

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

CARACTERIZACIÓN DE LA RESPUESTA AL ANEGAMIENTO DURANTE EL
MACOLLAJE EN TRIGO Y CEBADA

por

Luis Ignacio MORALES BALPARDA
Felipe SCAGLIONI CABRERA

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

MONTEVIDEO

URUGUAY

2017

Tesis aprobada por:

Director:

Lic.MSc. Gastón Quero

Ing. Agr.MSc. Luis Viega

Dr. Omar Borsani

Fecha:

7 de setiembre de 2017

Autores:

Luis Ignacio Morales Balparda

Felipe Scaglioni Cabrera

AGRADECIMIENTOS

A Gastón Quero y Luis Viega por el seguimiento y ordenamiento de dicho trabajo.

A Pedro Díaz por su especial atención en todas las tareas de laboratorio.

Al Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria por brindarnos los materiales correspondientes a las distintas variedades de semillas para poder realizar la práctica experimental.

A Roberto Fontaina de la empresa Bayer, por brindarnos insumos necesarios para la realización de los experimentos.

A Nicolás Mastandrea por colaborar con tareas de análisis de muestras radiculares.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VI
 1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	 1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	2
2.1 RESPUESTAS GENERALES AL ANEGAMIENTO	2
2.1.1 <u>Estrés por falta de oxígeno</u>	2
2.1.2 <u>Estrés por déficit nutricional</u>	3
2.1.3 <u>Estrés durante el ciclo de cultivo y reducción del rendimiento</u>	4
2.2 RESPUESTAS MORFO-FISIOLÓGICAS AL ANEGAMIENTO	6
2.2.1 <u>Cambios en el sistema radicular</u>	6
2.2.2 <u>Reducción de la conductancia estomática y la tasa fotosintética</u> ..	6
 3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	 10
3.1 UBICACIÓN Y DESCRIPCIÓN DEL EXPERIMENTO	10
3.2 FECHAS DE SIEMBRA Y CONDICIONES AMBIENTALES.....	11
3.3 PARÁMETROS EVALUADOS	12
3.3.1 <u>Crecimiento y parámetros morfológicos</u>	12
3.3.2 <u>Parámetros fisiológicos</u>	12
3.4 DISEÑO EXPERIMENTAL Y ANÁLISIS DE DATOS	12
 4. <u>RESULTADOS</u>	 14
4.1 CONDICIONES AMBIENTALES Y FASES FENOLÓGICAS	14
4.2 PARÁMETROS MORFOLÓGICOS.....	15
4.2.1 <u>Respuesta en la producción de biomasa</u>	15
4.2.2 <u>Respuesta en la morfología radicular</u>	18
4.2.3 <u>Respuesta en la capacidad de macollaje</u>	20
4.2.3.1 Ensayos E1 y E2	20
4.2.3.2 Ensayos E3 y E4	20
4.3 PARÁMETROS FISIOLÓGICOS	22
4.3.1 <u>Efectos sobre la fotosíntesis</u>	23

5.	<u>DISCUSIÓN</u>	29
	5.1 ENSAYOS E1 Y E2	30
	5.2 ENSAYOS E3 Y E4	36
6.	<u>CONCLUSIONES</u>	40
7.	<u>RESUMEN</u>	41
8.	<u>SUMMARY</u>	42
9.	<u>BIBLIOGRAFÍA</u>	43
10.	<u>ANEXOS</u>	51

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Fecha de siembra según ensayo y las respectivas duraciones de los períodos en estudio.....	11
2. Variación en temperatura (°C), HR (%) y DPV.....	11
Figura No.	
1. Duración de las etapas de desarrollo.....	14
2. Variables morfológicas. Peso seco parte aérea/planta (g), peso seco raíz/planta (g) y relación tallo/raíz.....	17
3. Variables anatómicas. Volumen de la raíz (mL) y densidad radicular (g/mL ⁻¹).....	19
4. Variables anatómicas. Número de macollos y tasa de macollaje (No. macollos.dia ⁻¹).....	21
5. Evaluación de los parámetros de fluorescencia para el E ₁ y E ₂	23
6. Evaluación de los parámetros de fluorescencia para el E ₃ y E ₄	25
7. Evaluación de los parámetros de la fase bioquímica de la fotosíntesis para el E ₁ y E ₂	27

1. INTRODUCCIÓN

La expansión e intensificación de la agricultura ha llevado al desplazamiento de los sistemas de producción agrícola hacia zonas donde los suelos presentan bajo poder de infiltración y poco drenaje. En estas condiciones edáficas, es altamente probable que se den fenómenos de estrés por exceso hídrico cuando se producen grandes precipitaciones (Greenway y Gibbs, 2003).

El estrés por exceso hídrico o anegamiento impone una restricción importante al crecimiento y producción de los cultivos a nivel mundial (Ashraf y Rehman, 1999). Esto se debe en parte a los efectos negativos del anegamiento sobre procesos fisiológicos básicos, que definen el rendimiento (Hoffman et al., 2011b). Particularmente en cultivos de invierno tales como el trigo y la cebada, se observó que el momento del ciclo en el cual se produce el estrés así como la duración del mismo, afectan diferencialmente la respuesta de la planta. Siendo la cebada más sensible que el trigo a estos eventos de estrés (San Celedonio, 2015).

El objetivo de la tesis fue caracterizar la respuesta al anegamiento durante macollaje en trigo (*Triticum aestivum* L.) y cebada (*Hordeum vulgare* L.) bajo diferentes regímenes de temperatura ambiente. Para alcanzar el objetivo propuesto se evaluaron en cuatro ambientes dos genotipos de trigo y dos genotipos de cebada. El anegamiento se impuso durante la etapa de macollaje y los ambientes fueron definidos por diferentes fechas de siembra bajo condiciones semi-controladas.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

El estrés por anegamiento se produce normalmente cuando hay un desbalance entre el agua que ingresa (precipitaciones) y el agua que egresa (escurrimiento, evaporación, infiltración) del sistema (Greenway y Gibbs 2003, San Celedonio 2015). Este desbalance tiene un impacto negativo en las propiedades del suelo, inhibiendo la interacción de las raíces con los microorganismos así como el intercambio de gases entre las raíces y la atmósfera (Striker, 2012a).

A nivel mundial las inundaciones perturban el 10% del área terrestre, y es uno de los problemas principales en la producción de los cultivos de invierno (Setter y Waters, 2003). En el caso del trigo o la cebada, el rendimiento puede variar entre un 15 y 80% dependiendo de las condiciones ambientales y los cultivares utilizados (Zhou, 2010).

En general la definición agronómica de tolerancia al estrés abiótico está relacionada con el mantenimiento de los niveles de rendimiento en comparación con los obtenidos en condiciones donde no hay situaciones de estrés (Setter y Waters, 2003). En particular, el tipo de respuesta al anegamiento está dada por la especie (Setter et al., 1999), la duración del evento (Malik et al., 2002) y el momento del ciclo ontogénico en el cual se produce el anegamiento (Setter y Waters, 2003).

En Uruguay la reiteración de eventos en los que se registran escenarios de exceso hídrico durante el ciclo de crecimiento de los cultivos de invierno ha aumentado, teniendo consecuencias negativas en el rendimiento y en la calidad de grano (Hoffman et al., 2009). Por esta razón, los mejoradores han incluido dentro de sus objetivos la obtención de cultivares tolerantes a este tipo de estrés, ya que se ha encontrado cierta variabilidad genética para este carácter (Castro et al., 2011).

2.1 RESPUESTAS GENERALES AL ANEGAMIENTO

2.1.1 Estrés por falta de oxígeno

En suelos inundados, el intercambio de gases entre el suelo y la atmósfera se restringe, por tanto la concentración de oxígeno disminuye en el perfil del suelo (Hillel, 1998). Esta disminución incremental de la presión parcial

de oxígeno genera situaciones de normoxia, hipoxia y/o anoxia, las cuales a su vez definen el estado oxigénico de la planta (Ponnamperuma 1984, Hillel 1998).

Bajo condiciones normales las plantas se enfrentan al fenómeno de normoxia que se define como la respiración aeróbica normal en donde la mayor parte del ATP producido proviene de la fosforilación oxidativa (Tadeo y Gómez, 2008). Mientras que, en condiciones de estrés por anegamiento se enfrentarían dos situaciones. En primer lugar se estarán frente a condiciones de hipoxia (ausencia parcial de oxígeno) y en segundo lugar bajo anoxia (ausencia total de oxígeno). En general, las condiciones de anegamiento traen como consecuencia que las raíces y los microorganismos presentes en el suelo tomen todo el oxígeno disponible en poco tiempo, y se establezcan condiciones de hipoxia para luego de unas horas volverse anóxico completamente (Ponnamperuma, 1984).

Bajo situaciones de hipoxia se estimula en raíces la producción de etileno y por tanto la formación de aerénquima (Buchanan et al., 2000). En este sentido, se podría deducir la disponibilidad de oxígeno a nivel radicular observando la menor o mayor producción de aerénquima a través de cortes histológicos en las raíces en trigo y cebada (San Celedonio, 2015). Otra forma de indicar la disponibilidad de oxígeno en un suelo anegado, es observando la evolución en la producción de ATP y NADH. En situaciones donde la presión parcial de oxígeno es menor, la relación ATP/ADP disminuye mientras que la relación de NADH/NAD se incrementan (Buchanan et al., 2000).

Por otro lado, condiciones de anoxia desencadenan una serie de reacciones que llevan al cierre estomático, disminuyendo la concentración de CO₂ en las hojas provocando una caída en la fotosíntesis (Malik et al., 2001). La caída en la conductancia estomática, produce además una disminución en el gradiente de potencial hídrico, lo cual tiene un efecto directo sobre la absorción de agua (Sairam et al., 2008). La suma de estos efectos negativos, terminan provocando una reducción de la tasa de crecimiento (Sairam et al., 2008).

2.1.2 Estrés por déficit nutricional

Las condiciones de anegamiento generan una baja disponibilidad de nutrientes en el suelo, así como una limitada capacidad de absorción por parte de las raíces (Silberbush y Barber 1983, Pang et al. 2007). Esto trae como consecuencia una menor translocación de nutrientes desde las raíces a la parte aérea, lo cual hace que la planta se vuelva ineficiente y disminuya su rendimiento debido al déficit nutricional (Silberbush y Barber, 1983).

En condiciones de hipoxia se produce un cese de la respiración aeróbica, la cual impone una notoria reducción de la energía que estaría disponible tanto para el mantenimiento como para el crecimiento de la raíz (entre el 20 y 45% de la respiración), esto determina una rápida detención de la tasa de elongación radicular y en la absorción de nutrientes (Gibbs et al. 1998, Scheurwater et al. 1999). En este sentido, se observó que la tasa de elongación radicular es un parámetro importante que define en gran parte la tasa de absorción de nutrientes (Wiengweera y Greenway, 2004).

Por otra parte, el bajo crecimiento radicular produce una acumulación de metabolitos tanto en el citoplasma como en la vacuola, lo que conduce a una baja en el pH celular (Gerenda's y Ratcliffe, 2002). Esta acidificación del citoplasma suprime la síntesis de proteínas y detiene la glicólisis, generando en la planta un déficit energético (Kulichikhin et al., 2007).

Si las condiciones de anegamiento persisten en el tiempo el oxígeno del suelo va desapareciendo, y se generan formas reducidas de nitrógeno, fósforo, manganeso, hierro o azufre. Esto se debe en parte a que los microorganismos del suelo dejan de utilizar el oxígeno como aceptor de electrones y pasan a utilizar NO_3^- , Fe^{3+} y Mn^{4+} , lo que determina condiciones altamente reducidas que pueden modificar la solubilidad del elemento y por lo tanto afectar su disponibilidad (Unger et al. 2009, Taiz y Zeiger 2010). Como consecuencia de ello, ciertos suelos anegados se vuelven ricos en Mn^{2+} y Fe^{2+} y pobres en NO_3^- y SO_4^{2-} (Malik et al., 2002). Estas condiciones altamente reducidas afectan la dinámica de los nutrientes particularmente del nitrógeno, uno de los nutrientes más importantes para el crecimiento y desarrollo de la planta (Gambrell y Patrick 1978, Tiedje et al. 1984, Zhang et al. 1990). La disminución de la disponibilidad de nitrógeno genera síntomas de clorosis y senescencia, producto del bajo contenido de este nutriente a nivel de hoja (Malik et al., 2002).

2.1.3 Estrés durante el ciclo de cultivo y reducción del rendimiento

Según Slafer et al. (2003) el ciclo fenológico del trigo y la cebada se puede dividir en cuatro sub fases: 1) Establecimiento, 2) Pre-macollaje, 3) Macollaje, 4) Encañazón. Dentro de esta caracterización del ciclo fenológico, se define como periodo crítico el momento en el cual se concreta el rendimiento (Miralles et al., 2003a).

En trigo y cebada el periodo crítico, se ubica aproximadamente 20 días previos a antesis y 10 días después de la misma (Fischer, 1985), sin embargo, para cebada se considera un mayor tiempo (28 días) previo a floración debido a la menor plasticidad reproductiva que presenta este cultivo respecto del trigo (Arisnabarreta y Miralles, 2008).

En el caso del estrés por anegamiento, cuanto más temprano en el ciclo ontogénico ocurren los eventos de anegamiento, mayor es el tiempo de recuperación y por tanto, menores serán las consecuencias negativas del estrés sobre el rendimiento (Collaku y Harrison 2002, Miralles et al. 2014).

Sin embargo, el período entre la siembra y la emergencia del cultivo es una etapa problemática frente al anegamiento. Ya que sin oxígeno la semilla es incapaz de sintetizar α -amilasa y llevar a cabo el proceso de germinación (Perata et al., 1992). Por otra parte, eventos de anegamiento en las primeras etapas ontogénicas, retrasa la aparición del primer macollo. Este fenómeno es más marcado en cebada que en trigo (San Celedonio, 2015).

A medida que la anoxia se da en etapas más avanzadas del ciclo del cultivo, la capacidad de recuperación de la planta decrece notoriamente viéndose afectada la superficie radicular y el número de espigas fértiles, incidiendo esto de forma directa sobre los niveles de producción del cultivo (San Celedonio, 2015).

Durante la etapa de macollaje se produce el nacimiento y muerte de los macollos que darán lugar a las espigas. En esta etapa queda definido el número máximo de espigas y el número de granos por espiga potencialmente alcanzable, componente más importante del rendimiento (Miralles et al., 2003a).

