó una pérdida máxima de potencial de 6% por cada 1% de reducción en el volumen de macroporos. Esto significó una variación del rendimiento en 3000 kg.ha⁻¹.

Couto, citado por Hoffman et al. (2001), estudiando el efecto de las variables climáticas sobre el rendimiento final de un cultivo de trigo a nivel nacional, determinó que las lluvias de Setiembre, Octubre y Noviembre son la que explican el 36 % de la variación en los rendimientos. Ernst et al., citados por Hoffman et al. (2001), determinaron en trigo para un año seco, sembrado en junio, sin problemas sanitarios, que el exceso hídrico provocado por el riego durante el periodo primer macollo-antesis redujo el rendimiento en un 13%.

Tanto un estrés por déficit de nutrientes como por una situación de exceso hídrico, llevan a que el potencial de rendimiento sea afectado. Para el cultivo de cebada la etapa más crítica en cuanto a la definición del potencial (Z 2.2-Z 3.3) ocurre para siembras normales en los meses de julio-agosto (Gonzalez y Xavier, citados por Hoffman et al., 2001), a diferencia de trigo en donde Sayre et al., Guyon, citados por Hoffman et al. (2001) reportan al periodo de encañado como al periodo de mayor daño relativo. Durante el encañado (Z 3.3-Z 4.9), donde se concreta parte del potencial de rendimiento de los cultivos de cebada y trigo, si subsiste la falta de oxígeno a nivel radicular no es posible reducir los efectos negativos sufridos por el cultivo en las primeras etapas (Hoffman et al., Ginkel et al., citados por Hoffman et al., 2001). Este efecto es mayor cuanto más prolongado sea el periodo de anegamiento (Guyon, citado por Hoffman et al., 2001).

En síntesis los efectos del estrés por exceso hídrico pueden ser directos o indirectos. Los efectos directos se reflejan en una reducción de tallos y por ende espiga por m², reducción del tamaño de las espigas, reducción del peso y clasificación de los granos, llegando a casos extremos de senescencia anticipada con pérdidas totales de rendimiento. Los efectos indirectos se manifiestan a través de pérdida de rendimiento debido a un ambiente más favorable para el desarrollo de enfermedades. El conjunto de los efectos directos e indirectos pueden a su vez determinar pérdidas significativas de calidad del grano a ser cosechado (Hoffman et al., 2001).

A continuación se presenta un cuadro como resumen de los resultados de experimentos que estudiaron el efecto del exceso hídrico sobre el rendimiento y sus componentes en trigo y cebada. Sin considerar el trabajo de Setter y Waters (2003) quienes reportan los resultados en términos de daño y sobrevivencia de planta.

Cuadro 3. Resultados de experimentos que estudiaron el efecto del exceso hídrico en trigo y cebada.

Lugar	Autor	Cultivo	Momento en que se dio el estrés	Reducción de rendimiento	Componente más afectado
Reino Unido	Dickin y Wright (2007)	Trigo	93 días post siembra 44 días de anegamiento	20%	Sin datos
Reino Unido	Dickin y Wright (2007)	Trigo	93 días post siembra 58 días de anegamiento	24%	Sin datos
Reino Unido	Cannell et al. (1984)	Cebada	Macollaje y parte encañado	30%	Nº de espigas
Reino Unido	Cannell et al. (1984)	Trigo	Macollaje y parte encañado	24%	Nº de espigas
Uruguay	Ernst et al. (1990)	Trigo	Periodo primer macollo-antesis	13%	Sin datos
Uruguay	Hoffman et al. (2007)	Cebada	Encañado durante 8 días	30 %	Nº de espigas

En resumen el cuadro indica magnitudes variables de pérdidas en el rendimiento por exceso hídrico, de 30 % para cebada y para trigo reducciones que oscilan entre 13 y 24%. Estos valores están en correspondencia según la duración, momento e intensidad de estrés. Las mayores caídas en rendimiento se registran en cebada evidenciando la mayor sensibilidad de la especie respecto al cultivo de trigo.

2.4.7 Importancia de la duración e intensidad del estrés por exceso hídrico

Belford, citado por Hoffman et al. (2001), estudió el efecto de diferentes duraciones de exceso hídrico en 3 momentos durante el desarrollo de un cultivo de trigo de invierno: luego de emergencia, durante el macollaje y durante la encañazón. En el primer periodo (a partir de 3hojas), un anegamiento durante 25 días produjo restricciones al desarrollo de raíces, el cual fue más grave a mayores temperaturas. El anegamiento durante el macollaje afectó el número de tallos lográndose un 80% de los

respecto al testigo cuando el anegamiento duro un 25% del largo del ciclo, y un 40% de los tallos máximos cuando el anegamiento se mantuvo en un 40% del ciclo total. En el primer caso (estrés impuesto luego de emergencia) la producción de macollos posterior al anegamiento compenso las pérdidas mientras que en el segundo caso (estrés durante el macollaje y durante la encañazón) el número de espigas fue significativamente menor y las reducciones en el peso de granos determinaron pérdidas significativas en el rendimiento (mayor al 40 %).

El anegamiento a través del año y en diferentes profundidades del suelo puede ser integrado por la Suma de Exceso de Agua (SEW) que ocurre cada día en la primera zona radicular en los primeros 30 cm. del suelo (SEW 30). Esta medida de anegamiento está referida como SEW 30, y sus unidades están en centímetros por día (Sieben, McFarlane et al. citados por Setter y Waters, 2002). El valor 30 indica la profundidad en cm. en el cual el anegamiento se considera que afecta el cultivo Desde aquí un valor SEW30 de 300 cm. d (centímetros por día) significa que el suelo es anegado (a través de los 30 cm superiores del perfil) por 10 días, (por ejemplo 30 cm (10d)=300 cm d) (Setter y Waters, 2003).

Para la caracterización de parcelas usadas para tratamientos en anegamiento, se utilizan cientos de piezómetros instalados respetando un patrón de distribución; el agua puede ser monitoreada diaria o semanalmente basándose en cada piezómetro. Esta información puede ser integrada terminada la estación de crecimiento para producir mapas SEW30 para medir la intensidad de anegamiento (Setter y Waters, 2003).

Melhuish et al., citados por Setter y Waters (2003) señalan que cuando el trigo es anegado en Australia, el rendimiento de grano disminuye 69 Kg. por hectárea por cada día que el agua permanece sobre la superficie del suelo.

La cantidad de poros con aire de los suelos es generalmente considerada limitante cuando es de 10% o menos. Durante el periodo de grandes lluvias entre Agosto y Octubre en Victoria Australia, por cada 1% de reducción de la porosidad del aire del suelo se reduce el rendimiento de trigo en 0,29 toneladas por hectárea (Mc Donald y Gardner, citados por Setter y Waters, 2003).

Plántulas de trigo expuestas súbitamente a condiciones de anoxia sobrevive solamente alrededor de 24 horas (Waters et al., citados por Goggin y Colmer, 2007) mientras que la sobrevivencia se incrementa a 72 horas con un tratamiento en condiciones de hipoxia previo a la anoxia (Greenway et al., citados por Goggin y Colmer, 2007).

En anegamientos de corta duración o intermitente en primer lugar la planta requiere mantener los procesos asociados con la sobrevivencia, mientras que el crecimiento es una prioridad secundaria. Las estrategias que pueden ser usadas pueden incluir características como altas tasas de fermentación alcohólica para sobreponer la deficiencia de energía durante la anoxia, alta concentración de carbohidratos para mantener la integridad de la membrana de las raíces y la reducción de las pérdidas de metabolitos, incrementando la eficiencia de nutrientes tomados, y reduciendo el daño debido a los radicales libres de oxígeno asociados con el retorno a condiciones aeróbicas seguido de eventos de exceso hídrico (Setter y Waters, 2003).

2.4.8 Susceptibilidad varietal en función de distintos estadios.

La diversidad genética para la tolerancia durante el anegamiento comparado con la habilidad de recuperación después del estrés se evidencia en algunas publicaciones donde distintas variedades han sido comparadas (Setter y Waters, 2003). Huang et al., citados por Setter y Waters (2003) mostraron que hay una buena diversidad genética para la tolerancia del trigo a condiciones de hipoxia. Las variedades de trigo como Savannah y Gore fueron las más tolerantes a soluciones de 5 kPa O_2 (hipoxia).

En condiciones de secano y riego, el exceso hídrico puede ocurrir en cualquier estado de desarrollo debido al exceso de precipitaciones. La evaluación de la diversidad genética a la tolerancia al anegamiento durante las diferentes etapas del desarrollo es por lo tanto esencial (Watson et al., citados por Setter y Waters, 2003).

Ginkel et al., citados por Hoffman et al. (2001) mencionan que las mayores pérdidas de potencial (70% en promedio para todos los cultivares) se registraron cuando el cultivo se mantuvo anegado durante el encañado (1° nudo-embuche) tanto en trigo como para cebada.

Similares resultados han sido encontrados en trigo de invierno creciendo en lisímetros, donde inmediatamente después de germinación un anegamiento por 16 días a 12°C provocó la muerte de todas las plántulas, y condiciones de anegamiento por 6 días redujo las poblaciones en el orden de 12 a 38% en comparación con plantas no anegadas. Para este último tratamiento, existió una vigorosa recuperación en crecimiento, y el rendimiento en grano tuvo una reducción relativa de solamente un 15% en comparación con el tratamiento no anegado. Cuando las plantas fueron anegadas después de la emergencia, las poblaciones de plantas no fueron afectadas, y hubo pequeños o nulos efectos en el rendimiento en grano (Canell et al., citados por Hoffman et al., 2001).

En un estudio realizado en China por Bao, citado por Setter y Waters (2003) encontró que para 20 variedades de trigo el orden de susceptibilidad al anegamiento en diferentes etapas fue encañado > etapa de macollaje > etapa de llenado de grano.

Otros autores señalan que las plantas de trigo y cebada son menos tolerantes al exceso hídrico en pre-emergencia, estado de plántula, macollaje, etapa reproductiva y llenado de grano en ese orden (Belford y Cannell, Gardner y Flood, McDonald y Gardner, Sayer et al., Watson et al., citados por Setter y Waters, 2003) y en cebada (Levshon y Sheard, citados por Setter y Waters, 2003).

A nivel nacional, Hoffman et al. (2008) realizaron una evaluación para comparar el comportamiento de distintos cultivares de cebada cervecera frente al estrés hídrico (anegamiento y déficit) durante la etapa de encañado (8 días, a partir de Z 31-32). Encontrando que frente a las mismas condiciones de estrés, la respuesta en rendimiento estuvo fuertemente condicionada por el cultivar ($p < .0001$) y también existió efecto significativo en la interacción cultivar por estrés ($p < 0.0437$). La magnitud de las pérdidas en rendimiento entre cultivares variaron entre 18 y 47% frente al exceso hídrico.

La información anterior demuestra la importancia de la evaluación a la tolerancia al anegamiento en diferentes etapas de desarrollo. Sin embargo a la fecha no hay estudios publicados donde variedades de trigo o cebada sean expuestas a exceso hídrico en diferentes etapas del desarrollo. Esta afirmación está respaldada por Setter (2009) quien en comunicación personal manifestó la inexistencia de resultados en dicha temática.

2.4.8.1 Respuesta al anegamiento en la etapa de germinación

El anegamiento durante la siembra o la germinación generalmente mata la semilla o la plántula. La radícula de las plántulas y las raíces no se adaptan rápidamente al anegamiento o son más susceptibles a las enfermedades (Belford et al., citados por Setter y Waters, 2003). Generalmente, la tolerancia de la planta de trigo al anegamiento se incrementa con el tiempo de vida, y el detrimento en el rendimiento disminuye (Meyer y Barrs, citados por Setter y Waters, 2003). Una vez que el cultivo de trigo está establecido, muchos genotipos pueden soportar el anegamiento por más de 10 días sin pérdidas de rendimiento, si las hojas de trigo no están sumergidas. Los cultivos de trigo pueden realizar una sorprendente recuperación luego de un estrés temprano por anegamiento, si es suplementado con nitrógeno extra (Samad, citado por Setter y Waters, 2003).

La mayor evidencia de diversidad genética para la tolerancia al anegamiento en el estado de germinación proviene del trabajo realizado por Takeda y Fukuyama, citados por Setter y Waters (2003). En sus estudios, ellos monitorearon la colección mundial de cultivares de cebada preservadas en el Centro de germoplasma de cebada en la Universidad de Okayama Japón. Hicieron 3 importantes constataciones (1) semillas con baja viabilidad (40 – 90%) tienen una menor tolerancia al anegamiento que puede ser explicada solamente por la viabilidad; (2) existen efectos negativos del anegamiento por más de 8 días cuando las semillas son tratadas a 0 – 5 °C, sin embargo puede haber más de 100% de mortandad después de solamente 4 días de anegamiento a 25°C y (3) existe una gran diversidad genética a la tolerancia al anegamiento entre las variedades de cebada en la etapa de germinación.

Otro trabajo, implica la comparación de variedades de trigo, cebada, avena y triticale creciendo en el noroeste de Australia, sumado a una colección internacional de germoplasma de trigo que previamente ha sido identificado en tener tolerancia al anegamiento en toda la estación de crecimiento. La mayor sobrevivencia de todas las variedades anegadas en el suelo fue 86, 75, 68 y 41 para avena, triticale, trigos australianos y cebadas australianas respectivamente. Además, existió una gran diferencia en la germinación de los trigos internacionales los cuales fueron seleccionados por su tolerancia al anegamiento en toda su estación de crecimiento, en relación a los trigos australianos (84% versus 68% respectivamente).

2.4.8.2 Respuesta al anegamiento en toda la estación de crecimiento de la planta

Una de las más grandes evaluaciones de trigo a la tolerancia al exceso hídrico provino del trabajo realizado en el centro y este de China en el área de Yangtze y Huan Rivers, Cao y Cai, citados por Setter y Waters (2003) evaluaron más de 1000 variedades y líneas de mejoramientos para lo que ellos llaman tolerancia al anegamiento (bajo porcentaje de daño foliar, mantenimiento del peso de 1000 granos, o peso de grano en el tallo principal). Por más de 10 años de experimentación a campo, solo 20 variedades fueron identificadas como tolerantes y tuvieron buenas características agronómicas, algunas de esas 20 variedades fueron Yang 85-85 (China), Pato (Argentina) y Triticum macha (Unión Soviética).

Otro aporte importante es el trabajo realizado por Lin et al., citados por Setter y Waters (2003) en la provincia de Shanghai, China, quienes evaluaron la tolerancia al anegamiento en las 50 variedades principales de trigo de china. Ellos usaron un “Índice de tolerancia al anegamiento” (respuesta relativa de plantas anegadas y no anegadas), calculando el índice total basado en cuatro características claves (1) número de hojas verdes por tallo principal, (2) granos por espiguilla (GPE), (3) peso de 1000 granos (PG)

y (4) tasa de formación de grano por espiga. Estos experimentos identificaron tres variedades las cuales tuvieron índices mayores de 0,9 y 0,5, para GPE y PG respectivamente (Zhemani No2 y Zhengzhou 761 de China y Nonglin de Japón).

Una de las mayores evaluaciones a la tolerancia al exceso hídrico ha sido llevada a cabo en el Centro Internacional de trigo y maíz (CIMMYT), México. Donde más de 1344 genotipos fueron evaluados por van Ginkel et al., citados por Setter y Waters (2003) para tolerancia al anegamiento desde emergencia a encañado, solo 29 (cerca del 2%) produjo semilla; y de esos 29 solo 6 tuvieron mayores rendimientos en grano, en el rango de 22 – 63% con respecto a la variedad tolerante Pato.

Respuestas fisiológicas y metabólicas a la anoxia y posterior reaeración fueron comparadas en plántulas de 4 – 7 días de 11 genotipos de trigo con supuestas diferencias en tolerancia al anegamiento en el trabajo de Goggin y Colmer (2007). Los genotipos difirieron en la elongación de las raíces seminales y en la recuperación de la concentración de K⁺ durante la reaeración luego de 72 horas post anoxia. La recuperación post anoxia tuvo un rango desde 100 % en la retención del potencial de elongación de las raíces seminales a casi la muerte de todos los ápices de las raíces y la incapacidad de recuperar la concentración de K⁺.

Se elaboró un ranking de los cultivares con respecto a la tolerancia a la anoxia basado en estos parámetros (elongación de las raíces seminales y concentración de K⁺ en las raíces) que correspondió con las reputaciones de los genotipos a la tolerancia al anegamiento, con algunas excepciones (Goggin y Colmer, 2007).

2.4.9 Indicadores de estrés por exceso hídrico

En general los síntomas de un estrés por déficit de oxígeno, se manifiestan en cambios de turgencia, clorosis foliar, muerte radicular y formación de raíces adventicias cercanas a la línea de agua (Hoffman et al., 2001).

Varios métodos alternativos ofrecen una simple, y rápida aproximación a la evaluación de la tolerancia al anegamiento, como el nivel de clorosis foliar, si esta ha sido validada en el ambiente objetivo. La clorosis foliar ha sido usado satisfactoriamente en el CIMMYT y en China por muchos años, los resultados son fuertemente correlacionados con el rendimiento en grano en esos sitios, y es una característica de alta heredabilidad (Samad et al., citados por Setter y Waters, 2003).

En el trabajo realizado en cebada por Díaz (2005), se produjo un exceso hídrico en el periodo vegetativo para evaluar la tolerancia al estrés por exceso hídrico tomando

como indicador el grado de amarillamiento de las hojas por apreciación visual en una escala de 0-5 donde 0 y 1 indican ausencia de amarillamiento.

Díaz (2005) concluye que la evaluación del amarillamiento de hojas basales como indicador de la tolerancia al exceso hídrico parecería ser consistente entre repeticiones y ambientes. Los valores de heredabilidad (0,50-0,80) confirman que la variable es relativamente fácil de evaluar y que hay oportunidad de hacer progreso genético (Díaz. 2005). De todas formas el coeficiente de regresión entre el índice de amarillamiento basal y rendimiento es relativamente bajo ($R^2 = 0,23$), lo que infiere que las diferencias en el rendimiento estén asociadas también a otros factores.

Sin embargo, el nivel de clorosis no es un buen criterio de selección en todos los ambientes que sufren exceso hídrico. En el oeste de Australia, donde plantas de trigo, cebada y avena fueron expuesto a anegamiento intermitente, no se encontró correlación entre clorosis foliar y rendimiento en grano en esas condiciones. Otras evidencias apoyan la falta de relación en (1) cebadas que generalmente desarrollan mayores clorosis que el trigo, y sin embargo tienen rendimientos de grano similar al trigo; (2) alguno de los trigos y cebadas más tolerantes (como Champtal y Stirling) tienen mayores niveles de clorosis que otras variedades, pero sin embargo los rendimientos de grano de esas variedades duplican a las otras variedades (Setter, citado por Setter y Waters, 2003).

Hoffman et al. (2008) realizaron una evaluación para comparar el comportamiento de distintos cultivares de cebada cervecera frente al estrés hídrico (anegamiento y déficit) durante la etapa de encañado. Al final del período de estrés (después de 8 días de iniciados los mismos), fueron evaluados tres indicadores contruidos a partir de los síntomas visibles en las distintas parcelas (Hoffman et al., 2008). Los tratamientos por estrés hídrico se vieron reflejados en los tres índices seleccionados Clorosis foliar basal ($p < 0.0001$), índice de verde ($p < 0.0001$) y turgencia foliar ($p < 0.0001$). Para el efecto cultivar resultaron significativos el índice de verde ($p < 0.0067$) y turgencia foliar ($p < 0.0001$). La interacción (objeto del estudio), solo mostró efecto a nivel de cambios en el índice de amarillamiento basal ($p < 0.0036$) (Hoffman et al., 2008).

En promedio, tanto el déficit como el exceso hídrico incrementaron los niveles de clorosis foliar basal y los niveles generales de falta de turgencia foliar, mientras que disminuyó el índice de verde. Sin embargo la interacción (que solo fue significativa a nivel de clorosis foliar basal), no estuvo asociada con el cambio a nivel de rendimiento por planta de cada cultivar. Para ello se construyeron distintos índices combinados con estos tres parámetros, resultando la combinación 60% clorosis foliar basal, 30 % índice verde y 10 % turgencia foliar, el índice que mejor se ajusta con el rendimiento ($R^2 =$

0,45). Esta relación no sería muy buena para poder evaluar tempranamente a la salida del estrés, cual será finalmente el efecto sobre el potencial sobre cada cultivar. Sin embargo aún resta trabajo, ya que deberían ser relacionados los cambios en los parámetros visuales, con los cambios de potencial de rendimiento para cada variedad, pero a nivel relativo, eliminando de esta forma el efecto rendimiento absoluto de cada cultivar (Hoffman et al., 2008).

En síntesis se pueden encontrar diferentes indicadores que cuantifiquen el estado de estrés de una planta provocado por exceso hídrico, como pueden ser el nivel de turgencia, clorosis foliar basal e índice verde entre otros. Estos parámetros intentan medir el grado de estrés en que se encuentra la planta. Sin embargo los trabajos consultados que refieren al respecto indican resultados muy variables en la relación de estos indicadores con el rendimiento final. En este sentido el rendimiento final estaría asociado a otros factores como el período y condiciones de recuperación posteriores al estrés.

2.4.10 Interacción con otros factores

2.4.10.1 Temperatura

Con temperaturas elevadas el proceso de pérdida de oxígeno es aun más rápida (Beldford et al., Trought y Drew, citado por Hoffman et al. 2001) en la medida que el oxígeno en el suelo se agota más rápidamente debido a la mayor actividad respiratoria de los microorganismos aeróbicos y del consumo a nivel radicular (Currie, citado por Hoffman et al., 2001).

El aumento de la temperatura del suelo además de acelerar la reducción de oxígeno en el suelo trae otras consecuencias, como la disminución más acelerada de N-NO₃ en suelo y también el aumento de la concentración de gases tóxicos (CO₂ y etileno). Esto incide directamente sobre la tasa de crecimiento de la parte aérea y el desarrollo del sistema radicular (Beldford et al., Trought y Drew, citados por Hoffman et al., 2001).

2.4.10.2 Practicas agronómicas para reducir el efecto del anegamiento

Las siembras tardías o el uso de cultivares de ciclo corto para cultivos sembrados sin laboreos, aumentarían la probabilidad de rendimiento por debajo de aquellos sembrados con laboreo convencional. Esta situación consecuencia de los problemas derivados el exceso hídrico pueden darse en nuestras condiciones; en chacras con suelos o zonas con mayores problemas de drenaje (suelos pesados muy diferenciados, suelos

arenosos sobre cretácico, zonas bajas, chacras viejas y o con limitantes físicas derivadas del manejo del laboreo), independientemente del sistema del laboreo. La combinación de estas variables llevaría a que cada situación particular del cultivo, responde frente al mismo régimen de lluvia en forma muy diferente tanto en el área afectada por chacra, como en el nivel de daño. Debe remarcarse que para nuestra situación de lluvias, existen casos donde se debería considerar inviable la agricultura de invierno (Hoffman et al., 2001).

También es importante considerar los efectos indirectos del exceso hídrico, a través de la pérdida de compuestos solubles de nitrógeno y desequilibrios en otros nutrientes debido a la actividad anaeróbica microbiana (Walter, Díaz, citados por Hoffman et al., 2001). En este sentido la aplicación de fertilizante nitrogenado después del anegamiento ha sido demostrada en reducir los efectos detrimentales de este estrés (Trought y Drew, Swarup y Sharma, De Oliveira, citados por Samad et al., 2001). El anegamiento bajo condiciones de suelo optimas y suplemento de N adecuado resulta en una menor restricción al crecimiento comparado con condiciones de disponibilidad de nutrientes subóptimas (Guyot y Prioul, citados por Samad et al., 2001).

Tratamiento de semillas con Peróxido de calcio fue probado con resultados mixtos para aliviar el efecto detrimental del anegamiento durante la germinación o durante el crecimiento de plántulas (Thomson et al., citados por Samad et al., 2001).

Poblaciones por encima de las recomendadas para un cultivar asociado a inviernos cálidos y deficiencias de oxígeno a nivel radicular, podrían determinar aumentos importantes en la esterilidad de las espiguillas. La disminución de cualquier factor de estrés, lleva a que los efectos negativos de falta de oxígeno sean menores (Hoffman et al., 2001).

3. MATERIALES Y MÉTODOS.

3.1 DESCRIPCIÓN DEL ENSAYO

3.1.1 Ubicación

El experimento fue realizado en la unidad de invernáculos y telados de la Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni, de la Facultad de Agronomía ubicada en el departamento de Paysandú – Uruguay, en el invierno 2008 (32°22'45.57''S 58°03'14.13''O).

3.1.2 Manejo del ensayo

El trabajo se desarrolló bajo telado (estructura cubierta que controla el ingreso de agua de lluvia pero permite mantener la temperatura a niveles similares al ambiente). Las plantas fueron cultivadas en tubos de 25 cm de diámetro por 40 cm de profundidad. El sustrato utilizado fue una mezcla de un suelo Brunosol típico de la estación experimental y arena obteniendo un sustrato con más de 40% de arena. Se utilizó una relación de 1 Kg. de suelo por planta.



Figura 2. Plantas de trigo y cebada en espigazón bajo telado.

La fecha de siembra fue el 22/07 para todos los cultivares de trigo y el 30/07 para los cultivares de cebada. Se realizó un raleo previo a Z30 dejando 5 plantas por parcela (tubo).

La fertilización constituyó en el agregado a la siembra del equivalente a 80 kg de $P_2O_5 \cdot ha^{-1}$, y la refertilización con un equivalente a 40 y 30 kg de $N \cdot ha^{-1}$, a Z22 y Z30, respectivamente y las plantas fueron mantenidas libres de enfermedades con dos aplicaciones de Opera (equivalente 1 lt de Opera. ha^{-1} , a Z40 y Z70).

3.1.3 Tratamientos evaluados

El trabajo fue llevado a cabo en dos experimentos, un experimento de trigo y otro experimento de cebada. En cada experimento fueron evaluados 7 cultivares de trigo y 8 de cebada, sometidos bajo tres condiciones hídricas, por 9 días a partir de Z 31-32. El diseño utilizado es en parcelas al azar con 3 repeticiones siendo los tratamientos un arreglo factorial completo de cultivar por condición de estrés hídrico.

3.1.4 Variedades

En el siguiente cuadro se presentan las variedades de trigo y cebada seleccionadas para ser evaluadas.

Cuadro 4. Variedades de trigo y cebada seleccionadas para los experimentos.

Trigo	Cebada
Baguette 11	Norteña Carumbé
Biointa 1001	INIA Arrayán
INIA Churrinche	INIA Aromo
INIA Don Alberto	MOSA 595531
INIA Carpintero	Danuta
Atlax	Laisa
Nogal	Madi
	Estanzuela Quebracho

La elección de las variedades INIA Don Alberto, INIA Carpintero, Baguette 11 y Biointa 1001 se realizó basándose en los resultados de una encuesta de intención de siembra a informantes calificados realizada previamente en 140.000 hectáreas. La elección del cultivar INIA Churrinche es debido a que es testigo de largo plazo en el programa caracterización de cultivares, mientras que las variedades Nogal y Atlax se incluyen por ser nuevos cultivares a ingresar en el área de siembra nacional y que se encuentran en el primer año de caracterización de cultivares, del PCCT de Facultad de Agronomía.

Para cebada, Estanzuela Quebracho fue elegido por ser testigo de largo plazo en el programa de caracterización de cultivares de Facultad de Agronomía. Norteña

Carumbé por ser de ciclo corto con problemas en anegamiento a nivel de campo. INIA Arrayán que tiene antecedentes de buen comportamiento al anegamiento (Hoffman et al., 2008) y además es un cultivar muy sembrado. INIA Aromo con antecedente de susceptibilidad al anegamiento y buen comportamiento a déficit hídrico (Hoffman et al., 2008). El resto son cultivares con importantes áreas de siembra en el país y de alto potencial de rendimiento. Cabe mencionar que son los mismos cultivares utilizados por Hoffman et al. (2008) en el año anterior.

3.1.5 Tratamientos de estrés hídricos

A cada cultivar se le impusieron tres niveles de disponibilidad de agua, durante 9 días a partir de Z 31-32. Los tres niveles fueron: i.- sin limitantes hídricas, en base al mantenimiento de una lamina continua de agua de 20 mm en la base de cada tubo (control), ii.- déficit hídrico (se suspende completamente el riego durante ese lapso de tiempo) y iii.- exceso (se mantiene una lamina continua de agua de 10 mm, sobre el suelo durante ese lapso de tiempo). Este último se logró inundando de abajo hacia arriba de forma de eliminar los bolsones de O_2 , que podrían mantenerse si el riego se hiciera a la inversa. Al día 10 se inicio el proceso de restablecimiento de las condiciones hídricas de los dos tratamientos de estrés con el tratamiento control, manteniendo a partir de este momento una lámina continua de agua de 20 mm en la base de cada tubo.

Los tratamientos fueron:

Normal o Control: Consumo de agua sin limitantes, a demanda (en base a napa de 20 mm en la base de los tubos).

Déficit Hídrico (Dh) o seco: suspensión de riego por 9 días a partir de Z 31-32.

Exceso Hídrico (Eh) o anegado: Anegamiento de abajo hacia arriba manteniendo durante 9 días a partir de Z 31-32 una lámina de 10 mm de agua por sobre el suelo.

3.2 DETERMINACIONES

3.2.1 Suelo

3.2.1.1 Humedad del suelo

La humedad del suelo se determinó mediante diferencia de peso, entre el peso fresco y peso seco de la muestra. A partir de esos datos se obtuvo el % de humedad del suelo en todo el tubo, en los estadios en Z30, Z31-32, Z32-33, Z33-34, Z35 y Z36.

3.2.2 Planta

3.2.2.1 Número de plantas y tallos

En el estadio Z20 se dejan 8 plantas iguales y en Z22-23 se ralea dejando 5 plantas por tubo. En Z31-32 y Z37-40 de la escala de Zadock se determinó el número de tallos por planta.

3.2.2.2 Biomasa

Al finalizar el ciclo del cultivo se determinó la biomasa de la parte aérea pesando el total de las plantas cortadas al ras.

3.2.2.3 Espigas por planta

Al finalizar el ciclo del cultivo se determinó el número total de espigas de todas las plantas.

3.2.2.4 Granos por espiga

Una vez determinado el rendimiento en grano, el número de espigas por planta y el peso de grano se despejó el número de granos por espiga.

3.2.2.5 Peso de grano

El peso de granos se determinó mediante el conteo de 3 submuestras de cien granos por parcela.

3.2.2.6 Largo de ciclo

El largo de ciclo se determinó como los días desde emergencia al estado de Z65 en trigo y Z47 en cebada en la escala de Zadock.

3.2.2.7 Indicadores fenotípicos de estrés hídrico.

Al final del periodo de estrés (Z33-Z34) se determinó el nivel de Clorosis foliar basal o amarillamiento en el tercio inferior de la canopia, la turgencia foliar en toda la planta y el índice de verde en el tercio superior de la canopia (Hoffman et al., 2008).

- Clorosis o Amarillamiento foliar basal, en escala de 1 a 5 (1 sin clorosis y 5 amarillamiento total de las hojas).
- Turgencia foliar, en escala de 1 a 5 (1, hojas totalmente turgentes y 5 ausencia de turgencia en todas las hojas).
- Índice de verde, medido a través de cartilla Leaf Color Chart de IRRI en escala de 2 a 5) (2 verde claro y 5 verde oscuro).

A partir de los valores de los indicadores fenotípicos de estrés a la salida del periodo de estrés y con el objetivo de estudiar la relación de estos indicadores con el rendimiento final de los cultivos, se construyó un índice combinado de estrés. Donde se eligieron los dos indicadores de mejor ajuste y luego se combinaron diferentes proporciones de cada índice y se correlacionó con el rendimiento, obteniendo diferentes coeficientes de correlación.

3.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para el análisis de la información de cada experimento fue realizado un análisis de varianza para el diseño completamente aleatorizado para todas las variables estudiadas. En los casos en que se encontraron diferencias significativas se realizaron los test de separación de medias de Tukey y la MDS, siendo utilizados en distintos casos. MDS fue utilizado para el efecto tratamiento, mientras que para el efecto interacción y variedad utilizamos Tukey, dado que la tasa de error es menor.

El modelo estudiado en las variables medidas en un solo momento en cada experimento es:

$$y_{ijk} = \mu + \tau_i + \gamma_j + \tau\gamma_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

$$i = 1 \dots 7(8)$$

$$j = 1 \dots 3$$

$$k = 1 \dots 3$$

Donde:

y_{ijk} es la variable medida de la variedad i en el j -ésimo nivel de estrés y en la k -ésima repetición.

μ es el efecto de la media general de cada experimento.

τ_i es el efecto de la i -ésima variedad.

γ_j es el efecto del j -ésimo nivel de estrés hídrico.

$\tau\gamma_{ij}$ es el efecto de la interacción entre las variedades y los niveles de estrés.

ε_{ijk} es el error experimental.

Se utilizó el programa estadístico InfoStat (2009). Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 EVOLUCION DE HUMEDAD DEL SUELO Y TEMPERATURA AMBIENTE

Si bien los experimentos de trigo y de cebada se van a estudiar por separados, la evolución de la humedad del suelo se presentara en un capítulo conjunto. El objetivo es poder ver el contraste de humedad entre cultivos. A partir de mediciones a inicios, mitad y final del periodo de estrés del experimento, se pudo realizar una evolución del contenido de humedad del suelo.

