

UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA

FACULTAD DE AGRONOMIA

**CARACTERIZACION FENOLOGICA DE CULTIVARES Y LINEAS
DE CEBADA CERVECERA**

por

Martín ARBELBIDE ALBANELL

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo
(Orientación Agrícola – Ganadera)

MONTEVIDEO
URUGUAY
1999

Tesis aprobada por:

Director:

Dra. Silvia Germán

Dr. Tabaré Abadie

Ing. Agr. Luis Viega, MSc.

Fecha:

Autor:

Martín Arbelbide Albanelli

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Dra. Silvia Germán, por haberme confiado este trabajo de investigación del INIA La Estanzuela, por el apoyo recibido a lo largo del mismo y por sus valiosos aportes.

Deseo agradecer también al Dr. Tabaré Abadie por su colaboración, por sus comentarios y críticas que enriquecieron la discusión del trabajo.

Al Ing. Agr. Luis Viega, MSc., por sus valiosos aportes sobre los aspectos fisiológicos involucrados.

Al Ing. Agr. Ricardo Romero, por su colaboración en el suministro y manejo de la información agroclimática utilizada.

Al Téc. Agróp. Wilfredo Ibañez y al Ing. Agr. Juan Burgueño, por su colaboración en el manejo estadístico de la información.

Al Ing. Agr. Marcos Malossetti, por su permanente colaboración y dedicación en aspectos varios del trabajo.

Finalmente deseo expresar mi agradecimiento al Ir. Enrique Estramil, por permitir el uso de las instalaciones de la Cátedra de Fitotecnia, lo que facilitó la realización de este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

	pág.
PAGINA DE APROBACIÓN	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
INDICE DE TABLAS Y FIGURAS	vi
 I. INTRODUCCION	 1
 II. REVISION BIBLIOGRAFICA	 3
A. CONCEPTOS BASICOS	3
1. <u>Efecto de la luz</u>	3
2. <u>Efecto de la temperatura</u>	4
a. Vernalización	5
b. Termoperiodicidad	7
3. <u>Fotoperiodicidad</u>	7
4. <u>Adaptación al ambiente</u>	11
B. CONTROL DE LA FLORACIÓN EN CEBADA	14
1. <u>Introducción</u>	14
2. <u>Control sobre el crecimiento y desarrollo vegetativo</u>	15
a. Efecto sobre la tasa de emergencia foliar	15
b. Efecto sobre la tasa de aparición de hojas	17
c. Efecto sobre el número final de hojas	20
d. Efecto de la fecha de siembra	23
3. <u>Relación entre desarrollo vegetativo y desarrollo reproductivo</u>	24
4. <u>Control sobre el crecimiento y desarrollo reproductivo</u>	26
a. Fase pre y post inductiva	26
b. Efecto de la temperatura	27
c. Efecto del fotoperíodo	28
d. Efecto de otros factores	29
5. <u>Precocidad intrínseca</u>	30
6. <u>Base genética del control de la floración</u>	30
a. Herencia de la respuesta a fotoperíodo	32
b. Herencia de la respuesta a la vernalización	36
c. Herencia de la precocidad intrínseca	37
 III. MATERIALES Y METODOS	 39
A. CARACTERÍSTICAS GENERALES	39
1. <u>Cultivares y líneas experimentales utilizados</u>	39
2. <u>Diseño experimental</u>	40
3. <u>Determinaciones</u>	41
4. <u>Estimación de la respuesta a fotoperíodo</u>	42
5. <u>Conducción de los experimentos</u>	43
B. ANALISIS ESTADISTICO	43
C. DETERMINACION DEL PERIODO OPTIMO DE LLENADO DE GRANO	46

	pág.
IV. <u>RESULTADOS Y DISCUSION</u>	47
A. DETERMINACION DEL PERIODO OPTIMO PARA EL LLENADO DE GRANO	47
1. <u>Radiación y fotoperíodo</u>	47
2. <u>Temperatura</u>	49
3. <u>Heladas</u>	51
4. <u>Disponibilidad de agua en suelo</u>	52
5. <u>Período óptimo de llenado de grano</u>	54
B. IDENTIFICACION DE MATERIALES CON RESPUESTA A FOTOPERIODO	56
1. <u>Evaluación preliminar: año 1992</u>	56
a. <u>Análisis de varianza</u>	56
b. <u>Correlación entre variables</u>	57
c. <u>Diferencias entre materiales</u>	60
d. <u>Respuesta a temperatura y fotoperíodo</u>	64
2. <u>Análisis de tres años</u>	67
a. <u>Caracterización de las variables</u>	67
b. <u>Análisis conjunto</u>	69
c. <u>Análisis por experimento</u>	71
d. <u>Correlación entre variables</u>	72
e. <u>Diferencias entre materiales</u>	74
f. <u>Adaptación a nuestras condiciones</u>	82
V. <u>CONCLUSIONES</u>	85
VI. <u>RESUMEN</u>	87
VII. <u>SUMMARY</u>	88
VIII. <u>BIBLIOGRAFIA</u>	89
IX. <u>APENDICES</u>	96