En trigo situaciones de anegamiento de 14 días en la etapa de macollaje provocaron una disminución en el número de macollos del 50 al 62% lo que representa una pérdida del 60% de biomasa aérea (Robertson et al., 2009). Mientras que cebada se constataron pérdidas del 60 al 80% en el número de macollos (20 al 57% de biomasa aérea) bajo las mismas condiciones (Pang et al., 2004). Esta disminución del número de macollos provoca una disminución en la intercepción de la radiación solar y por lo tanto una menor fotosíntesis global a nivel de la planta (Malik et al. 2001, Pang et al. 2004).

Según estudios realizados por Hoffman et al. (2011b) desde el año 2006, situaciones de exceso hídrico en etapas tempranas del cultivo pueden provocar reducciones en el potencial del rendimiento de un 18 a 28% para trigo y cebada respectivamente.

En macollaje las pérdidas observadas de biomasa radical son las de mayor magnitud, y a medida que el estrés ocurre en etapas fenológicas más avanzadas, esas pérdidas se van deprimiendo (San Celedonio, 2015). Para trigo, situaciones de estrés por anegamiento al momento de antesis, provocan pérdidas de un 50% en la biomasa radicular en relación a plantas que no fueron sometidas al estrés (San Celedonio, 2015). Esto indica que pérdidas

ocasionadas por las raíces afectan directamente la parte aérea ya que no se pueden absorber los nutrientes ni el agua necesaria para poder aumentar la biomasa aérea y por lo tanto la demanda transpiratoria de la planta se vuelve insostenible (Hayashi et al., 2013).

Se ha observado que situaciones de estrés causado por anegamiento durante 9 días en la fase de encañazón para cebada han reducido el rendimiento en un promedio del 30% (Hoffman et al., 2009). Según lo estudiado hasta la fecha se han observado reducciones en el rendimiento a causa de una disminución en el número de espigas y número de granos por espiga (Hoffman y Viega, 2011a).

2.2 RESPUESTAS MORFO-FISIOLÓGICAS AL ANEGAMIENTO

2.2.1 Cambios en el sistema radicular

En raíces el efecto inmediato del anegamiento es una baja en tasa respiratoria debido a la falta de oxígeno, esto lleva a una disminución del crecimiento radicular (Huang y Johnson 1995, Colmer y Greenway 2011). Este efecto en la tasa de crecimiento radicular, resulta en una disminución de la relación raíz/tallo (Araki et al., 2012). En ambos cultivos la recuperación radicular es menor en relación a la parte aérea demostrando una menor resistencia por parte de las raíces a dicho estrés (San Celedonio, 2015).

Especies tolerantes al anegamiento utilizan estrategias para aumentar el suministro de oxígeno al tejido radicular. Estas especies tienen mecanismos como la mayor longitud radicular que facilita el contacto con hongos micorríticos además de mejorar la absorción de nutrientes (Silberbush y Barber, 1983). Otras especies tienen la capacidad de aumentar la tasa glicolítica y presentar una mayor producción de ATP ante condiciones de anoxia (Greenway y Gibbs, 2003).

2.2.2 Reducción de la conductancia estomática y la tasa fotosintética

Condiciones de anegamiento en especies sensibles conducen al cierre estomático (Prior et al., 2003) a causa de la pérdida de turgencia en las células oclusivas de los estomas, impidiendo así, el intercambio gaseoso con el ambiente, alterando los procesos de fotosíntesis y respiración (Taiz y Zieger, 2010) explicado por la mayor resistencia a la difusión del oxígeno y del dióxido de carbono en el agua respecto al aire (Armstrong et al., 1994). El cierre de los estomas reduce el abastecimiento y la asimilación de CO₂ así como disminuye el gradiente de potencial hídrico. Esta reducción del gradiente de potencial hídrico provoca una disminución en la absorción de agua y nutrientes. Como

consecuencia de ello se produce una caída en la actividad fotosintética de la hoja provocando una disminución en la tasa de crecimiento y posterior producción de biomasa (Lambers et al. 1998, Malik et al. 2001, Sairam et al. 2008).

Estudios fisiológicos y bioquímicos a partir de estrés causado por anegamiento, han demostrado un decrecimiento en la tasa fotosintética, conductancia estomática y transpiración (Zheng et al., 2009), lo que repercute en una disminución en la producción de biomasa aérea (Xie et al., 2003) y las raíces (Huang et al., 1995). Esto resulta en un descenso tanto de la biomasa aérea en términos de material seco (Malik et al., 2002) como en la proporción de esa material seco transferida a los granos (Tan et al., 2003). Este descenso en la producción de biomasa aérea puede estar relacionada directamente a las limitaciones en la fotosíntesis neta la cual reduce la asimilación de carbono (Mielke et al., 2003). Esta reducción en la actividad fotosintética es atribuida al cierre estomático (Yordanova et al., 2005), descenso del contenido de clorofila en la hoja (Bradford, 1983), y la interrupción de la translocación de fotosintatos (Sij y Swanson 1973, Chen et al. 2005). El anegamiento causa una reducción en el crecimiento radicular, fotosíntesis, biomasa área y acumulación de material seco en Trigo (Shao et al., 2010).

Existe una relación directa entre la conductancia y la tasa fotosintética, es decir cuanto menor es la conductancia menor será tasa fotosintética. Esta relación es más acentuada en cebada que en trigo (Taiz y Zieger, 2010).

La fotosíntesis es el proceso por el cual las plantas convierten la energía lumínica en energía química. Este proceso se puede dividir en dos etapas: una etapa fotoquímica, vinculada con la producción de NADPH y ATP, y una etapa bioquímica en la que se produce la fijación de CO₂ en el ciclo de Calvin (Taiz y Zieger, 2010).

El proceso fotoquímico comienza con la absorción de luz mediante los pigmentos fotosintéticos en donde una porción de la energía absorbida se transfiere como energía de excitación y es capturada por el centro de reacción (Taiz y Zieger, 2010). El mayor porcentaje de la energía absorbida es convertido en calor el cual es disipado en distintas formas. La proporción de energía no disipada en forma de calor se destina para el proceso fotoquímica y la emisión de fluorescencia (Taiz y Zieger, 2010). En este sentido, cuantificar la fluorescencia de clorofila, permite saber la cantidad de energía que se disipa como calor, así como la eficiencia energética de la fase fotoquímica de fotosíntesis (Maxwell y Johnson, 2000).

En referencia al efecto de la temperatura sobre el anegamiento, se ha observado que cuando se comparan especies que sufren eventos de anegamiento en la misma etapa ontogénica, se pudo determinar que el anegamiento repercute en mayor medida cuando las temperaturas del suelo son superiores (Drew y Trought, 1982).

La concentración de oxígeno en el suelo disminuye luego de 36 horas independientemente de la temperatura. Sin embargo, el efecto de la temperatura en el anegamiento indica que presenta mayor importancia la temperatura del suelo a diferencia de la del aire (Drew y Trought, 1982).

Cuando eventos de anegamiento suceden a menores temperaturas, la incidencia de dicho estrés es menor debido a que estas bajas temperaturas disminuyen la velocidad de agotamiento del oxígeno del agua del suelo por parte de las raíces debido a un menor consume del mismo, además de una menor velocidad de crecimiento por parte del cultivo (Drew y Trought, 1982).

El anegamiento afecta la concentración de solutos en el suelo al igual que la concentración de oxígeno, y los mismos disminuyen a mayor velocidad a medida que las temperaturas son mayores. Se ha observado que la concentración de productos de la desnitrificación aumentaron a mayores temperaturas (Drew y Trought, 1982).

El anegamiento disminuye la extensión de las hojas, la ganancia de peso fresco como también la tasa de macollaje para gramíneas. El crecimiento medido como ganancia en el peso fresco o seco se afecta en mayor proporción en condiciones de anegamiento y más aún cuando las temperaturas son superiores (Drew y Trought, 1982).

El comienzo de la senescencia por parte de las hojas más viejas en tratamientos anegados se acelera a medida que las temperaturas del suelo son superiores (Drew y Trought, 1982).

El crecimiento de las raíces seminales disminuye para todos los eventos de anegamiento, sin embargo a medida que las temperaturas son superiores, los ápices de las raíces seminales se ven mayormente afectados y comprometen su futura recuperación (Drew y Trought, 1982). Entre otros factores se puede determinar que situación de anegamiento disminuye la acumulación de nitrógeno, fósforo y potasio en las plantas, y estas concentraciones son aún menores cuando las temperaturas son superiores (Drew y Trought, 1982).

Las concentraciones de nitrato desaparecen de forma más lenta a medida que la temperatura es inferior, y el etileno se acumula en el agua del suelo con mayor rapidez cuando la temperatura del mismo es mayor (Drew y Trought, 1982).

En cierta medida, la mayor tolerancia a la inundación por parte del trigo a menores temperaturas, se puede reflejar en la mayor capacidad de las plantas para adaptarse de alguna manera a la escases de oxígeno por una disminución en la tasa de crecimiento de la misma y por la desaceleración del metabolismo de las raíces (Drew y Trought, 1982).

|

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 UBICACIÓN Y DESCRIPCIÓN DEL EXPERIMENTO

Con el objetivo de determinar el efecto del anegamiento y la temperatura en cultivares de trigo y cebada durante la etapa del macollaje se instalaron cuatro ensayos en condiciones semi-controladas en el invernáculo de la Facultad de Agronomía (Montevideo, Uruguay). Los experimentos se instalaron durante los meses de junio a setiembre del año 2014.

Se utilizaron dos cultivares de trigo: INIA Churrinche e INIA Nogal, caracterizados previamente como susceptible y tolerante al anegamiento, respectivamente y dos cultivares de cebada: INIA Arrayán e INIA Carumbé, caracterizados previamente como tolerante y susceptible al anegamiento, respectivamente (Hoffman y Viega, 2011a). La caracterización de estos cultivares respecto a su susceptibilidad o tolerancia al anegamiento se determinó a partir del rendimiento relativo por planta en ensayos donde se comparó la respuesta de distintos cultivares de trigo y cebada a la ocurrencia de exceso hídrico durante la fase de encañado (Hoffman y Viega, 2011a).

Estos cuatro cultivares fueron evaluados bajo dos condiciones hídricas impuestas durante el macollaje: riego control y anegamiento (anegamiento desde Z_{21} a Z_{30} , Zadoks, 1974). En el periodo de establecimiento, y pre-macollaje las condiciones de riego fueron iguales para todos los tratamientos. A partir del inicio de la etapa de macollaje y hasta el inicio del encañado se aplicaron las condiciones de anegamiento.

Al comienzo de cada ensayo, se sembraron 5 semillas en macetas de plástico de 15 cm de diámetro y 30 cm de profundidad, de las cuales a partir de la emergencia se ralearon dos de ellas, definiendo la unidad experimental como una maceta con tres plantas.

Las macetas fueron cubiertas con nylon negro, para evitar la presencia de luz en la zona radicular y como sustrato se usó arena vermiculita en una proporción 3/1. Todos los tratamientos fueron regados con una solución nutritiva definida por Hoagland y Arnon en 1938 y modificada por Arnón en 1950. En todos los tratamientos evaluados se controló diariamente el nivel de agua, manteniendo en el caso del anegamiento una capa de agua de 3 cm por sobre el nivel del sustrato. Las plantas fueron cosechadas al final del periodo de anegamiento.

3.2 FECHAS DE SIEMBRA Y CONDICIONES AMBIENTALES

Con el objetivo de establecer diferentes condiciones ambientales los ensayos fueron diferidos en sus fechas de siembra. Estas fueron: 10 de junio , 15 de julio, 22 de agosto y 23 de setiembre para los ensayos E₁, E₂, E₃ y E₄ respectivamente. Las fechas de siembra así como la duración de cada etapa del ciclo fenológico se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Fecha de siembra según ensayo y las respectivas duraciones de los periodos en estudio

	Fecha de siembra	Siembra- Z21 (días)	Z21- Z30 (días)	Fecha de cosecha	Total (días)
E1	10/6/2014	35	30	14/8/2014	65
E2	15/7/2014	34	32	19/9/2014	66
E3	22/8/2014	32	21	14/10/2014	53
E4	23/9/2014	20	21	3/11/2014	41

En todos los experimentos, las condiciones ambientales se registraron cada media hora con un datalogger portátil. Se tomaron datos de temperatura y humedad relativa, a partir de los cuales se calcularon los datos de déficit de presión de vapor. Los valores promedios diarios de los parámetros ambientales medidos en cada etapa de los ensayo se muestran en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Variación en temperatura (°C), HR (%) y DPV ocurrida en los ambientes durante el periodo de siembra-Z₂₁, el período de estrés por anegamiento (Z₂₁-Z₃₀) y el promedio de todo el período.

Ensayo	Siembra-Z ₂₁			Z ₂₁ -Z ₃₀			Siembra-Z ₃₀		
	T (°C)	HR (%)	DPV	T (°C)	HR (%)	DPV	T (°C)	HR (%)	DPV
E1	SD	SD	SD	13,6	69,4	0,61	13,6	69,4	0,61
E2	13,9	68,9	0,64	16,4	74,5	0,62	15,1	71,7	0,63
E3	15,9	75,1	0,57	17,3	71,9	0,66	16,4	73,8	0,61
E4	17,3	71,9	0,66	21,3	68,4	1,03	19,4	70,9	0,85

SD (sin datos para el periodo en estudio).

3.3 PARÁMETROS EVALUADOS

3.3.1 Crecimiento y parámetros morfológicos

Al momento de la cosecha, en Z.30, a las plantas que conformaban la unidad experimental se les cuantificó el número de macollos a partir del cual y el número de días del período de macollaje se estimó la tasa de macollaje. Luego a cada planta se le separó la parte radicular de la aérea. A una de las tres plantas de cada maceta se la puso a secar en una estufa a 70 °C durante 96 horas para lograr determinar su peso seco tanto aéreo como radicular.

Previo al secado de las raíces se determinó el volumen radicular y a partir de ello se estimó la densidad radicular. El volumen radicular se midió a través de un matraz aforado, donde presentaba cierto volumen de agua, y a partir del desplazamiento de la misma al momento de colocar la raíz en estudio se determinaba el volumen. Mientras que la densidad radicular se calculó como cociente entre peso/volumen.

Para cuantificar el efecto sobre el crecimiento se calculó la relación de peso seco entre la parte aérea y la raíz.

3.3.2 Parámetros fisiológicos

La emisión de fluorescencia de clorofila se midió en la superficie adaxial de las hojas superiores del tallo principal según lo descrito por Loggini et al. (1999), Maxwell y Johnson (2000) usando un sistema de medición de fluorescencia portátil modelo FMSI (Hansatech) a partir de lo cual se determinó la eficiencia máxima del PSII en luz y eficiencia operativa del PSII.