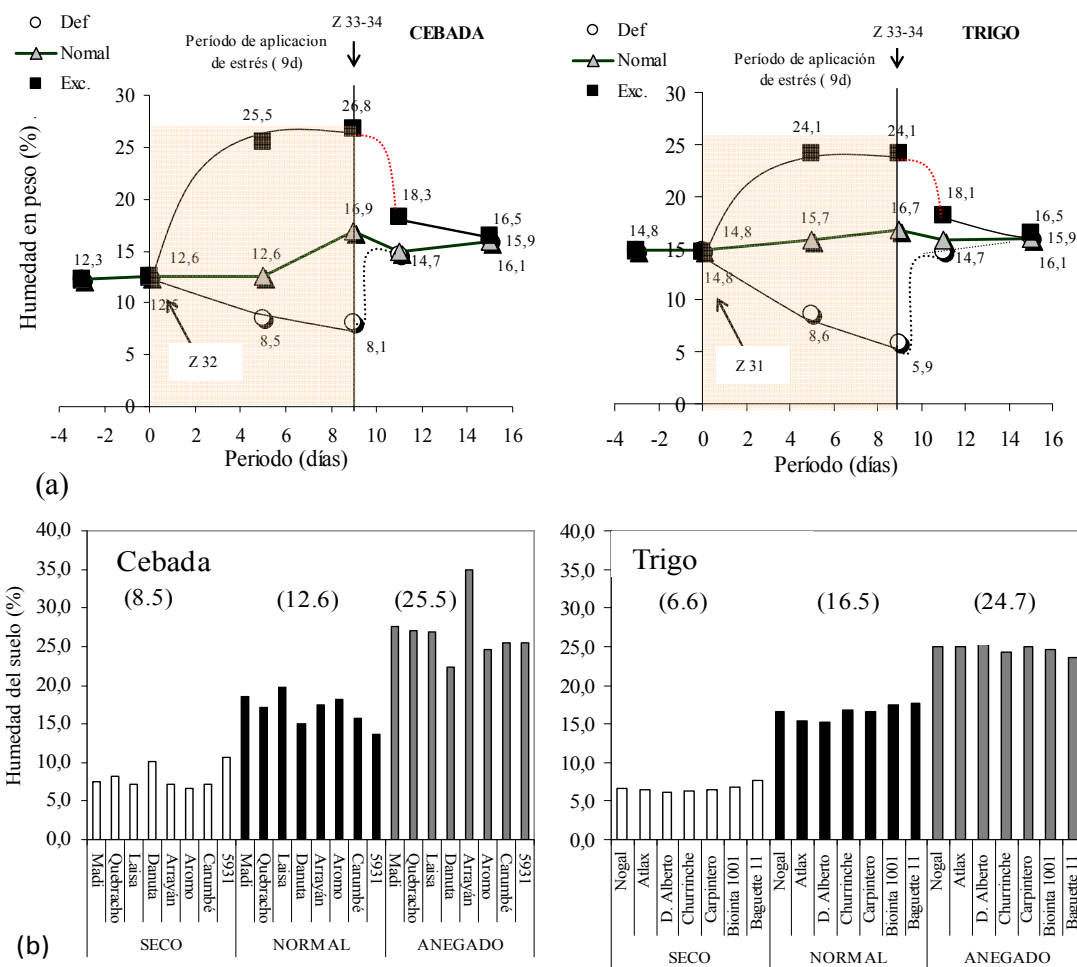


Figura 3. Evolución de la humedad en peso en suelo para los tres tratamientos de estrés (a) y el nivel de humedad para cada cultivar de cebada y trigo al día 10 de iniciado el tratamiento (b). Valores entre paréntesis indican la humedad media para cada tratamiento.

Para medir el contenido de humedad no se realizó un muestreo por repetición sino un muestreo por variedad y tratamiento por razones operativas y de cantidad de suelo. Es por esto que no se pudo realizar el análisis de varianza. Para la evolución de humedad hay un comportamiento promedio; en términos generales no hay diferencias.

El anegamiento a través del año y en diferentes profundidades del suelo puede ser integrado por la Suma de Exceso de Agua (SEW) que ocurre cada día en la primera zona radicular en los 30 cm. superiores del estrato del suelo (SEW 30). Esta medida de anegamiento está referida como SEW 30, y sus unidades están en centímetros por día (Sieben, McFarlane et al., citados por Setter y Waters, 2002). El valor 30 indica la profundidad en cm. en el cual el anegamiento se considera que afecta el cultivo. Desde aquí que en este trabajo se registro un valor SEW30 de 270 cm. d (centímetros por día) dado que el suelo fue anegado (a través de los 30 cm superiores del perfil) por 9 días, (30 cm (9d)=270 cm.d) (Setter y Waters, 2003).

Los niveles alcanzados de humedad promedio en cada tratamiento no muestran diferencias importantes entre cultivares al final del período de estrés hídrico.

A continuación se presenta la temperatura media mensual para el año del experimento contrastado con la temperatura media mensual de la serie histórica (1969-1990).

Cuadro 5. Temperatura media mensual registrada en la estación de crecimiento del cultivo en el año del experimento y temperatura media para la serie histórica.

	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
Temp. media °C (2008)	14,6	12,3	14,4	18,4	23,8	24,6
Temp. media °C (1969-1990)	11,8	12,9	14,6	17,5	20,4	23,1

Fuente: Uruguay. Dirección Nacional de Meteorología (2009).

Como se observa en el cuadro las temperaturas registradas en los meses de julio, octubre, noviembre y diciembre fueron superiores a la serie histórica. Agosto y setiembre estuvieron cercanos a los valores históricos.

A continuación se presenta la evolución diaria de temperatura en el ciclo del cultivo, registrándose las máximas, mínimas y las medias.

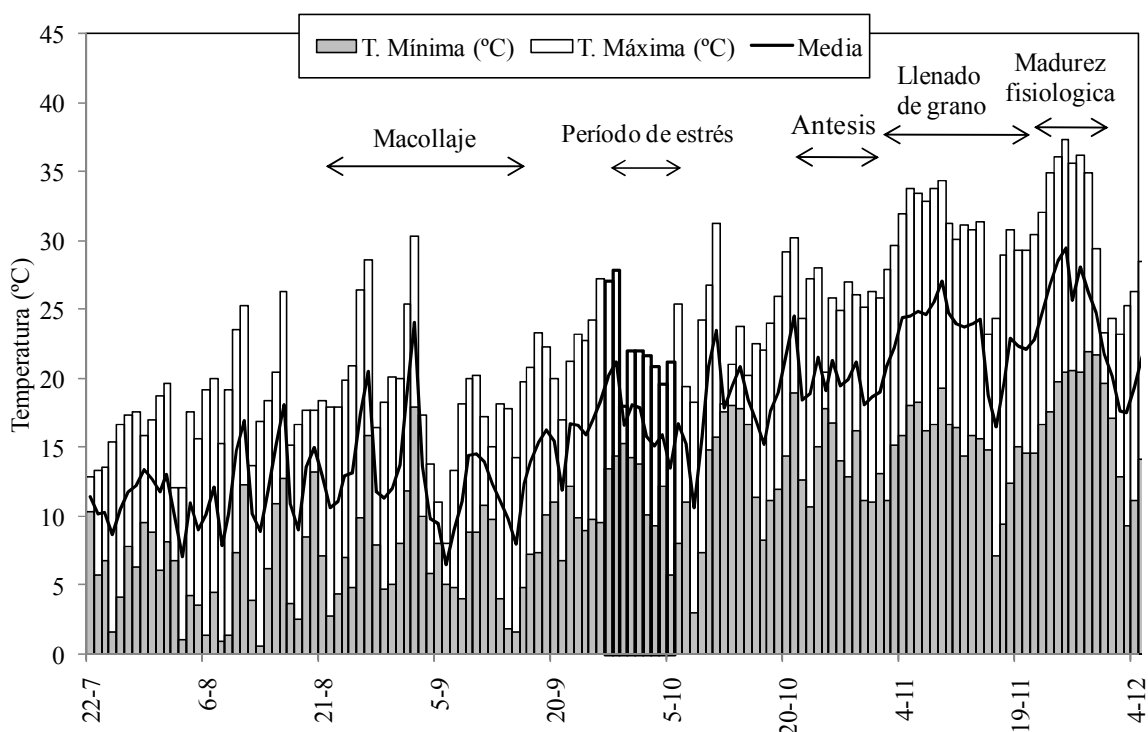


Figura 4. Temperatura media, máxima y mínima diaria registrada durante el ciclo del cultivo. Fuente: Uruguay. Dirección Nacional de Meteorología (2009).

Un día antes, y dos días de comenzado el periodo de estrés se dieron picos de máxima temperatura (28°C), consideradas altas para tratarse del mes de setiembre. El resto de los días del periodo de estrés fueron considerados normales. Con un descenso de la temperatura comparada a la media del mes al final del periodo de estrés y días posteriores a este.

En el mes de noviembre se observa dos importantes picos de temperatura, la temperatura y la fecha de siembra deberán ser tenidas en cuenta en la interpretación de los resultados del trabajo.

4.2 EXPERIMENTO 1. RESPUESTA VARIETAL DIFERENCIAL AL ESTRÉS HÍDRICO EN TRIGO.

A nivel nacional no existen reportes que evalúen el comportamiento varietal en trigo a distintas condiciones de estrés hídrico durante parte del período crítico. Considerando la importancia que tiene la variabilidad climática y su influencia sobre el rendimiento del cultivo de trigo, es de sumo interés conocer cómo afecta el anegamiento y la sequía y cuáles son las variedades dentro de cada especie que se comportan mejor en cada situación.

En este experimento se caracterizara la susceptibilidad varietal en respuesta al estrés provocado por déficit y exceso hídrico en siete cultivares de trigo pan. Se determinara la relación que existe entre la variación de potencial asociado al estrés hídrico e indicadores fenotípicos de estrés, como clorosis foliar, turgencia foliar basal e índice de verde. Se discutirá cuáles son los componentes asociados con la variación de rendimiento.

Es importante mencionar que no existieron dificultades en el manejo del agua para simular condiciones normales, condiciones de exceso y déficit hídrico, ya que se lograron establecer diferentes contenidos de humedad para cada tratamiento.

La metodología utilizada bajo telado, permitió obtener plantas normales de elevado potencial de rendimiento en grano, equivalentes a rendimientos superiores a 6000 Kg.ha⁻¹.

4.2.1 Efecto cultivar

En este capítulo se estudiará el efecto cultivar, tomando los datos promedio de los tratamientos. Los cultivares a evaluar son Baguette 11, Biointa 1001, INIA Churrinche, INIA Don Alberto, INIA Carpintero, Atlax y Nogal. La importancia de este capítulo es estudiar cómo funciona la planta y sus componentes para el promedio de los tratamientos, para luego observar los efectos de los tratamientos hídricos y como afectaron en la planta.

4.2.1.1 Rendimiento, biomasa e índice de cosecha.

En el cuadro 6 se muestra un resumen del análisis de varianza para el rendimiento de grano por planta.

Cuadro 6. Análisis de varianza para rendimiento de grano por planta.

Fuente	Gl	CM	Valor F	Pr > F
Cultivar	6	1.74	9,77	0,0001
Estrés	2	6.12	34,39	0,0001
Cultivar * Estrés	12	0.33	1,84	0,0718

El rendimiento en grano por planta fue afectado significativamente por el cultivar y la condición hídrica del suelo. La interacción entre el cultivar y el estrés generado por la condición hídrica, resultó significativa al ($P < 0.07$), indicando que la respuesta en rendimiento frente a las condiciones de estrés hídrico fue diferente según el cultivar considerado.

En la siguiente figura se presenta el rendimiento por planta promedio para las diferentes variedades evaluadas.

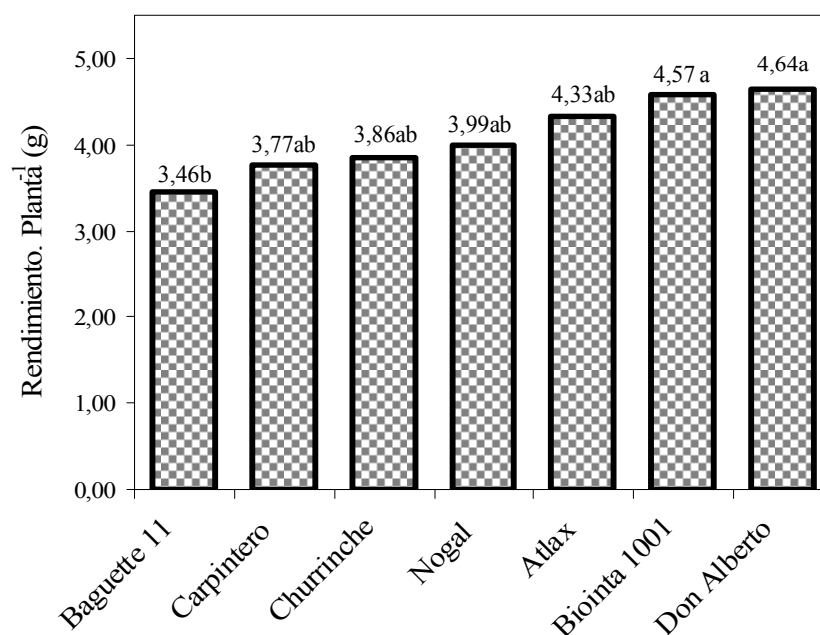


Figura 5. Rendimiento en grano por planta para las variedades de trigo. Valores con diferente letra difieren estadísticamente entre sí. Tukey ($p < 0,05$).

Según la evaluación de cultivares Castro et al. (2009), Biointa 1001 es el cultivar de ciclo más corto, INIA Don Alberto, Atlax, INIA Churrinche e INIA Carpintero son cultivares de ciclo intermedio-corto y las variedades Baguette 11 y Nogal son cultivares intermedio-largo. Existió una tendencia que los cultivares de ciclo más corto lograron rendimientos mayores. El largo del ciclo de las variedades podría haber

evitado condiciones ambientales desfavorables para el llenado de grano, como las altas temperaturas registradas (ver cuadro N° 5).

Sin embargo solo INIA Don Alberto y Biointa 1001 mostraron diferencias significativas en el rendimiento con Baguette 11. Independientemente de la diferencias significativas entre variedades este orden de potencial de rendimiento no está de acuerdo con el potencial de las evaluaciones de cultivares realizadas por Castro et al. (2009). Un claro ejemplo son los cultivares Nogal y Baguette 11, que al tener un ciclo más largo que el resto pudieron haber sido más afectados por las altas temperaturas registradas en el llenado, no pudiendo expresar su potencial.

Estas diferencias varietales en el rendimiento podrían tener un efecto sobre la respuesta de los cultivares frente al estrés hídrico.

A continuación se presenta la relación entre la producción de biomasa y el índice de cosecha con el rendimiento por planta.

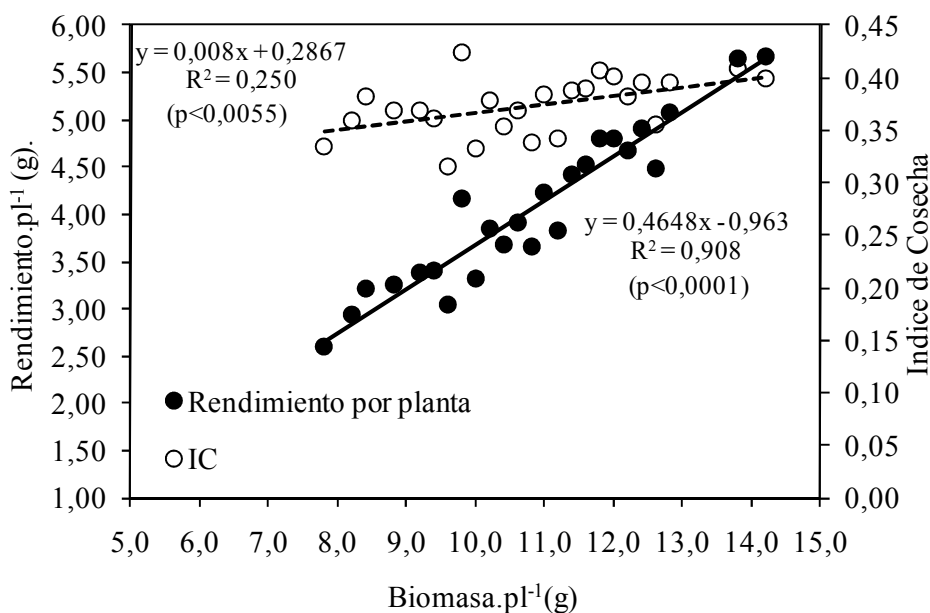


Figura 6. Relación entre Biomasa total a cosecha, Índice de cosecha y Rendimiento por planta.

En la figura anterior se observa que existió una alta correlación entre la biomasa total generada por planta y el rendimiento obtenido (R^2 0.91). Mayor biomasa total a cosecha solo puede estar asociada a mayor rendimiento si se mantiene el IC, aunque este sea bajo (Hoffman et al., 2009). Se observa una leve tendencia en aumentar el índice de

cosecha a medida que aumenta la biomasa por planta (R^2 0,25). En contradicción la bibliografía consultada señala que el índice de cosecha tiende a disminuir al incrementarse la biomasa. En términos generales, los mayores rendimientos se obtuvieron combinando alta biomasa por planta y alto índice de cosecha.

El índice de cosecha varió de 0,33 a 0,39 según el cultivar; promediando un valor de 0,37. Estos valores de IC son normales para nuestras condiciones. La biomasa generada presentó valores equivalentes a campo de 17440 kg.ha⁻¹ en promedio. Los valores de biomasa obtenidos se consideran altos según los datos de la caracterización de cultivares de trigo (Hoffman et al., 2009). Cabe mencionar que los altos valores de biomasa registrados coincidieron con valores medios-altos de índice de cosecha.

En el siguiente cuadro se presenta la biomasa por planta, el índice de cosecha y el rendimiento por planta para los diferentes cultivares evaluados en promedio.

Cuadro 7. Rendimiento, Biomasa e Índice de cosecha promedio por planta para cada cultivar.

Variedad	Biomasa por planta g⁻¹	IC	Rendimiento por planta g⁻¹
INIA Don Alberto	11,98a	0,39ab	4,64a
Biointa 1001	11,56ab	0,39a	4,57a
Atlax	11,09abc	0,39ab	4,33ab
Nogal	10,4bc	0,38ab	3,99ab
INIA Churrinche	10,71abc	0,36b	3,86ab
INIA Carpintero	9,91c	0,38ab	3,77ab
Baguette 11	10,60abc	0,33c	3,46b
<i>Promedio</i>	<i>10,90</i>	<i>0,37</i>	<i>4,08</i>
<i>CV (%)</i>	<i>11,66</i>	<i>7,69</i>	<i>7,69</i>
<i>Tukey (0.05)</i>	<i>1.51</i>	<i>0.031</i>	<i>0,93</i>
<i>P>F</i>	<i>0,0023</i>	<i>0,0001</i>	<i>0,0001</i>

Valores con distinta letra indican diferencias significativas entre filas. Tukey (p< 0,05).

Baguette11 registró el menor índice de cosecha, lo que incidió marcadamente en el rendimiento. Probablemente afectado por las altas temperaturas durante el llenado de grano. INIA Carpintero explicó su bajo rendimiento fundamentalmente por una menor cantidad de biomasa lograda.

Nogal presentó comparativamente una menor biomasa y un índice de cosecha medio alto. Esto es característico del cultivar, que a la vez puede presentar mayores valores de IC (Hoffman et al. 2009).

INIA Churrinche registró una biomasa similar a el promedio de los cultivares evaluados, con un índice de cosecha medio. Según los antecedentes este cultivar tiene alto potencial de producción de biomasa, pero a la vez puede ser fácilmente afectado por condiciones de estrés como altas temperaturas disminuyendo su índice de cosecha a bajos valores (Hoffman et al. 2009).

INIA Don Alberto, Atlax y Biointa1001 registraron los mayores rendimientos explicados por una mayor biomasa y un mayor índice de cosecha alcanzado. Esto es coincidente con los antecedentes que lo agrupan como cultivares de alta producción de biomasa, de alto índice de cosecha y de alto potencial de rendimiento. Sin embargo pudiera haber existido un efecto del largo de ciclo que favoreciera a estos tres cultivares, dado que son de ciclo más corto.

A continuación se presenta la figura que muestra la relación del largo del ciclo con el rendimiento para el tratamiento normal y para el promedio de los tratamientos.

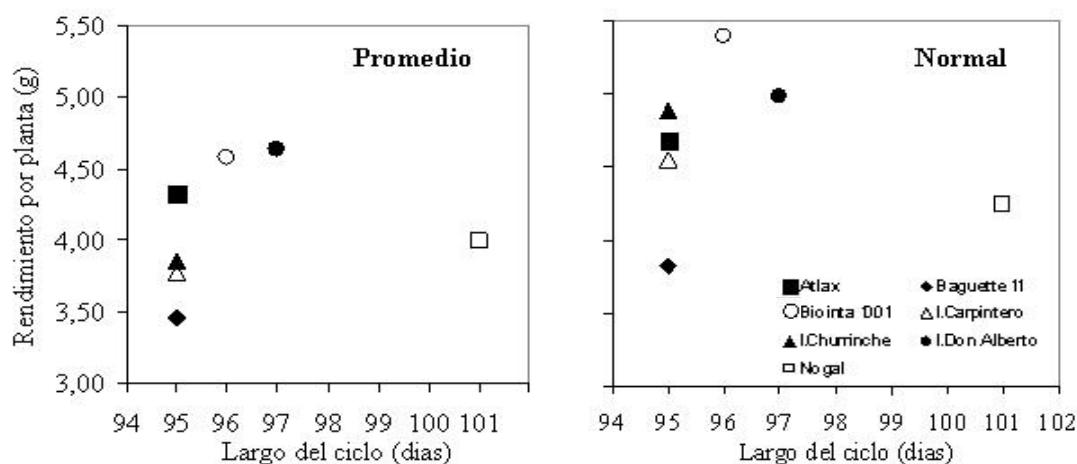


Figura 7. Rendimiento por planta para el promedio de las variedades y para el tratamiento normal tomando en cuenta el largo de su ciclo, desde emergencia a Z65.

Para todos los cultivares salvo Nogal hay una diferencia en el ciclo de apenas dos días, esto dificulta el análisis o la asociación entre el largo del ciclo y el rendimiento.

Podemos observar que distintos cultivares mostraron cambios en el largo del ciclo con respecto a los datos existentes en la evaluación de cultivares INIA – INASE (Castro et al., 2009) y la caracterización de cultivares de trigo de Facultad de Agronomía (Hoffman et al., 2009). Es el caso de Baguette11, que se comportó como un cultivar de

ciclo corto. Para este cultivar, aún en condición hídrica normal, su ciclo se vio acortado, explicado principalmente por las altas temperaturas registradas. La disminución del rendimiento en Baguette 11 fue explicada principalmente por el acortamiento de su ciclo.

Bruckner y Frohberg, citados por Ortiz et al. (2003), encontraron que existió una correlación negativa entre el rendimiento bajo estrés y los días a antesis en condiciones de déficit hídrico durante todo el ciclo. Mientras que para anegamiento Setter y Waters (2003) señalan contrariamente que trigos de ciclos largos tienen ventaja a los ciclos cortos, debido al mayor periodo de recuperación posterior que poseen los ciclos largos. Contrariamente Sayre et al., citado por Samad (2001) no encontraron relación entre el rendimiento en grano y los días a madurez. Con respecto a esto podemos decir que el largo de ciclo tiene un efecto diferente cuando se lo somete a un estrés, dependiendo de las condiciones ambientales durante el crecimiento del cultivo.

4.2.1.2 Componentes de rendimiento para los diferentes cultivares estudiados

Con el objetivo de determinar cuáles fueron los componentes del rendimiento que explicaron las diferencias varietales observadas anteriormente se estudiaron los componentes que determinan el rendimiento en el promedio de los tratamientos para luego comparar lo que sucede con los componentes en la interacción cultivar por estrés.

En la siguiente figura se muestra la relación entre el número de granos por planta, peso de grano con el rendimiento por planta.

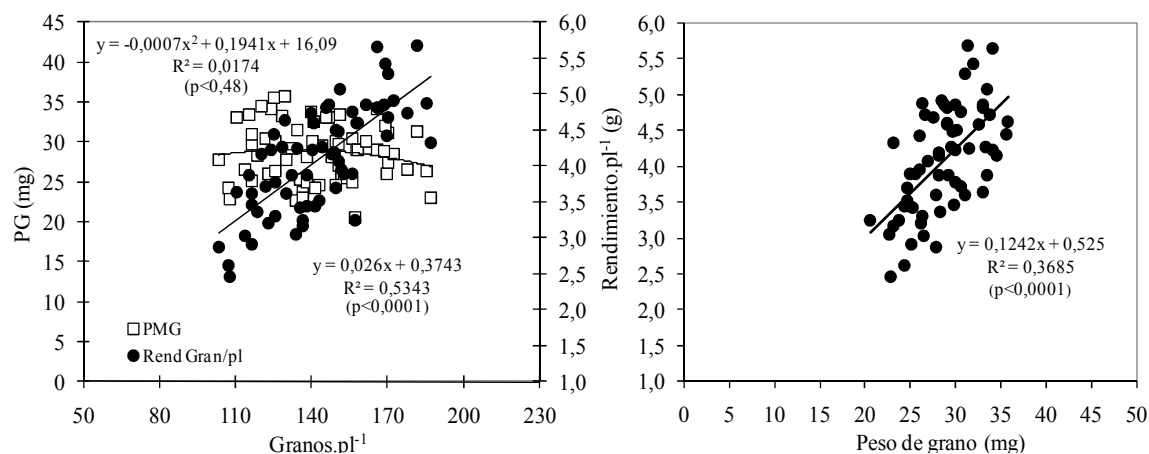


Figura 8. Rendimiento por planta y peso de grano (PG) en función de la variación total de granos por planta (a). Rendimiento por planta en función del peso de grano (b).

Como es de esperar el número de granos por planta está correlacionado con el rendimiento por planta, sin embargo solo el 53 % de la variación del rendimiento fue explicado por el número de grano.

El peso de grano no se modificó al aumentar el número de granos, esto nos da la pauta que el peso de grano fue independiente al número de granos, indicando que este componente puede ser muy importante en la determinación del rendimiento.

Contrariamente la bibliografía señala que el peso de los granos se correlaciona en forma negativa con el número de granos al producirse efectos compensatorios entre ambos (Fischer, citado por Solís, 2002). Esta afirmación se da a niveles de competencia elevados, no es el caso de las condiciones de este experimento (Hoffman et al., 2009).

Se observa que un aumento en el peso de grano se asocia positivamente con el rendimiento por planta. (R^2 0,36).

El rango de peso de grano vario entre 21 y 36 mg con un promedio de 28 mg, considerado un bajo peso de grano si lo comparamos con los antecedentes. Esto puede estar asociado a la fecha de siembra tardía (22/7) y las altas temperaturas registradas en el llenado (ver cuadro N° 5).

El número de granos por planta varió entre 110 y 180 con un promedio de 143 granos el cual según la bibliografía consultada este valor es muy elevado. Con este alto valor de número de granos por planta, cualquier variación en el peso de grano determinara diferencias importantes en el rendimiento.

El número de granos por planta y el peso de grano explican en conjunto el rendimiento. A continuación se analizaran los componentes que explican el alto número de granos obtenido por planta.

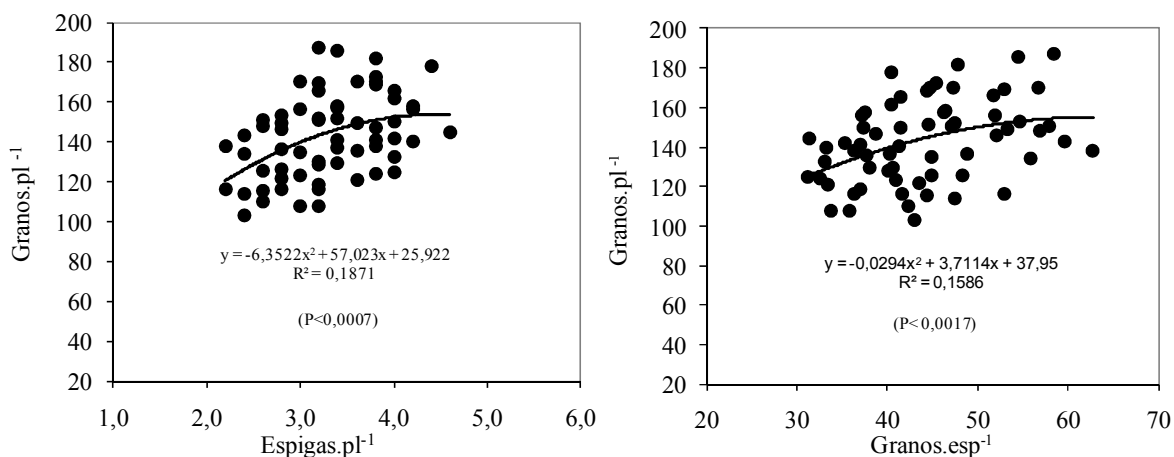


Figura 9. Relación entre número de espigas por planta, número de granos por espigas con el número de granos por planta.

Cabe destacar que el rango de espigas por planta varió entre 2,5 y 4,6 con un promedio de 3,3 considerándose un número elevado de espigas (Hoffman et al., 2009). El número de granos por espiga varió entre 32 y 60 con un promedio de 44 lo que se considera un valor elevado.

Según se puede observar en la figura, ningún componente por si solo explica el número de granos por planta. Esto está explicado por la siguiente figura donde se relaciona ambos componentes.

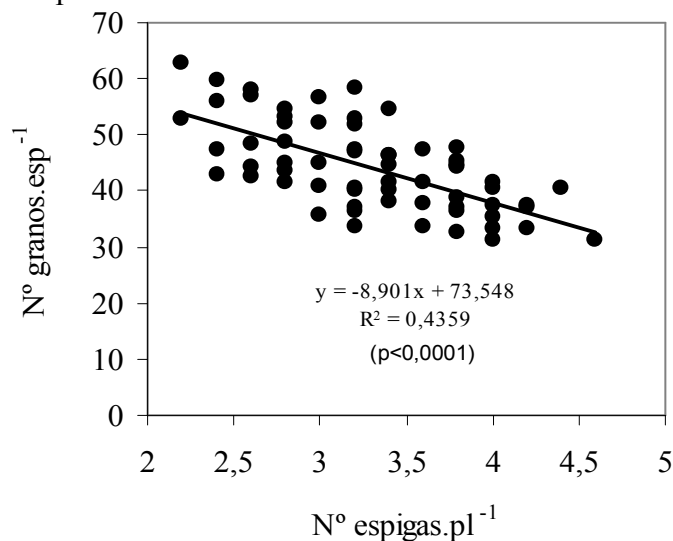


Figura 10. Relación entre el número de espigas por planta y el número de granos por espiga.

Existió una relación negativa en el número de espigas por planta y número de granos por espiga. Es decir que el aumento de un componente determina una disminución del otro, compensando el número de grano totales por planta. Se presenta a continuación la relación entre los componentes número de espigas por planta y número de granos por espigas con el rendimiento por planta, para analizar finalmente su relación con el rendimiento.

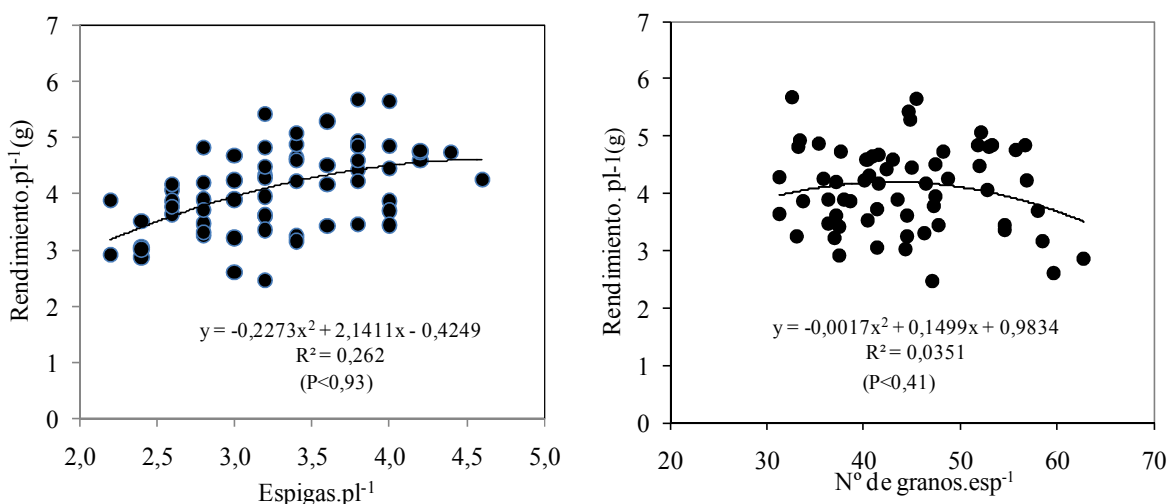


Figura 11. Rendimiento de grano en función del número de espigas por planta y el número de granos por espigas.

Como era de esperarse no se observó relación entre el rendimiento en grano por planta y ambos componentes. El número de espigas mostro mayor relación con el rendimiento ($R^2 = 0,262$).

Dado que ni el número de espigas por planta ni el número de granos por espiga se asociaron claramente con el rendimiento $R^2 = 0,262$ y $R^2 = 0,035$ respectivamente, el peso de grano determinaría en forma independiente parte de las variaciones en el rendimiento. En el cuadro 8 se presenta los componentes de rendimiento para las variedades estudiadas.