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla No.	pág.
3.1. Materiales evaluados y su origen	39
3.2. Número de cultivos, repeticiones y épocas de siembra para los años ensayados	41
3.3. Variables determinadas y cálculos posteriores	42
4.1. Análisis de varianza para las variables medidas en el año 1992	56
4.2. Correlaciones de Pearson y Spearman entre las variables estudiadas en el año 1992, medidas en días	58
4.3. Correlaciones de Pearson y Spearman entre las variables estudiadas en el año 1992, medidas en grados – días	58
4.4. Correlaciones de Pearson y Spearman entre mediciones en días y grados – día, de las variables estudiadas en el año 1992	59
4.5. Composición porcentual del ciclo total de los materiales estudiados en las tres épocas de siembra	62
4.6. Valores medios, máximos, mínimos y variabilidad observada en época temprana, tardía y diferencia de ciclos emergencia – aristas	69
4.7. Análisis de varianza conjunto de tres años para ciclo en días (CIC) y grados – día (CGD)	70
4.8. Análisis de varianza para diferencia de ciclos, en días (DIFCIC) y grados – días (DIFCGD)	71
4.9. Análisis de varianza por experimento para ciclo a aparición de aristas en días y grados – día	72
4.10. Correlaciones de Pearson y Spearman para las variables estudiadas, medidas en días	73
4.11. Correlaciones de Pearson y Spearman para las variables estudiadas, medidas en grados – días	73
4.12. Clases definidas y rangos de las variables, en días y grados – día, utilizados en la clasificación de los materiales estudiados	76
4.13. Conformación de los grupos en base a ciclo en época tardía y diferencia de ciclos	77
4.14. Materiales que presentan ancestros con genes de precocidad, material ancestral portador del gen y grupo en que fueron clasificados	80
4.15. Materiales que cumplen con el período de inicio de llenado de grano establecido en el trabajo y grupo al que pertenecen	84
Figura No.	
4.1. Radiación media decádica y fotoperíodo incidentes en INIA La Estanzuela, serie 1965-1998	46
4.2. Heliofanía y Heliofanía relativa promedio diaria, decádicas, para la serie 1965-1998, en INIA La Estanzuela	49
4.3. Temperaturas medias diarias, decádicas, y valores máximo y mínimos, para la serie 1965-1998, en INIA La Estanzuela	50
4.4. Temperaturas promedio decádicas máximas, máxima del aire promedio, mínima del aire promedio y mínima del césped promedio, para la serie 1965-1998, en INIA La Estanzuela	51
4.5. Probabilidad de heladas en el aire y césped, serie 1914-1998,	pág.

en INIA La Estanzuela	52
4.6. Evolución de la disponibilidad de agua en un suelo promedio de INIA La Estanzuela, serie 1965-1998	53
4.7. Tiempo promedio requerido para la acumulación de 600 grados – día, en INIA La Estanzuela	55
4.8. Ciclo en días a primer nudo visible (PNV), espigazón (CIESP) y madurez fisiológica (CIMAD), de las variedades estudiadas, en las tres épocas de siembra	61
4.9. Diferencia entre épocas contrastantes de ciclo a espigazón medido en grados – día, para las variedades estudiadas	65
4.10. Diferencias entre épocas contrastantes del período PNV – espigazón, medido en grados – día, para las variedades estudiadas	65
4.11. Diferencia entre épocas contrastantes (época 1 – época 3) del período de llenado de grano, medido en grados – día, para las variedades estudiadas	66
4.12. Distribución de las variables, medidas en días y grados – día	67
4.13. Ciclo en época tardía, diferencia de ciclo y ciclo en época temprana de los materiales estudiados, medido en grados – día (CGD y DIFCGD)	74
4.14. Agrupamiento de los genotipos en función de ciclo en época tardía y diferencia de ciclos	77
4.15. Fecha de aparición de aristas promedio de los materiales evaluados, de las dos épocas de siembra	83