La fijación de CO₂ y la conductancia estomática se midieron mediante el análisis infrarrojo de gases (IRGA) usando un sistema de medición de fotosíntesis portátil Li-Cor 6400 (Li-Cor, Lincoln, NE).

Las medidas de fluorescencia e intercambio de CO₂ se tomaron simultáneamente a los 0, 5, 10, 15 y 25 días de establecido el estrés causado por el anegamiento.

3.4 DISEÑO EXPERIMENTAL Y ANÁLISIS DE DATOS

En cada uno de los cuatro ensayos evaluados se utilizó un diseño completamente al azar con cuatro repeticiones por tratamiento. Para el

tratamiento estadístico de los datos se realizó un análisis factorial de las distintas fuentes de variación bajo un modelo lineal general. El modelo utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + R_j + A_k + (GR)_{ij} + (GA)_{ik} + (RA)_{jk} + (GRA)_{ijk} + \epsilon_{ijk}$$

dónde Y_{ijk} es la variable analizada, G_i son los i -ésimos cultivares evaluados, R_j son las j -ésimas condiciones hídricas, A_k son los k -ésimos ambientes evaluados, $(GR)_{ij}$ es el factor de interacción del i -ésimo genotipo en la j -ésima condición de riego, $(GA)_{ik}$ es el factor de interacción del i -ésimo genotipo en el k -ésimo ambiente, $(RA)_{jk}$ es el factor de interacción de la j -ésima condición de riego en el k -ésimo ambiente, $(GRA)_{ijk}$ es el factor de interacción del i -ésimo genotipo en la j -ésima condición de riego k -ésimo ambiente y finalmente ϵ_{ijk} es el error experimental.

Luego se hizo un análisis de varianza (ANOVA) de modelo para determinar las fuentes de variación significativas en cada caso. A posteriori se hizo un análisis de contrastes para establecer diferencias entre las medias ajustadas por el modelo para cada tratamiento. Los análisis estadísticos se realizaron usando el software libre R. Los análisis se analizaron comparando los ambientes E1 vs. E2, así como E3 vs. E4.

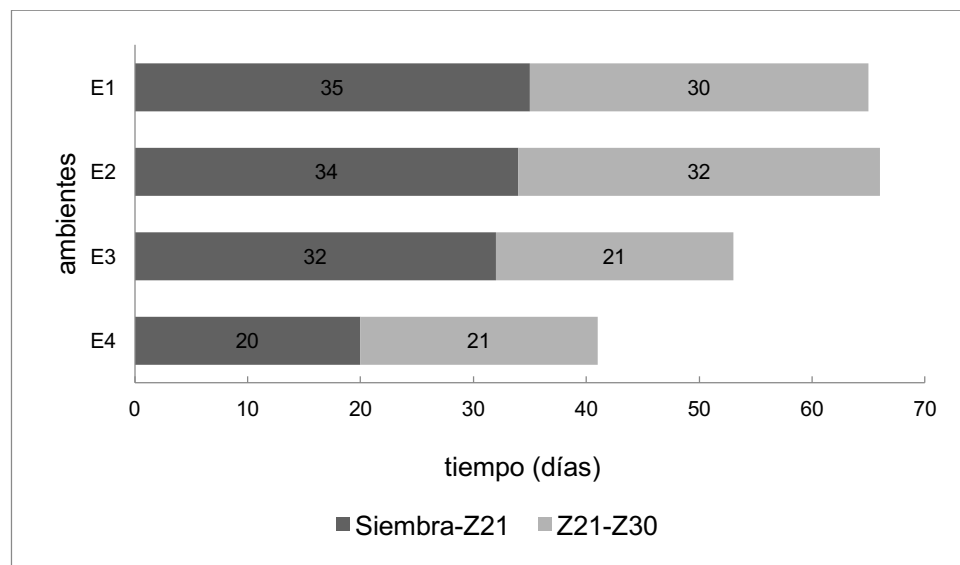
4. RESULTADOS

4.1 CONDICIONES AMBIENTALES Y FASES FENOLÓGICAS

La instalación de los ensayos en distintas fechas permite generar condiciones ambientales contrastantes. La temperatura media fue el parámetro ambiental que más varía entre los ensayos, la misma aumenta a medida que se retrasa la fecha de siembra (Cuadro 2).

El cambio en las condiciones ambientales, lleva a que la duración de las fases del desarrollo del cultivo sean diferentes entre los ambientes (Figura 1). En los ensayos sembrados en junio y julio (E_1 y E_2 , respectivamente), todas las etapas fenológicas tuvieron relativamente la misma duración (Figura 1). En tanto que, para el ensayo sembrado en agosto (E_3), la duración de las etapas de establecimiento y pre-macollaje fueron similares a las de E_1 y E_2 , pero el periodo de macollaje-encañazon fue más corto comparado con los anteriores (Figura 1). En el ensayo sembrado en setiembre (E_4), se observa una disminución en la duración de todas las etapas fenológicas respecto de los ensayos E_1 y E_2 (Figura 1). En tanto que, si se compara E_4 con E_3 la duración del periodo macollaje-encañado fue la misma, mientras que las etapas de establecimiento y pre-macollaje fueron más cortas en E_4 (Figura 1).

Figura 1. Duración de las etapas de desarrollo.



Debido a las diferencias encontradas en la duración de la etapa macollaje-encañado, período en el cual se impone el estrés, entre los distintos ensayos (ambientes), el análisis estadístico de las variables se realiza comparando los ensayos E_1 vs. E_2 y E_3 vs. E_4 . Esto permite, estimar la respuesta diferencial de los genotipos al anegamiento y la interacción de esta respuesta con el ambiente.

4.2 PARÁMETROS MORFOLÓGICOS

4.2.1 Respuesta en la producción de biomasa

Ensayos E_1 y E_2

Cuando se compararon los resultados de la producción de biomasa aérea en los ambientes E_1 y E_2 se encuentra que el ambiente interactúa significativamente ($p < 0,05$) con los genotipos y con las condiciones de riego. No se observa una interacción significativa entre la condición de riego y los genotipos.

Es decir que el efecto del anegamiento sobre el peso seco de la parte aérea está relacionado con el ambiente en el cual están creciendo los diferentes cultivares. Por ejemplo en ambiente E_1 no se observan diferencias significativas entre control y anegado para ninguno de los genotipos evaluados (Figura 2). Mientras que en el ambiente E_2 el anegamiento fue un factor de estrés en la producción de biomasa de parte aérea ya que las plantas bajo anegamiento muestran un peso seco significativamente menor ($p < 0,005$) que el observado para la condición control. Esta respuesta fue la misma para todos los genotipos (Figura 2).

En la producción de biomasa radicular no se observan interacciones significativas entre las distintas fuentes de variación. Salvo para el cultivar de trigo Churrinche, en el ambiente E_1 , la respuesta general observada fue que el anegamiento afectó significativamente la producción de biomasa radicular (Figura 2).

Por otra parte cuando se analiza el efecto del anegamiento en la partición de la producción de biomasa entre parte aérea y la raíz, se observa solo una interacción significativa ($p < 0,05$) entre el ambiente y la condición de riego. Es decir que el efecto negativo de anegamiento sobre la partición de materia seca no es independiente de las condiciones ambientales en las cuales se dé el estrés.

Cuando se analiza la respuesta de los genotipos, se observa que en todos los casos, el anegamiento disminuye entre 2 a 3 veces la biomasa de la raíz con respecto a la del tallo (Figura 2).

Ensayos E3 y E4

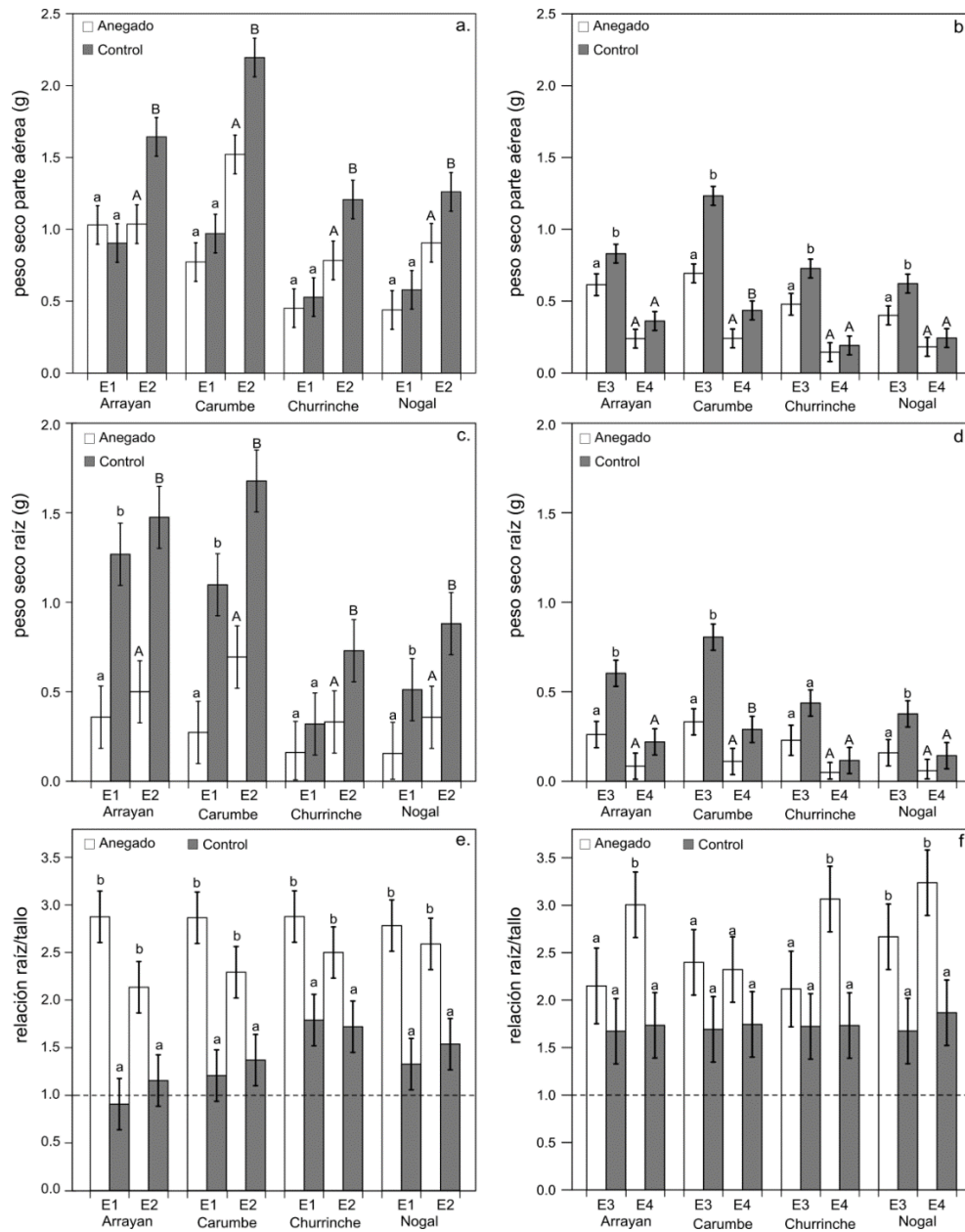
Al comparar la respuesta en la producción de biomasa aérea en los ambientes E_3 y E_4 se encuentra que la condición de riego interactúa significativamente ($p < 0,05$) con el ambiente en el cual se desarrollaron las plantas. No se observa una interacción del genotipo con las otras fuentes de variación.

Al analizar el efecto del anegamiento sobre la producción de biomasa aérea, se observa que en ambiente E_3 el efecto fue negativo para todos los genotipos (Figura 2). Mientras que en general, en el ambiente E_4 no tuvo efecto del anegamiento sobre la producción de biomasa aérea, salvo para Carumbé donde el anegamiento tuvo un efecto negativo sobre esta variable (Figura 2).

En cuanto a la biomasa radicular se observó que en el ambiente E_3 el anegamiento tuvo un efecto negativo sobre el peso radicular, excepto en Churrinche, donde no se observa tal efecto (E_4). Mientras que en E_4 , el anegamiento no tuvo un efecto sobre la biomasa de la raíz, salvo en Carumbé donde esta se vio reducida significativamente (Figura 2).

Por otro lado, cuando se comparó la partición de materia seca entre parte aérea y raíz se observa un efecto significativo del genotipo sobre esta variable. En los genotipos Arrayán y Churrinche, no se observa un efecto del anegamiento sobre la partición de materia seca en el ambiente E_3 , pero en E_4 el anegamiento redujo casi 3 veces el peso de raíz respecto al peso del tallo (Figura 2). En el caso de Nogal, el anegamiento también redujo la biomasa radicular en una relación 3:1 (aproximadamente) respecto a la biomasa del tallo. Mientras que en Carumbé el anegamiento no generó efecto alguno sobre la partición de materia seca (Figura 2).

Figura 2. Variables morfológicas. Peso seco parte aérea/planta (g), peso seco raíz/planta (g) y relación tallo/raíz.