Cuadro 8. Componentes de rendimiento para el efecto cultivar.

Variedad	Espigas.pl⁻¹	Granos.esp⁻¹	Granos.pl⁻¹	PG (mg)
INIA. Don Alberto	3,84a	36,63d	140,6a	33,08a
Biointa 1001	3,07bc	45,63bc	139,7a	32,82a
Atlax	3,89a	37,99cd	147,04a	29,49b
Nogal	3,09bc	46,59b	143,71a	27,81bc
INIA. Churrinche	3,13b	45,26bc	141,75a	27,14bc
INIA. Carpintero	2,56c	55,28a	141,05a	26,66c
Baguette 11	3,51ab	41,94bcd	145,55a	23,77d
Media	3,3	44,19	142,77	28,68
CV (%)	12,01	12,63	15,24	6,54
Tukey 5%	0,57	8,05	-	2,71
<i>P>F</i>	0,0001	0,0001	0,9898	0,0001

Letras distintas indican diferencias significativas entre filas. Tukey ($p < 0,05$). Los cultivares están ordenados de mayor a menor rendimiento promedio.

No existieron diferencias significativas en el número de granos por planta para las diferentes variedades, pero existieron diferencias en los componentes que determinan el número de grano. El peso de grano fue el componente principal que explicó las diferencias en rendimiento entre las variedades. El hecho que el peso de grano sea el determinante en la variación de rendimiento entre variedades, nos muestra que las etapas de anthesis y llenado de grano incidieron fuertemente en los resultados. Es importante considerar esto posteriormente en la interacción del cultivar por estrés, ya que estas etapas caen en el periodo de recuperación.

Las distintas variedades tuvieron diferencias en los componentes que construyeron su rendimiento. A continuación se describirá el comportamiento de cada cultivar y se realizara comparaciones con la caracterización de cultivares de trigo de Facultad de Agronomía realizada por Hoffman et al. (2009).

INIA Don Alberto alcanzo el mayor número de espigas y el mayor peso de grano; pero fue el que tuvo menor número de granos por espiga. Esto es coincidente con la bibliografía consultada, salvo en el peso de grano (Hoffman et al., 2009).

INIA Carpintero tuvo el menor número de espigas pero a la vez tuvo el mayor número de granos por espiga. El peso de grano fue uno de los más bajos, coincidiendo también con Hoffman et al. (2006). Baguette 11 presentó el menor peso de grano; esto no es coincidente con las características del material (Hoffman et al., 2009).

4.2.1.3 Componentes que explican la variación en el número de espigas para el efecto cultivar

Analizada la relación entre el número máximo de tallos por planta, fertilidad de tallos y número de espigas por planta existió la tendencia que al aumentar el número de tallos por planta disminuye la fertilidad de tallos ($r= 0,25$) pero tiende a aumentar el número de espigas ($r= 0,40$) hasta cierto nivel de competencia. En el siguiente cuadro se presentan los componentes del macollaje para el efecto cultivar.

Cuadro 9. Componentes del macollaje para las variedades evaluadas.

Variedad	Macollos máx.pl⁻¹	Fertilidad (%)	Espigas.pl-1
INIA Don Alberto	6,89a	65,83bcd	3,84a
Biointa 1001	4,56b	73,94abc	3,07bc
Atlax	5,11b	85,39a	3,89a
Nogal	7,91a	46,75e	3,09bc
INIA Churrinche	3,93b	76,35ab	3,13b
INIA Carpintero	5,11b	55,04de	2,56c
Baguette 11	6,78a	62,34cd	3,51ab
<i>Media</i>	<i>5,75</i>	<i>66,52</i>	<i>3,3</i>
<i>CV (%)</i>	<i>15,07</i>	<i>13,65</i>	<i>12,01</i>
<i>Tukey 5%</i>	<i>1,25</i>	<i>13,1</i>	<i>0,57</i>
<i>P>F</i>	<i>0,0001</i>	<i>0,0001</i>	<i>0,0001</i>

Letras distintas indican diferencias significativas entre filas Tukey ($p \leq 0,05$).

Los cultivares INIA Don Alberto, Nogal y Baguette 11 se comportaron como se esperaba, dado que presentaron alto macollaje. Nogal alcanza el mayor número de tallos pero a la vez tiene la menor fertilidad de tallos, coincidiendo con la caracterización de cultivares realizada por Hoffman et al. (2009). INIA Churrinche también se comportó como se esperaba dado que tuvo un bajo macollaje. INIA Don Alberto alcanza un número de tallos elevados y mantiene un nivel de fertilidad medio lo que resulta en un número de espigas mayor. INIA Carpintero presentó un bajo número de tallos, y un bajo número de espigas, esto es característico de este cultivar (Hoffman et al., 2006).

Atlax produjo más tallos de los que se esperaba; a la vez tuvo una alta fertilidad de tallos que es coincidente con la caracterización de cultivares realizada por Hoffman et al. (2009) concretando un alto número de espigas.

En la siguiente figura se presenta la evolución de macollaje para los diferentes cultivares en base a tres momentos, al inicio del periodo de estrés (Z31-Z32), al final del periodo de estrés (Z37-Z40) y al final del ciclo del cultivo (Z65).

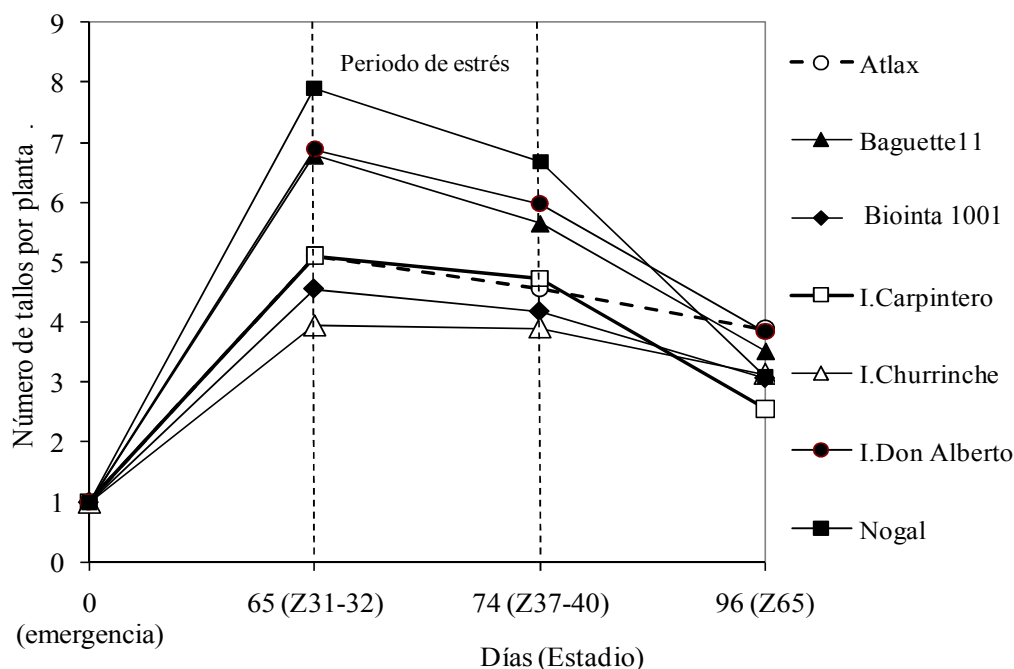


Figura 12. Patrón de macollaje de las variedades para el promedio de los tratamientos.

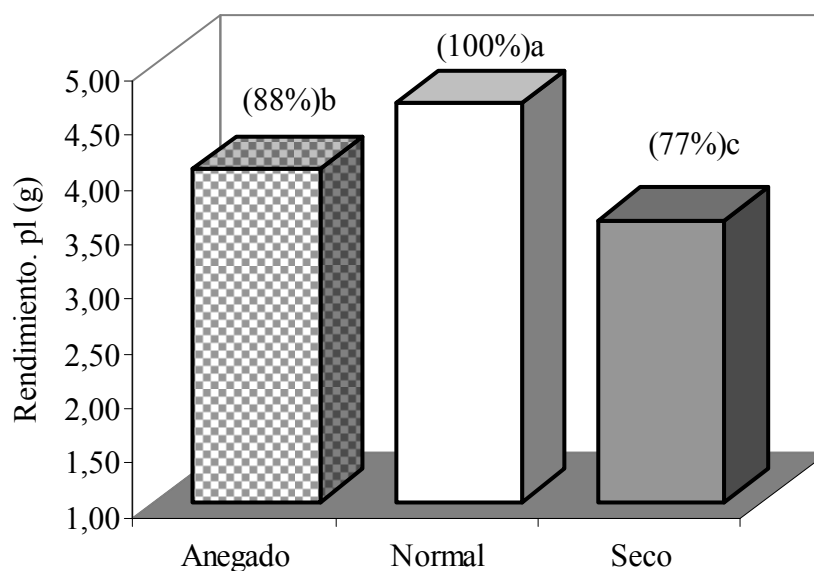
Se observa una diferencia importante en el número máximo de tallos entre variedades muy macolladoras como Nogal, INIA Don Alberto y Baguette 11 con el resto de los cultivares como INIA Churrinche que es un típico cultivar de pocos macollos, alcanzando la mitad de tallos logrados por Nogal. Sin embargo los cultivares que alcanzan el mayor número de tallos luego presentan una menor fertilidad de estos, causado por una mayor mortalidad de tallos. Variedades como Nogal y Baguette 11 que alcanzaron el mayor número de tallos, no fueron los que lograron el mayor número de espigas. Atlax que no logro un alto número máximo de tallos, concretó el mayor número de espigas a cosecha debido a su alta fertilidad de tallos. Esto es característico de este cultivar. INIA Carpintero a pesar de tener un bajo número de tallos mantuvo una baja fertilidad, obteniendo el menor número de espigas.

4.2.2 Efecto de los diferentes niveles de estrés sobre el promedio de las variedades evaluadas

En el siguiente capítulo se analiza los efectos del estrés hídrico durante parte del encañado. El rendimiento en grano por planta fue afectado significativamente por la condición hídrica del suelo ($p < 0,0001$) (ver cuadro N°6).

4.2.2.1 Rendimiento

En la siguiente figura se presentan los resultados de rendimiento absoluto y relativo para el efecto estrés.



	Anegado	Normal	Seco	CV (%)	P > F
Rendimiento. pl ⁻¹ (g)	4,04b	4,65a	3,57c	10,32	0,0001

Figura 13. Rendimiento por planta para cada condición hídrica. Valores con diferente letra difieren significativamente entre si. Tukey ($p < 0,05$).

El exceso hídrico en promedio llevó a una disminución del 12 % en el rendimiento en grano mientras el déficit hídrico lo redujo en un 23 %. Esto es esperable que suceda en trigo, ya que es más afectado por condiciones de déficit hídrico (Setter y Waters, 2003).

Para déficit hídrico en trigo se han encontrado reducciones de rendimiento similares en la bibliografía. Solís (2002) reportó una merma de rendimiento del 23 %,

cuando la deficiencia hídrica se mantuvo desde el periodo de crecimiento de la espiga hasta el final del ciclo, con un déficit total de 80mm.

Otros autores señalan pérdidas mayores, donde el déficit hídrico ocurre durante todo el ciclo. Neira (2004) reportó reducciones en el rendimiento de 31 a 48 %. Solís (2002) señala pérdidas de 22-40 %, Ortiz et al. (2003) indican reducciones de 50% y Giunta et al. (1993) observaron disminuciones en el rendimiento de 25, 54 y 87 % para 3 niveles de déficit hídricos, bajo, intermedio y severo respectivamente.

Dickin y Wright (2007) indujeron el estrés hídrico a partir de floración durante 40 días (déficit característico del clima mediterráneo), resultando reducciones del rendimiento de 17 y 53 % para el año 2002 y 2003 respectivamente. Foulkes et al. (2007) reportaron mermas en el rendimiento de 26% cuando el estrés ocurrió en el periodo espigazón – llenado de grano.

A nivel nacional hay antecedentes que han registrado pérdidas de rendimiento por déficit hídrico en trigo. Pérez et al. (2009) evaluaron y caracterizaron el efecto de un déficit progresivo de agua implementado a partir de 50% de anéxsis y hasta madurez fisiológica en cinco cultivares de trigo. En este trabajo existió una reducción del 14 % en el rendimiento. En la caracterización de cultivares de trigo realizada por Hoffman et al. (2009) se registraron pérdidas de rendimiento causadas por el déficit hídrico.

Para exceso hídrico en trigo a nivel nacional Ernst et al., citados por Hoffman et al. (2001), determinaron en trigo para un año seco, sembrado en junio, sin problemas sanitarios, que el exceso hídrico provocado por el riego durante el periodo primer macollo-anéxsis redujo el rendimiento en un 13%.

Couto, citado por Hoffman et al. (2001), determinó que las lluvias en los meses de setiembre a noviembre explican el 36 % de la variación de rendimientos. En los trabajos realizados en el 2006 en Facultad de Agronomía, el exceso hídrico en estadios tempranos provocó pérdidas de potencial del orden de 18 % en trigo (Hoffman et al. 2006).

En la bibliografía se citan trabajos extranjeros, donde Dickin y Wright (2007) impusieron el estrés 93 días post siembra, durante 44 días y 58 días de anegamiento, reportando valores de pérdidas de rendimiento de 20% y 24% respectivamente.

Cannell et al., citados por Hoffman et al. (2001) estudiaron los efectos del anegamiento durante el invierno sobre el crecimiento de los cultivos de trigo. La disminución registrada en el rendimiento fue de 24%.

Belford, citado por Hoffman et al. (2001) estudió el efecto de diferentes duraciones de exceso hídrico en 3 momentos durante el desarrollo de un cultivo de trigo de invierno: luego de emergencia, durante el macollaje y durante la encañazón. Las pérdidas en rendimiento luego de periodos de anegamientos aislados estuvieron entre un 2 y un 16 % dependiendo de la duración de los anegamientos. Cuando el anegamiento se dio en los 3 momentos, las pérdidas de rendimiento fueron aditivas y alcanzaron el 20%.

4.2.2.2 Biomasa e índice de cosecha

A continuación se discute el efecto de la condición hídrica sobre las variables biomasa e índice de cosecha y su contribución relativa a la variación del rendimiento. Dada la alta correlación observada anteriormente entre la biomasa generada y el rendimiento ($R^2 = 0,90$) y la relación entre el índice de cosecha y el rendimiento ($R^2 = 0,57$) es importante observar cómo afectan los tratamientos hídrico de estrés sobre estos dos componentes.

Cuadro 10. Efecto de la condición hídrica sobre rendimiento, biomasa e índice de cosecha.

	Anegado	Normal	Seco	CV (%)	P > F
Rendimiento.pl ⁻¹ (g)	4,04b	4,65a	3,57c	10,32	0,0001
Biomasa total.pl ⁻¹ (g)	10,8b	11,7a	10,1b	9,51	0,0002
IC (%)	37b	40a	35c	6,05	0,0002

Valores seguidos de igual letra en cada fila no se diferencian estadísticamente entre si Fisher ($P < 0.05$).

Los tratamientos de estrés hídrico tuvieron un efecto significativo en la biomasa total por planta ($p < 0,0002$) y en el índice de cosecha ($p < 0,0002$).

El exceso hídrico redujo la biomasa total en un 8 % y el índice de cosecha se redujo en un 7,5%. El déficit hídrico disminuyó la biomasa total en un 14% mientras que el índice de cosecha se redujo un 13%.

Las reducciones en el rendimiento en ambos tratamientos está explicada tanto por la reducción en la biomasa como en el índice de cosecha. En condiciones de déficit hídrico el índice de cosecha tiene una reducción mayor, componente que explicaría el menor rendimiento bajo déficit hídrico.

Es importante mencionar que un estrés provocado tanto por déficit o exceso hídrico durante parte del periodo crítico logro disminuir la biomasa total y el índice de cosecha. Era esperable que la biomasa se redujera dado que el estrés producido por ambos tratamientos afectó el periodo de mayor tasa de crecimiento del cultivo. Acevedo

et al., citados por Acevedo et al. (2005), señalan que el déficit hídrico provoca en la planta un estrés, que se ve reflejado en un menor crecimiento celular, una menor área foliar, una reducción de la fotosíntesis y una menor producción de biomasa. Trought y Drew, citados por Dicking y Wright (2007) concuerdan que el anegamiento disminuyó significativamente la biomasa aérea total de las plantas, explicado principalmente por la falta de oxígeno a nivel radicular causando un pobre desarrollo vegetativo.

La reducción del índice de cosecha podría estar explicada por un efecto del estrés hídrico en la tasa de crecimiento afectando la sobrevivencia, el número y el tamaño de las estructuras reproductivas que llegan a antesis.

4.2.2.3 Componentes del rendimiento para los diferentes tratamientos hídricos de estrés

En este capítulo se estudiara el efecto que tuvieron los tratamientos de estrés hídrico en los componentes del rendimiento. En el cuadro 11 se presenta el efecto de la condición hídrica sobre los componentes del rendimiento.

Cuadro 11. Componentes de rendimiento para los diferentes tratamientos hídricos.

	Anegado	Normal	Seco	CV (%)	P > F
Espigas.pl ⁻¹	3,31 ab	3,54 a	3,04 b	10,08	0,0169
Granos.esp ⁻¹	42,36 a	45,95 a	44,26 a	13,38	0,341
Granos.pl ⁻¹	137,6 b	159,62 a	131,1 b	12,05	0,0001
PG (mg)	29,4 a	29,2 a	27,4 a	6,02	0,1463

Valores seguidos de igual letra en cada fila no se diferencian estadísticamente LSD Fisher (P< 0.05).

La reducción del rendimiento cuando el promedio de los diferentes cultivares fueron sometidos al estrés hídrico durante el encañado estuvo directamente asociado con la caída en el número de granos por planta ($p<0,0001$). Para las condiciones de déficit hídrico donde el rendimiento fue el más afectado, la disminución se explicó por un efecto multiplicativo entre un menor número de granos por planta (explicado por una menor cantidad de espigas por planta) y una tendencia de menor peso de grano.

Estos resultados son coincidentes a los encontrados en la bibliografía. Guinta et al. (1993), Solís (2002), Ortiz et al. (2003) y Neira (2004), señalan que el número de granos por planta es el componente más afectado. El componente que explico en mayor medida la disminución del número de granos por planta fue el número de espigas.

Los granos por espiga no fueron estadísticamente afectados en condiciones de déficit hídrico, esto coincide con Solís (2002) a diferencia de los resultados de Oosterhuis y Cartwright, citados por Solís (2002), quienes encontraron que bajo déficit hídrico la disminución de los granos por espiga fue causada por un aumento del aborto floral en los extremos de las espigas, pero en condiciones de invernadero, efecto atribuible a mayores temperaturas generadas en dicho ambiente.

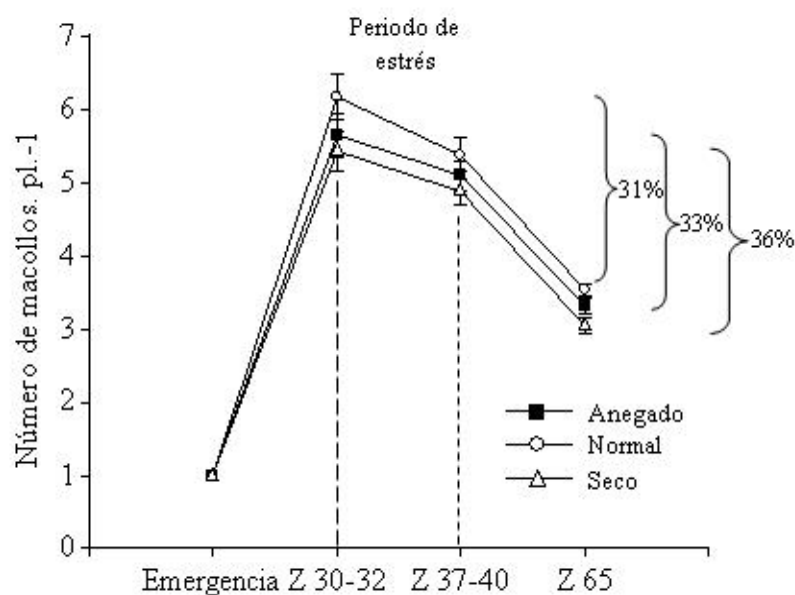
Respecto a el peso de grano se observa una tendencia de disminución en condiciones de déficit pero sin diferencias estadísticas respecto al normal; en esto concuerdan Giunta et al. (1993), Solís (2002), Zhong-huand Rajaram, citado por Karam (2009) que establecen que el peso de grano permanece relativamente estable, quienes lo atribuyen a una activa translocación de asimilados acumulados durante el periodo pre antesis.

El peso de grano que fue el componente más determinante en el rendimiento de los cultivares para el promedio de los tratamientos, no fue afectado estadísticamente por los tratamientos hídricos ($p < 0,1463$).

El número de granos por planta que explicó el 53 % de las variaciones en el rendimiento de los cultivares para el promedio de los tratamientos, fue afectado estadísticamente por el estrés hídrico ($p < 0,0001$).

4.2.2.4 Componentes que explican la variación del número de espigas para el efecto promedio de los cultivares

En la figura y cuadro siguiente se puede observar la evolución del número de tallos por planta para los diferentes tratamientos hídricos y los valores obtenidos de número de tallos máximo por planta, fertilidad de tallos en porcentaje y número de espiga por planta para cada condición hídrica estudiada.



	Anegado	Normal	Seco	CV (%)	P > F
Tallos máx.pl ⁻¹	5,66 ^a	6,17 ^a	5,44 ^a	14,67	0,309
Fertilidad de tallos (%)	66,85 ^a	68,95 ^a	63,77 ^a	13,13	0,541
Espigas.pl ⁻¹	3,31 ^{ab}	3,54 ^a	3,04 ^b	10,08	0,0169

Figura 14. Resultados obtenidos del efecto estrés sobre los componentes del macollaje. Valores seguidos de igual letra dentro de la fila no se diferencian estadísticamente. LSD Fisher ($P < 0.05$).

En la figura anterior se observa la evolución de los componentes de macollaje según estadio para los tres tratamientos con sus intervalos de confianza y en porcentaje la tasa de mortalidad de tallos para los tratamientos normal (31%), anegado (33%) y seco (36%).

Como el número máximo de tallos (Z30) no interviene como resultados de los tratamientos ya que el estrés hídrico comienza luego de haber terminado el proceso de macollaje, es importante considerar el efecto de la tasa de fertilidad.

La fertilidad de tallos no difirió estadísticamente entre tratamientos para el promedio de las variedades. Sin embargo existió la tendencia de una menor fertilidad de tallos bajo déficit hídrico el cual no es significativo por el mayor coeficiente de

variación. Esto explica en definitiva, como antes fue mencionado que el déficit hídrico afecta el número de espiga por planta.

Dicking y Wright (2007), encontraron que el anegamiento disminuyó significativamente el número de tallos por planta en comparación con los testigos drenados.

4.2.2.5 Largo del ciclo para el efecto estrés

A continuación se presentarán los datos de largo de ciclo a Z65 para el efecto de los tratamientos evaluados. Los tratamientos de estrés hídrico no tuvieron un efecto significativo en el largo de ciclo.

Cuadro 12. Largo de ciclo para las condiciones hídricas evaluadas.

Condición hídrica de estrés	Largo del ciclo (días)
Anegado	96
Normal	96
Seco	96
<i>Promedio (días)</i>	<i>96</i>
<i>CV (%)</i>	<i>2,18</i>

No hubo diferencias en el largo del ciclo en los diferentes tratamientos para el promedio de las variedades.

Coincide con esto Abatte et al., citados por Abatte y Cantareto (2007) quien no encontró diferencias significativas en el largo del ciclo en condiciones de sequía durante el periodo de crecimiento de espigas. Contrariamente Magrin, citado por Abatte y Cantareto (2007) afirma que en condiciones de déficit hídrico en todo el ciclo se modifica la fecha a antesis, adelantándose en condiciones moderadas y retrasándose en situaciones severas.

4.2.3 Efecto del estrés hídrico para cada uno de los cultivares evaluados

Se estudiara el efecto del estrés hídrico para cada uno de los cultivares evaluados, principal objeto de interés en este trabajo. Según los antecedentes es esperable que haya diferencias entre cultivares frente al exceso hídrico (Setter y Waters 2003, Cao y Cai, Lin et al., Ginkel et al., citados por Setter y Waters 2003) y al déficit hídrico (Solís 2002, Neira 2004).

4.2.3.1 Rendimiento

Para la interacción cultivar por estrés existió un efecto significativo en el rendimiento ($p < 0,07$). En la siguiente figura se presenta el rendimiento relativo para la interacción cultivar por estrés. La importancia de mostrar estos datos en términos relativos es para poder comparar independientemente del rendimiento de cada cultivar.

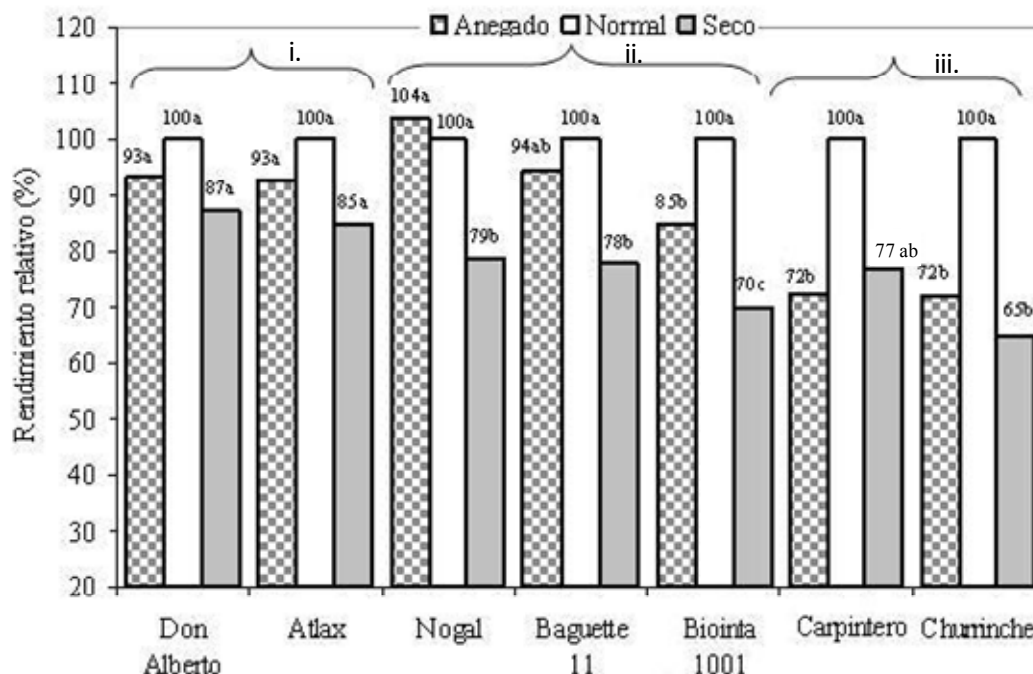


Figura 15. Rendimiento relativo por planta, para la interacción cultivar por estrés, ordenados de izquierda a derecha por comportamiento al estrés hídrico. La separación de medias se realizó dentro de cada cultivar. Valores con diferente letra dentro de cada cultivar difieren estadísticamente entre sí. Tukey (0,05).

La magnitud de las pérdidas que registraron los cultivares para las condiciones de déficit hídrico variaron entre 13 y 35%, mientras que el exceso hídrico registró variaciones en los cultivares entre +4 y -28%. Estos valores son una evidencia de la variación que presentan los cultivares frente a condiciones de estrés hídrico contrastantes.

Los siete cultivares evaluados se podrían clasificar en forma preliminar en tres grupos de rango de bienestar hídrico: i.- amplio (INIA Don Alberto y Atlax), donde el rendimiento en condiciones de déficit y exceso no variaron estadísticamente frente al normal ii.- sesgado hacia un buen comportamiento frente al exceso hídrico (Nogal,

Baguette 11, y Biointa 1001) y iii.- estrecho (INIA Carpintero e INIA Churrinche), ya que en condiciones de estrés reducen significativamente los rendimientos tanto en anegamiento como en déficit.

Entre las especies cultivadas, se dice que un cultivar manifiesta tolerancia diferencial a la sequía cuando su rendimiento se ve menos afectado por ésta adversidad que la de otro cultivar (Mazza et al., 1993). Se podría clasificar a Baguette 11 y Nogal como tolerantes al exceso hídrico y susceptible al déficit hídrico. Biointa 1001, INIA Churrinche e INIA Carpintero como susceptible al exceso y déficit hídrico. Mientras que INIA Don Alberto y Atlax serian tolerantes al exceso y déficit hídrico.

A continuación se presenta el rendimiento en términos absolutos para la interacción variedad por estrés.

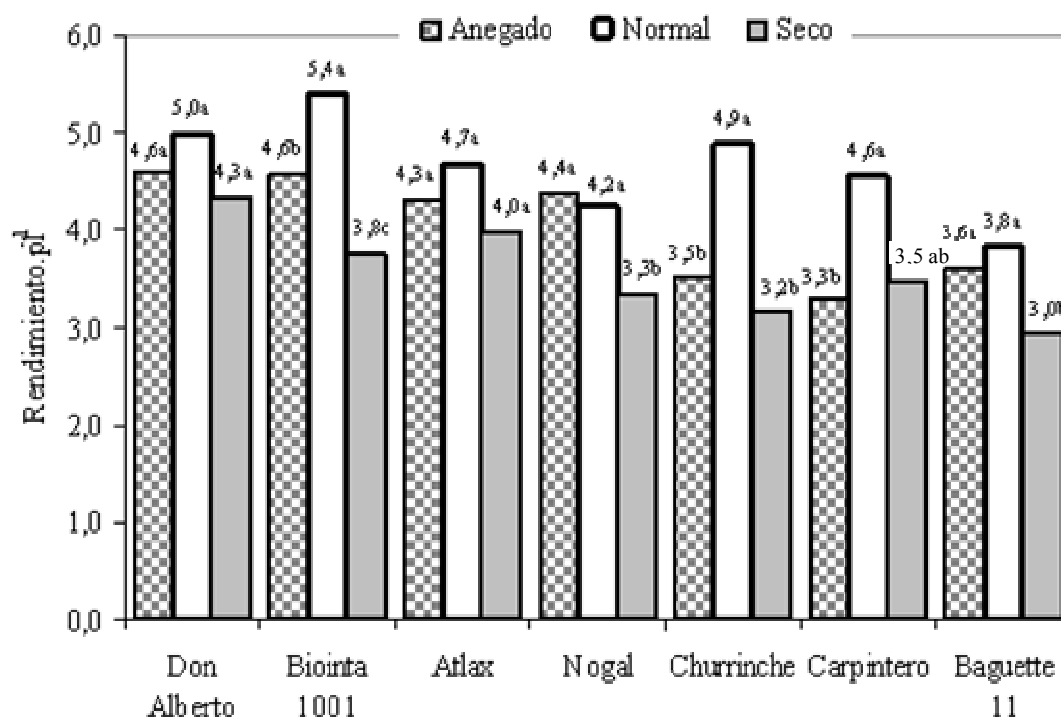


Figura 16. Rendimiento por planta para la interacción cultivar por estrés, ordenados por rendimiento promedio. La separación de medias se realizó dentro de cada cultivar. Valores con diferente letra difieren entre dentro de cada cultivar sí. *Tukey (0,05)*.

En la figura anterior se observa que los cultivares presentan rendimientos diferentes frente a los tratamientos hídricos evaluados también en valores absolutos.

Como se analizó anteriormente Baguette 11 vio resentido su rendimiento potencial por las condiciones en las que se desarrollo el experimento. En términos absolutos esto determinó que sea el cultivar que registró el menor rendimiento frente al déficit hídrico. Sin embargo en términos relativos no mostró la mayor caída de rendimiento.

El análisis de rendimiento de los cultivares frente al estrés hídrico en términos absolutos está ligado al rendimiento potencial que puedan alcanzar en las condiciones del experimento.

Las líneas de mayor rendimiento bajo condiciones normales tienden a perder más rendimiento bajo déficit hídrico pero aún mantienen los más altos rendimientos. Esto es consistente con otros trabajos desarrolladas bajo condiciones de déficit hídrico en Israel (Blum, citado por Foulkes et al., 2007) y México (Fischer y Maurer, citados por Foulkes et al., 2007). Para este experimento INIA Don Alberto y Atlax fueron la excepción, siendo 2 de las 4 variedades que más rindieron, pero a la vez perdieron menos rendimiento bajo déficit y exceso hídrico.

Se observan también, cultivares estresados que logran rendimientos mayores a otros cultivares en condiciones normales. Esto evidencia la importancia del potencial de rendimiento de los cultivares y su efecto frente al estrés hídrico.

4.2.3.2 Biomasa e Índice de Cosecha

En el siguiente cuadro se presenta un resumen del análisis de varianza para la biomasa total acumulada por planta y el índice de cosecha.

Cuadro 13. Análisis de varianza para la biomasa total e índice de cosecha.

Biomasa				
Fuente	Gl	CM	Valor F	Pr > F
Cultivar	6	4,47	4,17	0,0023
Estrés	2	14,15	13,19	0,0001
Cultivar * Estrés	12	1,41	1,31	0,2471
Índice de Cosecha				
Fuente	Gl	CM	Valor F	Pr > F
Cultivar	6	0,01	11,22	0,0001
Estrés	2	0,01	20,28	0,0001
Cultivar * Estrés	12	5,8	1,21	0,309

La biomasa mostró un efecto significativo para los efectos cultivar ($p < 0,0023$) y estrés ($p < 0,0001$), pero no lo fue para la interacción ($p < 0,24$).