Los gráficos a la izquierda(a, c y e) muestran el comportamiento de los genotipos en los ambientes E₁ y E₂. Los gráficos a la derecha (b, d y f) muestran el comportamiento de los genotipos en los ambientes E₃ y E₄.Columnas con distinta letra para cada cultivar difieren entre sí:

4.2.2 Respuesta en la morfología radicular

Ensayos E1 y E2

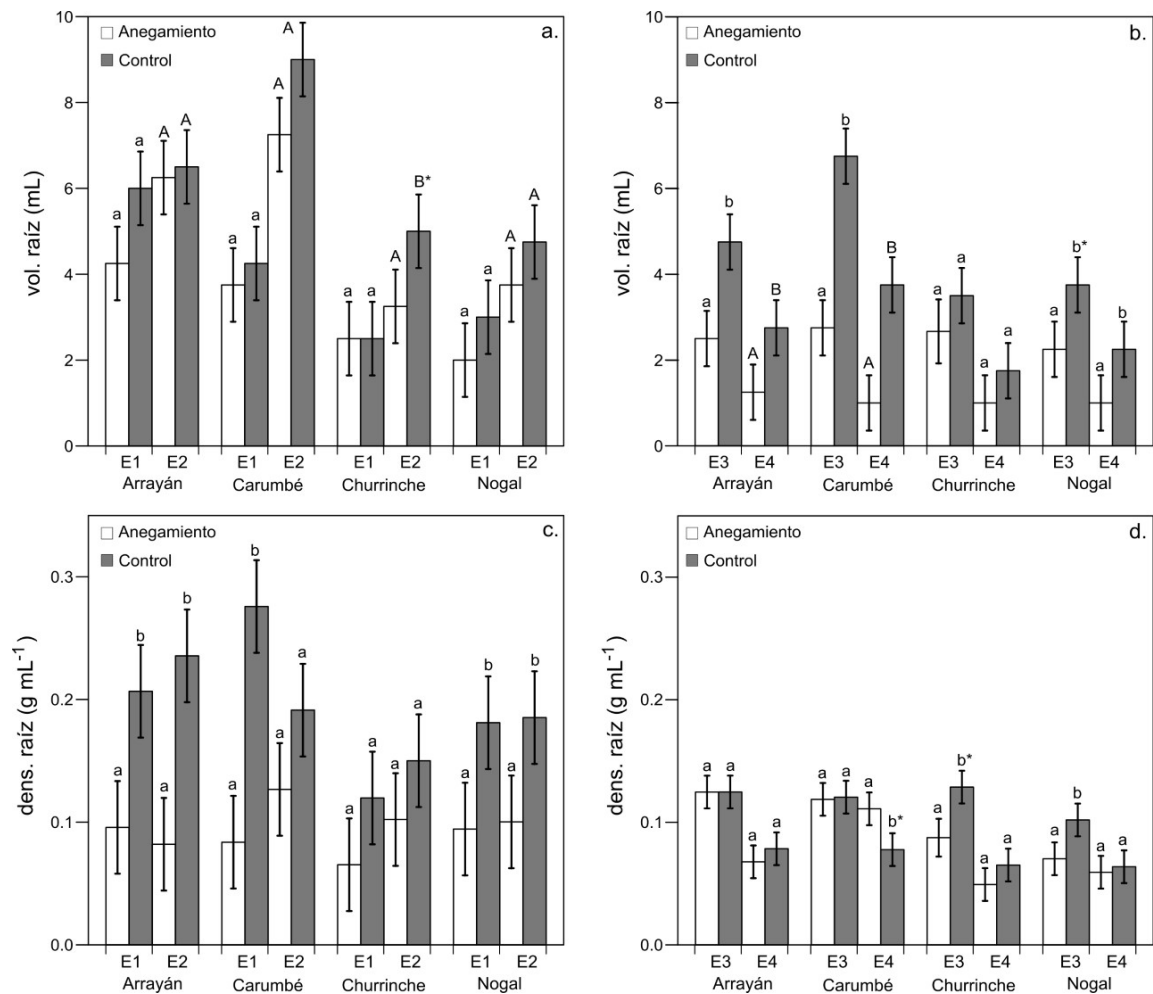
Analizando el efecto de la condición de riego sobre la morfología del sistema radicular, se observó que el volumen radicular en general no se vio afectado por el anegamiento, excepto en el ambiente E₂, donde Churrinche muestra una reducción significativa ($p < 0,10$) del volumen radicular en anegamiento respecto de la condición control (Figura 3). En cuanto a la densidad radicular se observó que Arrayán y Nogal muestran una densidad radicular significativamente menor ($p < 0,05$) en anegamiento que en la condición control (Figura 3). En el caso de Churrinche, no se observó un efecto del anegamiento sobre la densidad radicular (Figura 3). En el caso de Carumbé, en E₁, la densidad radicular disminuyó significativamente ($p < 0,05$) en anegamiento, mientras que en E₂ no se observó este efecto (Figura 3).

Ensayos E3 y E4

Con respecto al volumen radicular se observó que tanto en ambiente E3 como en E4, la mayoría de los genotipos presentaron diferencias significativas entre el tratamiento anegado y el tratamiento control a excepción de Churrinche, donde no hubo un efecto significativo del anegamiento en ninguno de los dos ambientes.

Por otra parte, se pudo observar que el anegamiento tuvo un efecto negativo sobre la densidad radicular de Churrinche ($p < 0,10$) y Nogal ($p < 0,05$) solo en E₃. Mientras que en E₄ se observó un efecto positivo del anegamiento solo para Carumbé ($p < 0,10$).

Figura 3. Variables anatómicas. Volumen de la raíz (mL) y densidad radicular (g mL^{-1}).



Los gráficos a la izquierda(a y c) muestran el comportamiento de los genotipos en los ambientes E_1 y E_2 . Los gráficos a la derecha (b y d) muestran el comportamiento de los genotipos en los ambientes E_3 y E_4 . Columnas con distinta letra para cada cultivar difieren entre sí: Tukey ($P < 0,05$). Letras con * para cada cultivar difieren entre sí: Tukey ($P < 0,10$)

4.2.3 Respuesta en la capacidad de macollaje

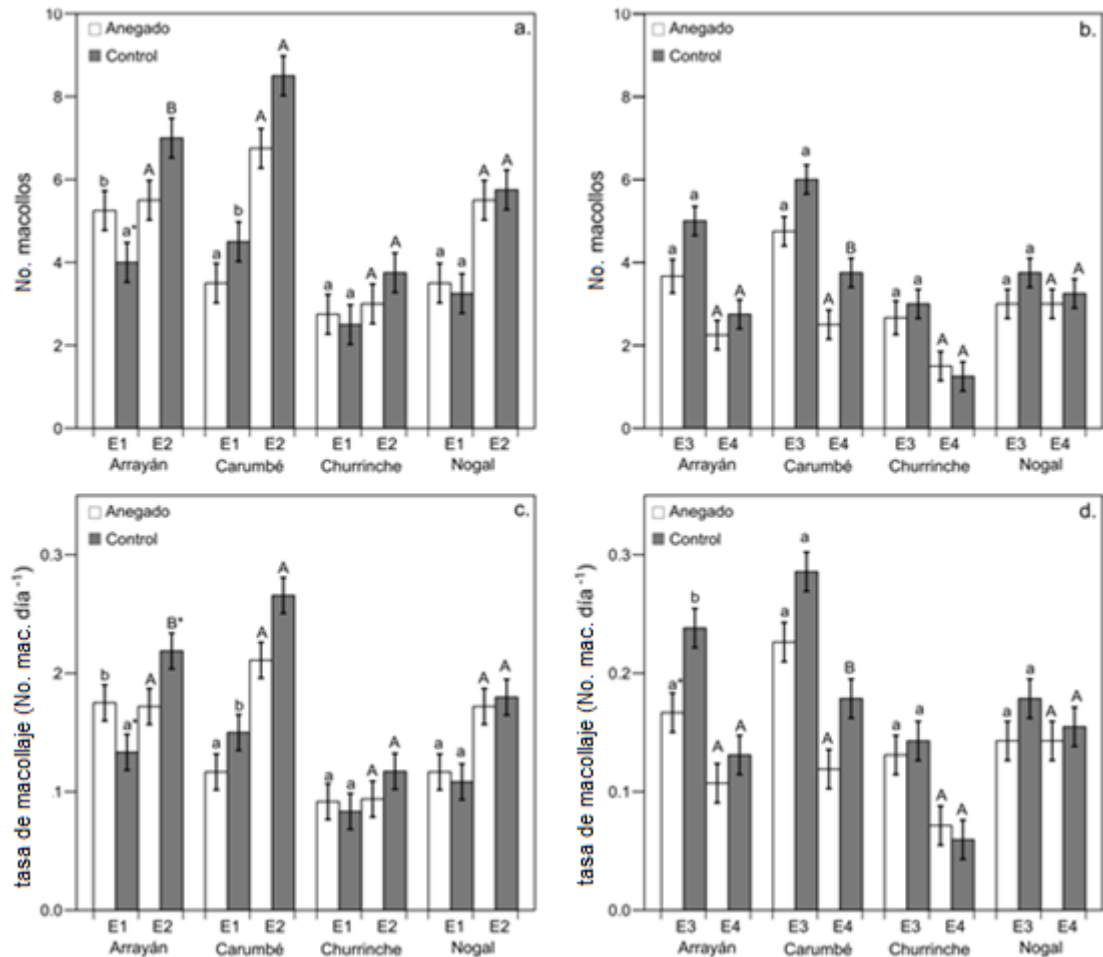
4.2.3.1 Ensayos E1 y E2

Al analizar la producción de macollos así como la tasa de macollaje, se observó que en los ambientes E_1 y E_2 los genotipos Churrinche y Nogal no fueron afectados por el anegamiento. En tanto que para Arrayán y Carumbé, se observó una clara interacción entre la condición de riego y el ambiente. Para el caso de Arrayán se observa que en E_1 , el anegamiento indujo una mayor producción de macollos mientras que en E_2 el efecto fue contrario. Esta reducción en el macollaje también se observa en Carumbé tanto para E_1 como para E_2 .

4.2.3.2 Ensayos E3 y E4

Al comparar la respuesta en el macollaje en los ambientes E_3 y E_4 , se observó, que salvo para Carumbé, en E_4 el anegamiento no afectó negativamente el número de macollos. En tanto que para la tasa de macollaje, el anegamiento no tuvo efecto en los genotipos Churrinche y Nogal en ninguno de los dos ambientes. Sin embargo para Arrayán y Carumbé el efecto del anegamiento interactúa con el ambiente. En el caso de Arrayán en E_3 hay un efecto negativo del anegamiento, mientras que en E_4 no se observó este efecto. Para el caso de Carumbé, el anegamiento disminuyó la tasa de macollaje en los dos ambientes.

Figura 4. Variables anatómicas. Número de macollos y tasa de macollaje (No. macollos.día⁻¹).



Los gráficos a la izquierda (a y c) muestran el comportamiento de los genotipos en los ambientes E₁ y E₂. Los gráficos a la derecha (b y d) muestran el comportamiento de los genotipos en los ambientes E₃ y E₄. Columnas con distinta letra para cada cultivar difieren entre si: Tukey (P<0,05). * Existen diferencias significativas entre tratamientos: Tukey (P<0.10).

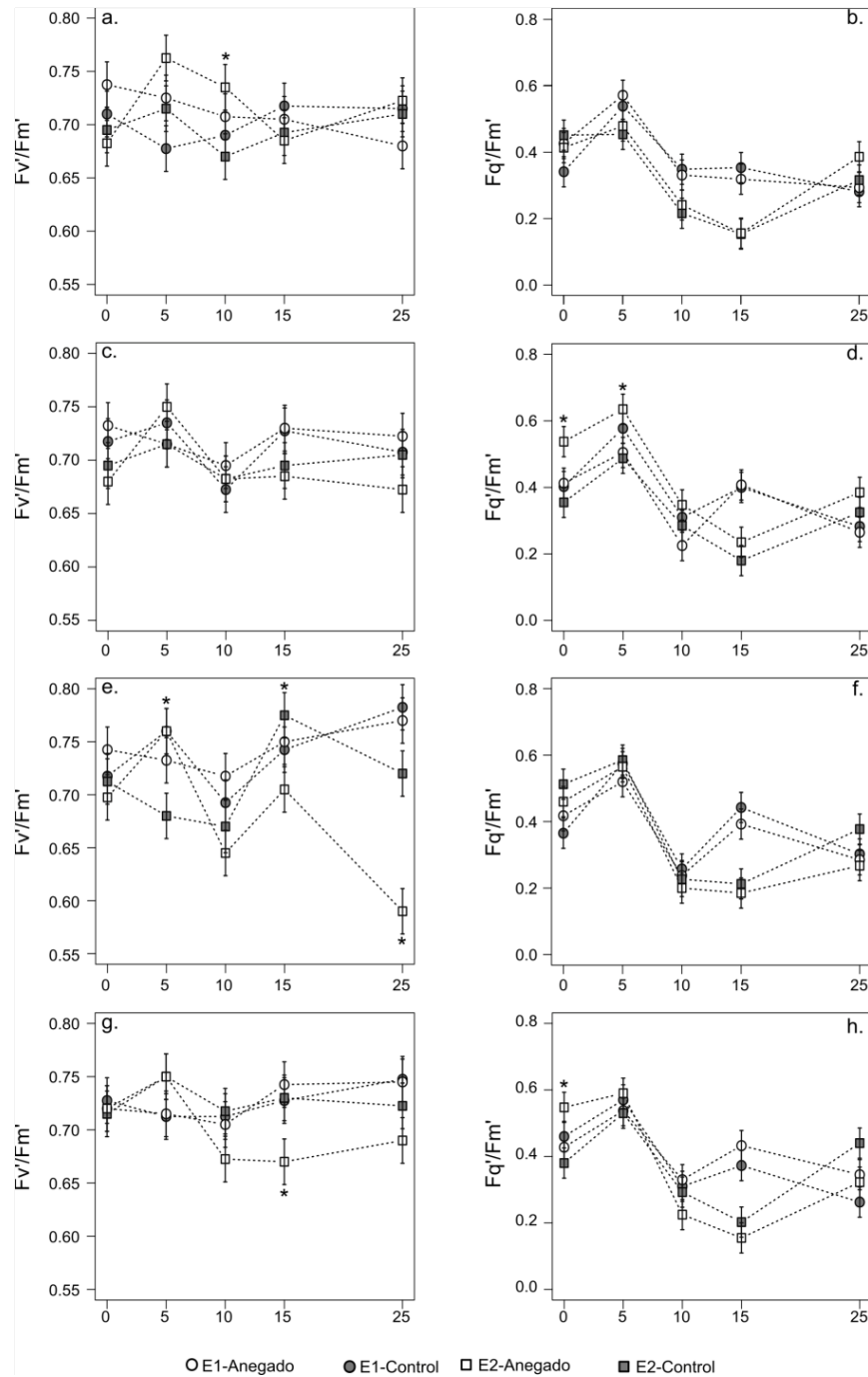
4.3 PARÁMETROS FISIOLÓGICOS

4.3.1 Efectos sobre la fotosíntesis

Para analizar el efecto del anegamiento sobre la fotosíntesis se evaluó la tasa de asimilación neta (A_n), la conductancia estomática y la eficiencia del PSII. En el caso de A_n solo se cuentan con datos para los ensayos E1 y E2.

Cuando se analizó la fase fotoquímica de la fotosíntesis, en los cuatro ambientes evaluados se observaron variaciones en las eficiencias máximas y operativas del PSII a lo largo de todo el periodo, pero solo se pudo establecer un efecto significativo del anegamiento en la capacidad máxima de operación del PSII en el ambiente E2 para Churrinche (Figuras 5 y 6).

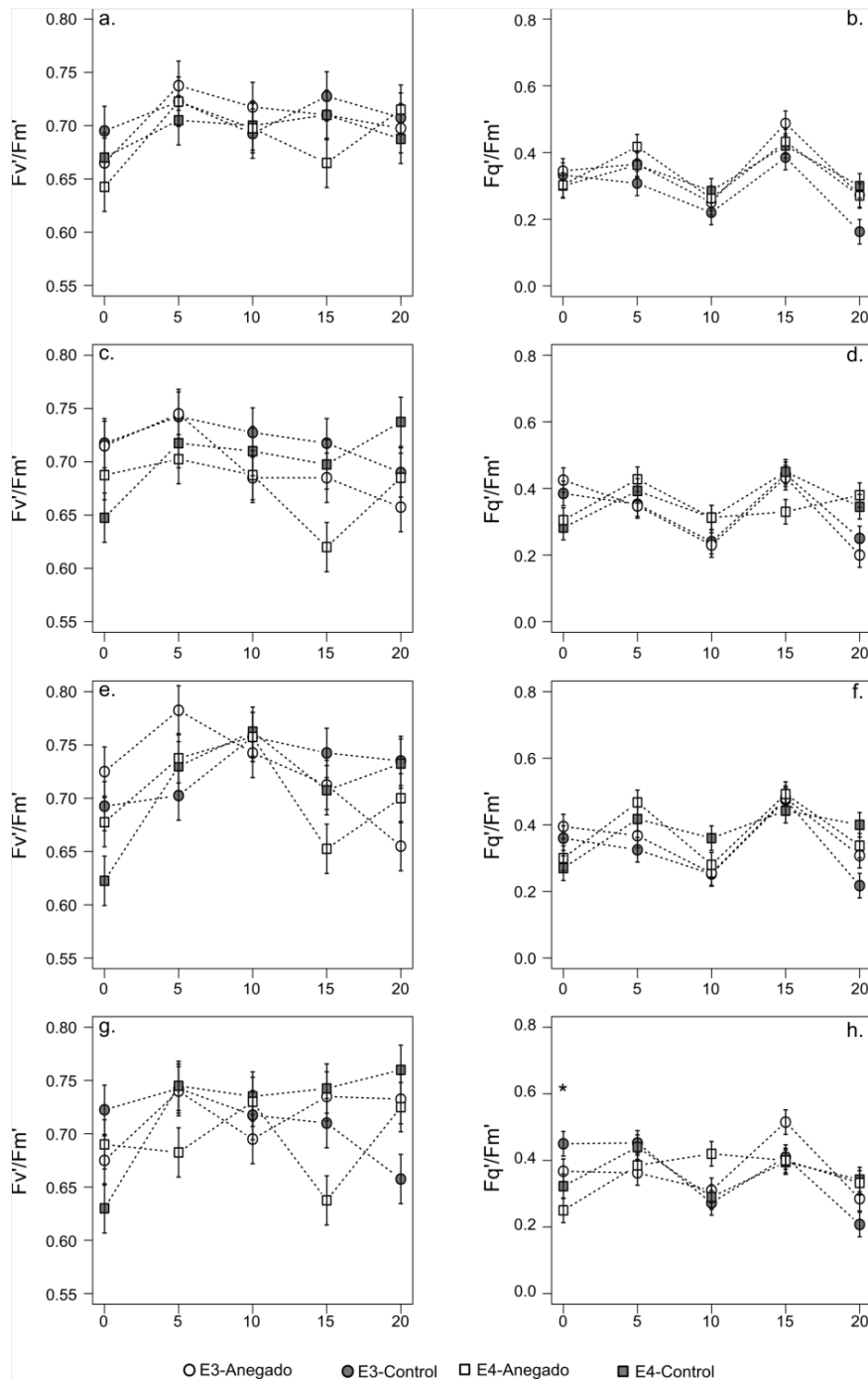
Figura 5. Evaluación de los parámetros de fluorescencia para el E₁ y E₂.



Condición control (sin anegamiento) y condición de anegamiento (entre Z₂₁ y Z₃₀). a) evaluación de la eficiencia máxima del PSII en luz para el genotipo Arrayán; b) evaluación de la eficiencia operativa del PSII para el genotipo Arrayán; c) evaluación de la eficiencia máxima del PSII en

luz para el genotipo Carumbé ; d) evaluación de la eficiencia operativa del PSII para el genotipo Carumbé ; e) evaluación de la eficiencia máxima del PSII en luz para el genotipo churrinche ; f) evaluación de la eficiencia operativa del PSII para el genotipo churrinche ; g) evaluación de la eficiencia máxima del PSII en luz para el genotipo nogal ; h) evaluación de la eficiencia operativa del PSII para el genotipo nogal.* Existen diferencias significativas en E2.

Figura 6. Evaluación de los parámetros de fluorescencia para el E₃ y E₄



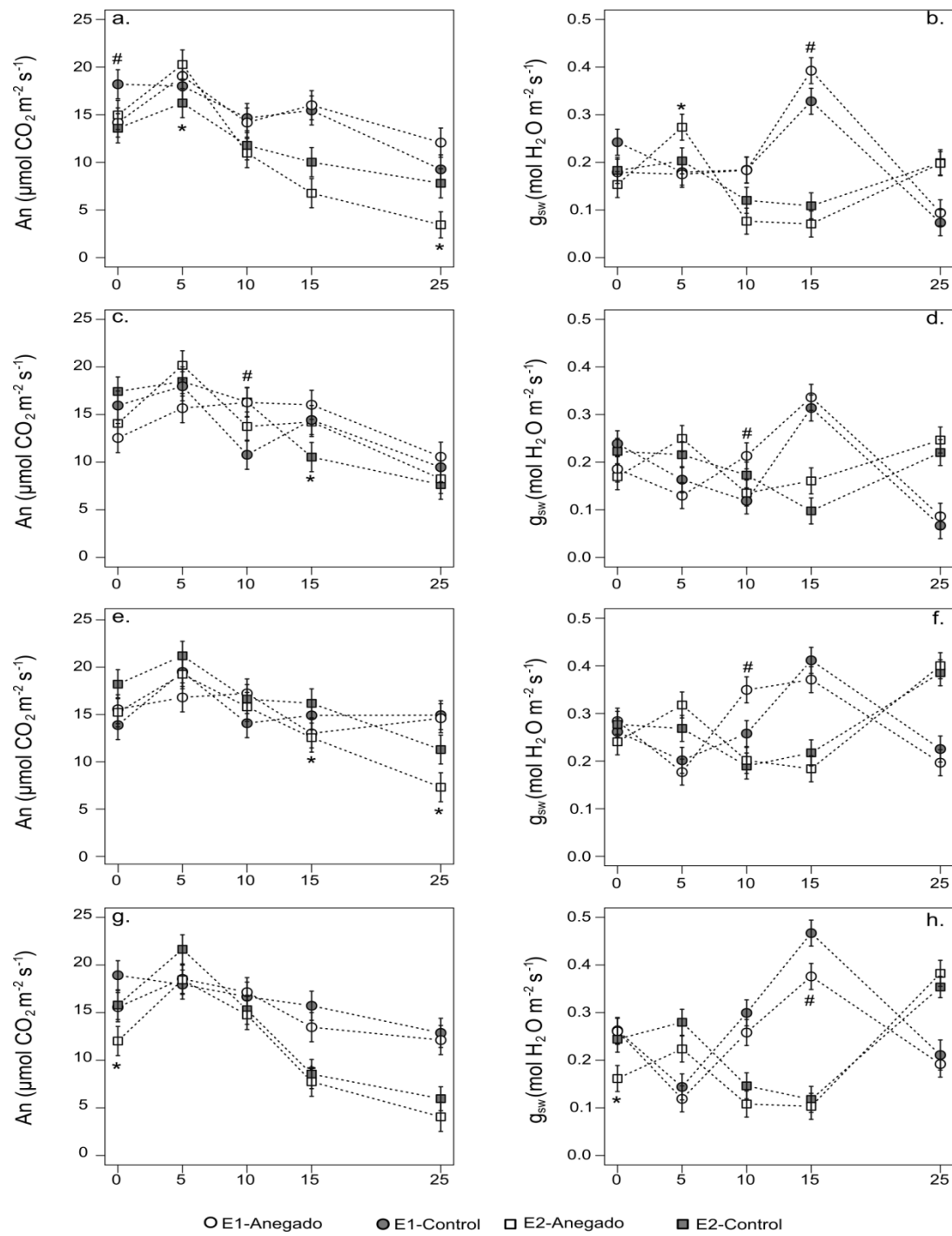
Condición control (sin anegamiento) y condición de anegamiento (entre Z_{21} y Z_{30}). a) evaluación de la eficiencia máxima del PSII en luz para el genotipo Arrayán; b) evaluación de la eficiencia

operativa del PSII para el genotipo Arrayán ; c) evaluación de la eficiencia máxima del PSII en luz para el genotipo Carumbé ; d) evaluación de la eficiencia operativa del PSII para el genotipo Carumbé ; e) evaluación de la eficiencia máxima del PSII en luz para el genotipo churrinche ; f) evaluación de la eficiencia operativa del PSII para el genotipo churrinche ; g) evaluación de la eficiencia máxima del PSII en luz para el genotipo nogal ; h) evaluación de la eficiencia operativa del PSII para el genotipo nogal.* Existen diferencias significativas.

En el ambiente E1 no se observó un efecto del anegamiento sobre la An en ninguno de los genotipos evaluados. En tanto que en E2 el anegamiento no tuvo efecto sobre An para los genotipos Carumbé y Nogal. Mientras que para Arrayán y Churrinche si se observó una reducción de la An en la condición de anegamiento. En Churrinche el efecto negativo del anegamiento se observó a partir del día 15, en tanto que para Arrayán este efecto solo fue significativo a tiempo final (Figura 7).

Para el caso de la conductancia estomática se observaron variaciones durante todo el periodo de medición, pero no se pudo establecer un claro efecto del anegamiento sobre esta variable para ninguno de los genotipos en ninguno de los ambientes evaluados (Figura 7).

Figura 7. Evaluación de los parámetros de la fase bioquímica de la fotosíntesis para el E₁ y E₂.



A la izquierda asimilación neta (AN) y a la derecha conductancia estomática (g_{sw}). a y b) genotipo Arrayán; c y d) genotipo Carumbé; e y f) genotipo Churrinche; g y h) genotipo Nogal.
#Existen diferencias significativas en E₁. * Existen diferencias significativas en E₂.

5. DISCUSIÓN

En el presente trabajo se caracterizó, a partir de parámetros morfo-fisiológicos, la respuesta al anegamiento durante el macollaje en trigo (*Triticum aestivum* L.) y cebada (*Hordeum vulgare* L.). Para ello se evaluaron en cuatro ambientes dos genotipos de trigo (Churrinche y Nogal) y dos genotipos de cebada (Arrayán y Carumbé). El anegamiento se impuso desde el inicio del macollaje hasta el inicio del encañado y los ambientes fueron definidos por diferentes fechas de siembra bajo condiciones semi-controladas.

Los estudios previos que abordan situaciones de anegamiento para trigo y cebada en las diferentes etapas ontogénicas del cultivo, se han desarrollado con el fin de obtener el efecto del mismo en el rendimiento. La etapa del ciclo en que se ha desarrollado el presente trabajo, se llevó a cabo en aquella donde se da la generación del rendimiento, definiéndose el máximo número de espigas potencialmente alcanzable por planta, así como el máximo número de espiguillas por espiga (Miralles et al., 2014).

La cebada y el trigo presentan ciertas diferencias en su composición del rendimiento que determinan diferentes susceptibilidades a ocurrencias de exceso hídrico. Para cebada, la tasa de macollaje es fundamental en la generación del rendimiento ya que aquellos macollos que se trasformen en espigas presentaran únicamente una única flor por espiguilla (podrán formar únicamente un grano por espiguilla). Sin embargo, el trigo presenta cierta plasticidad ya que aquellos macollos que se logren transformar en espigas tendrán entre 3 a 4 flores fértiles por espiguilla (Miralles et al., 2014). En las ambientes en estudio se logró determinar como el anegamiento afecta la tasa de macollaje y se podrá observar una mayor reducción en el número de macollos por parte de la cebada denotando así una mayor susceptibilidad.

El retraso en la fecha de siembra llevó a que hubiera un aumento en la temperatura media durante el periodo de estrés, estas aumentaron de 13 °C a 21 °C (E1 y E4 respectivamente). En este sentido, y en correspondencia a lo observado por San Celedonio (2015), se pudo establecer que atrasos en la fecha de siembra redujeron la duración del ciclo del cultivo, y por tanto las plantas tuvieron menor crecimiento y menor porte. Esta reducción en el desarrollo de la planta puede deberse a un aumento tanto en la temperatura como en el fotoperiodo.

Cambios en las fases de crecimiento durante las etapas previas al estrés, podría ser la causa del efecto diferencial del anegamiento en los distintos ambientes. Esto muestra una clara interacción genotipo x ambiente en la susceptibilidad al anegamiento de los distintos genotipos estudiados.

5.1 ENSAYOS E1 y E2

En el E₁ no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos anegados y control para el peso seco de parte aérea para ningún genotipo. Para el E₂, situaciones de riego control produjeron en todos los genotipos una mayor biomasa aérea a diferencia del anegado. Las diferencias encontradas entre el ambiente E1 y E2, se atribuyen principalmente a situaciones de mayores temperaturas y condiciones de fotoperiodos más largos por parte del E2 (Cuadro 2).

Con respecto al peso seco de la raíz en cebada, ambos ambientes disminuyeron significativamente el mismo. Sin embargo, al momento de analizar de forma conjunta en crecimiento de parte aérea y raíz, se evidenció que en el ambiente E₁ la reducción a nivel radicular no afectó significativamente la parte aérea, mientras que en el ambiente E₂ el anegamiento disminuyó significativamente ambas variables (Figura 2). El efecto diferencial del anegamiento entre los dos ensayo podría deberse a que la mayor temperatura (dentro del rango óptimo) registrada durante el E2, genera condiciones para una mayor producción de biomas aérea que no puede sustentada por el sistema radicular en condiciones de anegamiento.

En la evaluación a las respuestas al estrés, es importante considerar que el estrés causado por anegamiento redujo en mayor proporción el sistema radicular en comparación con el aéreo ya que se evidenció que la biomasa aérea varió de acuerdo a los distintos ambientes. Los ambientes anegados afectaron la biomasa radicular, mientras que no siempre fue así para la biomasa aérea. Lo que supone que la respuesta al anegamiento en la raíz, estaría mas relacionada con la disminución de la disponibilidad de oxígeno o nutrientes (Silverbush y Barber 1983, Hillel 1998) que con cambios en las condiciones ambientales.