Al igual que la biomasa, el índice de cosecha fue significativo para los efectos cultivar y estrés, pero no lo fue para la interacción ($p < 0,30$). Existió un efecto combinado de la biomasa total a cosecha y el índice de cosecha que explicaría las diferencias en el rendimiento para la interacción cultivar por estrés. En el cuadro a continuación se presentan los resultados obtenidos del índice de cosecha, biomasa y rendimiento para la interacción variedad por estrés.

Cuadro 14. Biomasa e índice de cosecha para la interacción variedad por tratamiento.

		Anegado	Normal	Seco	Tukey (0,05)	CV (%)
Baguette 11 (ii)	Rendimiento.pl ⁻¹ (g)	3,59ab	3,82a	2,95b	0,78	11,32
	Biomasa.pl ⁻¹ (g)	11,07a	10,93a	9,8a	-	4,95
	Índice de cosecha	0,32a	0,35a	0,30a	-	9,75
Carpintero (iii)	Rendimiento.pl ⁻¹ (g)	3,29b	4,55a	3,48b	1,00	13,31
	Biomasa.pl ⁻¹ (g)	9,0a	10,93a	9,8a	-	13,30
	Índice de cosecha	0,36a	0,42a	0,36a	-	4,02
Churrinche (iii)	Rendimiento.pl ⁻¹ (g)	3,51b	4,88a	3,18b	0,82	10,66
	Biomasa.pl ⁻¹ (g)	10,2a	12,53a	9,4a	-	13,90
	Índice de cosecha	0,35a	0,39a	0,34a	-	9,81
Nogal (ii)	Rendimiento.pl ⁻¹ (g)	4,38a	4,25a	3,34b	0,43	5,35
	Biomasa.pl ⁻¹ (g)	11,47a	10,67a	9,07a	-	6,28
	Índice de cosecha	0,38a	0,40a	0,37a	-	4,48
Atlax (i)	Rendimiento.pl ⁻¹ (g)	4,32a	4,68a	3,99a	1,23	14,33
	Biomasa.pl ⁻¹ (g)	11,13a	11,6a	10,53a	-	10,95
	Índice de cosecha	0,39a	0,40a	0,38a	-	5,33
Biointa 1001 (ii)	Rendimiento.pl ⁻¹ (g)	4,57b	5,39a	3,76c	0,49	5,33
	Biomasa.pl ⁻¹ (g)	11,2a	12,8a	10,67a	-	7,09
	Índice de cosecha	0,41a	0,42a	0,35a	-	4,16
Don Alberto (i)	Rendimiento.pl ⁻¹ (g)	4,6a	4,98a	4,32a	0,84	9,11
	Biomasa.pl ⁻¹ (g)	11,73a	12,73a	11,47a	-	7,02
	Índice de cosecha	0,39a	0,39a	0,38a	-	2,75

Cultivares ordenados de menor a mayor rendimiento promedio. Valores con diferente letra en la fila difieren entre sí (Tukey $< 0,05$).

Para el grupo i, que incluye a INIA Don Alberto y Atlax el índice de cosecha y la biomasa tendieron a permanecer estables frente a los tratamientos. Para el grupo ii, que incluye a Nogal, Biointa 1001 y Baguette 11, la tendencia es una disminución de la biomasa y el índice de cosecha frente al tratamiento seco. Para el grupo iii, que incluye a INIA Churrinche e INIA Carpintero, la tendencia es a disminuir la biomasa y el índice de cosecha frente al tratamiento anegado y seco, siendo mayor la disminución en este último.

Estas tendencias explicarían el comportamiento de las variedades en el rendimiento relativo de la figura 22, donde el grupo i, fue considerado de rango de bienestar hídrico amplio, el grupo ii, sesgado a un buen comportamiento frente al exceso hídrico y el grupo iii, clasificado como de rango de bienestar hídrico estrecho.

Los mayores rendimientos, en este caso, fueron explicados por el efecto multiplicativo de dos componentes no significativos. INIA Don Alberto, el cual obtuvo altos rendimientos frente a los tratamientos hídricos, mantuvo una alta producción de biomasa y un alto índice de cosecha. En contraste con Baguette 11, el cual obtuvo los menores rendimientos frente a condiciones de estrés hídrico, explicado por una bajo índice de cosecha particularmente y una producción menor de biomasa.

4.2.3.3 Componentes del rendimiento para la interacción variedad por estrés

La interacción cultivar por estrés no tuvo un efecto significativo en el número de espigas por planta ($p < 0,38$), en los granos por espiga ($p < 0,98$), en los granos totales ($p < 0,24$) y en el peso de grano ($p < 0,83$). Ninguno de los componentes explica por sí solo las variaciones en el rendimiento encontradas para la interacción cultivar por estrés.

En el siguiente cuadro se presentan los datos de componentes de rendimiento para la interacción variedad por estrés.

Cuadro 15. Componentes del rendimiento para la interacción variedad por estrés ordenados de menor a mayor rendimiento promedio.

		Anegado	Normal	Seco	CV (%)
Baguette 11 (ii)	Esp.pl ⁻¹	3,47a	3,73a	3,33a	10,40
	Grano.esp ⁻¹	41,99a	43,76a	40,07a	22,94
	Número de grano.pl ⁻¹	143,19a	159,46a	133,99a	14,45
	PG (mg)	25,10a	24,03a	22,17a	3,91
INIA Carpintero (iii)	Esp.pl ⁻¹	2,40a	2,93a	2,33a	8,65
	Grano.esp ⁻¹	51,29a	55,17a	59,39a	9,24
	Número de grano.pl ⁻¹	123,44a	161,36a	138,36a	11,29
	PG (mg)	26,63a	28,2a	25,13a	6,85
INIA Churrinche (iii)	Esp.pl ⁻¹	3,00a	3,67a	2,73a	7,96
	Grano.esp ⁻¹	41,71a	48,11a	45,97a	14,24
	Número de grano.pl ⁻¹	124,94a	175,53a	124,77a	10,81
	PG (mg)	28,13a	27,87a	25,43a	6,02
Nogal (ii)	Esp.pl ⁻¹	3,33a	3,13a	2,8a	9,65
	Grano.esp ⁻¹	45,58a	49,07a	45,1a	6,57
	Número de grano.pl ⁻¹	151,81a	153,04a	126,28a	8,39
	PG (mg)	29,07a	27,73a	26,63a	9,16
Atlax (i)	Esp.pl ⁻¹	3,87a	3,93a	3,87a	15,14
	Grano.esp ⁻¹	37,03a	40,06a	36,88a	13,43
	Número de grano.pl ⁻¹	143,42a	154,67a	143,03a	16,13
	PG (mg)	30,20a	30,23a	28,03a	3,59
Biointa 1001 (ii)	Esp.pl ⁻¹	3,13a	3,47a	2,60a	8,13
	Grano.esp ⁻¹	43,42a	48,4a	45,06a	11,69
	Número de grano.pl ⁻¹	134,54a	167,40a	117,16a	8,17
	PG (mg)	34,03a	32,27a	32,17a	4,72
Don Alberto (i)	Esp.pl ⁻¹	4,00a	3,93a	3,60a	4,59
	Grano.esp ⁻¹	35,46a	37,12a	37,31a	12,39
	Número de grano.pl ⁻¹	141,88a	145,89a	134,01a	12,37
	PG (mg)	32,63a	34,23a	32,37a	6,05

Valores con diferente letra para cada fila difieren entre sí.

Si bien no hubo un efecto significativo en los componentes del rendimiento para la interacción cultivar por estrés existieron tendencias que permiten explicar el comportamiento de los diferentes grupos de cultivares frente a los tratamientos hídricos.

El grupo i, que incluye los cultivares INIA Don Albero y Atlax, de un rango de bienestar hídrico amplio, los componentes del rendimiento se comportaron de forma estable frente a los tratamientos hídricos. El grupo ii, que comprende a Nogal, Baguette 11 y Biointa 1001, sesgados hacia un buen comportamiento frente al exceso hídrico tuvieron la tendencia a disminuir los componentes del rendimiento frente al tratamiento de déficit hídrico. En Biointa 1001 la tendencia es a disminuir el número de espigas y el número de granos por planta frente al tratamiento seco. Baguette 11 tiende a disminuir el peso de grano.

El grupo iii, que incluye a INIA Carpintero e INIA Churrinche, clasificado como de rango hídrico estrecho, los componentes del rendimiento tienden a disminuir frente a los tratamientos de déficit y exceso hídrico, principalmente el número de espigas por planta.

Los cultivares INIA Churrinche, INIA Carpintero y Biointa 1001 se caracterizan por presentar un número bajo de espigas por planta en condiciones normales (Hoffman et al., 2009). Como analizamos anteriormente son los cultivares que tienden a reducir el número de espigas por planta frente al déficit hídrico.

El peso de grano que había sido el componente más importante en determinar las diferencias en rendimiento para el efecto cultivar, en el efecto estrés no resultó significativo. Baguette 11 que presentó un bajo peso de grano en el tratamiento normal también tendió a reducir el peso de grano frente al tratamiento seco. Este efecto en el peso de grano no era de esperar, dado que este componente se define luego de levantado el estrés.

Una posible explicación es la que señala Hoffman et al. (2009) donde una menor área foliar de las hojas que se encuentran en proceso de expansión condicionaría la capacidad fotosintética para las fases finales de la planta. No se descartan efectos directos sobre las estructuras reproductivas en formación que condicionan el tamaño del carpelo, el número de células del grano y por tanto el tamaño potencial del grano.

4.2.3.4 Efecto del estrés hídrico en el patrón de macollaje para las variedades evaluadas

La interacción cultivar por estrés no tuvo un efecto significativo en el número de tallos por planta ($p < 0,72$) y en la fertilidad de tallos ($p < 0,30$). El mayor efecto de estrés, que se da por déficit hídrico, lo explica la caída en el número de espigas, que llevó a una reducción en el rendimiento promedio no tan elevada, porque luego existieron buenas condiciones de recuperación, pero si esto no ocurre y el rendimiento promedio por

espiga baja, la caída del potencial es aún mayor. Para estudiar el comportamiento de la interacción variedad por estrés sobre el patrón de macollaje se presentara el siguiente cuadro con los resultados obtenidos.

Cuadro 16. Componentes del macollaje para la interacción cultivar por estrés.

		Anegado	Normal	Seco	CV (%)
Baguette 11 (ii)	Espigas.pl	3,47a	3,73a	3,33a	10,40
	Tallos máx. a Z30	6,60a	7,50a	6,20a	9,98
	Fertilidad de tallos (%)	64,27a	60,20a	62,56a	6,62
INIA Carpintero (iii)	Espigas.pl	2,40a	2,93a	2,33a	8,65
	Tallos máx. a Z30	5,06a	5,53a	4,73a	19,95
	Fertilidad de tallos (%)	50,33a	60,74a	54,06a	19,31
INIA Churrinche (iii)	Espigas.pl	3,00a	3,67a	2,73a	7,96
	Tallos máx. a Z30	3,53a	4,66a	3,6a	7,58
	Fertilidad de tallos (%)	73,73a	85,93a	69,39a	6,28
Nogal (ii)	Espigas.pl	3,33a	3,13a	2,8a	9,65
	Tallos máx. a Z30	8,20a	7,66a	7,86a	17,31
	Fertilidad de tallos (%)	47,98a	48,80a	43,47a	15,87
Atlax (i)	Espigas.pl	3,87a	3,93a	3,87a	15,14
	Tallos máx. a Z30	5,20a	5,06a	5,06a	5,38
	Fertilidad de tallos (%)	85,44a	86,94a	83,78a	13,63
Biointa 1001 (ii)	Espigas.pl	3,13ab	3,47a	2,60a	8,13
	Tallos máx. a Z30	4,26a	4,86a	4,53a	17,38
	Fertilidad de tallos (%)	75,71a	81,61a	64,49a	11,81
INIA Don Alberto (i)	Espigas.pl	4,00a	3,93a	3,60a	4,59
	Tallos máx. a Z30	6,73a	7,86a	6,06a	13,20
	Fertilidad de tallos (%)	70,48a	58,39a	68,61a	16,27

Las variedades están ordenadas de menor a mayor rendimiento promedio.

La tendencia a reducir el número de espigas que presentaron los cultivares INIA Carpintero, INIA Churrinche y Biointa 1001 frente al tratamiento seco estaría explicado por una tendencia a disminuir la fertilidad de tallos.

INIA Don Alberto, Baguette 11 y Atlax mantienen estable el número de espigas explicado por una tendencia a no disminuir la fertilidad de tallos. En la siguiente figura se presentará el patrón de macollaje para la interacción variedad por estrés; construido a partir de mediciones en tres momentos: al inicio del periodo de estrés (Z31-32) al final del periodo de estrés (Z37-Z40) y al final del ciclo del cultivo (Z65).

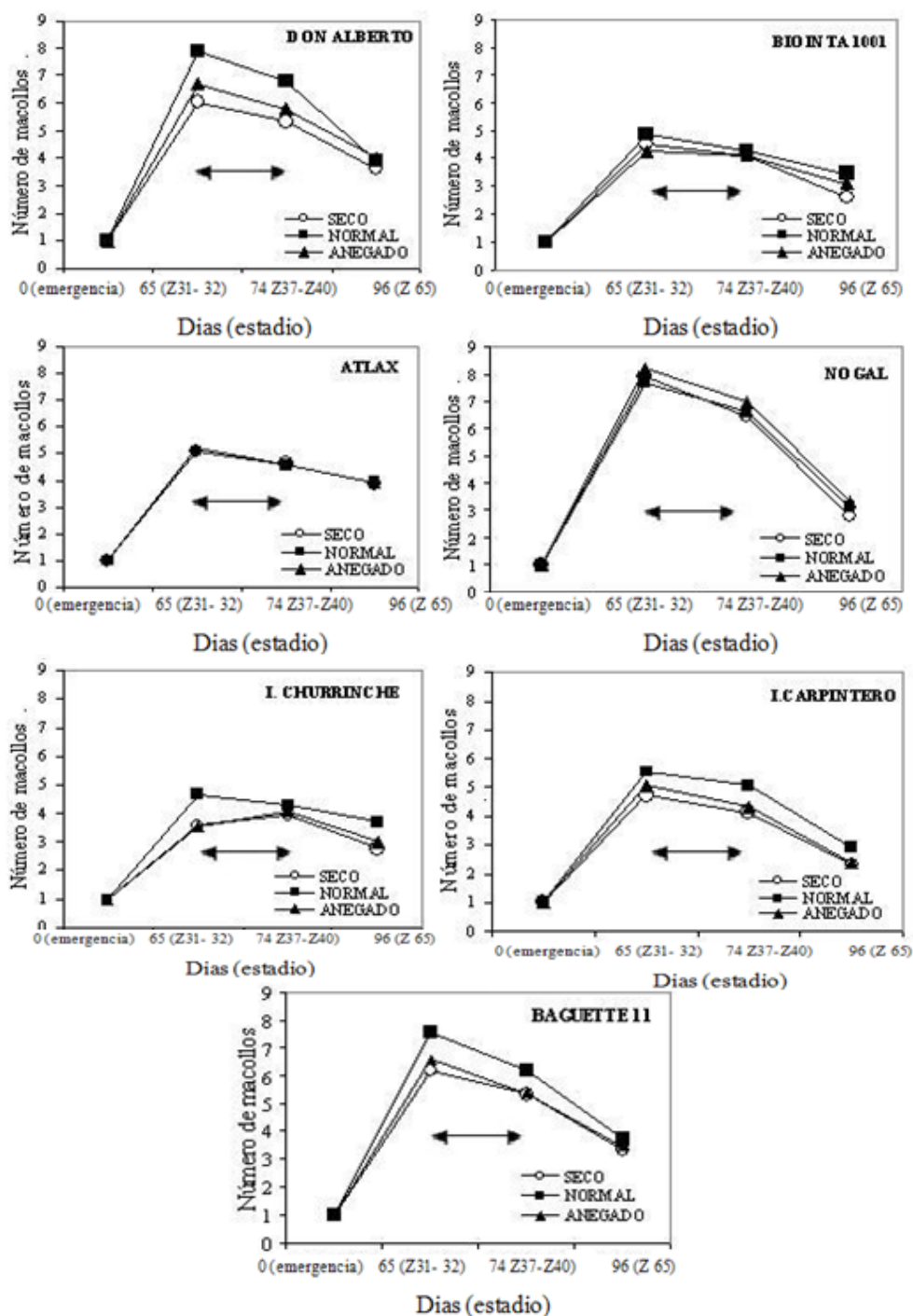


Figura 17. Patrón de macollaje en función de diferentes estadios y para las diferentes variedades. El conector indica el periodo de estrés.

A partir de Z30 hasta la floración se produce la muerte de la mayor parte de los macollos generados, variando con el propio número de macollos máximos y el cultivar. En este periodo el crecimiento está estrechamente relacionado con la tasa de sobrevivencia final de cada tallo. (Abbate et al., Slafer et al., citados por Hoffman et al., 2001).

Los factores climáticos y de manejo determinantes del crecimiento durante el encañado (temperatura, balance hídrico, radiación, disponibilidad de nitrógeno, etc.) inciden directamente en la proporción de tallos que logran una espiga a cosecha. Es así que el estrés, tanto en la etapa de generación neta de macollos, como durante la fase de muerte, determinan variaciones de la espigas a cosecha (Rigg et al., Hoffman et al., Hoffman et al., Abbate et al., citados por Hoffman et al., 2001).

Los cultivares de alto macollaje como INIA Don Alberto, Nogal, Baguette 11 presentaron una mayor caída en la fertilidad de tallos mientras que Biointa 1001, INIA Churrinche e INIA Carpintero que son cultivares de menor macollaje presentan una mayor fertilidad compensando en el número de espigas. De todas maneras estos tres cultivares fueron los que presentaron el menor número de espigas para el tratamiento seco.

4.2.3.5 Largo de ciclo para la interacción cultivar por estrés

Un cambio en el largo de ciclo en los cultivares frente al estrés hídrico indicaría un efecto que podría estar asociado al rendimiento. Sin embargo la interacción del cultivar con el tratamiento no tuvo un efecto significativo en el largo de ciclo. En el siguiente cuadro se presentaran los datos de largo de ciclo para la interacción cultivar por estrés.

Cuadro 17. Largo de ciclo en días para la interacción variedad por tratamiento.

	Anegado	Normal	Seco
Atlax	95,0	95,0	95,0
Baguette 11	95,0	95,0	95,0
Biointa 1001	96,0	96,0	96,0
Carpintero	95,0	95,0	95,0
Churrinche	95,0	95,0	95,0
Don Alberto	97,0	97,0	97,0
Nogal	101,0	101,0	101,0

No existieron diferencias en el largo del ciclo para la interacción variedad por tratamiento.

4.2.4 Indicadores fenotípicos de estrés hídrico

Al final del período de estrés (al día 10 de iniciados los mismos), fue evaluado el nivel de estrés diferencial visible entre parcelas, y para ello se confeccionaron tres indicadores fenotípicos con el objetivo de analizar la relación entre la diferencia de estrés visible al día 10 y el rendimiento final.

Los indicadores fenotípicos seleccionados fueron clorosis foliar basal (en el tercio inferior de la canopia), índice de verde (en el tercio superior de la canopia) y turgencia foliar (en toda la planta).

Para determinar la clorosis foliar basal (CFb) se utilizó una escala del 1 al 5, el valor 1 indica ausencia de clorosis, el valor 5 indica amarillamiento total de las hojas. Para turgencia foliar también se utilizó una escala del 1 al 5, donde el valor 1 indica hojas totalmente turgentes y el valor 5 indica ausencia de turgencia en todas las hojas. El índice de verde fue medido con la tabla de Leaf Colour Chart (IRRI) en escala de 2 a 5, el valor 2 indica color verde claro y el valor 5 indica verde oscuro. En el siguiente cuadro se muestra el resumen del análisis de varianza para los tres indicadores de estrés evaluados.

Cuadro 18. Valores de $Pr > F$ de los tres indicadores de estrés evaluados para las fuentes de variación en trigo.

Fuente de variación	Clorosis foliar basal	Índice de verde	Turgencia foliar
Cultivar	0,0074	0,0521	<0,0001
Estrés	<0,0001	0,3949	<0,0001
Cultivar * Estrés	0,1018	0,1722	<0,0001

En promedio los tratamientos de estrés hídrico se vieron significativamente reflejados solamente en dos de los índices seleccionados, el efecto cultivar para los tres, y la interacción, solo mostró efectos significativos a nivel de cambios en el índice de turgencia foliar y una tendencia en amarillamiento de las hojas basales.

El ajuste osmótico es un mecanismo que minimiza los daños por estrés ambiental a través del mantenimiento de la turgencia, de la fotosíntesis y la respiración (Mazza et al. 1993, Johnson et al., Sloane et al., citados por Ortiz et al., 2003). Cuando la turgencia se mantiene en aquellos genotipos que ajustan osmóticamente en comparación con aquellos que no lo hacen, continúa la elongación celular y teóricamente se obtiene una mayor área de hoja, mayor crecimiento de raíces y menor resistencia estomática con bajo potencial de agua (Johnson et al., citados por Ortiz et al., 2003).

El trigo es una especie que ajusta osmóticamente y tiene variación genética para este carácter (Morgan, Blum et al., citados por Ortiz et al., 2003). Hay trabajos que señalan que el ajuste osmótico está relacionado positivamente al rendimiento bajo condiciones de estrés hídrico en este cereal, por lo que mejora el rendimiento en grano bajo déficit hídrico (Morgan, El Hafid et al., Blum et al., citados por Ortiz et al., 2003). Sin embargo, el nivel de clorosis no es un buen criterio de selección en todos los ambientes que sufren exceso hídrico. En el oeste de Australia, donde el trigo, la cebada y la avena fueron expuesto a anegamiento intermitente, no hubo correlación entre clorosis foliar y rendimiento de grano en esas condiciones. Otras evidencias apoyan la falta de relación en (1) cebadas que generalmente desarrolla mayores clorosis que el trigo, y sin embargo tienen rendimientos de grano similar al trigo; (2) alguno de los trigos y cebadas más tolerantes (como Champtal y Stirling) tienen mayores niveles de clorosis que otras variedades, pero sin embargo los rendimientos de grano de esas variedades duplican a las otras variedades (Setter et al., Setter, citados por Setter y Waters, 2003).

En la siguiente figura se presenta los indicadores fenotípicos de estrés para los tres tratamientos realizados en promedio.

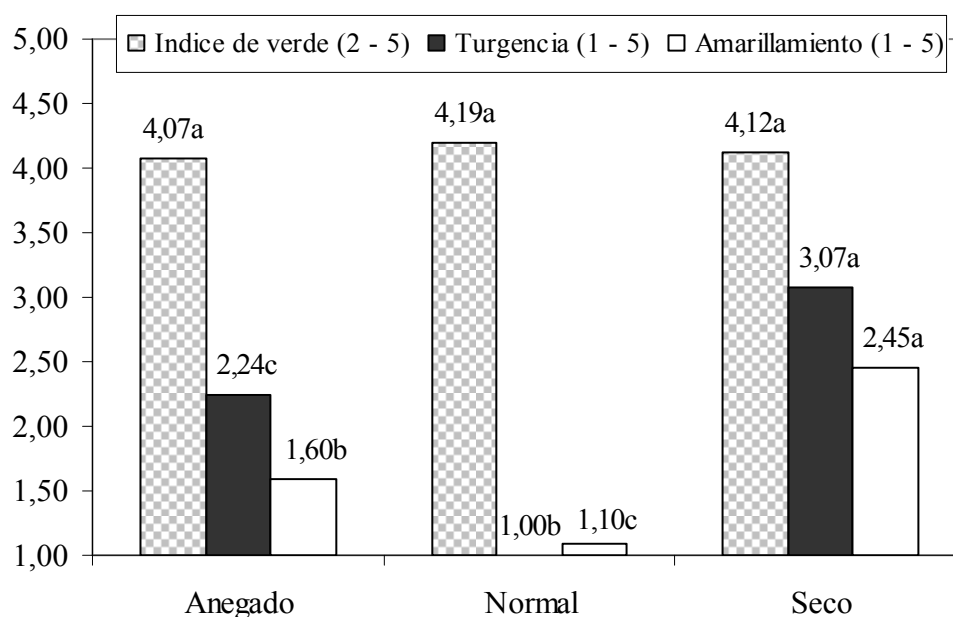


Figura 18. Promedio de los índices al final de los 9 días de estrés (Z33-Z34), para los tres niveles hídricos evaluados. Índice de verde (2- verde claro 5- verde oscuro) Turgencia (1-turgente 5- no turgente) Amarillamiento (1- ausencia 5- total) Letras distintas indican diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$).

Como se observa, en el tratamiento de déficit hídrico las hojas presentaron los máximos niveles de clorosis foliar basal y de pérdida turgencia. Lo que indica que el tratamiento de déficit hídrico afectó en mayor medida el funcionamiento de las plantas provocando que se vieran más estresadas al final del periodo de tratamiento. Para el índice de verde, no existieron diferencias significativas entre tratamientos.

En el siguiente cuadro se presentaran los valores de calificación de los indicadores fenotípicos para la interacción cultivar por estrés.

Cuadro 19. Valores de clorosis foliar basal, turgencia foliar e índice de verde, al final del período de estrés, para todos los cultivares evaluados. Ordenados de mayor a menor rendimiento promedio.

Variedad	Datos	Anegado	Normal	Seco	Tukey (0,05)
Baguette 11	Clorosis foliar basal (1-5)	1,67a	1,17a	2,50a	-
	Turgencia (1-5)	2,83b	1,00c	4,00a	0,41
	Índice de verde.	3,83a	4,00a	4,00a	-
INIA Carpintero	Clorosis foliar basal (1-5)	1,50a	1,00a	1,83a	-
	Turgencia (1-5)	2,67a	1,00b	2,67a	0,59
	Índice de verde.	4,17a	4,17a	4,33a	-
INIA Churrinche	Clorosis foliar basal (1-5)	1,67a	1,00a	3,17a	-
	Turgencia (1-5)	1,83ab	1,00b	2,67a	0,93
	Índice de verde.	4,00a	4,00a	3,83a	-
Nogal	Clorosis foliar basal (1-5)	1,33a	1,00a	2,33a	-
	Turgencia (1-5)	2,83b	1,00c	4,33a	0,59
	Índice de verde.	4,17a	4,50a	4,17a	-
Atlax	Clorosis foliar basal (1-5)	1,50a	1,00a	2,17a	-
	Turgencia (1-5)	1,33b	1,00b	2,33a	0,59
	Índice de verde.	4,17a	3,83a	4,33a	-
Bointa 1001	Clorosis foliar basal (1-5)	1,83a	1,00b	2,50a	-
	Turgencia (1-5)	1,83b	1,00b	2,83a	0,93
	Índice de verde.	4,17a	4,17a	4,00a	-
INIA Don Alberto	Clorosis foliar basal (1-5)	1,67a	1,50a	2,67a	-
	Turgencia (1-5)	2,33a	1,00b	2,67a	0,59
	Índice de verde.	4,00a	4,67a	4,17a	-

Valores con diferente letra en la fila indican diferencias significativas. Tukey ($p < 0,05$).

Se observan cultivares como Atlax que presentó el menor valor de turgencia que indica plantas más turgentes en condiciones de exceso y déficit hídrico, lo que podría estar indicando un buen comportamiento de la variedad frente a condiciones de anegamiento y de déficit.

Nogal y Baguette 11 presentaron altos valores de turgencia que indican plantas menos turgentes a la salida del estrés por déficit hídrico. Estos resultados estarían acordes a la clasificación de estos cultivares como sesgados hacia el buen comportamiento frente a exceso hídrico.

Todos los cultivares tendieron a incrementar los valores de amarillamiento para el tratamiento seco. A continuación se muestra la relación entre los valores de turgencia y el rendimiento promedio de las variedades, dado que para la interacción cultivar por estrés fue el único indicador que tuvo efecto significativo.

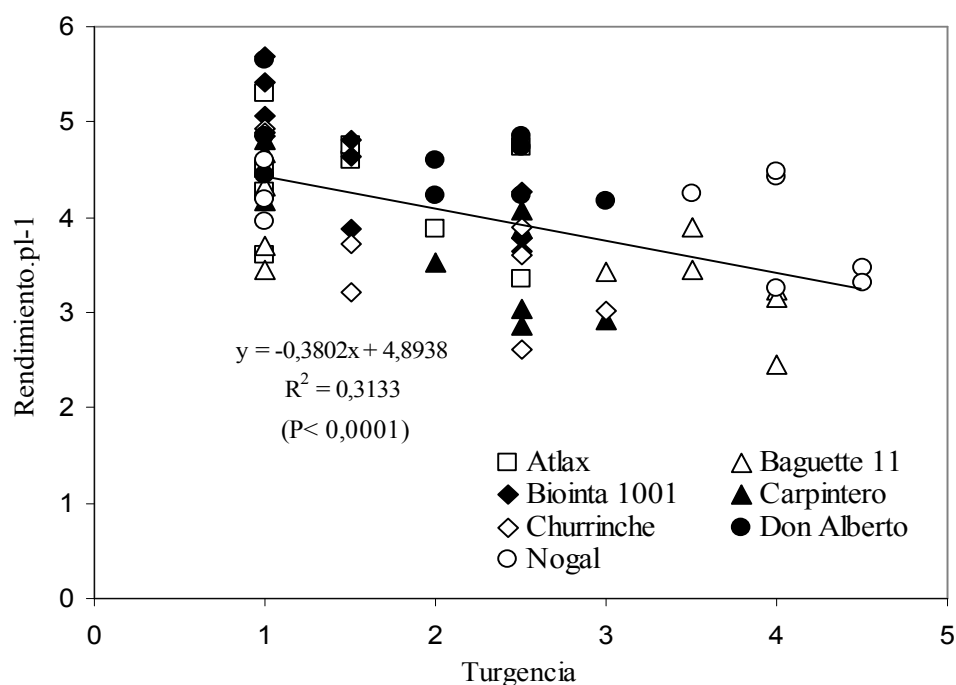


Figura 19. Relación entre turgencia y rendimiento promedio para las variedades.

Si bien existe una tendencia, no se puede asociar solo la turgencia con el rendimiento para las diferentes variedades.

Tomando en cuenta que el amarillamiento presentó una tendencia para el efecto cultivar por estrés, se intentará combinarlo con la turgencia foliar para obtener una mayor correlación con el rendimiento.

Sin considerar la variación en el índice de verde, se construyó un índice de estrés (IE) combinando el índice de clorosis basal y turgencia foliar y posteriormente se analizó su relación con el rendimiento por planta. En el siguiente cuadro se presentan los coeficientes de correlación para todas las combinaciones entre índices y rendimiento por planta.

Cuadro 20. Coeficientes de correlación (r) entre índice de estrés (IE) y rendimiento en grano por planta, para distintas combinaciones de clorosis foliar basal y turgencia foliar.

		Proporción del Índice de clorosis foliar basal (%)										
Proporción del Índice de turgencia foliar (%)	--	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
	0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.485
	10	--	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.535	--
	20	--	--	--	--	--	--	--	--	-0.56	--	--
	30	--	--	--	--	--	--	--	-0.587	--	--	--
	40	--	--	--	--	--	--	-0.604	--	--	--	--
	50	--	--	--	--	--	-0.612	--	--	--	--	--
	60	--	--	--	--	-0.618	--	--	--	--	--	--
	70	--	--	--	-0.624	--	--	--	--	--	--	--
	80	--	--	-0.618	--	--	--	--	--	--	--	--
	90	--	-0.615	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	100	-0.594	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
P>F		0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,014	0,0001	0,0001

La combinación del 70% de índice de turgencia foliar y un 30% de índice de clorosis foliar fue el que presentó el mayor coeficiente de correlación con el rendimiento. Esta combinación fue significativa con el rendimiento ($p < 0,0001$).

A continuación se muestra la relación entre el índice combinado de estrés y el rendimiento.

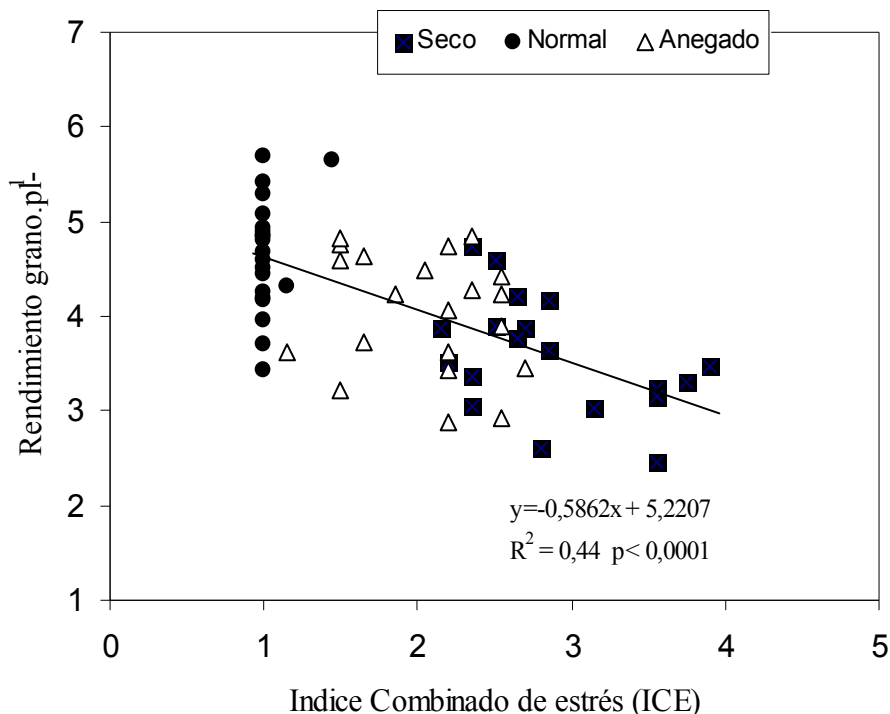


Figura 20. Índice combinado de estrés general y relación con el rendimiento por planta final a cosecha.