En términos generales se pudo observar un comportamiento genotípico diferente ya que en E₂, ambas especies y genotipos presentaron un descenso de la biomasa aérea por parte de los tratamientos anegados. Tanto para Arrayán como para Carumbé, en los ambientes de mayor temperatura se redujo significativamente la biomasa aérea en los tratamientos anegados. Con respecto a los genotipos de trigo, se obtuvieron similares comportamientos a los de cebada, pero con menores potenciales, a causa de un menor número de macollos que repercute en una menor producción de biomasa aérea.

En función de los resultados obtenidos se puede suponer que la temperatura es un factor determinante en la respuesta de la parte aérea al anegamiento. Es decir, en un ambiente donde la temperatura es mayor el

anegamiento tiene un efecto negativo sobre la producción de biomasa aérea, mientras que en el ambiente donde la temperatura es menor no se observó este efecto. Estas diferencias no son atribuidas a una aceleración en la tasa de desarrollo, ya que los ciclos presentan la misma duración, sino que dicha reducción en la biomasa se atribuye exclusivamente a la temperatura que acentúa el efecto del anegamiento.

En referencia al efecto de la temperatura sobre el anegamiento, esta juega un rol fundamental en el grado de susceptibilidad de la especie a dicho estrés. Previamente, Drew y Trought (1982) determinaron que mayores temperaturas repercuten de forma más severa cuando se dan condiciones de anegamiento, ya que agotan de manera más rápida la concentración de oxígeno en el suelo, debido a un incremento en la velocidad de consumo por parte de las raíces, así como la velocidad de crecimiento del mismo cultivo. Las mayores temperaturas provocan mayores incrementos en los niveles de etileno en suelo, así como los productos de desnitrificación. Además acelera el comienzo de la senescencia por parte de las hojas más viejas y disminuye la concentración de nitrógeno, fósforo y potasio en las plantas. Drew y Trought (1982) sugieren que la mayor tolerancia a la inundación por parte del trigo a menores temperaturas, se puede haber reflejado en la mayor capacidad de las plantas para adaptarse de alguna manera a la escasez de oxígeno por una disminución en la tasa de crecimiento de la planta y por la desaceleración del metabolismo de las raíces.

Por otra parte, cuando se analizó la biomasa radicular, todos los genotipos a excepción de Churrinche en el ambiente E_1 presentaron diferencias significativas entre el anegado y el control. La cebada evidenció mayores desarrollos radiculares que el trigo lo que puede ser una explicación a la mayor producción de biomasa aérea.

En el ambiente E_1 , no se observaron reducciones en las biomásas aéreas, pero si se encontraron diferencias en la biomasa radicular para los dos genotipos de cebada y para Nogal en trigo. Sin embargo no se pudo determinar si dicha reducción a nivel radicular repercutiría favorable o negativamente en etapas ontogénicas más avanzadas. El presente trabajo se llevó a cabo en la etapa ontogénica del cultivo previa a la entrada del periodo crítico, donde el mismo necesita altas tasas de crecimiento para obtener buenos rendimientos. Por lo tanto frente a situaciones de estrés causadas por anegamiento donde la biomasa aérea no se ve deprimida pero si se denota un menor crecimiento del sistema radicular, se podría suponer que sin un correcto tiempo de recuperación el menor desarrollo radicular no lograría sostener las altas tasas

de crecimiento durante el periodo crítico y el rendimiento se vería disminuido (Miralles et al., 2014).

Al momento de analizar el crecimiento radicular se observó que aquellos genotipos que no reducen el volumen radicular durante el periodo en estrés, logran una mayor funcionalidad en sus raíces asociado a una mayor capacidad de utilización de los nutrientes. Las raíces son los primeros órganos que perciben situaciones de estrés a causa de anegamiento y reducciones en la respiración radicular es una de las primeras respuestas al mismo (Huang y Johnson, 1995). El peso radicular no brinda información acerca de la exploración y crecimiento de la raíz. En determinadas ocasiones se puede estar en presencia de raíces con un elevado peso y volúmenes pequeños, teniendo como consecuencia una inadecuada exploración radicular. De esta manera se puede afirmar lo establecido por Silberbush y Barber (1983), Pang et al. (2007).

En el ambiente E_1 no se encontraron diferencias significativas en los tratamientos en ninguno de los genotipos con respecto al volumen radicular. En el ambiente E_2 la mayoría de los genotipos a excepción de Churrinche no presentaron disminuciones en el volumen radicular, mientras que si las presentaban en el peso de la raíz.

En términos generales, se podría concluir que únicamente el genotipo Churrinche acompañó los descensos en el peso radicular con menores volúmenes radiculares. Los restantes genotipos no presentaron disminuciones en el volumen a pesar de una caída en el peso radicular. Este conjunto de resultados coincide con lo descrito por San Celedonio (2015), ya que las máximas pérdidas en la biomasa aérea generadas a causa del anegamiento se dieron luego de una reducción a nivel de la biomasa radicular.

Con respecto al número de macollos, genéticamente la cebada tiene mayor capacidad de macollaje que el trigo, lo que le confiere mayor competencia por recursos (Miralles et al., 2014). Dicho comportamiento se confirma al analizar los cuatro ambientes, siendo la cebada quien presentó un mayor número de macollos sin importar el ambiente.

En cebada, el anegamiento afectó el número de macollos lo cual podría tener repercusiones en el rendimiento ya que presentaría un menor número de espigas y por ende menor número de espiguillas. Al compararlo con el trigo, el anegamiento afectó el peso individual de cada macollo, lo cual podría ver comprometido el peso y la futura producción de la espiga. Por ende se podría reafirmar lo estudiado por Hoffman y Viega (2011a), donde disminuciones en futuros rendimientos se deberían a reducciones en el número de espigas y

número de espiguillas por espiga, razón de un menor número de macollos que repercute en un menor número de espigas/m² (para cebada) y menor peso de los macollos (para trigo) respectivamente (Lamarca et al., 2010).

La tasa de macollaje se analizó comparando los ambientes E₁ y E₂ en relación a los ambientes E₃ y E₄ para así lograr estudiar el comportamiento diferencial de las especies a los ambientes expuestos (ambientes con menores temperaturas en comparación a mayores temperaturas). En cuanto a los genotipos de trigo no se evidenciaron diferencias en las tasa de macollaje, no siendo así para cebada, donde el anegado presentó una reducción en dicha tasa.

Dentro de los parámetros fotoquímicos estudiados se encuentra la eficiencia máxima del PSII en luz y la eficiencia operativa del PSII. La eficiencia máxima del PSII en luz no presentó diferencias significativas en el E₁ para los tratamientos anegados en comparación a su control.

Al analizar el ambiente E₂, las reducciones de biomasa aérea por parte de los tratamientos anegados no fueron explicadas por la eficiencia máxima del PSII en luz, ya que no se encontraron diferencias significativas. Esto indica una correcta transferencia de los electrones a nivel de la membrana, aunque posiblemente el problema se radique en la utilización del ATP y NADPH en la fase bioquímica de la fotosíntesis.

El análisis de la eficiencia máxima del PSII en luz por genotipo se realizó comparando los ambientes E₁ y E₂ ya que de lo contrario, no se encontrarían diferencias entre tratamientos anegados y control para un mismo ambiente.

Con respecto a Arrayán, en un mismo ambiente no se encuentran diferencias en los tratamientos anegados en comparación al control. Analizando de forma conjunta los ambientes E₁ y E₂ se establecen diferencias para los tratamientos anegados. Esto explica que el anegamiento no repercute en la eficiencia máxima del PSII en luz, siendo el ambiente la principal fuente de variación de este parámetro.

Para Carumbé, no se observaron diferencias significativas entre el anegado y el riego control en ninguno de los dos ambientes. En el ambiente E₁, este comportamiento coincidió con la ausencia de diferencias en la producción de biomasa aérea. En el E₂, a pesar de que los tratamientos anegados presentaron una reducción en la biomasa aérea, este comportamiento no fue explicado por la fase fotoquímica de la fotosíntesis, ya que no afectó la cadena de transporte de electrones.

En Churrinche, en los primeros días de anegamiento, la eficiencia descendió por un fenómeno de desarrollo en ambos ambientes. El descenso en la eficiencia máxima del PSII en luz a partir del día 15 en el ambiente E_2 , podría ser quien explique las reducciones en la biomasa aérea.

En Nogal, la reducción en la biomasa aérea no estaría siendo explicada por este parámetro ya que no se evidenciaron diferencias significativas durante el periodo en estrés.

A modo de síntesis, el ambiente E_1 , al no presentar diferencias en el crecimiento de la biomasa aérea, resultó lógico que ambos tratamientos no tuvieran diferencias significativas en la eficiencia máxima del PSII en luz. Para el ambiente E_2 , únicamente Churrinche evidenció diferencias significativas entre el anegado y el control. En cuanto a los restantes genotipos, reducciones en biomasa aérea no se explicaron por descensos en la eficiencia máxima del PSII en luz.

En todos los genotipos, entre los 5 y 8 días luego de transcurrido el anegamiento, se pudo apreciar una caída en la eficiencia máxima del PSII en luz. En el día 25 se tiende a estabilizar esa eficiencia operativa en todos los genotipos (a excepción de Churrinche en el E_2) en los dos ambientes.

Con respecto a la eficiencia operativa del PSII se pudo observar un comportamiento diferencial según los genotipos y ambiente en estudio.

Arrayán a lo largo del período de anegamiento no evidenció diferencias significativas entre el anegado y el riego control en un mismo ambiente. En el ambiente E_2 , luego de 8 días de transcurrido el anegamiento descendió la eficiencia, recomponiéndose pocos días después.

Para Carumbé en el ambiente E_1 no se observaron diferencias significativas. En cambio, el ambiente E_2 presentó diferencias en los primeros días del anegamiento. Este descenso en la eficiencia operativa del PSII, es quien podría estar explicando en cierta medida la caída en la producción de la biomasa aérea para este ambiente.

Churrinche en el ambiente E_1 , experimentó un comportamiento similar tanto en anegado como en el control. Resulta coherente este comportamiento ya que no hubo diferencias en el crecimiento de la biomasa aérea. En cambio, en el ambiente E_2 al no encontrarse diferencias significativas, no sería una explicación del descenso de la biomasa aérea.

Nogal, en el E₁ no presentó diferencias significativas entre los tratamientos. Sin embargo, en el E₂ se observó una mínima diferencia en el inicio del anegamiento, el cual no se consideró que haya repercutido en la biomasa aérea.

En función de los resultados obtenidos, el anegamiento no repercute de mayor forma en la eficiencia operativa del PSII, siendo esta la que correlaciona directamente con la producción de biomasa. Esto indica que no hay daño en los fotosistemas, por lo que el problema principal no radicaría en la fase fotoquímica.

El último parámetro en estudio correspondió a la fase bioquímica de la fotosíntesis, más precisamente la Asimilación neta y conductancia estomática.

Para Arrayán, en el E₁ no se encontraron diferencias significativas con respecto a la asimilación neta entre los tratamientos, mostrando en ambos casos que a medida que el estrés fue transcurriendo en el tiempo la asimilación neta fue disminuyendo. En cuanto a la conductancia estomática para el mismo ambiente tampoco se observaron diferencias significativas entre los tratamientos teniendo una disminución en los últimos días del anegamiento que no repercutió de manera importante.

Resultó coherente que para Arrayán en el ambiente E₁, no se encontrasen diferencias significativas tanto para la conductancia estomática como para la asimilación neta, ya que tampoco se encontraron diferencias en la biomasa aérea. En cambio, para el ambiente E₂, se pudo observar una disminución de la biomasa aérea por parte de los tratamientos anegados. La principal causa de ello se debe a la caída en la asimilación neta. Por lo tanto, esta reducción en la biomasa aérea se atribuye a una caída en la fase bioquímica y no en la fase fotoquímica ya que no existió un descenso en la capacidad de producción de ATP y NADPH.

Para Carumbé, en el ambiente E₁ no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos para la An. Lo que se logró observar en ambos tratamientos es que hubo una tendencia a la baja en el transcurso del tiempo. En lo que respecta a la conductancia estomática tampoco se observaron cambios en el comportamiento de los dos tratamientos.

Por otra parte, en el ambiente E₂, si se detectaron diferencias significativas en la biomasa aérea a favor del control. Sin embargo estas reducciones en la biomasa aérea no se atribuyeron a una caída en los parámetros fotoquímicos ni bioquímicos, ya que no se evidenciaron reducciones tanto en la asimilación neta como la conductancia estomática.

En Churrinche, para el ambiente E₁, no se detectaron diferencias significativas en biomasa aérea entre el tratamiento anegado y el control. En el ambiente E₂, la biomasa aérea descendió al igual la fotosíntesis en ambas fases (fotoquímica y bioquímica), este descenso en la fotosíntesis podría estar relacionado con la caída en la biomasa aérea. Éste descenso de la asimilación neta desde el día 15 hasta el fin del anegamiento no podría ser explicado por la falta de suministro de CO₂ ya que en la conductancia estomática no se encontraron diferencias entre el anegado y el control, por lo cual se supone la limitante sería la producción de ATP y NADPH (Taiz y Zieger, 2010) ya que se pudo comprobar un descenso de la eficiencia operativa del PSII en este periodo.

Nogal, en el ambiente E₁ no presentó diferencias en biomasa aérea lo que coincide con que no se vieron diferencias entre el anegado y el control en asimilación neta y conductancia estomática. Para el ambiente E₂ se encontraron diferencias en biomasa aérea, sin embargo al analizar la asimilación neta no se observaron diferencias entre los tratamientos, al igual que en la conductancia estomática.

Para los ambientes E₁ y E₂ se logró determinar que la temperatura fue el factor determinante en la respuesta al anegamiento. Xie et al. (2003), Zheng et al. (2009) habían establecido que el anegamiento reduce la fotosíntesis y la conductancia estomática y ambas disminuciones provocarían una caída en la biomasa generada. Sin embargo únicamente Arrayán en cebada y Churrinche en trigo lograron explicar la reducción en la biomasa generada por medio de estos dos parámetros en estudio, ya que los restantes genotipos no explicaron sus reducciones en la biomasa debido a reducciones a nivel de los fotosistemas.

5.2 ENSAYOS E3 Y E4

Las plantas en el ambiente E₃ evidenciaron un mayor crecimiento en comparación con el ambiente E₄. En ambientes con mayores tasas de crecimiento, el anegamiento repercutió de forma más severa en el peso seco de la parte aérea. Esto se relacionó al bajo desarrollo radicular que no permitió satisfacer la elevada tasa de crecimiento y la alta demanda de la biomasa aérea debido a un mayor temperatura.

Al analizar el ambiente E₄ se observó que todos los genotipos excepto Carumbé, no presentaron diferencias significativas en los pesos secos de la parte aérea. Ello afirma la idea de que situaciones de estrés causadas por anegamiento afectan de forma significativa en ambientes donde las condiciones de crecimiento son favorables para el cultivo.

Este conjunto de resultados sugeriría que a medida que los ambientes permiten altas tasas de crecimiento, los tratamientos anegados presentarían reducciones significativas tanto en la biomasa aérea como radicular. Sin embargo, situaciones tales como en el ensayo E₄, donde la temperatura fue mayor en relación a los otros ambientes (Cuadro 2), la producción de biomasa aérea fue menor. Esta menor producción de biomasa podría estar relacionada con un acortamiento de las fases ontogénicas estudiadas (Figura 1). Bajo estas características no se evidenciaron efectos negativos del anegamiento respecto del control en ninguno de los genotipos evaluados.

En el ambiente E₃, las condiciones de anegamiento establecieron reducciones en el peso seco de la raíz en todos los genotipos a excepción de Churrinche. Al momento de analizar de forma conjunta la biomasa radicular y aérea, se observó que todos los genotipos disminuían su biomasa aérea cuando eran sometidos al estrés. Sin embargo, este comportamiento no explicó la reducción de la biomasa aérea en Churrinche, ya que cuando el anegamiento afecta la raíz, generalmente afecta la parte aérea.

Para el ambiente E₄, el único genotipo que presentó reducciones a nivel radicular fue Carumbé, repercutiendo en una reducción en la biomasa aérea. En los restantes genotipos no se observaron diferencias significativas en éste parámetro, lo que acompaña el comportamiento del peso seco de la parte aérea para este ambiente.

Al momento de comparar los ambientes E₃ con el E₄, en lo que refiere a la partición de materia seca, se observó un efecto del genotipo. Existe un comportamiento diferencial de los genotipos según el ambiente en que se encuentren. En el ambiente E₃, el único genotipo que evidenció diferencias en la relación parte aérea/raíz fue Nogal. En cuanto al ambiente E₄ el único genotipo que no presentó diferencias significativas fue Carumbé.

En términos generales, los tratamientos anegados presentaron generalmente una mayor relación parte aérea/raíz en relación los tratamientos control. El sistema radicular según Huang y Johnson (1995) es el primer órgano visiblemente afectado. Se podría afirmar lo establecido por Malik et al. (2001), Araki et al. (2012), que situaciones de estrés causadas por anegamiento provocaron una mayor reducción en la tasa de crecimiento por parte del sistema radicular a diferencia de la parte aérea, resultando en una mayor relación parte aérea/raíz.

Situaciones en donde los ambientes generaron una mayor demanda, el menor crecimiento radicular no permitió sostener el crecimiento de la biomasa aérea. Situaciones de estrés causado por anegamiento provocan una

disminución en la tasa de absorción por parte de las raíces desencadenando en una menor translocación de nutrientes hacia la parte aérea y por ende en un menor crecimiento de la misma (Silverbush y Barber, 1983).

Para el ambiente E₃ se pudo observar que Arrayán, Carumbé y Nogal experimentaron descensos en el peso radicular explicado por un menor volumen radicular.

Por otra parte, en el ambiente E₄, el único genotipo que presentó reducciones tanto en su peso radicular como su volumen fue Carumbé. En Arrayán y Nogal se observaron menores volúmenes radiculares sin alterar su peso radicular, mientras que en Churrinche no redujo su peso ni volumen radicular.

En función de los resultados obtenidos se podría concluir que, los genotipos Carumbé para cebada y Churrinche para trigo, presentan mayor susceptibilidad en relación a los otros genotipos ya que presentan mayores reducciones en su peso y volumen radicular. Esta respuesta a nivel radicular, podría estar explicando la caracterización de cultivares susceptibles propuesta por Hoffman y Viega (2011a).

Respecto al número de macollos, en el ambiente E₃, no se observaron diferencias significativas en ninguno de los ambientes analizados. En cambio para el ambiente E₄, en el único genotipo que se encontraron diferencias fue en Carumbé.

Al analizar los cuatro ambientes, se confirmó la premisa de que la cebada presentó una mayor sensibilidad al anegamiento que el trigo ya que en tres ambientes presentó diferencias significativas entre el tratamiento anegado y el control con respecto al número de macollos. Además el trigo no modificó su comportamiento frente al anegamiento, lo que fortalece el concepto que tiene cierto grado de tolerancia a dicho estrés (Hoffman y Viega, 2011a).

En el estudio de los parámetros fotoquímicos, con respecto a la eficiencia máxima del PSII en luz (F_v'/F_m'), para los dos genotipos de cebada no se encontraron diferencias significativas, teniendo en trigo un comportamiento diferencial entre las dos variedades. Nogal no presentó diferencias significativas en ninguno de los dos ambientes mientras que para Churrinche se encontraron diferencias.

En Churrinche, el ambiente E₃, evidenció diferencias al inicio y a fines del anegamiento. Presentó valores de eficiencia máxima en luz mayores que el control y luego se tornaron menores a finales del anegamiento, repercutiendo

en una menor eficiencia máxima del PSII en luz que podría estar afectando la biomasa aérea. Para el ambiente E4 no se encontraron diferencias significativas.

Con respecto a la eficiencia operativa del PSII (F_q'/F_m'), Arrayán presentó un comportamiento diferencial según el ambiente en que se encontraba expuesto. En el ambiente E3, las diferencias significativas observadas, no coincidieron con la biomasa aérea, en donde el anegado produjo menor biomasa en relación al control pero presentó una mayor eficiencia operativa a final del anegamiento.

Esto sugiere, que otros factores podrían estar interactuando explicando dicha caída. En cambio en el ambiente E4, al no haber diferencias significativas en la biomasa aérea entre el anegado y el control, los resultados obtenidos en la eficiencia operativa del PSII coinciden con este comportamiento.

Para Carumbé, tanto en el ambiente E3 como en el ambiente E4 no se evidenciaron diferencias significativas entre el anegado y el control lo que no coincide con la biomasa aérea en donde sí se encontraron diferencias. Este conjunto de resultados sugiere que esa diferencia en la biomasa aérea no se debió a la eficiencia operativa del PSII, y se obtuvo un correcto transporte de electrones.

Con respecto a Churrinche, en el ambiente E₃, se encontraron diferencias entre el anegado y el control en la eficiencia operativa del PSII. El tratamiento anegado para este ambiente, presenta una menor producción de biomasa pero una mayor eficiencia operativa del PSII. Reducciones en la biomasa no se adjudicaron a menores eficiencias en el PSII. Para el ambiente E₄ no se encontraron diferencias significativas lo cual coincide con la biomasa aérea en donde tampoco se encontraron diferencias.

En cuanto a Nogal, no se encontraron diferencias significativas para ninguno de los dos ambientes. Por lo tanto, para estos ambientes (E₃ y E₄) la menor producción de biomasa no se explica por la eficiencia operativa del PSII.

Al evaluar el efecto del anegamiento en los diferentes ambientes y genotipos, se concluyó que la fase fotoquímica de la fotosíntesis no estaría repercutiendo en la producción de biomasa generada, ya que se mantuvieron correctos transportes de electrones a nivel de la membrana. Por lo tanto, las reducciones en la biomasa generalmente estarían dada por otros aspectos.

6. CONCLUSIONES

La condición de anegamiento en general afecta la biomasa radicular, mientras que no siempre es así para la biomasa aérea. Ambientes con mayores temperaturas donde el anegamiento afectó la biomasa radicular, no lograron sostener el crecimiento de la parte aérea.

En los ambientes donde el anegamiento tiene un efecto negativo, hubo un comportamiento diferencial de los cultivares en las diferentes fases de la fotosíntesis. En el caso de las cebadas solo Arrayán mostró una reducción en la tasa asimilación neta, mientras que en Carumbé no se observó efecto del anegamiento en estas variables. En el caso del trigo, Churrinche evidenció reducciones tanto en los parámetros fotoquímicos como bioquímicos, mientras que Nogal no se vio afectado por el estrés para estos parámetros en ningún ambiente.

En referencia a las variables morfológicas en estudio, la cebada redujo en mayor grado el número de macollos, mientras que el trigo redujo significativamente el peso individual de los mismos. En cuanto a la tasa de macollaje, la cebada fue quien presentó una mayor reducción, teniendo como consecuencia un menor número de macollos. El estudio del sistema radicular evidencio una mayor susceptibilidad por parte de los genotipos Carumbé y Churrinche (cebada y trigo respectivamente) debido a un menor peso y volumen.

Este conjunto de resultados sugiere que existe un comportamiento diferencial según el genotipo en estudio. Dentro una misma especie Arrayán resultó más resistente que Carumbé para cebada mientras que para trigo, Nogal más que Churrinche.

7. RESUMEN

Los estudios realizados hasta el momento indican que el período de mayor susceptibilidad por parte del cultivo a cualquier tipo de estrés sucede durante el PC (período crítico). El estudio de la incidencia del estrés causado por anegamiento fue llevado a cabo durante la fase de generación del rendimiento por parte del cultivo, y a pesar de no ser la etapa del ciclo ontogénico donde la planta debe crecer a altas tasas, las repercusiones previas a esta fase, podrían tener consecuencias sobre la misma. El trigo y la cebada presentan ciertas diferencias en su ciclo, floración y número de flores por espiguilla. Por lo tanto, descensos en el número de espigas afectarían en mayor proporción a la cebada en comparación al trigo debido a que la cebada es uniflora. Si bien, no se estudió específicamente el efecto del estrés sobre el rendimiento, si se logró observar el efecto del mismo en la fase de generación del rendimiento. El periodo en estudio abarcó la fase del cultivo donde se llegó a un número máximo de macollos como también a un número máximo de primordios florales por parte del meristemo. Por lo tanto, si bien se pudo observar que parámetros fisiológicos, morfológicos y bioquímicos no se encuentran afectados al momento de culminar el estrés, no se conoció la repercusión de los mismos una vez que el cultivo necesita altas tasas de crecimiento para poder concretar altos rendimientos.

Palabras clave: Anegamiento; Trigo; Cebada; Estrés hídrico; Exceso hídrico.

8. SUMMARY

Studies to date indicate that the period of greatest susceptibility of the crop to any type of stress occurs during the CP (critical period). The study of the incidence of stress caused by flooding was carried out during the crop yield stage, and although the stage of the ontogenic cycle where the plant should grow at high rates, the previous repercussions Phase, could have consequences on it. Wheat and barley show certain differences in cycle, flowering and number of flowers per spikelet. Therefore, decreases in the number of ears would affect in a greater proportion the barley in comparison to the wheat because the barley is uniflora. Although the effect of stress on performance was not studied specifically, if the effect of stress on performance was observed. The study period covered the phase of the crop where a maximum number of tillers was reached as well as a maximum number of floral primordia by the meristem. Therefore, although it was possible to observe that physiological, morphological and biochemical parameters were not affected at the time of the end of the stress, the repercussion of the same ones was not known once the crop needs high rates of growth to be able to realize high yields.

Key words: Waterlogging; Wheat; Barley; Water stress; Excess water.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. Abeledo, L. G.; Calderini, D. F.; Slafer, G. A. 2003. Genetic improvement of barley yield potential and its physiological determinants in Argentina (1944–1998). *Euphytica*. 130: 325-334.
2. Araki, H.; Hamada, A.; Hossain, M.; Takahashi, T. 2012. Waterlogging at jointing and/or after anthesis in wheat induces early leaf senescence and impairs grain filling. *Field Crops Research*. 137: 27-36.
3. Arisnabarreta, S.; Miralles, D. 2008. Critical period for grain number establishment of near isogenic lines of two- and six-rowed barley. *Field Crops Research*. 107: 196-202.
4. Armstrong, W. 1980. Aeration in higher plants. *In*: Woolhouse, H. W. ed. *Advances in botanical research*. London, Academic Press. v.7, pp. 225-332.
5. Ashraf, M.; Rehman, H. 1999. Interactive effects of nitrate and long term waterlogging on growth, water relation and gaseous exchange properties of maize (*Zea mays* L.). *Plant Science*. 144: 35-43.
6. Bloom, A.; Meyerhoff, P.; Taylor, A.; Rost, T. 2003. Root development and absorption of ammonium and nitrate from the rhizosphere. *Journal of Plant Growth Regulation*. 21: 416–431.
7. Buchanan, B. B.; Gruissem, W.; Russell, L. J. 2000. *Biochemistry and molecular biology of plants*. Rockville, MD, American Society of Plant Physiologists. 789 p.
8. Castro, M.; Berger, A.; Ibáñez, V.; Viera, L.; Sastre, M.; Vázquez, D.; Gaso, D.; Otero, A. 2011. Efecto del anegamiento en diferentes estados fenológicos de trigo y cebada. *In*: Congreso Brasileiro de Fisiología Vegetal (13o.), Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal (14a., 2011, Buzios). Mudanças climáticas globais; de gene a planta. *Brazilian Journal of Plant Physiology*. 23: 202-203.
9. Collaku, A.; Harrison, S. A. 2002. Losses in wheat due to waterlogging. *Crop Science*. 42: 444-450.

10. Colmer, T. D.; Greenway, H. 2011. Ion transport in seminal and adventitious roots of cereals during O₂ deficiency. *Journal of Experimental Botany*. 62: 39-57.
11. Ella, E. S.; Kawano, N.; Ito, O. 2003. Importance of active oxygen-scavenging system in the recovery of rice seedlings after submergence. *Plant Science*. 165: 85-93.
12. Fischer, R. A. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 105: 255-267.
13. _____. 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer II. Physiology of grain yield response. *Field Crops Research*. 33: 57-80.
14. Gambrell, R. P.; Patrick, W. H. 1978. Chemical and microbiological properties of anaerobic soils and sediments. *In*: Hook, R. M. M.; Crawford, C. eds. *Plant life in anaerobic habitats*. Ann Arbor, Ann Arbor Science Publishers. pp. 26-31.
15. Garthwaite, A. J.; Armstrong, W.; Comer, T. D. 2008. Assessment of O₂ diffusivity across the barrier to radial O₂ loss in adventitious roots of *Hordeum marinum*. *New Phytologist*. 179: 405-416.
16. Gerenda's, J.; Ratcliffe, R. G. 2002. Root pH regulation. *In*: Waisel, Y.; Eshel, A.; Kafkafi, U. eds. *Plant roots; the hidden half*. 3rd. ed. New York, Marcel Dekker. pp. 553–570.
17. Gibbs, J.; Turner, D. W.; Armstrong, W.; Darwent, M. J.; Greenway, H. 1998. Response to oxygen deficiency in primary maize roots. I. Development of oxygen deficiency in the stele reduces radial solute transport to the xylem. *Australian Journal of Plant Physiology*. 25: 745–758.
18. _____.; Greenway, H. 2003. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Functional Plant Biology*. 30: 1-47.
19. Hayashi, T.; Yoshida, T.; Fujii, K.; Mitsuya, S.; Tsuji, T.; Okada, Y.; Hayashi, E.; Yamauchi, A. 2013. Maintained root length density contributes to the waterlogging tolerance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*. 152: 27-35.