Como se observa los puntos de los diferentes tratamientos de estrés hídrico se agrupan de forma definida. El tratamiento de déficit hídrico presenta mayores valores de ICE, mientras que el tratamiento de exceso hídrico muestra en general menores valores de ICE.

Para el tratamiento normal con igual ICE los rendimientos por planta fueron muy variables, esta variación fue dependiente del cultivar. Hubieron bajos rendimientos asociados a las condiciones del experimento que modificaron el potencial de variedades como Baguette 11 y INIA Carpintero (discutido anteriormente en efecto cultivar).

Existe una relación entre el índice combinado de estrés y el rendimiento, pero esta no es alta. Sin embargo de los índices construidos fue el que presentó mayor asociación ($R^2 = 0,44$).

En la siguiente figura se presenta los datos del inverso del índice compuesto de estrés ($1/ICE$) en términos relativos para la interacción cultivar por estrés. Un mayor valor de $1/ICE$ indica que la planta está menos estresada.

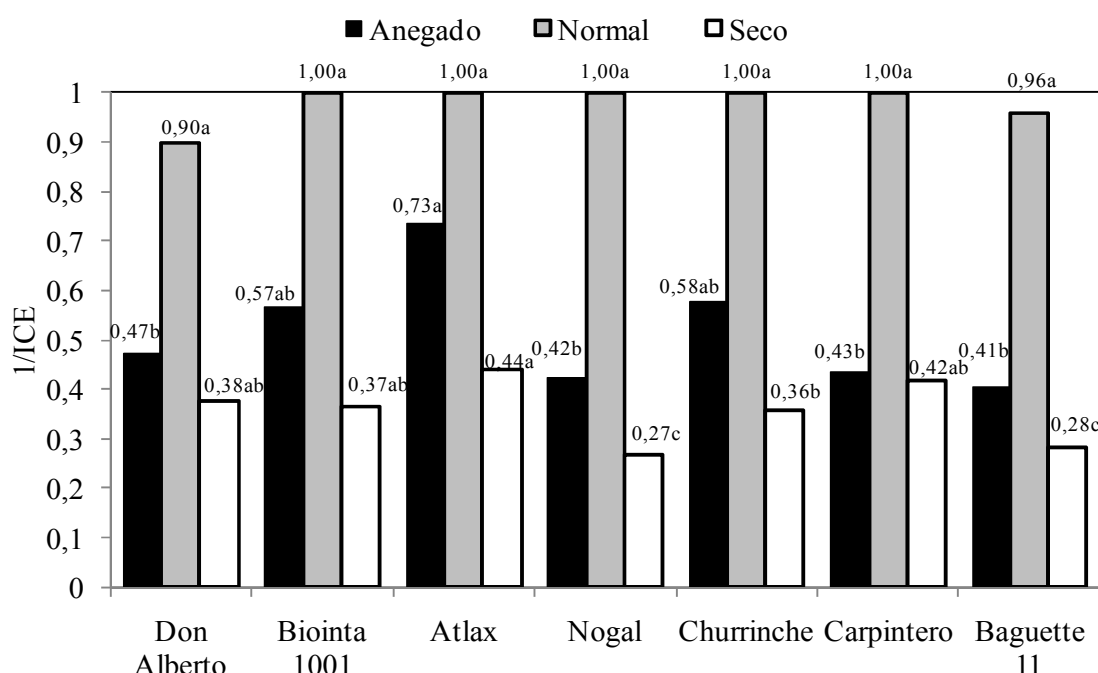


Figura 21. Inverso del índice compuesto de estrés (1/ICE) para la interacción variedad por estrés. Cultivares ordenados de mayor a menor rendimiento promedio. La separación de medias se realizó entre tratamientos. Valores con diferente letra indican diferencias significativas. Tukey ($p < 0,05$).

El valor del inverso del índice compuesto de estrés para la interacción cultivar por estrés no se asocia claramente a los rendimientos finales alcanzados de los diferentes cultivares evaluados.

No se encontró un indicador fenotípico de estrés para la interacción cultivar por estrés que se asociara claramente a los rendimientos finales alcanzados, ya que el nivel de correlación con el rendimiento del nivel de turgencia ($R^2 = 0,31$) y del índice de estrés ($R^2 = 0,44$) fueron considerados bajos. Esto coincide con la información que es poco probable que exista una correlación elevada, porque está en medio el periodo de recuperación, más aun en este experimento donde existieron condiciones apropiadas para la recuperación. De lo contrario en situaciones donde no haya periodo de recuperación (estrés tardío) o no existan las condiciones favorables para la recuperación, los indicadores de estrés presentarían alta correlación con el rendimiento final.

Con respecto a la recuperación, Lutts et al. (2004), señalan que plantas expuestas a déficit hídrico moderado fueron capaces de recuperarse durante dos días después del

estrés, aunque las habilidades de recuperación no tuvieron las mismas tasas para raíces y para tallos. El mantenimiento del crecimiento potencial después del periodo de estrés está asociado fuertemente con el mantenimiento de la producción de ATP. En el mismo trabajo se demostró que las tasas de crecimiento cuantificadas durante el periodo de estrés no debe ser considerado como un buen predictor de la habilidad de recuperación de la planta.

La definición agronómica de tolerancia al anegamiento basado en rendimiento de grano alude a la posibilidad de que la planta de cereal ideal propenso para ambientes anegados puede ser una que tenga poco o nulo crecimiento durante los eventos de exceso hídrico, pero que tiene un rápido crecimiento después de ese periodo. Esas variedades pueden existir a través de mecanismos de tolerancia asociados con la dormancia o el lento crecimiento durante el periodo de estrés, y una rápida recuperación luego del estrés. La posibilidad de que la tolerancia al anegamiento sea parcial o completamente basada en la recuperación también implica otros datos donde la tolerancia al exceso hídrico está definida en el mantenimiento de grandes rendimientos de granos, excepto donde los eventos de exceso duren hasta el final del periodo de llenado de grano cuando la recuperación ya no es posible (Setter y Waters, 2003).

Por lo anterior sería relevante agrupar a los cultivares en cuanto a cuan estresados estaban al final del periodo de estrés (tolerantes – susceptibles) y cuáles son sus diferencias en la capacidad de recuperación (en base al cambio de comportamiento al momento de la salida del estrés y el resultado en el rendimiento observado).

En el siguiente cuadro se muestra el nivel de tolerancia y la capacidad de recuperación para cada cultivar evaluado bajo déficit hídrico.

Cuadro 21. Nivel de tolerancia y capacidad de recuperación para las diferentes variedades frente al déficit hídrico. Cultivares ordenados de mayor a menor rendimiento promedio.

Variedad	Nivel de tolerancia	Capacidad de recuperación
Don Alberto	Intermedia	Alta
Biointa 1001	Intermedia	Baja - Intermedia
Atlax	Intermedia	Alta
Nogal	Baja	Intermedia - baja
Churrinche	Intermedia	Intermedia - baja
Carpintero	Intermedia	Intermedia - baja
Baguette 11	Baja	Intermedia - baja

Los cultivares que presentaron mejor comportamiento al déficit hídrico en parte del periodo de encañazón fueron INIA Don Alberto y Atlax, con un nivel de tolerancia intermedio y una alta capacidad de recuperación.

En el cuadro a continuación se indica el nivel de tolerancia y la capacidad de recuperación para cada cultivar evaluado bajo exceso hídrico.

Cuadro 22. Nivel de tolerancia y capacidad de recuperación para las diferentes variedades frente al exceso hídrico. Cultivares ordenados de mayor a menor rendimiento promedio.

Variedad	Nivel de tolerancia	Capacidad de recuperación
Don Alberto	Intermedia-Alta	Alta
Biointa 1001	Alta-Intermedia	Intermedia-Alta
Atlax	Alta	Alta
Nogal	Intermedia	Alta
Churrinche	Alta-Intermedia	Intermedia- baja
Carpintero	Intermedia	Intermedia –baja
Baguette 11	Intermedia	Alta

Para condiciones de exceso hídrico en encañado, los cultivares presentaron un nivel de tolerancia intermedio a alto, con una mayor capacidad de recuperación posterior.

En la etapa de recuperación, las condiciones climáticas post estrés tendrán una incidencia importante en el comportamiento de cada variedad. Variables como la temperatura tendrá un efecto directo en la performance posterior. Por ejemplo, con temperaturas más elevadas la concentración de oxígeno necesaria para la planta será mucho mayor. Para condiciones post anoxia esto puede generar diferencias en la capacidad de recuperación.

En términos generales, los cultivares presentaron un nivel de tolerancia intermedio a bajo en condiciones de déficit hídrico en encañado. En estas condiciones la capacidad de recuperación posterior fue menor.

La diversidad genética para la tolerancia durante el anegamiento comparado con la habilidad de recuperación después del estrés encontradas en este trabajo se evidencian también en algunas publicaciones donde distintas variedades han sido comparadas (Huang et al., citados por Setter y Waters, 2003).

4.3 EXPERIMENTO 2. RESPUESTA VARIETAL DIFERENCIAL AL ESTRÉS HÍDRICO EN CEBADA

Considerando la importancia que tiene la variabilidad climática y su influencia sobre el rendimiento del cultivo de cebada, interesa conocer cómo afecta el estrés hídrico (exceso o déficit) durante parte del encañado y que diferencias existen a nivel varietal.

En este experimento se estudiarán los mismos cultivares que fueron evaluados por Hoffman et al. (2008), desarrollado en las mismas condiciones experimentales.

Es importante mencionar que no existieron dificultades en el manejo del agua para simular condiciones normales, condiciones de exceso y déficit hídrico, ya que se lograron establecer contenidos de humedad contrastantes para cada tratamiento.

La metodología utilizada, permitió obtener plantas normales de elevado potencial de rendimiento en grano. Teniendo en cuenta que el nivel de competencia representó una población de 160 plantas por metro cuadrado, y se obtuvieron rendimientos medios de 3 gramos por planta, equivalente a un cultivo de más de 5000 Kg.ha⁻¹.

4.3.1 Efecto cultivar

Los cultivares evaluados son los mismos estudiados por Hoffman et al. (2008), Norteña Carumbé, INIA Aromo, Laisa, Madi, Danuta, MOSA 595931, Estanzuela Quebracho e INIA Arrayán.

El rendimiento promedio obtenido en este experimento fue de 3 gramos por planta, siendo superior al promedio de 1,55 gramos por planta registrado por Hoffman et al. (2008). Esto puede ser explicado por la fecha de siembra más tardía que condicionó al cultivo a un ambiente menos favorable.

4.3.1.1 Rendimiento, biomasa e índice de cosecha para el efecto cultivar

En el cuadro 23 se muestra el resumen de análisis de varianza para el rendimiento en grano por planta, para las tres fuentes de variación.

Cuadro 23. Resumen del análisis de varianza para rendimiento en grano por planta.

Fuente de Variación	Gl	CM	Valor F	Pr > F
Cultivar	7	0,42	3,83	0,0022
Estrés	2	7,54	68,93	0,0001
Cultivar * Estrés	14	0,25	2,27	0,0178

El rendimiento en grano por planta fue afectado significativamente por el cultivar y la condición hídrica del suelo. La interacción entre el cultivar y los niveles de estrés generado por la condición hídrica también resultó significativa al ($p < 0,0178$), indicando que la respuesta en rendimiento de planta frente a las condiciones de estrés hídrico fue diferente según el cultivar considerado.

Los datos obtenidos coinciden con Hoffman et al. (2008), donde la interacción entre el cultivar y el estrés generado por la condición hídrica también resultó significativa. En la siguiente figura se presenta el rendimiento promedio para las variedades evaluadas.

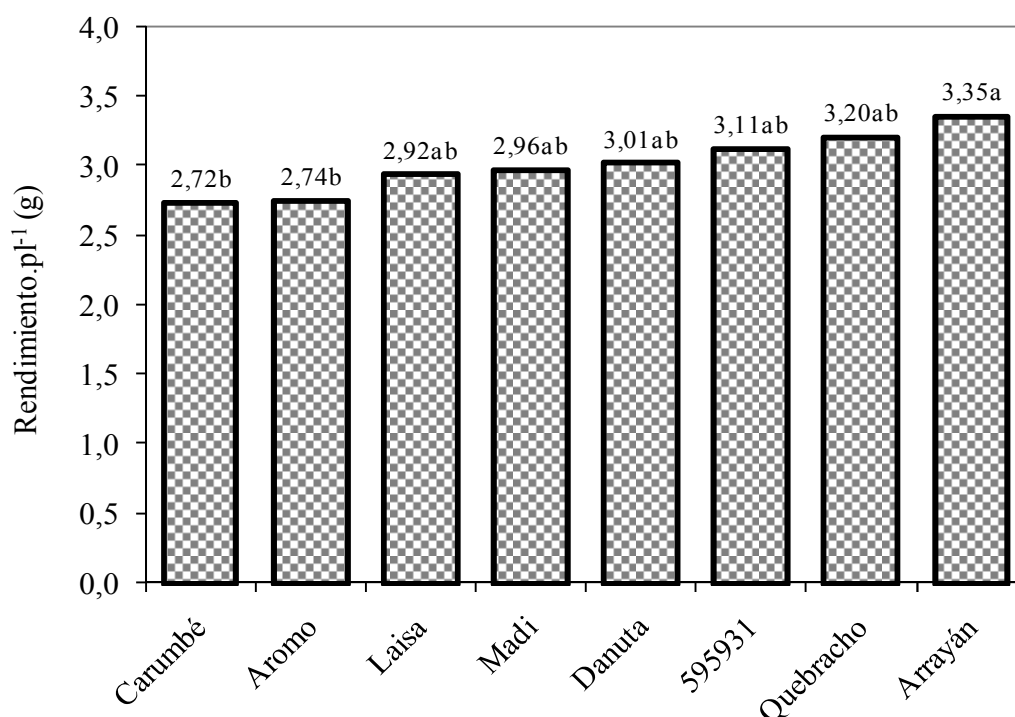


Figura 22. Rendimiento en grano por planta para las variedades de cebada. Letras distintas indican diferencias significativas. Fisher ($p < 0,05$).

Se observaron diferencias significativas entre el cultivar INIA Arrayán que obtuvo el máximo rendimiento promedio y los cultivares INIA Aromo y Norteña Carumbé.

Comparando con los rendimientos obtenidos por Hoffman et al. (2008), los cultivares en general se ordenaron de igual manera, salvo INIA Aromo. Dado que en el experimento de Hoffman et al. (2008) este cultivar se ubicó tercero mientras que en este experimento se ubicó séptimo. Es importante mencionar que el potencial de rendimiento de los cultivares fue mayor en este experimento en comparación con el obtenido en el año anterior por Hoffman et al. (2008).

El hecho de que hubieran diferencias significativas entre cultivares para el promedio de los tratamientos, nos indica que el potencial de rendimiento de las variedades para las condiciones del experimento tendrá un efecto cuando se evalúen los cultivares frente al estrés hídrico.

En la siguiente figura se presenta la relación entre la biomasa generada, el índice cosecha y el rendimiento por planta.

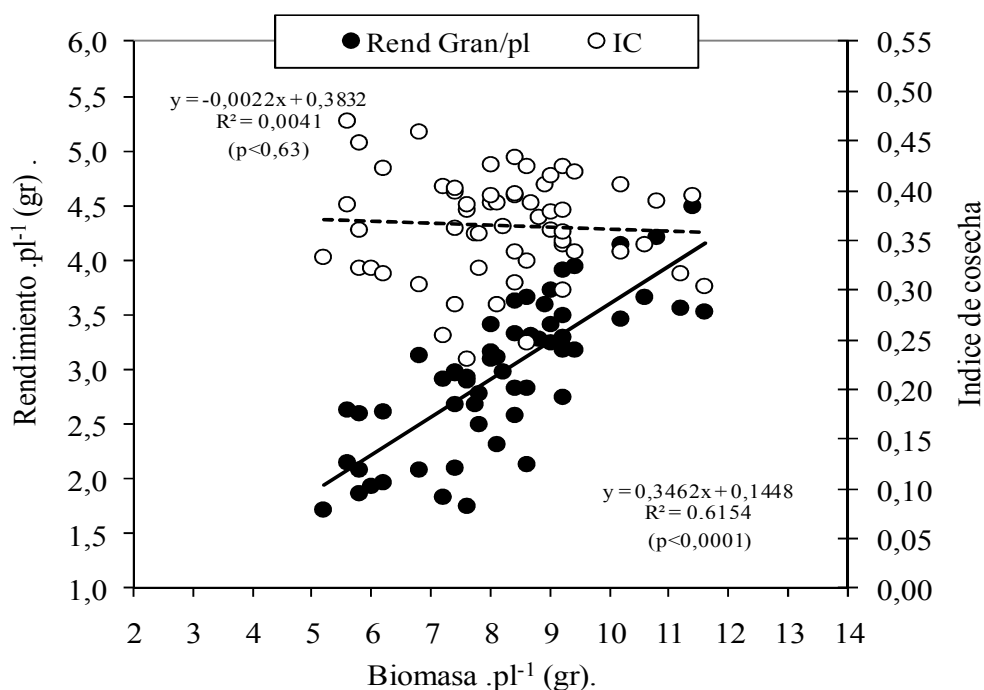


Figura 23. Relación entre biomasa, índice de cosecha y rendimiento por planta.

En la figura anterior se observa que existió una correlación elevada entre la biomasa generada por planta y el rendimiento obtenido ($R^2=0,61$). El índice de cosecha no presentó variación frente a un aumento de la biomasa por planta ($R^2=0,004$), por tanto mayor biomasa total a cosecha estaría asociada directamente con un mayor rendimiento por planta.

Según Hoffman et al., citados por Hoffman et al. (2006) para las condiciones típicas de producción en Uruguay, al aumentar la biomasa, sobre todo a valores tan elevados, el IC tiende a caer en forma sistemática. Este comportamiento es el que evita que mayores niveles de biomasa estén asociados a incrementos de rendimiento en grano en forma lineal.

El índice de cosecha vario de 0,35 a 0,41 según el cultivar, promediando un valor de 0,37. Estos valores de IC son considerados medios para nuestras condiciones. La biomasa generada presentó valores promedios de 8,18 gramos por planta, equivalentes a casi 13 tt.ha⁻¹, si consideramos una población equivalente a 160 pl.m². Los valores de biomasa obtenidos se consideran altos según los datos de la caracterización de cultivares de cebada (Hoffman et al., 2006). En el siguiente cuadro se presenta el efecto cultivar sobre la biomasa por planta, el índice de cosecha y el rendimiento por planta.

Cuadro 24. Rendimiento, biomasa e índice de cosecha promedio por planta para cada cultivar. Ordenados en forma ascendentes por rendimiento promedio.

	Biomasa.pl⁻¹ (g)	Índice cosecha	Rendimiento.pl⁻¹(g)
Norteña Carumbé	7,80ab	0,35bc	2,72b
INIA Aromo	7,76ab	0,35bc	2,74b
Laisa	8,11ab	0,36bc	2,92ab
Madi	7,60b	0,39ab	2,96ab
Danuta	9,07a	0,34c	3,01ab
MOSA 595931	8,51ab	0,37abc	3,11ab
Estanzuela Quebracho	7,84ab	0,41a	3,20ab
INIA Arrayán	8,78ab	0,38abc	3,35a
<i>Promedio</i>	<i>8,18</i>	<i>0,37</i>	<i>3,00</i>
<i>CV (%)</i>	<i>17,43</i>	<i>13,46</i>	<i>20,32</i>
<i>LSD Fisher (0.05)</i>	<i>1,34</i>	<i>0,046</i>	<i>0,57</i>
<i>P>F</i>	<i>0,065</i>	<i>0,05</i>	<i>0,022</i>

Valores con distinta letras indican diferencias significativas entre fila Fisher ($p < 0,05$).

Solo existieron diferencias significativas en la biomasa generada por planta, entre los cultivares Danuta y Madi. En el índice de cosecha existieron diferencias significativas entre cultivares, Estanzuela Quebracho difirió de Danuta, Laisa, INIA Aromo y Norteña Carumbé, mientras que Danuta difiere de Madi y Estanzuela Quebracho.

Para cultivares que estuvieron ubicados en los extremos en el rendimiento como INIA Arrayán e INIA Aromo, ni la biomasa ni el índice de cosecha explicaron por si solo el rendimiento obtenido. Si la combinación de ambos componentes.

Danuta se destacó en la producción de biomasa, pero tuvo una caída importante en el índice de cosecha, lo que determinó su menor rendimiento. Estanzuela Quebracho logra un alto rendimiento por su elevado índice de cosecha, manteniendo una buena producción de biomasa.

4.3.1.2 Largo de ciclo para efecto cultivar

El efecto cultivar tuvo un efecto significativo en el largo de ciclo ($p < 0,0001$). En el cuadro a continuación se presenta el largo de ciclo de los cultivares para el promedio de los tratamientos.

Cuadro 25. Largo de ciclo de los cultivares para el promedio de los tratamientos.

Cultivar	Largo de ciclo (días a Z 47)
Norteña Carumbé	78,78cd
INIA Aromo	78,00d
Laisa	79,78bc
Madi	79,76bc
Danuta	81,78a
MOSA 595931	78,00d
Estanzuela Quebracho	78,89cd
INIA Arrayán	80,67ab
<i>Promedio</i>	<i>79,45</i>
<i>CV (%)</i>	<i>0,94</i>
<i>Tukey (0,05)</i>	<i>1,11</i>
<i>P>F</i>	<i>0,0001</i>

Se observaron las diferencias máximas de 4 días entre los cultivares Danuta con MOSA 595931 e INIA Aromo. En general los cultivares se comportaron como era de

esperar. INIA Arrayán, Quebracho y Danuta, comparados a los cultivares de ciclo corto como Carumbé e INIA Aromo.

4.3.1.3 Componentes del rendimiento para el efecto cultivar.

Es importante profundizar en los componentes que determinan el rendimiento promedio de los tratamientos, para poder explicar las diferencias varietales observadas anteriormente y relacionarlo posteriormente con el efecto del estrés.

En la siguiente figura se muestra la relación entre el número de granos por planta, peso de grano y el rendimiento.

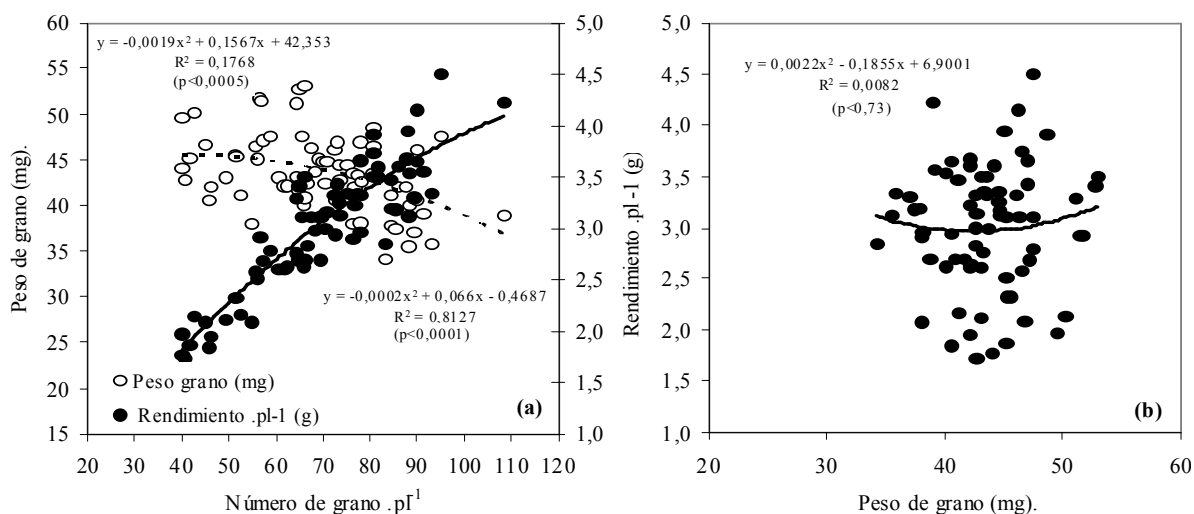


Figura 24. (a) Rendimiento por planta y peso de grano en función de la variación total de granos por planta **(b)** Relación entre el peso de grano y el rendimiento por planta.

Un incremento en el número de granos por planta se asoció positivamente con el rendimiento en grano por planta ($R^2=0,81$). Existió una baja relación entre el número de granos y el peso de grano ($R^2=0,17$) indicando que no hubo una relación competitiva. La bibliografía señala que por encima de los 11 o 12 mil granos. m^2 el peso de los mismos se reduce en forma sistemática (Hoffman et al., 2006).

Un aumento en el peso de grano no tuvo relación con un incremento en el rendimiento ($R^2=0,0082$). El rango de peso de grano varió entre 38,3 y 50,2 mg con un promedio de 43,5 mg, un peso de grano normal comparando con los antecedentes (Hoffman et al., 2006).

El número de granos por planta vario entre 54 y 77 con un promedio de 70 granos equivalentes a 11123 granos.m² según la bibliografía consultada este es un valor medio (Hoffman et al., 2006).

Con el objetivo de visualizar cual es el componente que influye en mayor medida sobre el número de granos por planta se presenta la siguiente figura la relación entre el número de granos por espiga y el número de espigas por planta, con el número de granos por planta.

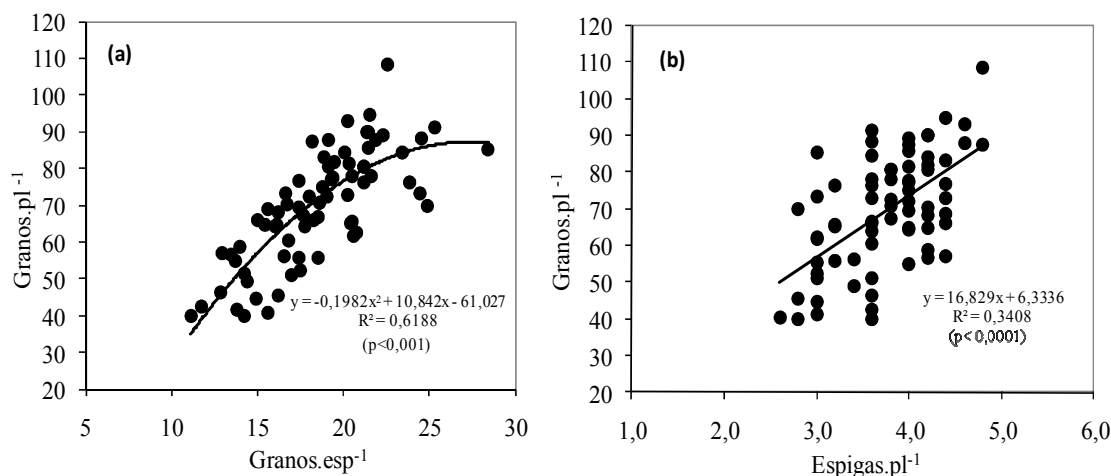


Figura 25. (a) Número de granos por espigas en relación al número de granos por planta y **(b)** número de espigas por planta en relación al número de granos por planta.

Como se observa en la figura el número de granos por espiga explica en mayor medida el número de granos por planta ($R^2=0,62$). Esto es esperable dado que el número de espigas ya es elevado, y variaciones en el tamaño de espiga generan diferencias importantes en el número de granos.

El número de granos por espiga varió entre 14,4 y 20,2, con un promedio de 18,5. Esto es considerado un valor medio para nuestras condiciones. El número de espigas por planta vario entre 3,62 y 3,93, con un promedio de 3,75 equivalentes a 600 espigas.m². Este valor es considerado óptimo para nuestras condiciones (Hoffman et al., 2008). Podemos decir que se trabajó con plantas normales. En la figura siguiente se muestra la relación encontrada entre el número de espigas y el número de granos por espiga.

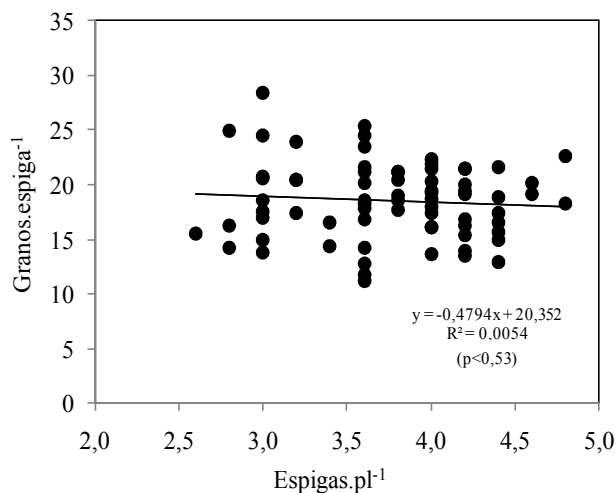


Figura 26. Relación entre el número de espigas por planta y los granos por espiga.

No existe variación en el tamaño de espiga (número de granos por espigas) al aumentar el número de espigas ($R^2=0,0054$). El número de granos por espiga es más estable en cebada que en trigo, sin embargo lo esperable es que exista una tendencia a disminuir al aumentar el número de espigas por planta. A continuación se presenta la relación entre el número de granos por espigas y las espigas por planta con el rendimiento por planta.

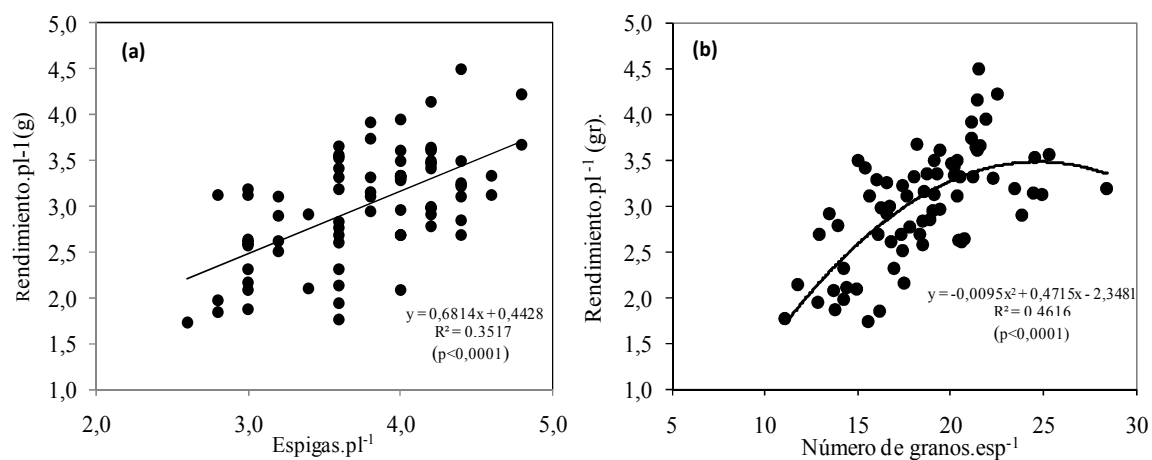


Figura 27. (a) Relación entre el número de espigas por planta y el rendimiento por planta (b) Relación entre número de granos por espigas y el rendimiento en grano por planta.

El número de granos por espigas explicó en mayor medida el rendimiento por planta ($R^2=0,46$), esto era de esperar dado que el número de granos por espigas fue el principal determinante del número de granos por planta, ($R^2=0,81$). No siempre espigas mas grandes van a tener mayor impacto en el rendimiento. Cuando hay un menor número de espigas, el tamaño de espiga tiene un efecto menor (Hoffman et al., 2008).

Sin embargo al aumentar el número de granos por espiga, el rendimiento se ve incrementado, esta relación parece detenerse cuando llegamos a un número aproximado de 23 a 25 granos por espigas.

En el siguiente cuadro se presentan los datos de los componentes de rendimiento para cada variedad.

Cuadro 26. Componentes del rendimiento para las variedades evaluadas. Ordenados en forma ascendente por rendimiento promedio.

Variedad	Espigas.pl⁻¹	Granos.esp⁻¹	Granos.pl⁻¹	Peso de grano (mg)
Norteña Carumbé	3,82a	16,1b	61,7ab	44,0bc
INIA Aromo	3,78a	14,4b	54,2b	50,2a
Laisa	3,93a	19,7a	77,6a	38,3e
Madi	3,38a	20,1a	67,5ab	43,8bc
Danuta	3,62a	20,2a	73,5ab	41,1d
595931	3,89a	19,4a	74,7ab	41,8cd
Estanzuela Quebracho	3,73a	19,5a	72,6ab	43,9bc
INIA Arrayán	3,89a	19,1a	74,4ab	45,0b
<i>Media</i>	<i>3,70</i>	<i>18,55</i>	<i>69,54</i>	<i>43,52</i>
<i>CV %</i>	<i>14,18</i>	<i>16,10</i>	<i>20,40</i>	<i>6,04</i>
<i>LSD Fisher (0,05)</i>	<i>-</i>	<i>2,81</i>	<i>20,98</i>	<i>2,47</i>
<i>P>F</i>	<i>0,40</i>	<i>0,003</i>	<i>0,013</i>	<i>0,0001</i>

Letras distintas en la columna indican diferencias significativas. Fisher ($p < 0,05$).