20. Hillel, D. 1998. Environmental soil physics; fundamentals, applications, and environmental considerations. (en línea). San Diego, CA, Academic Press. 771 p. Consultado mar. 2017. Disponible en https://scholar.google.com.uy/scholar?q=Hillel,+D.+1998.+Environmental+soil+physics%3B+fundamentals,+applications,+and+environmental+considerations&hl=es&as_sdt=0&as_vis=1&oi=scholar_t&sa=X&ved=0ahUKEwjus7bgpbzVAhXEFZAKHSq0B3wQgQMIJTAA
21. Hoffman, E.; Viega, L.; Cadenazzi, M.; Benítez, A.; Gestido, V.; Mesa, P.; Fernandes, R.; Baeten, A.; Glison, N. 2009. Bases morfo-fisiológicas que justifican el manejo diferencial de cultivares de trigo y cebada en Uruguay. Paysandú, Facultad de Agronomía. 8 p.
22. _____.; _____. 2011a. Caracterización preliminar de cultivares de trigo y cebada por su comportamiento al estrés hídrico. In: Castro, A. J.; Hoffman, E.; Viega, L. eds. Limitaciones para la productividad de trigo y cebada. Montevideo, Facultad de Agronomía. pp. 55-58.
23. _____.; Viega, L.; Baeten, A.; Lamarca, A.; Lamarca, M.; Wornicob, S. 2011b. Respuesta de 7 cultivares de trigo al déficit y exceso hídrico durante el encañado. Cangüé. no. 31: 10-17.
24. Hossain, M. A.; Araki, H.; Takahashi, T. 2011. Poor grain filling induced by waterlogging is similar to that in abnormal early ripening in wheat in Western Japan. Field Crops Research. 123: 100-108.
25. Huang, B.; Johnson, J. W. 1995. Root respiration and carbohydrate status of two wheat genotypes in response to hypoxia. Annals of Botany. 75 (4): 427-432.
26. Jiang, Z.; Song, X. F.; Zhou, Z. Q.; Wang, L. K.; Li, J. W.; Deng, X. Y.; Fan, H. Y. 2010. Aerenchyma formation: Programmed cell death in adventitious roots of winter wheat (*Triticum aestivum*) under waterlogging. Functional Plant Biology. 37: 748-755.
27. Kronzucker, H. J.; Kirk, G. J. D.; Siddiqi, M. Y.; Glass, A. D. M. 1998. Effects of Hypoxia on $^{13}\text{NH}_4$ + fluxes in rice roots, kinetics and compartmental analysis. Plant Physiology. 116: 581–587.

28. Kulichikhin, K. Y.; Aito, O.; Chirkova, T. V.; Fagerstedt, K. V. 2007. Effect of oxygen concentration on intracellular pH, glucose-6-phosphate and NTP content in rice (*Oryza sativa*) and wheat (*Triticuma estivum*) root tips; in vivo ³¹P-NMR study. *Physiologia Plantarum*. 129 (3): 507–518.
29. Lamarca, A.; Lamarca, M.; Wornicov, S. 2010. 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. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 136 p.
30. Li, C.; Jiang, D.; Wollenweber, B.; Li, Y.; Dai, T.; Cao, W. 2011. Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. *Plant Science*. 180: 672-678.
31. Lin, K. H.; Chao, P. Y.; Yang, S. Y.; Chen, W. C.; Lo, H. F.; Chang, T. R. 2006. The effects of flooding and drought stresses on the antioxidant constituents in sweet potato leaves. *Botany Studies*. 47: 417-426.
32. _____; Chiou, Y. K.; Hwang, S. Y.; Chen, L. F.; Lo, H. F. 2008. Calcium chloride enhances the antioxidative system of sweet potato (*Ipomoea batatas*) under flooding stress. *Annals of Applied Biology*. 152: 157-168.
33. Malik, A. I.; Colmer, T. D.; Lambers, H.; Setter, T. L.; Schortemeyer, M. 2001. Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging. *Australian Journal of Plant Physiology*. 28: 1121-1131.
34. _____; _____; _____; _____. 2002. Shortterm waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist*. 153: 225-236.
35. Maxwell, K.; Johnson, G. 2000. Chlorophyll fluorescence –a practical guide. (en línea). *Journal of Experimental Botany*. 51(345): 659-668. Consultado 1 set. 2016. Disponible en http://www.plantstress.com/methods/chl_fluorescence.pdf

36. Miralles, D. J.; Windauer, L. B.; Gómez, N. V. 2003a. Factores que regulan el desarrollo de los cultivos de granos. *In*: Satorre, E.; Benech-Arnold, R.; Slafer, G. A.; de la Fuente, E.; Miralles, D.; Otegui, M.; Savín, R. eds. Producción de granos; bases funcionales para su manejo. Buenos Aires, Argentina, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía. pp. 61-74.
37. _____; Slafer, G. A.; Richards, R. A. 2003b. Influence of historic photoperiod during stem elongation on the number of fertile florets in wheat. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 141: 155-158.
38. _____; Gonzáles, F. G.; Abeledo, L. G.; Serrago, R. A.; Alzueta, I.; García, G. A.; San Celedonio, R. P.; Valvo, P. 2014. Manual de trigo y cebada para el cono sur procesos fisiológicos y bases de manejo. Buenos Aires, Argentina, FAUBA. pp. 7-28.
39. Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Science*. 7: 405-410.
40. Pang, J.; Ross, J.; Zhou, M.; Mendham, N.; Shabala, S. 2004. Growth and physiological responses of six barley genotypes to waterlogging and subsequent recovery. *Australian Journal Agricultural Research*. 55: 895-906.
41. _____; _____; _____; _____. 2007. Amelioration of detrimental effects of waterlogging by foliar nutrient sprays in barley. *Functional Plant Biology*. 34: 221-227.
42. Pezeshki, S. R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*. 46: 299–312.
43. Ponnamperuma, F.N. 1984. Effects of flooding on soils. *In*: Koslowski, T. T. ed. Flooding and plant growth. Orlando, Academic Press. pp. 10-42.
44. Prior, R. L.; Hoang, H.; Gu, L.; Wu, X.; Bacchiocca, M.; Howard, L.; Hampsch-Woodill, M.; Huang, D.; Ou, B.; Jacob, R. 2003. Assays for hydrophilic and lipophilic antioxidant capacity (oxygen radical absorbance capacity (ORAC(FL)) of plasma and other biological and food samples. (en línea). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 51: 3273-3279. Consultado may. 2003. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>

45. Prystupa, P.; Savin, R.; Slafer, G. A. 2004. Grain number and its relationship with dry matter, N and P in the spikes at heading in response to N×P fertilization in barley. *Field Crops Research*. 90: 245-254.
46. Robertson, D.; Zhang, H.; Palta, J. A.; Colmer, T.; Turner, N. C. 2009. Waterlogging affects the growth, development of tillers, and yield of wheat through a severe, but transient, N deficiency. *Crop Pasture Science*. 60: 578-586.
47. Sairam, R.; Kumutha, D.; Ezhilmathi, K.; Deshmukh, P.; Srivastava, G. 2008. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. *Biology Plant*. 52: 401–412.
48. San Celedonio, R. P.; Brihet, J. M.; Abeledo, L. G.; Miralles, D. J. 2011. Sensibilidad de trigo y cebada al anegamiento a lo largo de su ciclo ontogénico. In: Castro, A.; Hoffman, E.; Viega, L. eds. Limitaciones para la productividad de trigo y cebada. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía. pp. 147-153.
49. _____. 2015. Sensibilidad de trigo y cebada al anegamiento y su interacción con la disponibilidad de nitrógeno. Tesis de Doctorado. Argentina, Buenos Aires. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía. 139 p.
50. Scheurwater, I.; Cornelissen, C.; Dictus, F.; Welschen, R.; Lambers, H. 1998. Why do fast- and slow- growing grass species differ so little in their rate of root respiration, considering the large differences in rate of growth and ion uptake. *Plant Cell Environmental*. 21: 995–1005.
51. _____.; _____.; Purves, J. V.; Van Rijt, G.; Saker, L. R.; Welschen, R.; Lambers, H. 1999. Relatively large nitrate efflux can account for the high specific respiratory costs for nitrate transport in slow-growing grass species. *Plant and Soil*. 215: 123–134.
52. Setter, T. L.; Burguess, P.; Waters, I.; Kuo, J. 1999. Genetic diversity of barley and wheat for waterlogging tolerance. In: Australian Barley Technical Symposium (9th, 1999, Melbourne). Proceedings. Erina, New South Wales, The Regional Institute. pp. 2.17.7-2.17.7

53. _____; Waters, I. 2003. Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant and Soil*. 253: 1-34.
54. Silberbush, M.; Barber, S. A. 1983. Sensitivity of simulated phosphorus uptake to parameters used by a mechanistic mathematical model. *Plant and Soil*. 74: 93-100.
55. Slafer, G. A.; Andrade, F. H. 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crops Research*. 31: 351-367.
56. _____; Miralles, D. J.; Savin, R.; Whitechurch, E. M.; Gonzáles, F. G. 2003. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y calidad en trigo. In: Satorre, E.; Benech-Arnold, R.; Slafer, G. A.; de la Fuente, E.; Miralles, D.; Otegui, M.; Savín, R. eds. *Producción de granos; bases funcionales para su manejo*. Buenos Aires, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía. pp.101-134.
57. Striker, G. G. 2012a. Flooding stress on plants; anatomical, morphological and physiological responses. In: Mworio, J. K. eds. *Botany*. s.l., InTech. pp. 3-28.
58. _____. 2012b. Time is on our side; the importance of considering a recovery period when assessing flooding tolerance in plants. *Ecological Research*. 27: 983-987.
59. Tadeo, F.; Gómez-Cadenas, A. 2008. *Fundamentos de fisiología vegetal*. (en línea). Barcelona, Mc Graw-Hill. pp. 47-57. Consultado mar. 2017. Disponible en <http://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/FundamentosdeFisiologiaVegetal2008Azcon..pdf>
60. Taiz, L.; Zeiger, E. 2010. *Plant physiology*. (en línea). 5th ed. Sunderland, Sinauer Associates. 782 p. Consultado feb. 2017. Disponible en <http://www.sinauer.com>
61. Thomson, C. J.; Greenway, H. 1991. Metabolic evidence for stelar anoxia in maize roots exposed to low O₂ concentrations. *Plant Physiology*. 96:1294–1301.

62. Tiedje, T. M.; Sexstone, A. J.; Parkin, T. B.; Revsbech, N. P.; Shelton, D. R. 1984. Anaerobic processes in soils. *Plant and Soil*. 76:197–212.
63. Trought, T.; Drew, C. 1982. Effects of waterlogging on young wheat plants (*Triticum aestivum*) and soil solutes at different soil temperatures. *Plant and Soil*. 69: 311-326.
64. Unger, I. M.; Motavalli, P. P.; Muzika, R. M. 2009. Changes in soil chemical properties with flooding; a field laboratory approach. *Agriculture Ecosystems and Environment*. 131: 105-110.
65. Wiengweera, A.; Greenway, H. 2004. Performance of seminal and nodal roots of wheat in stagnant solution; K⁺ and P uptake and effects of increasing O₂ partial pressures around the shoot on nodal root elongation. *Journal Experimental Botany*. 55: 2121–2129.
66. Wollenweber, B.; Porter, J. R.; Schellberg, J. 2003. Lack of Interaction between extreme high-temperature events at vegetative and reproductive growth stages in wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 189 (3):142–150.
67. Xie, Z.; Jiang, D.; Cao, W. 2003. Relationships of endogenous plant hormones to accumulation of grain protein and starch in winter wheat under different post-anthesis soil water statuses. *Plant Growth Regulation*. 41: 117-127.
68. Yavas, I.; Unay, A.; Aydin, M. 2012. The waterlogging tolerance of wheat varieties in Western of Turkey. *The Scientific World Journal*. 12: 1-7.
69. Zhang, B. G.; Puard, M.; Couchat, P. 1990. Effect of hypoxia, acidity and nitrate on inorganic nutrition in rice plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 28: 655–661.
70. Zheng, C.; Jiang, D.; Liu, F. 2009. Effects of salt and water-logging stresses and their combination on leaf photosynthesis, chloroplast ATP synthesis, and antioxidant capacity in wheat. *Plant Science*. 176 (4): 575-582.

10. ANEXOS

Churrinche

Riego control



Anegado





Variación de la temperatura (°c), HR (%) y DPV para los diferentes ensayos en las distintas fases del cultivo.

	Siembra- Z ₂₁				Z ₂₁ -Z ₃₀ (Estrés)				Total	
	T(°C)		HR(%)		DPV		T(°C)		HR(%)	
E ₁	Moda	SD	SD	SD	SD	SD	15.6	89.7	15.6	89.7
	Media	SD	SD	SD	SD	SD	13.6	69.4	13.60	69.4
E ₂	Moda	15.6	85.2	0.104	0.104	0.113	14.7	85.6	14.7	85.6
	Media	13.95	68.93	0.64	0.64	0.6229	16.34	74.46	15.06	71.71
E ₃	Moda	14.7	85.4	0.113	0.113	0.244	14.2	86.3	14.7	85.4
	Media	15.9	75.15	0.57	0.57	0.665	17.33	71.87	16.45	73.76
E ₄	Moda	14.2	86.3	0.244	0.244	0.31	13.9	84.4	14.2	86.3
	Media	17.31	71.9	0.66	0.66	1.03	21.34	68.37	19.37	70.86

Rendimiento relativo a partir de la cual se determino la susceptibilidad y tolerancia de los cultivares elegidos a estrés causado por anegamiento.