No era esperable que Norteña Carumbé obtuviera la misma cantidad de espigas que INIA Arrayán, dado que este último cultivar se caracteriza por presentar un elevado número de espigas contrariamente a lo que se espera con Norteña Carumbé.

Norteña Carumbé e INIA Aromo explicaron su bajo rendimiento por un bajo número de granos por espiga obtenido.

El número de granos por planta explicado por el número de granos por espigas fue el componente principal que explico las diferencias en rendimiento entre las variedades.

El hecho que el número de granos por espiga sea el determinante en la variación de rendimiento entre variedades, nos muestra que las etapas de generación y fertilidad de espiguillas que coinciden con los estados de Z30 hasta antesis (Z65), fueron determinantes en los resultados. Es importante considerar esto posteriormente en la interacción del cultivar por estrés, ya que estas etapas caen en el periodo de estrés y parte del periodo de recuperación.

El número final de granos por espigas se define desde inicio de macollaje (Z 2.2) hasta 15 días pos- inicio de comenzado el encañado (Z 3.3), donde se alcanza el número máximo de primordios. Posteriormente ocurre una pérdida de dicho potencial a través del aborto de parte de los primordios formados (Abbate et al., Gonzales y Xavier, citados por Hoffman et al., 2001). La variación en el número final de granos por espiga en cebada fue explicada en un 40 % por el número máximo de primordios alcanzados en Z 3.3 y en un 60% por el porcentaje de aborto de espiguillas. La tasa de crecimiento por planta durante la etapa de concreción del número de granos (Z 3.3- Z 4.9), se asoció linealmente con el porcentaje de fertilidad de las espiguillas. Estos resultados muestran la importancia de las fases pre-antesis en la concreción del número final de granos por espiga (Viega et al., citados por Hoffman et al., 2001).

Las distintas variedades tuvieron diferencias en los componentes que construyeron su rendimiento. A continuación se describirá el comportamiento de cada cultivar y se realizará comparaciones con la caracterización de cultivares de cebada de Facultad de Agronomía realizada por Hoffman et al. (2006).

El cultivar INIA Aromo obtuvo el menor número de granos por planta explicado por un menor número de granos por espiga, a la vez obtuvo el mayor peso de grano. Esto es coincidente con la caracterización de cultivares de cebada Hoffman et al. (2006).

Laisa baso su rendimiento en un elevado número de espigas de tamaño medio que determinaron el mayor número de granos por planta, esto es característico del cultivar. También registró el menor peso de grano.

INIA Arrayán registró el máximo rendimiento combinando altos valores en cada componente, concordando con los antecedentes (Hoffman et al. 2006).

4.3.1.4 Caracterización del macollaje para el efecto cultivar

Para el efecto cultivar, no hubo un efecto significativo en el número de tallos máximos por planta ($p < 0,53$), fertilidad de tallos ($p < 0,23$) y número de espigas por planta ($p < 0,40$).

Analizada la relación entre el número máximo de tallos por planta, fertilidad de tallos y número de espigas por planta existió la tendencia que al aumentar el número de tallos por planta disminuye la fertilidad de tallos ($r = 0.77$) pero tiende a aumentar el número de espigas ($r = 0.37$) hasta cierto nivel de competencia.

En el siguiente cuadro se presentan los componentes del macollaje para cada cultivar.

Cuadro 27. Componentes del macollaje para los cultivares evaluados ordenados por rendimiento promedio.

Variedad	Tallos maximos.pl⁻¹	Fertilidad de tallos (%)	Espigas.pl⁻¹
Norteña Carumbé	6,16a	68,16a	3,82a
INIA Aromo	6,02a	62,94a	3,78a
Laisa	6,04a	67,33a	3,93a
Madi	5,78a	58,94a	3,38a
Danuta	5,33a	69,67a	3,62a
595931	5,78a	67,55a	3,89a
Estanzuela Quebracho	5,44a	70,21a	3,73a
INIA Arrayán	6,31a	64,60a	3,89a
<i>Promedio</i>	<i>5,86</i>	<i>66,17</i>	<i>3,70</i>
<i>CV%</i>	<i>18,73</i>	<i>18,68</i>	<i>14,18</i>
<i>P>F</i>	<i>0,53</i>	<i>0,18</i>	<i>0,40</i>

Letras distintas entre filas indican diferencias significativas.

El número promedio de tallos máximos alcanzado, la fertilidad de tallos, y el número de espigas no difirió estadísticamente entre cultivares.

Los tallos máximos por planta fueron considerados elevados equivalentes en promedio a 937 tallos.m², para un equivalente de 160 plantas.m², manteniendo una fertilidad de tallos media de 66% para el promedio de los cultivares. Todo indica que el nivel de competencia entre plantas es muy bajo.

En la siguiente figura se muestra el patrón de macollaje para los diferentes cultivares.

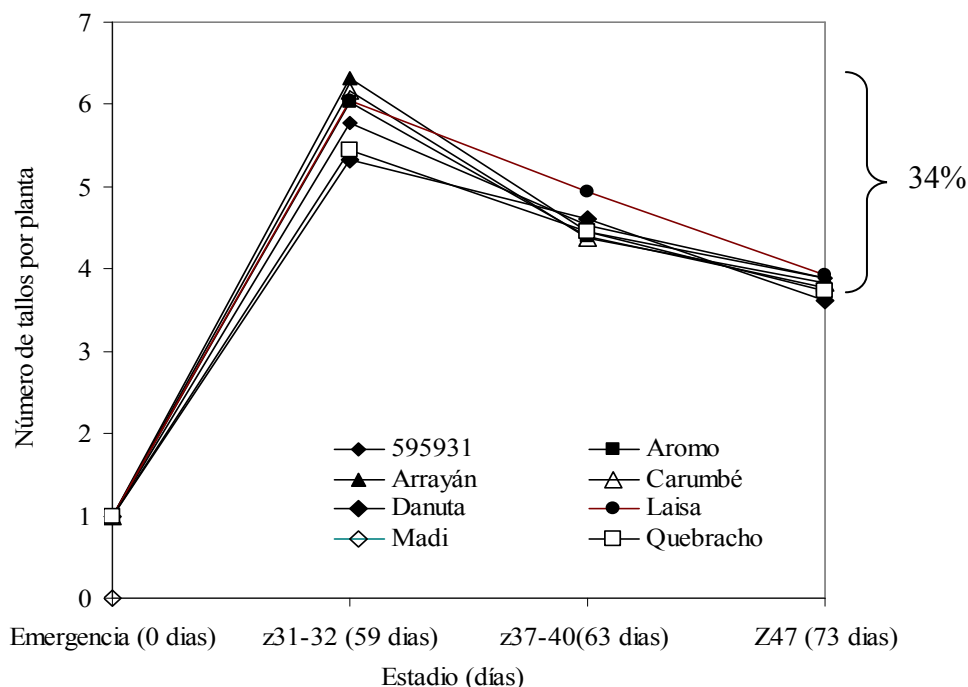


Figura 28. Patrón de macollaje de las variedades estudiadas. La corchea indica el % de mortalidad de tallos promedio.

El patrón de macollaje entre variedades no mostró mayores diferencias. Las mínimas diferencias observadas en el número de tallos máximos se ven compensadas por una menor fertilidad, expresándose en escasa variación en el número de espigas entre cultivares.

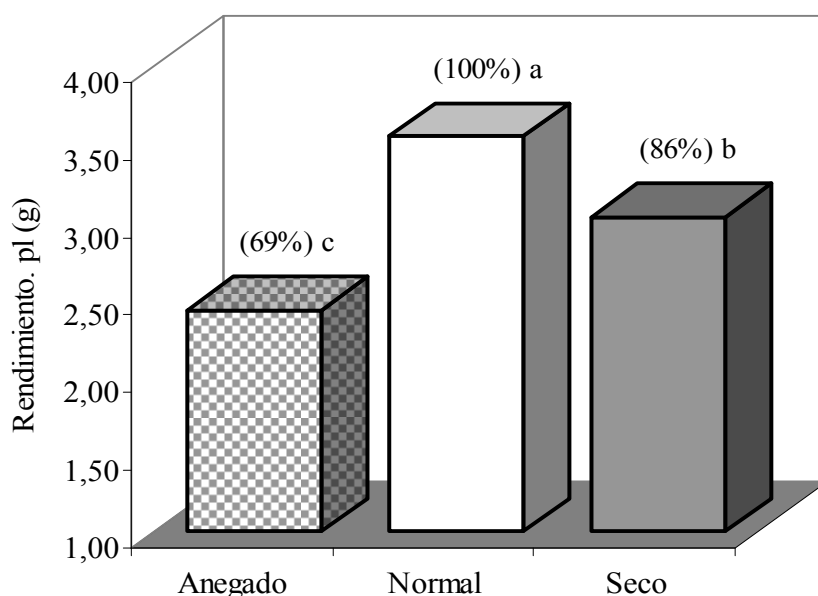
4.3.2 Efecto Estrés

Se estudiará en este capítulo los resultados del efecto tratamiento para el promedio de las variedades.

4.3.2.1 Rendimiento

En el experimento realizado por Hoffman et al. (2008) el tratamiento hídrico tuvo un efecto significativo en el rendimiento ($p < 0,001$); en el experimento de trigo también hubo un efecto significativo ($p < 0,001$), analizado anteriormente en el capítulo 4.2.1.1.

El rendimiento en grano por planta fue afectado significativamente por la condición hídrica del suelo ($p < 0,0001$). En la siguiente figura se presentan los resultados de rendimiento absoluto y relativo para el efecto estrés.



	Anegado	Normal	Seco	CV (%)	P > F
Rendimiento (g).pl ⁻¹	2,43c	3,55a	3,03b	13,7	0,0001

Figura 29. Rendimiento por planta para cada condición hídrica. Letras distintas indican diferencias significativas LSD Fisher ($p < 0,05$).

El exceso hídrico durante 9 días desde Z32-33 en promedio llevó a una disminución del 31 % en el rendimiento en grano mientras el déficit hídrico lo redujo en un 14 %.

Con estos resultados se evidencia la mayor sensibilidad de la especie frente al anegamiento. Es coincidente en la literatura que la cebada posee mayor tolerancia al estrés hídrico por déficit que el trigo (Setter y Waters, 2003).

Estos valores de pérdidas de rendimiento, coinciden con los reportados por Hoffman et al. (2008); quien determinó un 18 % y 30 % de disminución del rendimiento en promedio, para déficit y para exceso hídrico respectivamente.

En los trabajos preliminares iniciados en el 2006 en Facultad de Agronomía, el exceso hídrico en estadios tempranos provocó pérdidas de potencial del orden de 28% en cebada (Hoffman et al., 2009).

Anteriormente para años sin aparentes condiciones extremas de exceso hídrico, Díaz (2005) concluye que el 23% de la variación del rendimiento de cebada estuvo explicado por la tolerancia al anegamiento para distintos cultivares.

Como antecedente extranjero Cannell et al., citados por Hoffman et al. (2001), registraron pérdidas del 30% en el rendimiento de cebada para condiciones de exceso hídrico en el periodo de macollaje y parte del encañado. En este trabajo también se evaluó el comportamiento del trigo frente a las condiciones mencionadas, determinando menores pérdidas en el rendimiento para este cultivo (24%). La cebada mostró un mayor amarillamiento y mayor senescencia de hojas, sugiriendo una mayor sensibilidad al exceso hídrico que al trigo. En cuanto al número de espigas, solo fue significativamente menor en cebada.

4.3.2.2 Biomasa e índice de cosecha

A continuación se presenta el efecto de la condición hídrica sobre las variables biomasa e índice de cosecha y su incidencia sobre el rendimiento. Dada la alta correlación observada anteriormente entre la biomasa generada y el rendimiento ($R^2 = 0,61$) y la baja relación entre el índice de cosecha y el rendimiento ($R^2 = 0,0041$) importa estudiar cómo afectan los tratamientos de estrés hídrico sobre estos dos componentes.

Cuadro 28. Biomasa e índice de cosecha para los tratamientos estudiados.

Tratamiento	Biomasa.pl ⁻¹ (g)	Índice de Cosecha	Rendimiento.pl ⁻¹ (g)
Anegado	7,16c	0,34b	2,43c
Normal	9,24a	0,39a	3,55a
Seco	8,15b	0,38a	3,03b
<i>Promedio</i>	<i>8,18</i>	<i>0,37</i>	<i>3,0</i>
<i>CV%</i>	<i>14,45</i>	<i>13,54</i>	<i>13,7</i>
<i>LSD Fisher(0,05)</i>	<i>0,68</i>	<i>0,028</i>	<i>0,23</i>
<i>P>F</i>	<i>0,0001</i>	<i>0,0015</i>	<i>0,0001</i>

Valores con diferentes letras para cada columna difieren estadísticamente LSD Fisher ($P < 0.05$).

Los tratamientos hídricos tuvieron un efecto significativo en la biomasa total por planta ($p < 0,0001$) y en el índice de cosecha ($p < 0,0015$).

El tratamiento de déficit hídrico disminuyó la biomasa sin efecto a nivel del índice de cosecha.

El exceso hídrico en cambio redujo la biomasa total y el índice de cosecha. El hecho que el exceso hídrico afecte ambos componentes, indicaría un estrés más profundo y menor capacidad de recuperación.

Es importante mencionar que un estrés hídrico provocado durante parte del periodo crítico logró disminuir la biomasa total y el índice de cosecha. Era esperable que la biomasa se redujera dado que el estrés afectó el periodo de mayor tasa de crecimiento del cultivo.

La reducción del índice de cosecha puede estar explicada por un efecto del estrés hídrico en la tasa de crecimiento afectando la sobrevivencia, el número y el tamaño de las estructuras reproductivas que llegan a antesis.

Acevedo et al., citado por Acevedo et al. (2005), señala que el déficit hídrico provoca en la planta un estrés, que se ve reflejado en un menor crecimiento celular, una menor área foliar, una reducción de la fotosíntesis y una menor producción de biomasa.

En el trabajo realizado por Trought y Drew, citados por Hoffman et al. (2001) encontraron en condiciones de anegamiento prolongado reducciones en el crecimiento tanto en parte aérea como en raíz, por tanto una reducción de la biomasa total producida y de rendimiento en grano del cultivo. Otros autores como Dicking y Wright (2007) también coinciden en que la disminución del rendimiento por exceso hídrico esta explicada por una reducción en la producción de biomasa.

4.3.2.3 Efecto del tratamiento hídrico sobre los componentes del rendimiento

En este capítulo se estudiará el efecto que tuvieron los tratamientos hídricos en los componentes del rendimiento. En el cuadro 29 se presenta el efecto de la condición hídrica sobre los componentes del rendimiento.

Cuadro 29. Componentes del rendimiento para los tratamientos evaluados.

Tratamiento	Esp.pl⁻¹	Granos.esp⁻¹	Granos.pl⁻¹	Peso grano (mg)
Anegado	3,33c	16,8b	55,75c	43,72a
Normal	4,11a	19,68a	80,73a	44,37a
Seco	3,83b	19,18a	72,14b	42,49a
<i>Promedio</i>	<i>3,76</i>	<i>18,55</i>	<i>69,54</i>	<i>43,53</i>
<i>CV%</i>	<i>11,41</i>	<i>17,69</i>	<i>16,52</i>	<i>9,37</i>
<i>LSD Fisher(0,05)</i>	<i>0,24</i>	<i>1,88</i>	<i>6,61</i>	<i>-</i>
<i>P>F</i>	<i>0,0001</i>	<i>0,0074</i>	<i>0,0001</i>	<i>0,2757</i>

Valores con diferentes letras entre filas difieren estadísticamente LSD Fisher ($P < 0.05$).

La reducción del rendimiento cuando el promedio de los diferentes cultivares fueron sometidos al estrés hídrico durante el encañado estuvo directamente asociado con la caída en el número de granos por planta ($p < 0,0001$).

El tratamiento anegado registró una reducción del 31% mientras que el tratamiento seco de un 11% en el número de granos por planta.

Para las condiciones de exceso hídrico con mayor reducción de rendimiento, la disminución se explicó por un efecto multiplicativo entre un menor número de espigas por planta (reducción del 19%) y un menor número de granos por espiga (disminución del 15%). Esta reducción en el número de espigas bajo anegamiento es coincidente con los resultados obtenidos por Cannell et al., citados por Hoffman et al. (2001).

Para las condiciones de déficit hídrico la disminución del número de granos por planta estuvo explicada por la reducción del número de espigas (7 %).

El número de granos por planta, el cual explicó el 81 % de las variaciones en el rendimiento de los cultivares para el promedio de los tratamientos, fue afectado estadísticamente por el estrés hídrico.

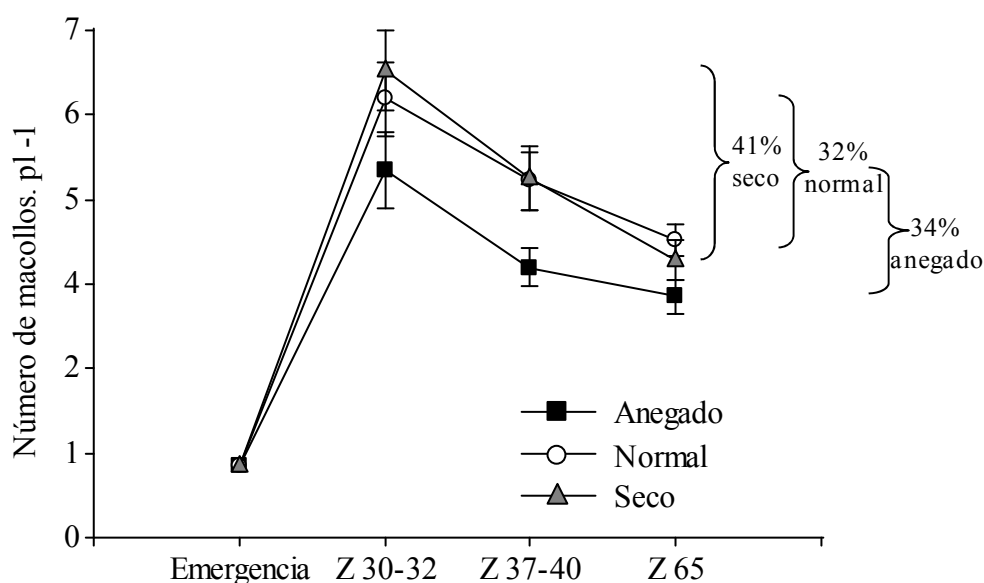
En los tres tratamientos el peso de grano no fue afectado. Esto es esperable ya que el estrés hídrico ocurrió en el comienzo del encañado. La variación del rendimiento esta explicado fundamentalmente por el número de granos por planta.

Estos resultados coinciden con Hoffman et al. (2008) quien encontró un efecto significativo del estrés hídrico sobre el número de granos por planta, mientras que el componente peso de grano (PG) no varió para los tratamientos.

Se observa en el cuadro anterior que no existe compensación entre los componentes espigas por planta y número de granos por espiga. Ya que cuando se ve reducido el número de espigas por planta el número de granos por espigas no aumenta para el caso de déficit hídrico y disminuye bajo exceso hídrico. Esto indicaría que parte del efecto del estrés hídrico se da en la falta de compensación, en el hecho que no haya aumentado el tamaño de espigas al disminuir el número de espigas.

4.3.2.4 Componentes del macollaje

En la siguiente figura se puede observar la evolución del número de tallos por planta para los diferentes tratamientos hídricos mientras en el cuadro inferior se muestran los valores obtenidos de número de tallos máximo por planta, fertilidad de tallos en porcentaje y número de espigas por planta para cada condición hídrica estudiada.



Tratamiento	Tallos a Z30.pl ⁻¹	Fertilidad de tallos (%)	Esp.pl ⁻¹
Anegado	5,06b	65,60ab	3,32c
Normal	6,05a	67,76a	4,10a
Seco	6,45a	59,37b	3,83b
<i>Media</i>	<i>5,85</i>	<i>66,17</i>	<i>3,76</i>
<i>CV%</i>	<i>15,89</i>	<i>17,04</i>	<i>11,41</i>
<i>LSD Fisher(0,05)</i>	<i>0,53</i>	<i>6,49</i>	<i>0,24</i>
<i>P>F</i>	<i>0,0001</i>	<i>0,0107</i>	<i>0,0001</i>

Figura 30. Resultados obtenidos del efecto estrés sobre los componentes del macollaje. Los paréntesis indican la mortalidad de tallos. Valores con diferentes letras para cada columna difieren estadísticamente LSD Fisher ($P < 0.05$).

En la figura anterior se observa la evolución de los componentes de macollaje según estadio para los tres tratamientos con sus intervalos de confianza y la tasa de mortalidad de tallos para los tratamientos normal (32%), anegado (34%) y seco (41%).

Como el número máximo de tallos (Z30) no interviene como resultados de los tratamientos ya que el estrés hídrico comienza luego de haberse alcanzado el número máximo de tallos. Sin embargo hay que tener en cuenta que se partió de un menor número de tallos máximos para el tratamiento anegado.

Dado un menor número de tallos a Z30 se esperaría una compensación en la fertilidad de tallos que no se da, entonces el menor número de espigas resultante es una conjugación de un menor número de tallos y una fertilidad que se ve afectada por el anegamiento. La fertilidad no fue elevada como podría haberse manifestado frente a un menor número de tallos, debido al efecto del exceso hídrico.

El tratamiento seco presentó una menor fertilidad de tallos. Era esperable que el tratamiento anegado afectara más la fertilidad que el tratamiento seco. Hoffman et al. (2008) registró valores de fertilidad de 68, 86 y 78 % para los tratamientos anegado, normal y seco respectivamente. Estos valores difieren totalmente a los obtenidos en este experimento. Esto pudo estar explicado por las diferencias en el número de tallos máximos entre tratamientos y en el mayor número potencial de tallos registradas en este experimento.

4.3.2.5 Largo de ciclo

El tratamiento hídrico tuvo un efecto significativo en el largo de ciclo ($p < 0,0018$). A continuación se presentarán los datos de largo de ciclo a Z47 para el efecto de los tratamientos evaluados.

Cuadro 30. Largo de ciclo para los tratamientos evaluados.

Condición hídrica de estrés	Largo del ciclo (días a z 47)
Anegado	79,92a
Normal	79,21b
Seco	79,21b
<i>Promedio</i>	<i>79,44</i>
<i>CV (%)</i>	<i>1,88</i>
<i>Tukey (0,05)</i>	<i>0,52</i>

Existieron diferencias en el largo del ciclo para los tratamientos. El tratamiento anegado alarga el ciclo, a pesar que la diferencia en el largo del ciclo no llega a ser de 1 día. Abatte et al., citados por Abatte y Cantareto (2007) no encontraron diferencias significativas en el largo del ciclo en condiciones de sequía durante el periodo de crecimiento de espigas en trigo. En el experimento realizado no se encontró diferencias significativas entre tratamientos (capítulo 4.2.2.5). Contrariamente Magrin, citado por Abatte y Cantareto (2007) afirma que en condiciones de déficit hídrico en todo el ciclo se modifica la fecha a antesis en trigo, adelantándose en condiciones moderadas y retrasándose en situaciones severas.

4.3.3 Efecto del estrés hídrico para cada uno de los cultivares evaluados

Se estudiarán los resultados obtenidos para la interacción cultivar por estrés, principal objeto de interés en este trabajo. La interacción cultivar por estrés tuvo un efecto significativo sobre el rendimiento ($p < 0,0178$); coincidiendo con esto Hoffman et al. (2008) quienes también obtuvieron efectos significativos en la interacción cultivar por estrés ($p < 0,043$).

4.3.3.1 Rendimiento en grano por planta

En la siguiente figura se presenta el rendimiento relativo para la interacción cultivar por estrés. La importancia de mostrar la información en términos relativos es para disminuir el ruido de los rendimientos absolutos de los cultivares en las condiciones ambientales de este experimento, que como hemos visto hubo diferencias significativas entre cultivares para el promedio de los tratamientos.

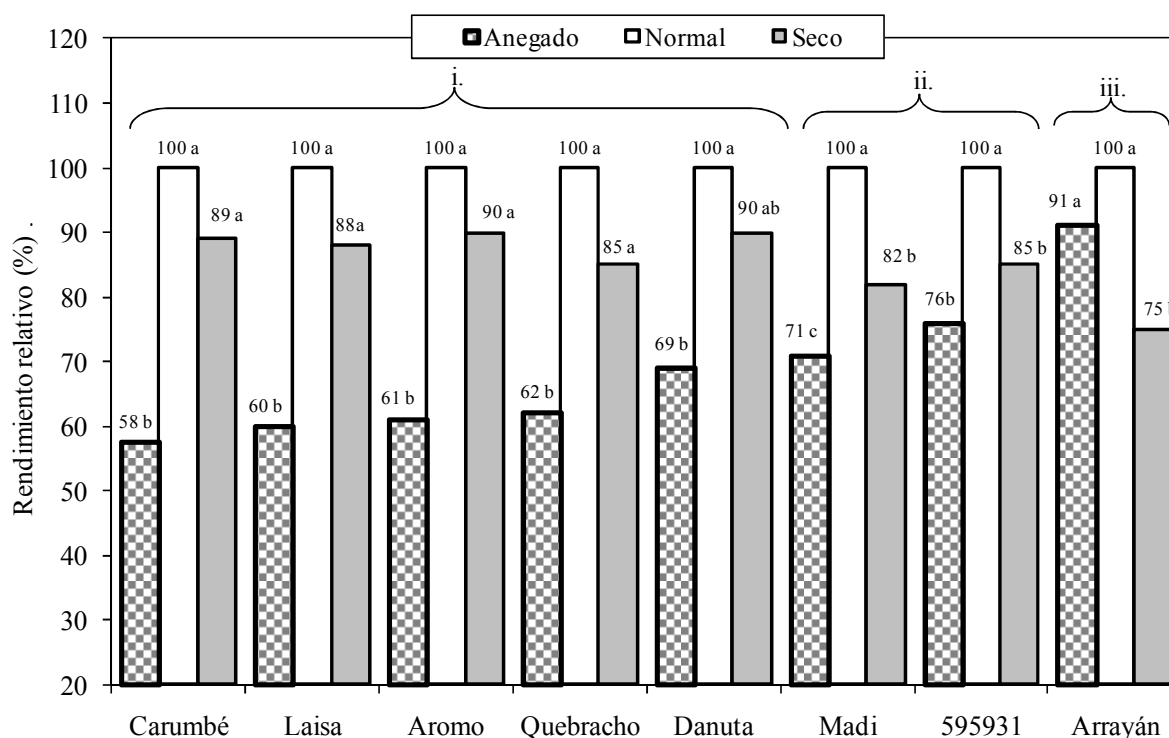


Figura 31. Rendimiento relativo por planta, para la interacción cultivar por estrés, ordenados de izquierda a derecha por comportamiento al exceso hídrico. Valores con diferente letra dentro de cada cultivar difieren entre sí. Tukey (0,05).

El exceso hídrico llevó a pérdidas entre cultivares que variaron entre 9 y 43%, mientras que para las condiciones de déficit hídrico, estos variaron entre 10 y 26%. Estos valores dan la pauta de la gran variación que presentan los cultivares frente a las condiciones de exceso y déficit hídrico.

Los ocho cultivares evaluados se podrían clasificar en forma preliminar en tres grupos de rango de bienestar hídrico: i.- típicos cultivares de cebada, sesgado hacia el buen comportamiento frente al déficit hídrico (Norteña Carumbé, Laisa, INIA Aromo, Estanzuela Quebracho y Danuta); ii.- rango de bienestar hídrico estrecho (Madi y MOSA 595931) y iii.- Comportamiento más típico de trigo, sesgado hacia el buen comportamiento frente al exceso hídrico (INIA Arrayán).

Es importante mencionar que el comportamiento de los cultivares en este experimento frente al estrés hídrico coincidieron con los registrados por Hoffman et al. (2008). Esto confirma la validez de la metodología empleada en la evaluación y afirma el concepto de caracterizar los cultivares en condiciones de estrés hídrico.

Comparando con el trabajo realizado por Hoffman et al. (2008), INIA Arrayán confirmó su comportamiento sesgado hacia el exceso hídrico. El resto de los cultivares estuvieron sesgados hacia el déficit. Dentro de este grupo el cultivar INIA Aromo coincidentemente fue el más afectado por el anegamiento.

A continuación se presenta el rendimiento en términos absolutos para la interacción variedad por estrés.

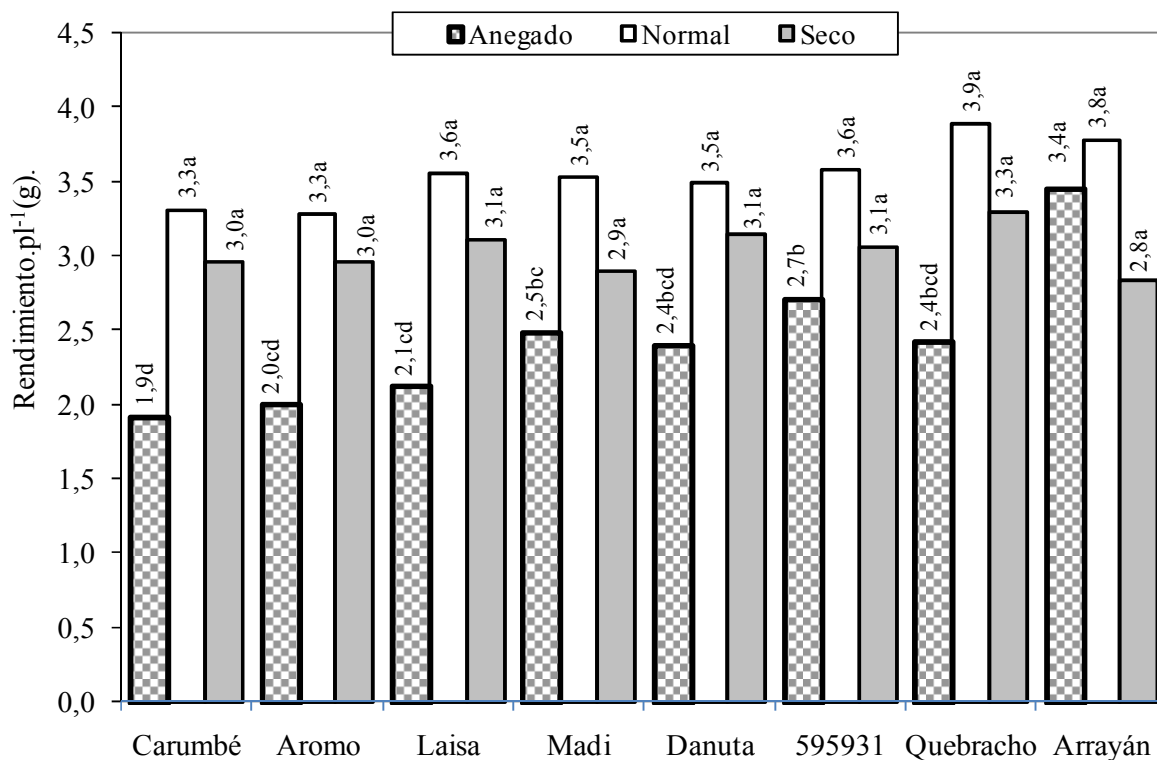


Figura 32. Rendimiento por planta para la interacción cultivar por estrés, ordenados de izquierda a derecha por rendimiento promedio de forma ascendente. Separación de medias realizada dentro de los tratamientos. Valores con diferente letra para el mismo tratamientos difieren entre si LSD Fisher (0,05).

Observando la figura 34 se puede decir que en condiciones de déficit hídrico, todos los cultivares rinden lo mismo. Sin limitantes hídricas no se establecieron diferencias significativas entre cultivares a elevados potenciales.

En condiciones de exceso hídrico aparecen las diferencias entre cultivares donde se presentan cultivares tolerantes como INIA Arrayán hasta muy susceptibles como Norteña Carumbé e INIA Aromo. El comportamiento de las variedades coinciden con los resultados obtenidos por Hoffman et al. (2008).

4.3.3.2 Biomasa e índice de cosecha

En el siguiente cuadro se presentara el análisis de varianza para la biomasa total acumulada por planta y el índice de cosecha.

Cuadro 31. Resumen del análisis de varianza para biomasa de planta e índice de cosecha.

Biomasa				
Fuente de Variación	Gl	CM	Valor F	Pr > F
Cultivar	7	2,61	2,07	0,0647
Estrés	2	26,06	20,69	0,0001
Cultivar * Estrés	14	1,26	1,00	0,466
Índice de cosecha				
Fuente de Variación	Gl	CM	Valor F	Pr > F
Cultivar	7	0,01	3,40	0,005
Estrés	2	0,01	7,48	0,0015
Cultivar * Estrés	14	4,20	2,68	0,0057

La biomasa mostró un efecto significativo para los efectos cultivar ($p < 0,06$) y estrés ($p < 0,0001$), pero no lo fue para la interacción ($p < 0,46$).

El índice de cosecha fue significativo para las tres fuentes de variación. Por lo tanto para la interacción cultivar por estrés solo el índice de cosecha resultó significativo ($p < 0,0057$).

En el cuadro a continuación se presentan los resultados obtenidos de índice de cosecha, biomasa y rendimiento para la interacción variedad por estrés.

Cuadro 32. Biomasa e índice de cosecha para la interacción cultivar por estrés.

		Anegado	Normal	Seco	Tukey (0,05)	CV%
Norteña Carumbé	Rendimiento.pl-1 (g)	1,90b	3,31a	2,95a	0,45	6,71
	Biomasa.pl-1 (g)	7,40a	8,07a	7,93a	-	5,86
	Índice de cosecha	0,26b	0,41a	0,37a	0,05	6,62
INIA Aromo	Rendimiento.pl-1 (g)	1,99b	3,27a	2,96a	0,66	9,65
	Biomasa.pl-1 (g)	6,87a	8,60a	7,80a	-	15,99
	Índice de cosecha	0,30b	0,38a	0,38a	0,07	8,40
Laisa	Rendimiento.pl-1 (g)	2,11b	3,56a	3,11a	0,91	12,48
	Biomasa.pl-1 (g)	6,07a	9,33a	8,33a	-	10,75
	Índice de cosecha	0,35a	0,38a	0,35a	0,07	7,68
Madi	Rendimiento.pl-1 (g)	2,48b	3,52a	2,89ab	0,64	8,64
	Biomasa.pl-1 (g)	7,27a	8,47a	7,07a	2,14	11,27
	Índice de cosecha	0,35a	0,42a	0,41a	0,11	11,57
Danuta	Rendimiento.pl-1 (g)	2,39b	3,48a	3,15ab	1,06	14,15
	Biomasa.pl-1 (g)	8,00a	10,07a	9,13a	-	23,30
	Índice de cosecha	0,30a	0,35a	0,35a	0,11	14,10
MOSA 595931	Rendimiento.pl-1 (g)	2,70b	3,58a	3,06b	0,35	4,59
	Biomasa.pl-1 (g)	7,20a	10,07a	8,27a	-	12,26
	Índice de cosecha	0,39a	0,36a	0,37a	0,12	13,76
Estanzuela Quebracho	Rendimiento.pl-1 (g)	2,41b	3,89a	3,29ab	1,07	13,38
	Biomasa.pl-1 (g)	6,13a	9,80a	7,60a	-	12,94
	Índice de cosecha	0,39a	0,40a	0,43a	0,11	11,28
INIA Arrayán	Rendimiento.pl-1 (g)	3,44a	3,78a	2,83a	1,08	12,97
	Biomasa.pl-1 (g)	8,33a	9,53a	8,47a	-	5,73
	Índice de cosecha	0,41a	0,40a	0,33a	0,09	9,59

La separación de medias se realizó dentro de cada cultivar. Valores con distintas letras en la fila difieren entre sí. Tukey (0,05). Variedades ordenados por rendimiento promedio de forma creciente.

INIA Arrayán fue un cultivar de elevado rendimiento no presentando diferencias significativas en ningún componente frente a los tratamientos hídricos, con una tendencia a disminuir el índice de cosecha en el tratamiento seco. INIA Aromo y Norteña Carumbé ven reducido el rendimiento en el tratamiento anegado por una reducción significativa en el índice de cosecha.

Laisa, Madi, Danuta y Estanzuela Quebracho explicaron la reducción del rendimiento bajo exceso hídrico por un efecto multiplicativo de dos componentes no significativos.

MOSA 595931 redujo significativamente el rendimiento en exceso y déficit hídrico explicado por una tendencia a disminuir la biomasa en ambos tratamientos.

4.3.3.3 Componentes del rendimiento que explican la variación de los cultivares frente al estrés

La interacción cultivar por estrés tuvo un efecto significativo en el número de espigas por planta ($p<0,025$), en los granos por espiga ($p<0,0048$), en los granos totales ($p<0,0098$) y en el peso de grano ($p<0,05$).

Cuadro 33. Componentes del rendimiento para los tratamientos evaluados.

		Anegado	Normal	Seco	Tukey (0,05)	CV%
Norteña Carumbé	Esp.pl ⁻¹	3,27b	3,93ab	4,27a	0,70	7,40
	Grano.esp ⁻¹	13,90b	19,11a	15,26ab	4,59	11,40
	Nº granos.pl ⁻¹	44,80b	75,16a	65,15a	14,75	9,55
	PG (mg)	42,53a	44,10a	45,43a	4,63	4,20
INIA Aromo	Esp.pl ⁻¹	3,13b	4,00ab	4,20a	1,01	10,73
	Grano.esp ⁻¹	13,26a	15,66a	14,14a	3,27	9,09
	Nº granos.pl ⁻¹	41,20b	62,34a	59,20a	10,06	7,41
	PG (mg)	48,30a	52,47a	49,90a	5,35	4,26
Laisa	Esp.pl ⁻¹	3,33b	4,67a	3,80ab	1,34	13,66
	Grano.esp ⁻¹	15,36b	20,62a	23,20a	7,94	16,08
	Nº granos.pl ⁻¹	50,64b	96,37a	85,83a	17,63	9,07
	PG (mg)	41,97a	36,77a	36,17a	7,38	7,69
Madi	Esp.pl ⁻¹	3,07a	3,80a	3,27a	0,8	9,47
	Grano.esp ⁻¹	18,32a	20,38a	21,48a	5,64	11,23
	Nº granos.pl ⁻¹	56,13b	77,28a	69,24a	10,15	6,00
	PG (mg)	44,23a	45,53a	41,77a	6,01	5,48
Danuta	Esp.pl ⁻¹	3,27a	3,87a	3,73a	0,95	10,57
	Grano.esp ⁻¹	17,23a	21,33a	22,04a	7,88	15,58
	Nº granos.pl ⁻¹	56,83a	82,05a	81,65a	28,8	15,65
	PG (mg)	42,2a	42,67a	38,53a	4,85	4,72
MOSA 595931	Esp.pl ⁻¹	3,07b	4,40a	4,20a	0,60	6,18
	Grano.esp ⁻¹	21,04a	19,23a	17,87a	4,58	9,44
	Nº granos.pl ⁻¹	64,71b	84,40a	74,90ab	16,91	9,04
	PG (mg)	42,23a	42,40a	40,87a	7,40	7,07
Estanzuela Quebracho	Esp.pl ⁻¹	3,73a	4,00a	3,47a	1,14	12,24
	Grano.esp ⁻¹	15,25b	21,17a	22,08a	4,44	9,10
	Nº granos.pl ⁻¹	57,05b	84,67a	76,15ab	26,24	14,43
	PG (mg)	42,23a	45,83a	43,57a	6,36	5,79
INIA Arrayán	Esp.pl ⁻¹	3,73a	4,20a	3,73a	0,47	4,85
	Grano.esp ⁻¹	19,99a	19,97a	17,33a	6,08	12,71
	Nº granos.pl ⁻¹	74,63a	83,54a	64,98a	24,22	13,00
	PG (mg)	46,07a	45,20a	43,70a	2,96	2,63

La separación de medias se realizó dentro de cada cultivar. Valores con distintas letras en la fila difieren entre sí al 5%. Variedades ordenados por rendimiento promedio de forma creciente.

Para todos los cultivares evaluados salvo INIA Arrayán y Laisa, al disminuir el número de granos principalmente en el tratamiento anegado no hubo un aumento en el peso de grano, indicando que no existió compensación. Este comportamiento lo pudimos observar para el efecto cultivar donde la relación entre el número de granos por planta y el peso de granos fue muy baja ($R^2=0,017$).

INIA Arrayán y Danuta no presentan diferencias significativas en los componentes del rendimiento frente a los tratamientos hídricos.

Norteña Carumbé y Laisa ven afectado el número de granos por planta para el tratamiento anegado, explicado por una reducción significativa en el número de espigas por planta y en el número de granos por espiga. No existe una compensación en el tamaño de espiga y en el peso de grano frente a una reducción en el número de espigas. Este efecto del tratamiento anegado explica las reducciones en el rendimiento.

Estanzuela Quebracho redujo el número de granos por planta en el tratamiento anegado explicado por una reducción en el número de granos por espiga, esto puede estar explicado por lo que señalan Trought y Drew, citados por Hoffman et al. (2001) donde el cultivo de cebada cervecera sometido a un severo estrés hídrico en torno a la primer etapa del encañado cause efectos directos como la macho esterilidad o esterilidad de las espiguillas. Al respecto Garcia del Moral et al., citados por Hoffman et al. (2001), señalan que la planta es particularmente sensible en este momento.

INIA Aromo y MOSA 595931 explicaron la reducción del número de granos por planta para el tratamiento anegado por una disminución significativa en el número de espigas por planta.

Norteña Carumbé y Laisa disminuyen significativamente tanto el número de espigas por planta como el número de granos por espiga en exceso hídrico.

Madi reduce significativamente el número de granos por planta por un efecto multiplicativo no significativo de los componentes número de espigas por planta y granos por espiga en el tratamiento anegado.

Es importante mencionar que los cultivares bajo el tratamiento de déficit hídrico no vieron afectado significativamente ningún componente del rendimiento.

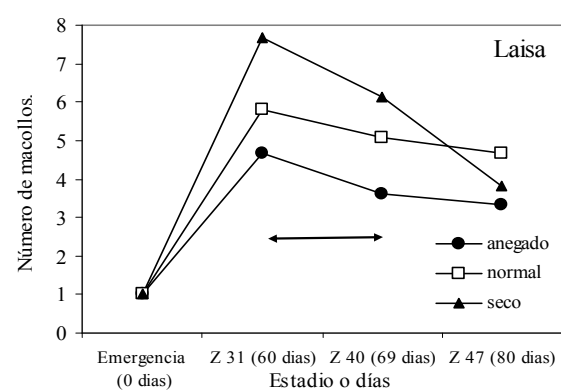
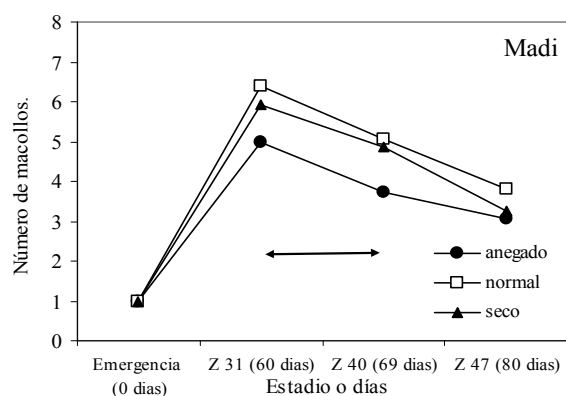
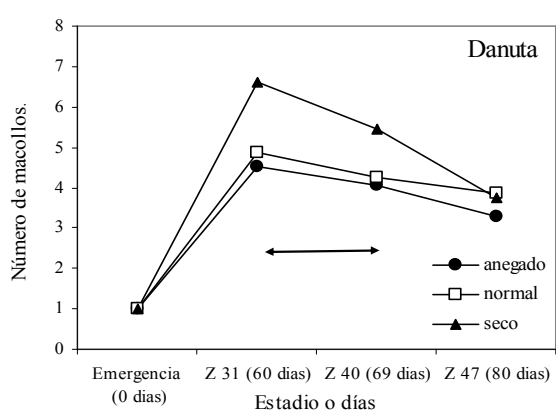
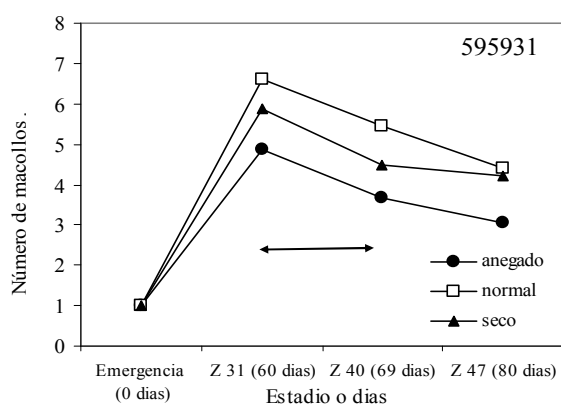
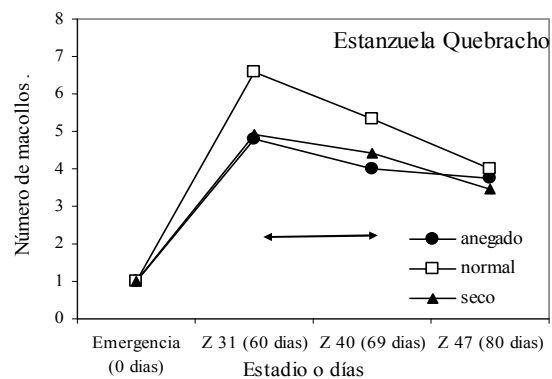
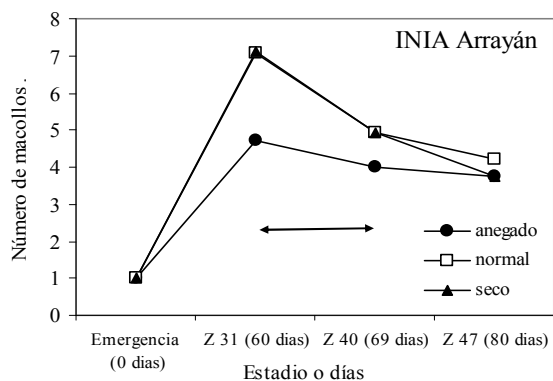
A continuación se estudiará los componentes del macollaje para explicar principalmente la variación en el número de espigas observados en cultivares como MOSA 595931, Laisa, INIA Aromo y Norteña Carumbé.

4.3.3.4 Componentes del macollaje para la interacción variedad por estrés

La interacción cultivar por estrés tuvo un efecto significativo en el número de tallos máximo por planta ($p < 0,001$) y en la fertilidad de tallos ($p < 0,0019$).

Antes de analizar este capítulo debemos recordar que el número de espigas estuvo influenciado por el número de tallos máximos, que como vimos anteriormente (figura 32) hubo diferencias significativas entre tratamientos. A pesar de que los tratamientos fueron posterior a la determinación del número de tallos máximos.

En la siguiente figura se presentará el patrón de macollaje para la interacción variedad por estrés; construido a partir de mediciones en tres momentos: al inicio del periodo de estrés (Z31-32) al final del periodo de estrés (Z37-Z40) y a Z47.



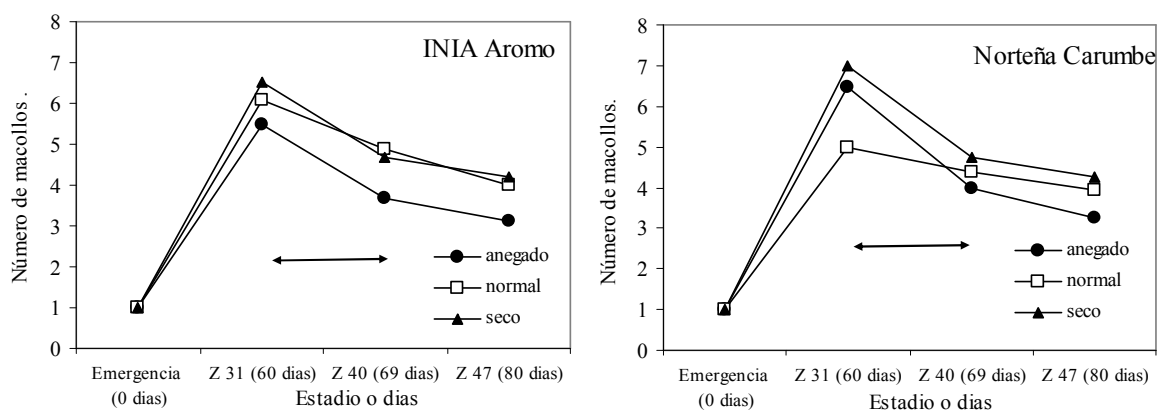


Figura 33. Patrón de macollaje para cada cultivar y tratamiento, la línea indica el periodo donde ocurrió el periodo de estrés.

El hecho de que el número de tallos máximos varié según el tratamiento, a pesar de haber sido determinado antes de comenzado el estrés, dificulta el análisis del patrón de macollaje para cada variedad.

Abbate et al., Slafer et al., citados por Hoffman et al. (2001) señalan que a partir de Z30 hasta la floración se produce la muerte de la mayor parte de los macollos generados, variando con el propio número de macollos máximos y el cultivar. En este periodo la tasa crecimiento está estrechamente relacionado con la tasa de sobrevivencia final de cada tallo.

Los factores climáticos y de manejo determinantes del crecimiento durante el encañado (temperatura, balance hídrico, radiación, disponibilidad de nitrógeno, etc) inciden directamente en la proporción de tallos que logran una espiga a cosecha. Es así que el estrés, tanto en la etapa de generación neta de macollos, como durante la fase de muerte, determina grandes variaciones de las espigas a cosecha. (Rigg et al., Hoffman et al., Hoffman et al., Abbate et al., citados por Hoffman et al., 2001).

Para estudiar el comportamiento de los componentes del macollaje para la interacción variedad por estrés se presentara el siguiente cuadro con los resultados obtenidos.

Cuadro 34. Componentes del macollaje para la interacción cultivar por estrés.

		Anegado	Normal	Seco	Tukey (0,05)	CV (%)
Norteña Carumbé	Tallos max a Z30	6,46a	5,00a	7,00a	2,09	13,57
	Fertilidad de tallos (%)	51,76b	78,70a	61,14ab	18,10	15,71
	Espigas.pl ⁻¹	3,27b	3,93ab	4,27a	0,70	7,40
INIA Aromo	Tallos max a Z30	5,46a	6,06a	6,53a	1,23	8,13
	Fertilidad de tallos (%)	58,57a	65,88a	64,38a	25,02	15,87
	Espigas.pl ⁻¹	3,13b	4,00ab	4,20a	1,01	10,73
Laisa	Tallos max a Z30	4,66b	5,80b	7,66a	1,57	10,41
	Fertilidad de tallos (%)	71,71ab	80,78a	49,51b	23,87	14,16
	Espigas.pl ⁻¹	3,33b	4,67a	3,80ab	1,34	13,66
Madi	Tallos max a Z30	5,00a	6,40a	5,90a	1,48	10,26
	Fertilidad de tallos (%)	62,19a	59,38a	55,26a	17,68	11,97
	Espigas.pl ⁻¹	3,07a	3,80a	3,27a	0,8	9,47
Danuta	Tallos max a Z30	4,53b	4,86b	6,60a	1,57	11,79
	Fertilidad de tallos (%)	72,81ab	79,44a	56,75b	18,77	10,75
	Espigas.pl ⁻¹	3,27a	3,87a	3,73a	0,95	10,57
MOSA 595931	Tallos max a Z30	4,86b	6,60a	5,86ab	1,70	11,77
	Fertilidad de tallos (%)	63,31a	67,70a	71,65a	17,89	10,57
	Espigas.pl ⁻¹	3,07b	4,40a	4,20a	0,60	6,18
Estanzuela Quebracho	Tallos max a Z30	4,80b	6,60a	4,93b	1,57	14,44
	Fertilidad de tallos (%)	78,26a	61,02a	71,37a	26,65	15,15
	Espigas.pl ⁻¹	3,73a	4,00a	3,47a	1,14	12,24
INIA Arrayán	Tallos max a Z30	4,73b	7,06a	7,13a	2,02	12,81
	Fertilidad de tallos (%)	81,35a	59,90ab	52,54b	27,00	16,69
	Espigas.pl ⁻¹	3,73a	4,20a	3,73a	0,47	4,85

La separación de medias se realizó dentro de cada cultivar. Valores con diferente letra en la fila difieren entre sí. Tukey (0,05).

Madi no vio afectado el número de tallos ni la fertilidad de tallos para ambos tratamientos, manteniendo el número de espigas por planta.

INIA Arrayán y Estanzuela Quebracho si bien arrancan con un número menor de tallos máximos por planta logran mantener un alto número de espigas en el tratamiento anegado explicado por una compensación dada por una elevada fertilidad de tallos. Laisa y MOSA 595931 también comienzan con un bajo número de tallos por planta pero no logran compensar obteniendo un menor número de espigas en el tratamiento anegado.

Danuta no difiere el número de espigas entre tratamientos debido a un efecto de compensación en la fertilidad de tallos. INIA Aromo reduce el número de espigas en el tratamiento anegado explicado por un efecto multiplicativo no significativo de ambos componentes.

Las otras variedades como Laisa e INIA Aromo que vieron afectado el número de espigas, se vieron influenciadas por el número de tallos máximos.

Norteña Carumbé es altamente afectada en la fertilidad de tallos en el tratamiento anegado obteniendo un menor número de espigas.

4.3.3.5 Largo de ciclo para la interacción cultivar por estrés

El largo de ciclo tuvo un efecto significativo para la interacción cultivar por estrés ($p < 0,0011$). En el siguiente cuadro se presentan los datos de largo de ciclo para la interacción cultivar por estrés.

Cuadro 35. Largo de ciclo (días desde emergencia a Z47) para cada cultivar y tratamiento.

Variedad	Anegado	Normal	Seco	Media	Tukey (0,05)
Norteña Carumbé	79,00a	79,00a	78,33a	78,77	0,83
INIA Aromo	78,00ab	77,33b	78,67a	78,00	1,18
Laisa	80,33a	79,00a	80,00a	79,77	2,20
Madi	80,33a	79,00a	79,67a	79,60	2,36
Danuta	82,33a	82,00a	81,00a	81,67	2,64
595931	78,33a	78,00a	77,67a	78,00	1,18
Estanzuela Quebracho	78,67a	79,00a	79,00a	78,89	0,83
INIA Arrayán	82,33a	80,33ab	79,33b	80,66	2,50
Media	79,91a	79,20a	79,20a	79,04	0,85

Valores con diferente letra en la misma fila difieren entre sí. Tukey (0,05).

Los cultivares INIA Aromo e INIA Arrayán presentaron diferencias significativas en el largo del ciclo entre tratamientos hídricos. En el cultivar INIA Arrayán, en el tratamiento seco, el largo del ciclo se vio reducido en 3 días respecto al tratamiento de exceso hídrico. INIA Arrayán repite su comportamiento atípico frente al tratamiento anegado, alargando 2 días su ciclo frente al tratamiento normal. INIA Aromo alargo un día en condiciones de anegamiento. Si bien existen diferencias significativas estas magnitudes significan 3 días como máximo en el largo del ciclo entre tratamientos hídricos.

4.3.4 Indicadores fenotípicos de estrés hídrico

Al final del período de estrés (después de 9 días de iniciados los mismos), fue evaluado el nivel de estrés diferencial visible entre parcelas, y para ello se confeccionaron los mismos indicadores fenotípicos utilizados por Hoffman et al. (2008) con el objetivo de poder estudiar el nivel de tolerancia de los distintos cultivares al final del periodo de estrés y su relación con el rendimiento final.

Los indicadores fenotípicos seleccionados fueron clorosis foliar basal (CFb) en el tercio inferior de la canopia, índice de verde en el tercio superior de la canopia y turgencia foliar.

En el siguiente cuadro se presenta el resumen del análisis de varianza para los tres indicadores de estrés evaluados.

Cuadro 36. Valores de $Pr > F$ para los tres parámetros de estrés evaluados al final del periodo de estrés.

Fuente de Variación	Clorosis foliar basal	Índice de verde	Turgencia foliar
Cultivar	0,001	0,33	0,11
Estrés	<0,0001	0,029	<0,001
Cultivar * Estrés	0,80	0,85	0,46

Los tratamientos por estrés hídrico se expresaron en los tres índices seleccionados, el efecto cultivar solo en la CFb, y la interacción (principal objeto del estudio) no mostró efectos a nivel de cambios en ningún índice. Por lo tanto si no existió relación para ninguno de los componentes, quiere decir que todos los cultivares para el efecto visual se comportaron iguales y sabemos que hay diferencias en el rendimiento entre cultivares. Parte del problema está en el tratamiento normal, que muestra valores altos de estrés.

Setter et al., Setter, citados por Setter y Waters (2003) apoyan la falta de relación en (1) cebadas que generalmente desarrolla mayores clorosis que el trigo, y sin embargo tienen rendimientos en grano similar al trigo; (2) alguno de los trigos y cebadas más tolerantes (como Champtal y Stirling) tienen mayores niveles de clorosis que otras variedades, pero sin embargo los rendimientos en grano de esas variedades duplican a las otras variedades.

Nuestros resultados no coinciden con Díaz (2005) quien evaluó el amarillamiento de hojas basales como indicador de la tolerancia al exceso hídrico. El autor concluye que

este indicador sería consistente entre repeticiones y ambientes. De todas formas el coeficiente de regresión obtenido fue relativamente bajo ($R^2=0,23$), lo que infiere que las diferencias en el rendimiento estarían asociadas también a otros factores.

Tampoco coincide con los resultados reportados por Hoffman et al. (2008) para iguales condiciones experimentales para el cual la interacción cultivar por estrés tuvo un efecto en el amarillamiento foliar. En el 2007 las condiciones fueron de estrés por altas temperaturas sumado a siembras tardías con rendimientos por planta muy inferiores ($1,83 \text{ g.pl}^{-1}$ en condiciones normales vs $3,55 \text{ g.pl}^{-1}$ de este experimento). Como vimos anteriormente los resultados en el rendimiento relativo de las variedades coinciden entre experimentos pero la sintomatología a la salida del estrés no. Esto puede estar explicado por las diferencias ambientales entre años que condicionan la planta para enfrentar el estrés y su recuperación. Podría ser una interacción de un cultivo sembrado mas tarde y altas temperaturas, cualquier estrés lo afecta más y termina rindiendo menos. Cuando el cultivo es muy pobre hay un efecto aditivo de los estreses y se ve limitada la capacidad de recuperación.

En la siguiente figura se presenta la calificación de los indicadores fenotípicos de estrés para cada tratamiento hídrico, al día 9 del periodo evaluado.

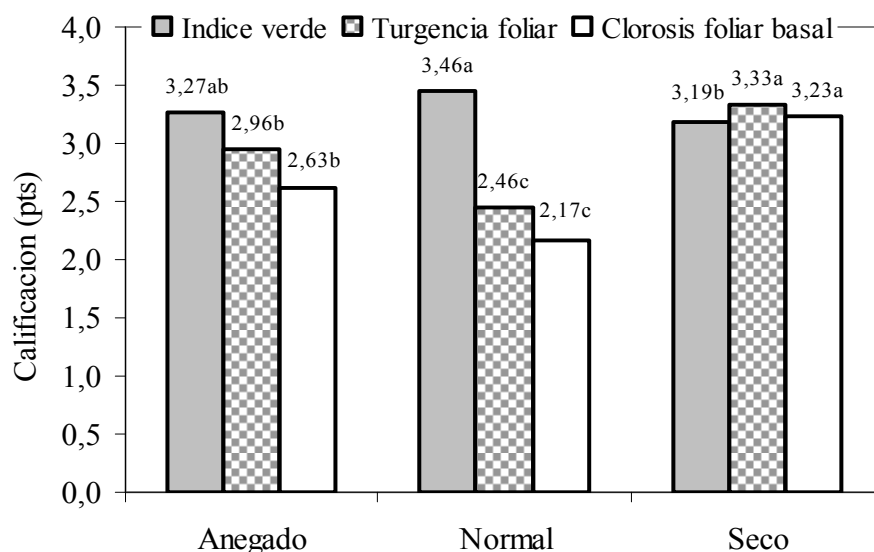


Figura 34. Promedio de los índices al final de los 9 días de estrés (Z33-Z34), para los tres niveles hídricos evaluados. Índice de verde (2- verde claro 5- verde oscuro) Turgencia (1-turgente 5- no turgente) Amarillamiento (1- ausencia 5- total). Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos LSD Fisher ($p < 0,05$).

Como se observa, en el tratamiento de déficit hídrico las plantas presentaron los máximos niveles de CFb. Esto no era esperable, dado que según los antecedentes la cebada frente a condiciones de exceso hídrico es particularmente sensible incrementando los niveles de CFb en relación al déficit hídrico (Setter y Waters, 2002, Hoffman et al., 2008).

En el trabajo realizado por Hoffman et al. (2008) el tratamiento de exceso hídrico presentó los mayores niveles de CFb.

El tratamiento de déficit hídrico registró las plantas menos turgentes, lo que era de esperar ya que es un proceso fisiológico que se da en consecuencia de reducciones en el potencial de agua. Esto concuerda con los resultados obtenidos por Hoffman et al. (2008).

Para el índice de verde, no presentó mayores cambios, siendo menor para el tratamiento seco, lo mismo sucedió en el trabajo de Hoffman et al. (2008).

Lo que no era esperable es que se obtuvieran valores altos de clorosis y turgencia foliar en el tratamiento normal, dado que la planta no debería estar estresada. En el trabajo realizado por Hoffman et al. (2008) estos valores fueron cercanos a 0. Esto sin duda tuvo un efecto importante en los indicadores y explicaría los valores más altos de amarillamiento en comparación con el año anterior.

En forma preliminar podemos decir que los indicadores fenotípicos no reflejan el comportamiento que tuvo el cultivo frente al estrés, principalmente frente al exceso donde se vio más afectado. El año anterior en el trabajo realizado por Hoffman et al. (2008) los indicadores reflejaron en mejor forma el comportamiento del cultivo a la salida del estrés.

El hecho que una cebada sin déficit y exceso hídrico pueda presentar Cfb y falta de turgencia por alta temperatura, es lo que podría explicar la falta de relación entre lo que vemos y luego lo que ocurre con el rendimiento. Variaciones importantes de la temperatura antes y durante el estrés podrían interferir en los indicadores fenotípicos, alterando el verdadero efecto de los tratamientos hídricos en estos índices.

En el siguiente cuadro se muestran los valores de los indicadores fenotípicos obtenidos para la interacción cultivar por estrés. Es importante considerar que los indicadores fenotípicos no tuvieron un efecto significativo en la interacción cultivar por estrés.

Cuadro 37. Valores de clorosis foliar basal, turgencia foliar e índice de verde, al final del período de estrés, para todos los cultivares evaluados. Ordenados de menor a mayor rendimiento promedio.

		Anegado	Normal	Seco	CV (%)
Norteña Carumbé	CFb	3,17a	2,17a	4,17a	9,12
	Turgencia	2,83a	2,33a	3,50a	19,13
	Índice verde	3,17a	3,33a	3,33a	15,25
INIA Aromo	CFb	2,50a	2,33a	3,00a	27,82
	Turgencia	2,83a	2,83a	3,17a	13,87
	Índice verde	3,33ab	3,50a	3,00a	5,08
Laisa	CFb	3,17a	2,50a	3,67a	17,77
	Turgencia	3,33a	2,33a	3,83a	9,12
	Índice verde	3,00a	3,50a	3,17a	16,36
Madi	CFb	2,33a	1,83a	2,33a	29,79
	Turgencia	3,00a	2,17a	3,17a	30,59
	Índice verde	3,33a	3,50a	3,33a	11,00
Danuta	CFb	2,83a	2,67a	4,00a	11,77
	Turgencia	3,33a	2,67a	3,83a	8,81
	Índice verde	3,17a	3,17a	3,17a	9,12
MOSA 595931	CFb	2,83a	2,00a	3,17a	35,36
	Turgencia	2,67a	2,67a	3,50a	16,01
	Índice verde	3,00a	3,50a	3,00a	5,12
Estanzuela Quebracho	CFb	2,00a	1,83a	2,33a	26,89
	Turgencia	2,83a	2,33a	2,17a	35,43
	Índice verde	3,50a	3,67a	3,17a	10,82
INIA Arrayán	CFb	2,17a	2,00a	3,17a	32,70
	Turgencia	2,83a	2,33a	3,50a	16,32
	Índice verde	3,67a	3,50a	3,33a	6,73

Valores con distintas letras en la misma fila difieren entre sí.

Los indicadores por si solos fueron confusos y no se asociaron al rendimiento final de cada cultivar. Es claro el ejemplo del cultivar INIA Aromo que en este experimento y en el realizado por Hoffman et al. (2008) fue muy afectado por el exceso, los indicadores no reflejaron dicho efecto y mostraron bajos valores de amarillamiento y hojas turgentes.

Sin considerar la variación en el índice de verde, se construyó el mismo índice de estrés (IE) evaluado por Hoffman et al. (2008) combinando el índice de amarillamiento y turgencia foliar y posteriormente se analizó su relación con el rendimiento por planta.

En el siguiente cuadro se presentan los coeficientes de correlación para todas las combinaciones entre índices y rendimiento en grano.

Cuadro 38. Coeficientes de correlación y análisis de varianza entre índice de estrés (IE) y rendimiento en grano por planta, para distintas combinaciones de clorosis foliar basal y turgencia foliar.

Clorosis /Turgencia	90/10	80/20	70/30	60/40	50/50	40/60	30/70	20/80	10/90
R²	0,168	0,173	0,164	0,159	0,144	0,126	0,108	0,091	0,076
Tratamiento P>f	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001
Variedad P>f	0,0007	0,0005	0,0005	0,0006	0,0009	0,002	0,005	0,017	0,0002
Interacción P>f	0,77	0,73	0,64	0,61	0,55	0,5	0,47	0,45	0,29

Como se observa en el cuadro, los coeficientes de correlación obtenidos entre los índices de estrés y el rendimiento presentan valores muy bajos. De todas maneras la combinación que tuvo una mayor correlación con el rendimiento fue la relación 80% de clorosis foliar basal y 20% de turgencia. En cuanto al análisis de varianza el efecto tratamiento y variedad son muy significativos, en cambio no hay efecto interacción cultivar por estrés.

En la siguiente figura se muestra la relación del índice de estrés y su escasa relación con el rendimiento.

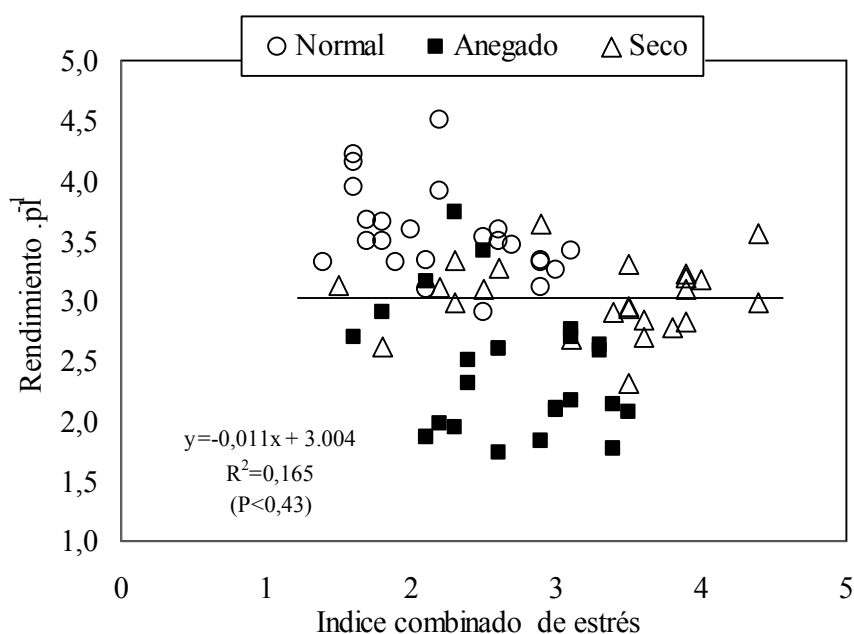


Figura 35. Relación entre el Índice de estrés y el rendimiento para cada tratamiento.

Como se observa en la figura no hay ninguna relación entre el índice combinado de estrés y el rendimiento

Con respecto al efecto estrés en promedio, se observa dentro de cada tratamiento para un mismo rendimiento un amplio rango de valores de estrés, esto significa que plantas que se vieron más afectadas a la salida del tratamiento, luego terminan rindiendo igual que aquellas plantas que no se vieron afectadas o que se estresaron en menor medida. Esto se podría explicar por diferencias en la capacidad de recuperación que presentan los cultivares. Otra causa podría ser que, como vimos anteriormente, los indicadores no reflejaron correctamente el nivel de estrés para diferenciar variedades a la salida de los tratamientos. En el trabajo realizado por Hoffman et al. (2008) se extrajo que si bien existió relación entre el índice combinado de estrés (60% clorosis, 10% turgencia y 30% índice verde), este no sería muy bueno para poder evaluar tempranamente a la salida del estrés, cual será finalmente el efecto sobre el potencial sobre cada cultivar ($R^2 = 0,45$). Sin embargo esta relación fue mayor a la que se obtuvo en este experimento. El índice combinado de estrés tuvo diferencias entre experimentos (2007 y 2008) en los indicadores y la proporción utilizada para su construcción.

Esto podría estar explicado por las diferencias en el estado de los cultivos mencionadas anteriormente, dado por plantas más pobres en condiciones ambientales menos favorables. El periodo posterior al estrés genera resultados diferentes a los esperados en el rendimiento, dado por la mayor capacidad de recuperación del 2008 en relación al 2007. Con respecto a la recuperación, Lutts et al. (2004), demostró que las tasas de crecimiento cuantificadas durante el periodo de estrés no debe ser considerado como un buen indicador de la habilidad de recuperación de la planta. La posibilidad de que la tolerancia al anegamiento sea parcial o completamente basada en la recuperación también implica otros datos donde la tolerancia al exceso hídrico está definida en el mantenimiento de grandes rendimientos de granos, excepto donde los eventos de exceso duren hasta el final del periodo de llenado de grano cuando la recuperación ya no es posible (Setter y Waters, 2003).

Es claro que el exceso hídrico redujo el rendimiento en todos los cultivares salvo en INIA Arrayán y a la inversa para el déficit hídrico. Pero esto no se vio reflejado visualmente al final del periodo de estrés.

El rendimiento de las variedades de cebada en el trabajo realizado por Hoffman et al. (2008) el año anterior fue mucho más afectado que en este experimento, donde prácticamente se duplicaron los rendimientos de las plantas en el tratamiento normal, principalmente por una fecha de siembra más temprana y condiciones de temperaturas mas favorables. Sin embargo, el comportamiento de las variedades frente a los

tratamientos hídricos de estrés no varió entre años, lo que indicaría que a pesar de las diferentes condiciones predisponentes el cultivar conserva su tolerancia o susceptibilidad a los tratamientos hídricos.

El hecho que los indicadores fenotípicos variaran con respecto al experimento del año anterior realizado por Hoffman et al. (2008), indica que existe dificultades a la hora de visualizar el estrés a la salida de los tratamientos hídricos, y que estos no reflejarían con certeza el rendimiento final. Sin embargo podemos decir que un cultivar que consideramos susceptible al exceso hídrico como por ejemplo Norteña Carumbé o INIA Aromo, si a la salida del estrés no se ve afectado visualmente, de todas maneras va a ser afectado en su rendimiento.

Al igual que en el experimento de trigo no se encontró un indicador fenotípico de estrés para la interacción cultivar por estrés que se asociara claramente a los rendimientos finales alcanzados. Esto coincide con la información que es poco probable que exista una correlación elevada, porque está en medio el periodo de recuperación, más aun en este experimento donde existieron condiciones apropiadas para la recuperación. De lo contrario en situaciones donde no haya periodo de recuperación (estrés tardío) o no existan las condiciones favorables para la recuperación, los indicadores de estrés presentarían alta correlación con el rendimiento final.

5 CONSIDERACIONES FINALES

5.1 Consideraciones finales para trigo

Mediante la metodología utilizada se lograron generar niveles hídricos contrastantes para los tres tratamientos hídricos al final del periodo de estrés, durante 9 días en el encañado a partir de Z 31-32. El contenido de agua en el suelo fue de 24,7%, 16,5% y 6,6 % (% de humedad en peso) en condiciones de exceso hídrico, normal y de déficit hídrico, respectivamente. Se obtuvieron plantas normales de elevado potencial de rendimiento en grano de 4,65 gramos.pl⁻¹ en promedio para los tratamientos controles, equivalente a 7440 Kg.ha⁻¹, con un nivel de competencia dado por un equivalente de 160 plantas por metro cuadrado.

El rendimiento en grano por planta fue afectado significativamente por el cultivar ($p<0,0001$), por la condición hídrica ($p<0,0001$) y por la interacción cultivar por estrés ($p<0,07$), permitiendo comprobar la hipótesis de que existe respuesta diferencial entre los cultivares frente al estrés provocado por déficit y exceso hídrico.

Para el promedio de los tratamientos, existió una alta correlación entre la biomasa total generada por planta y el rendimiento obtenido ($R^2=0,91$). El índice de cosecha se mantuvo estable e inclusive presenta una leve tendencia al aumento ($R^2=0,25$) frente a la producción de biomasa, por lo que un aumento en la biomasa resulta en un incremento lineal del rendimiento. El número de granos por planta fue el componente que estuvo más correlacionado con el rendimiento ($R^2=0,53$), sin embargo la variación del rendimiento entre cultivares fue explicado por el peso de grano.

Los cultivares INIA Don Alberto y Biointa 1001 que fueron los que alcanzaron mayores rendimientos promedios, mostraron diferencias significativas en el rendimiento con respecto a Baguette 11. La última ubicación en el rendimiento de Baguette 11 fue explicada principalmente por el acortamiento de su ciclo en condición hídrica normal, causado por las altas temperaturas registradas y la fecha de siembra tardía.

El exceso hídrico en promedio llevó a una disminución del 12 % en el rendimiento en grano mientras el déficit hídrico redujo en un 23 % con respecto al control. La caída en el rendimiento para el exceso y déficit hídrico en trigo estuvo asociado a una menor biomasa generada y un menor índice de cosecha, estas reducciones fueron más importantes frente al déficit hídrico. El componente que explicó las diferencias en el rendimiento para el efecto estrés fue el número de granos por planta explicado por el número de espigas. La reducción del número de espiga estuvo explicada

por un efecto multiplicativo no significativo del número máximo de tallos y el descenso de la fertilidad de tallos.

La magnitud de las pérdidas entre los cultivares bajo condiciones de déficit hídrico variaron entre -13 y -35%, mientras que el exceso hídrico registró variaciones entre cultivares de +4 y -28% con respecto al tratamiento normal.

La biomasa mostró un efecto significativo para el efecto cultivar ($p < 0,0023$) y estrés ($p < 0,0001$), pero no lo fue para la interacción ($p < 0,24$). Al igual que la biomasa, el índice de cosecha fue significativo para los efectos cultivar ($p < 0,0001$) y estrés ($p < 0,0001$), pero no lo fue para la interacción ($p < 0,30$). Existió un efecto combinado de la biomasa total a cosecha y el índice de cosecha que explicarían las diferencias en el rendimiento para la interacción cultivar por estrés. Los cultivares que logran mantener el rendimiento en condiciones de estrés, lo hacen manteniendo estable la producción de biomasa y el índice de cosecha.

Los tratamientos hídricos y la interacción con el cultivar no tuvieron un efecto significativo sobre el largo del ciclo. Para el efecto cultivar, el largo de ciclo no se asoció con el rendimiento en grano.

Para los indicadores fenotípicos evaluados a la salida del periodo de estrés, en promedio los tratamientos de estrés hídrico se vieron significativamente reflejados en dos de ellos, clorosis foliar basal y turgencia. El efecto cultivar resultó significativo para los tres indicadores, clorosis foliar basal, índice verde y turgencia. El nivel de turgencia foliar fue el único significativo para la interacción cultivar por estrés ($p < 0,0001$). De todas maneras el nivel de turgencia a nivel de toda la planta no resultó ser un buen indicador del rendimiento ya que presentó una baja correlación con el mismo ($R^2 = 0,31$).

Con el objetivo de buscar una mejor asociación con la variación del rendimiento se construyó un índice combinado de estrés (70% turgencia + 30 % clorosis) que se asoció con el rendimiento ($R^2 = 0,44$). Esta relación resultó ser la mayor dentro de los índices contruidos, pero fue considerada baja. No se encontró un indicador fenotípico de estrés, que se asociara claramente con los rendimientos finales alcanzados para cada cultivar. Esto coincide con la información, en cuanto a que es poco probable que exista una correlación elevada, dado que depende también de la capacidad de recuperación del cultivar y de las condiciones ambientales en ese periodo.

Los siete cultivares evaluados se podrían clasificar en forma preliminar en tres grupos de rango de bienestar hídrico: i.- amplio (INIA Don Alberto y Atlax), donde el rendimiento en condiciones de déficit y exceso no variaron estadísticamente frente al

normal ii.- sesgado hacia un buen comportamiento frente al exceso hídrico (Nogal, Baguette 11, y Biointa 1001) y iii.- estrecho (INIA Carpintero e INIA Churrinche), ya que en condiciones de estrés reducen significativamente los rendimientos tanto en anegamiento como en déficit.

También se consideró relevante agrupar a los cultivares en cuanto a cuan estresados se observaban al final del periodo de estrés (tolerantes – susceptibles) y cuáles son sus diferencias en la capacidad de recuperación (en base al cambio de comportamiento al momento de la salida del estrés y el resultado en el rendimiento observado).

En el tratamiento seco se destacaron los cultivares INIA Don Albero y Atlax con nivel de tolerancia intermedia y alta capacidad de recuperación. INIA Churrinche e INIA Carpintero tuvieron un nivel de tolerancia intermedia y una capacidad de recuperación intermedia-baja. Mientras que Baguette 11 y Nogal tuvieron un nivel de tolerancia bajo, y una capacidad de recuperación intermedia-baja. Biointa 1001 tuvo un nivel de tolerancia intermedia con una capacidad de recuperación baja-intermedia.

En el tratamiento anegado se destacaron los cultivares Atlax, INIA Don Alberto, Baguette11 y Nogal, explicados por un intermedio-alto nivel de tolerancia y una alta capacidad de recuperación. Biointa 1001 tuvo un nivel de tolerancia alta-intermedia y una capacidad de recuperación intermedia-alta. INIA Churrinche e INIA Carpintero presentaron un nivel de tolerancia alta-intermedia y una capacidad de recuperación intermedia-baja.

5.2 Consideraciones finales para cebada

Mediante la metodología utilizada se lograron generar niveles hídricos contrastantes para los tres tratamientos hídricos al final del periodo de estrés (durante 9 días en el encañado a partir de Z 31-32). El contenido de agua en el suelo fue de 25%, 13% y 8% (% de humedad en peso) en condiciones de exceso hídrico, normal y de déficit hídrico respectivamente. Se obtuvieron plantas normales de elevado potencial de rendimiento en grano de 3,55 gramos.pl⁻¹ promedio de los tratamientos controles equivalentes a 5680 Kg.ha⁻¹, con un nivel de competencia dado por un equivalente de 160 plantas por metro cuadrado.

El rendimiento en grano por planta fue afectado significativamente por el cultivar ($p < 0,0022$) por la condición hídrica del suelo ($p < 0,0001$) y también resultó significativa para la interacción cultivar por estrés hídrico ($p < 0,0178$), permitiendo

comprobar la hipótesis de que existe respuesta diferencial entre los cultivares frente al estrés provocado por déficit y exceso hídrico.

Para el promedio de los tratamientos, existió una correlación elevada entre la biomasa generada por planta y el rendimiento obtenido ($R^2=0,61$). Mientras que el índice de cosecha no presentó variación frente a un aumento de la biomasa por planta ($R^2=0,004$), por tanto mayor biomasa total a cosecha estaría asociada directamente con un mayor rendimiento por planta.

Se observaron diferencias significativas entre el cultivar INIA Arrayán que obtuvo el máximo rendimiento promedio y los cultivares INIA Aromo y Norteña Carumbé. El componente del rendimiento que explicó en mayor medida el rendimiento en grano fue el número de granos por planta ($R^2=0,81$). El número de granos por planta fue determinado en mayor medida por el número de granos por espiga ($R^2=0,62$). Esto se debió a que el número de espigas ya es elevado, y variaciones en el tamaño de espiga generan diferencias importantes en el número de granos por planta.

El exceso hídrico en promedio llevó a una disminución en el rendimiento del 31 % mientras el déficit hídrico lo redujo en un 14 % con respecto al normal. La caída en el rendimiento dado por el tratamiento de déficit hídrico estuvo explicada por una menor biomasa generada. Mientras que el exceso hídrico redujo la biomasa total y el índice de cosecha. El componente del rendimiento afectado fue el número de granos por planta explicado por una reducción en el número de espigas en el tratamiento seco y por un efecto multiplicativo entre un menor número de espigas por planta y un menor número de granos por espiga en el tratamiento de exceso hídrico.

No se observó compensación entre los componentes espigas por planta y número de granos por espiga. Ya que cuando se redujo el número de espigas por planta el número de granos por espigas no aumentó para el caso de déficit hídrico y disminuyó bajo exceso hídrico.

Para el exceso hídrico se registraron pérdidas ente los cultivares, que variaron entre -9 y -43%, mientras que para las condiciones de déficit hídrico variaron entre -10 y -26 % con respecto al control.

La producción de biomasa se vio afectada por el cultivar ($p<0,0647$), por el efecto estrés ($p<0,0001$), mientras que para la interacción cultivar por estrés no hubo un efecto significativo ($p<0,4660$). Mientras que el índice de cosecha resultó significativo para el efecto cultivar ($p<0,0059$), para el efecto estrés ($p<0,0017$) y para la interacción ($p<0,0050$).

El largo de ciclo fue afectado significativamente por el efecto cultivar, por el tratamiento hídrico y por la interacción cultivar por estrés. El tratamiento anegado presentó mayor largo de ciclo aunque esta diferencia no alcanza 1 día entre tratamientos. En el cultivar INIA Arrayán, en el tratamiento seco, el largo del ciclo se vio reducido en 3 días respecto al tratamiento de exceso hídrico. INIA Arrayán repite su comportamiento atípico frente al tratamiento anegado, alargando 2 días su ciclo frente al tratamiento normal. INIA Aromo alargó un día en condiciones de anegamiento. Si bien existen diferencias significativas en el largo de ciclo estas magnitudes significan 3 días como máximo entre tratamientos hídricos.

Los diferentes tratamientos de estrés hídrico se expresaron en los tres indicadores fenotípicos seleccionados (clorosis foliar basal, índice verde y turgencia foliar). El efecto cultivar solo fue significativo en la clorosis foliar basal y la interacción (principal objeto del estudio) no mostró efectos a nivel de cambios en ningún índice fenotípico. Por lo tanto si no existió relación para ninguno de los indicadores, quiere decir que todos los cultivares para el efecto visual se comportaron iguales frente a los tratamientos a pesar que sabemos que existen diferencias en el rendimiento entre cultivares. Estas diferencias en el rendimiento entre cultivares pueden ser explicadas por la capacidad de recuperación y las condiciones ambientales de dicho periodo.

Con el objetivo de buscar una mejor asociación con la variación del rendimiento, se construyó un índice de estrés combinado (80 % clorosis foliar basal + 20 % turgencia) el cual no se asoció a la variación en rendimiento en grano ($R^2 = 0,17$). Si bien esta relación resultó ser la mayor dentro de los índices contruidos, fue muy baja.

Los ocho cultivares evaluados se podrían clasificar en base al cambio relativo de rendimiento promedio en tres grupos de rango de bienestar hídrico: i.- típicos cultivares de cebada, sesgado hacia el buen comportamiento frente a déficit hídrico (Norteña Carumbé, Laisa, INIA Aromo, Estanzuela Quebracho y Danuta); ii.- rango de bienestar hídrico estrecho (Madi y MOSA 595931) y iii.- comportamiento más típico de trigo, sesgado hacia el buen comportamiento frente a exceso hídrico (INIA Arrayán). Es importante mencionar que el comportamiento de los cultivares en este experimento frente al estrés hídrico coincidieron con los registrados por Hoffman et al. (2008), pudiendo confirmar el comportamiento de cultivares tolerantes al exceso hídrico como INIA Arrayán, hasta muy susceptibles como Norteña Carumbé e INIA Aromo.

El comportamiento de las variedades frente a los tratamientos hídricos de estrés no varió con respecto al experimento realizado el año anterior por Hoffman et al. (2008)

en las mismas condiciones, lo que indicaría que el cultivar conserva su tolerancia o susceptibilidad a los tratamientos hídricos.

6. RESUMEN

La gran variación de suelos que posee Uruguay, sumada a la importante variabilidad de precipitaciones contribuye a la ocurrencia de un estrés hídrico durante el ciclo de los cultivos. El incremento en los potenciales de rendimiento, han llevado a que en los cultivos de invierno el agua se convierta en un componente relevante de la variación del rendimiento concretado. En el presente trabajo se evaluó la susceptibilidad varietal en respuesta al estrés provocado por el déficit y el exceso hídrico en ocho cultivares de cebada cervecera y siete cultivares de trigo pan. Los experimentos se desarrollaron en el invierno 2008 en la Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni. Durante 9 días a partir de Z 31-32 se impusieron tres tratamientos hídricos i. Sin limitantes hídricas (control) ii. Déficit hídrico (se suspende completamente el riego) y iii. Exceso hídrico (se mantiene una lámina continua de agua de 10 mm, sobre el suelo). En trigo, el rendimiento fue afectado significativamente por el cultivar ($p < 0,0001$), por el tratamiento hídrico ($p < 0,0001$) y por la interacción de ambos ($p < 0,07$). El exceso hídrico en promedio llevó a una disminución del 12 % en el rendimiento en grano mientras el déficit hídrico lo redujo en un 23 % con respecto al normal. La magnitud de las pérdidas registradas entre cultivares para las condiciones de déficit hídrico variaron entre -13 y -35%, mientras que el exceso hídrico registró variaciones entre cultivares de +4 y -28% con respecto al control. En base a la variación en el rendimiento relativo se podrían clasificar en tres grupos de rango de bienestar hídrico: i.- amplio (INIA Don Alberto y Atlax), donde el rendimiento en condiciones de déficit y exceso no variaron estadísticamente frente al normal ii.- sesgado hacia un buen comportamiento frente al exceso hídrico (Nogal, Baguette 11, y Biointa 1001) y iii.- estrecho (INIA Carpintero e INIA Churrinche), ya que reducen significativamente los rendimientos tanto en anegamiento como en déficit. En cebada, el rendimiento fue afectado significativamente por el cultivar ($p < 0,0022$), por el tratamiento de estrés hídrico ($p < 0,0001$) y por la interacción ($p < 0,0178$). El exceso hídrico en promedio llevó a una disminución del 31 % en el rendimiento, mientras el déficit hídrico lo redujo en un 14 %. El exceso hídrico llevó a pérdidas entre cultivares que variaron entre -9 y -43%, mientras que para las condiciones de déficit hídrico, estos variaron entre -10 y -26% con respecto al control. En base a la variación en el rendimiento relativo se podrían clasificar en tres grupos de rango de bienestar hídrico: i.- sesgado hacia el buen comportamiento frente a déficit hídrico (Norteña Carumbé, Laisa, INIA Aromo, Estanzuela Quebracho y Danuta); ii.- estrecho (Madi y MOSA 595931) y iii.- sesgado hacia el buen comportamiento frente a exceso hídrico (INIA Arrayán). Los indicadores fenotípicos evaluados al final del periodo de estrés no se asociaron de forma clara con el rendimiento, indicando que la capacidad de recuperación de los diferentes cultivares y la condiciones de dicho periodo incidieron en el rendimiento final. Estos resultados son válidos para una intensidad y periodo de estrés particular.

Palabras claves: Trigo, Cebada, Estrés hídrico, Cultivares, Exceso hídrico, Déficit hídrico

7. SUMMARY

The large variation of soil that has Uruguay, plus the important variability of rainfall contributes to the occurrence of water stress during the crop cycle. The increasing yield potential, have led to water becoming an important component of the specific yield variation between years and fields in winter crops. In the present study varietal susceptibility in response to stress caused by water deficit and water excess in eight cultivars of malting barley and seven cultivars of bread wheat was evaluated. The experiments were conducted during the winter of 2008 at the Experimental Station Dr. Mario A. Cassinoni. During 9 days since Z 31-32, three water treatments were imposed i.-Without limiting water (control) ii.- Water deficit (completely suspending irrigation) and iii.- Excess water (maintaining a continuous sheet of water 10 mm above the ground). In wheat, the yield was significantly affected by the cultivar ($p < 0.0001$), the water treatment ($p < 0.0001$) and by interaction ($p < 0.07$). The excess of water led to an average 12% reduction in grain yield while the water deficit reduced it by 23% over normal. The magnitude of the losses recorded among cultivars regarding water deficit conditions varied between -13 and -35%, while excess water cultivars varied between +4 and -28% compared to control. The cultivars evaluated based on the variation in relation to their performance could be classified into three groups of water welfare ranking: i.- large (INIA Don Alberto and Atlax), where the yield under deficit and excess did not differ statistically from the normal ii.- leading towards a good performance against the excess of water (Nogal, Baguette 11 and Biointa 1001) and iii.- narrow (INIA Carpintero and INIA Churrinche) as they reduce significantly the yield both by the flooding or by the deficit.. In barley, the yield was significantly affected by cultivar ($p < 0.0022$), for the treatment of water stress ($p < 0.0001$) and for interaction ($p < 0.0178$). The average excess of water led to a decrease of 31% in the grain yield, while the water deficit reduced it only a 14%. The excess of water between cultivars resulted in losses ranging from -9 to -43%, whereas in water deficit conditions, these ranged between -10 and -26% compared to the control. The cultivars evaluated based on the variation in relation to their performance could be classified into three groups of water welfare ranking: i. - typical barley cultivars, biased towards a good behaviour regarding water deficit (Norteña Carumbé, Laisa, INIA Aromo, Estanzuela Quebracho and Danuta) ii .- narrow range of welfare water (MOSA Madi and 595931) and iii .- more typical behavior of wheat, biased towards a good behavior when an excess water exists (INIA Arrayán). Phenotypic indicators evaluated at the end of the period of stress is not clearly associated with performance, indicating that the resilience of the different cultivars and the conditions of that period affected the final yield. These results are valid for a particular period and stress intensity.

Keywords: Wheat, Barley, Water stress, cultivars, Excess water, Water deficit

8. BIBLIOGRAFIA

1. ABBATE, P.E.; CANTARERO, M.G. 2007. Efectos del estrés hídrico en trigo. Buenos Aires, INTA Balcarce. 33 p.
2. ACEVEDO, E.; OPAZO, M.; SILVA, P.; SILVA, H. 2005. Rendimiento, componentes de rendimiento y resistencia a sequia en trigo (*Triticum aestivum* L.). Santiago, Chile, Agricultura técnica. 27 p.
3. AMIR, J.; SINCLAIR, T. R. 2003. A model of water limitation on spring wheat growth and yield. N:Y., Academic Press. 28 p.
4. BARTOLI, C.; BELTRANO, J.; MONTALDI, E. 1996. Los radicales libres incrementados por la sequía intervienen en la senescencia de la hoja bandera en trigo. In: Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. (21º., 1996. Mendoza). pp 248-249.
5. BLUM, A. 2005. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential- are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? Australian Journal of Agricultural Research 56: 1159 – 1168
6. CASTRO, A. 1997. Cebada. Montevideo, Facultad de Agronomía. 124 p.
7. CASTRO, M.; DIAZ, M.; GERMAN, S.; VAZQUEZ, D.; IBÁÑEZ, V. 2009. Resultados experimentales de evaluación de cultivares de trigo y cebada para el registro nacional de cultivares. (en línea) Uruguay. INIA-INASE. Consultado 8 de noviembre 2009. Disponible en http://www.inia.org.uy/convenio_inase_inia/resultados/trigoci08.htm
8. COLLA KU A.; HARRISON B S. A. 2002. Crop Ecology, Production & Managment; Losses in Wheat Due to Waterlogging. (en línea).Crop Science Society of America. 42:444-450. Consultado 29 de Abr. 2009. Disponible en <http://crop.scijournals.org/misc/terms.shtml>.
9. COLLA KU A.; HARRISON B S. A. 2005. Crop Breeding, Genetics & Cytology; Heritability of Waterlogging Tolerance in Wheat. (en línea).Crop Science Society of America. 45:722-727. Consultado 24 de Jul. 2009. Disponible en <http://crop.scijournals.org/misc/terms.shtml>

10. DÍAZ LAGO, J.E. 2005. Tolerancia a exceso hídrico: un nuevo objetivo para el programa de mejoramiento genético de cebada. La Estanzuela, INIA. (Serie actividades de difusión no. 404). pp. 1-4

11. DICKIN, E.; WRIGHT, D. 2007. The effects of winter waterlogging and summer drought on the growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agronomy Journal* 28: 234–244.

12. ERNST, O. 2004. Evolución de la producción In: Trigo. Montevideo, Facultad de Agronomía. v.1; pp.7-17.

13. FOULKES, M.J.; SYLVESTER-BRADLEY R ; WEIGHTMAN. R.; SNAPE, J.W. 2007. Identifying physiological traits associated with improved drought resistance in winter wheat. *Field Crops Research* 103: 11–24

14. GIUNTA, A.; MOTZO, R.; DEIDDA, M. 2003. Effect of drought on yield and yield components of durum wheat and triticale in a Mediterranean environment. *Field Crops Research*. 80: 40-64.

15. GOGGIN, D. E.; COLMER, T. D. 2007. Wheat genotypes show contrasting abilities to recover from anoxia in spite of similar anoxic carbohydrate metabolism. *Journal of Plant Physiology*. 164: 1605 – 1611.

16. HOFFMAN, E.; ERNST, O.; VIEGA, L.; BENITEZ, A.; OLIVO, N.; BORGHI, E. 2001. Exceso hídrico en los cultivos de invierno. a.-Efectos directos sobre el rendimiento y componentes b.- Efectos sobre la fusariosis de espiga. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía. 18 p.

17. _____.; GESTIDO V.; BENTANCUR O.; DÍAZ, J. 2006. Caracterización de cultivares de cebada. Primer ciclo de: CLE 203, CLE 232 y CLE 233, NDL 98224, ND 17293, NE 984001, DANUTA y AC 89. Paysandú, Facultad de Agronomía. 27p.

18. _____.; MESA, P.; CADENAZZI, M. 2006. Caracterización de cultivares de trigo Segundo año. INIA Tero, INIA Carancho, INIA Don Alberto, INIA LE 2332, e INIA Carpintero Primer año. BIOINTA 1001. In: Mesa Nacional del trigo. (9ª. 2007. Mercedes. Uruguay). pp 20-28

19. _____.; _____.; _____.; 2007. Caracterización de cultivares de trigo Primer ciclo de Baguette 11, Baguette 13, Biointa 1002, Biointa 3000 y segundo ciclo de Biointa 1001. In: Mesa Nacional del trigo. (10^a. 2008. Mercedes. Uruguay). pp 23-33
20. _____.; VIEGA, L.; GLISON, N. 2008. Evaluación del estrés hídrico durante el encañado, en distintos cultivares de cebada cervecera. Informe de Investigación presentado a la MNC. Paysandú, Facultad de Agronomía. 6 p.
21. _____.; _____.; BAETEN, A. 2009. Efecto del estrés hídrico durante el encañado, en distintos cultivares de trigo. Informe de Investigación. Paysandú, Facultad de Agronomía. 13p.
22. _____.; FERNÁNDEZ, R.; BAETEN, A.; CADENAZZI, M. 2009. Caracterización de cultivares de trigo. Facultad de Agronomía- EEMAC. In: Mesa nacional de trigo (11^a. 2009. Dolores. Uruguay) pp. 1-27.
23. KARAM, F.; KABALAN, R.; BREIDI, J.; ROUPHAEL, Y.; OWEIS, T. 2009. Yield and water-production functions of two durum wheat cultivars grown under different irrigation and nitrogen regimes. *Agricultural water management* 96: 603 – 615.
24. LOPEZ, C.; BANOWETZ, G.; 2002. Wheat dehydrin accumulation in response to drought stress during anthesis. *Plant Biology* 29: 1417-1425.
25. LUTTS, S.; ALMANSOURI, M.; KINET, J.M. 2004. Salinity and water stress have contrasting effects on the relationship between growth and cell viability during and after stress exposure in durum wheat callus. *Plant Science* 167: 9-18.
26. MADDONNI, G.A; CARCOVA J. Validación de la metodología para el cálculo del coeficiente de estrés hídrico en maíz. In: Reunión Argentina de Fisiología Vegetal (21^a. 1996. Mendoza.) pp 238-239
27. MARDEH, S.; AHMADI, A.; POUSTINI, K.; MOHAMMADI, V. 2006. Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions. *Field Crops Research* 98: 222–229.

28. MAZZA, C.; CHIMENTI, C.A.; INSAUSTI, P.; TRÁPANI, N. 1993. El agua y las plantas. Buenos Aires, Universidad de Buenos Aires. 67p.
29. MIRALLES, D. 2002. Fisiología de la generación del rendimiento. Buenos Aires, Universidad de Buenos Aires. 8p.
30. NEIRA, K. 2004. Eficiencia de transpiración en genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.). Tesis Ing. Agr. Santiago, Chile. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas. 51p.
31. ORTIZ, M.; SILVA, H.; SILVA, P.; ACEVEDO, E. 2003. Estudio de parámetros hídricos foliares en trigo (*Triticum aestivum* L.) y su uso en selección de genotipos resistentes a sequía. Revista Chilena de Historia Natural 76: 219-233.
32. PALEG, L.G.; ASPINALL, D. 1981. Water use efficiency. Sydney, Academic Press. 36 p.
33. PARDOS, J. 2004. Respuestas de las plantas al anegamiento del suelo. Investigación Agraria. 56: 101-107.
34. PÉREZ GONZÁLEZ, O. 2009. Respuesta al déficit hídrico durante el llenado de grano en cinco cultivares de trigo. 2009. In: Mesa nacional de trigo. (11ª. 2009 Dolores. Uruguay). pp 5-11
35. PUEBLA, A.; SALERNO, G.; PONTIS, H. 1996. Respuestas a estreses ambientales en especies nativas del genero *Bromus*. In: Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. (21º., 1996. Mendoza. Argentina) pp 262-263.
36. RICHARDS R.A.; CONDON A.G.; REBETZKE, G.J. 2001. Traits to Improve Yield in Dry Environments. In. Reynolds, M.; Ortiz-Monasterio, J.; McNab, A. Application of Physiology in Wheat Breeding. Mexico, D.F. CIMMYT. pp 88-101.
37. SAMAD, A; GINKEL, V.; MEISNER, C.; SAIFUZZAMAN, M. 2001. Waterlogging Tolerance In. Reynolds, M; Ortiz-Monasterio, J ; McNab, A. Application of Physiology in Wheat Breeding. Mexico, D.F. CIMMYT. pp. 136-144.

38. SETTER, TL.; WATERS. I. 2003. Review of prospect for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant and Soil*. 253: 1-34.
39. SOLÍS, A. 2002. Contribución de parámetros fisiológicos al Índice de Respuesta al Estrés Hídrico en trigo (*Triticum aestivum* L.). Tesis Ing. Agr. Santiago, Chile Facultad de Ciencias Agronómicas. Universidad de Chile. 29 p.
40. SAN MARTÍN.J.; ACEVEDO E.P. 2001. Temperatura de canopía, CWSI y rendimiento en genotipos de trigo. Chile. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias agronómicas. 64p.
41. URUGUAY. MINISTERIO DE DEFENSA NACIONAL. DIRECCIÓN NACIONAL DE METEOROLOGÍA. 2009. Estadísticas climáticas. (en línea). Montevideo. Consultado el 11 Noviembre 2009. Disponible en http://www.meteorologia.com.uy/estadistica_climat.htm#
42. URUGUAY. MINISTERIO DE GANADERIA, AGRICULTURA Y PESCA. DIRECCION DE ESTADISTICAS AGROPECUARIAS 2008. Anuario estadístico agropecuario. Montevideo. 2008. 215 p.