I. INTRODUCCION

La cebada es uno de los cereales más cultivados a nivel mundial, cuarto en importancia después del trigo, arroz y maíz (Castro, 1997). Presenta mayor diversidad de ambientes de siembra que los demás cereales, dado su amplio rango de adaptación, el cual se extiende desde fotoperíodos cortos invernales (California, USA) a fotoperíodos largos estivales (Canadá) (Poehlman, 1987). En términos generales, es un cultivo de climas templados, con mejor comportamiento en estaciones frías y relativamente secas (Castro, 1997). Su principal uso a nivel mundial es la alimentación animal, tanto su grano como su forraje son considerados de buena calidad. Le sigue en importancia su uso para la producción de malta y bebidas destiladas, y por último es usado como alimento humano donde no es posible el cultivo de otros cereales. En Uruguay, el principal destino de la cebada es la producción de malta para exportación, dado los bajos volúmenes y mayor valor agregado del producto (ver Castro, 1997).

En nuestro país el cultivo de cebada se encuentra confinado a los meses de junio a noviembre/diciembre. Esto significa un período de cultivo más corto, en relación a otros cereales invernales, por lo que la fecha de siembra tiene un efecto crítico sobre la determinación del rendimiento, al establecer las condiciones climáticas en las cuales se desarrollará el cultivo. Por lo tanto la fecha de siembra se toma en una medida de manejo del cultivo clave para la obtención de altos rendimientos. Actualmente el período de siembra óptimo para cebada se ubica en los meses de junio y julio, cuando comúnmente excesos hídricos determinan retrasos de la siembra, ubicando el llenado de grano en condiciones de altas temperaturas del mes de noviembre y determinando menores rendimientos y calidad de grano. Por otro lado, las siembras tempranas determinan un adelanto de la floración, exponiendo el cultivo a los riesgos de daños por heladas durante esta etapa, lo cual también atenta contra el rendimiento y calidad.

Temperatura, fotoperíodo y vernalización regulan el crecimiento y el desarrollo de los cereales. El control del desarrollo por temperatura, o tiempo térmico, consiste en la acumulación diaria de calor. Una vez que se alcanza una determinada cantidad de calor o suma térmica, propia de cada fase del desarrollo, tiene lugar el pasaje a la fase siguiente. De este modo ocurre el pasaje del estado vegetativo al reproductivo. Por otro

lado, como especies de día largo, responden al fotoperíodo al ser sensibles a la longitud del día. Esta sensibilidad existe cuando el pasaje al estado reproductivo está influenciado además por el fotoperíodo. En estas condiciones el tiempo térmico no es constante y en consecuencia la fecha de floración resulta de la combinación de ambas variables climáticas (Germán *et al.*, 1995). La sensibilidad termofotoperiódica es muy variable con la especie y el cultivar, pero en términos generales provoca una reducción progresiva del ciclo a medida que los días se tornan más largos hacia la primavera. Esta reducción del ciclo ocurre principalmente durante el ciclo vegetativo, más precisamente entre la emergencia de plántulas y la etapa inicial del macollaje. Los cultivares sembrados en el país son de tipo primaveral, sin requerimiento de vernalización (no requiere de exposición a bajas temperaturas para permitir la floración), y con diferentes grados de sensibilidad al fotoperíodo. La reducción del ciclo frente a siembras tardías es intermedia a baja, ubicando el llenado de grano y la definición del rendimiento bajo condiciones desfavorables de altas temperaturas y quitando margen para el atraso de la siembra. La identificación de materiales con alto grado de sensibilidad al fotoperíodo y la introducción de esta característica en cultivares locales adaptados, permite flexibilizar la fecha de siembra manteniendo la floración y el llenado de grano dentro de un período con condiciones ambientales favorables. Por otro lado, permitiría adelantar la siembra a mayo, donde la posibilidad de excesos hídricos es menor (Germán *et al.*, 1995).

En este sentido resulta importante el estudio de la fenología del cultivo lo cual, según Shaykewich (1995), contribuye a una serie de propósitos relevantes como: a) indicar si un cultivo puede ser sembrado comercialmente en un área, b) servir como guía en el desarrollo de variedades para un ambiente específico, c) sembrar cultivares de madurez diferente para facilitar la cosecha a intervalos apropiados para el manejo comercial, d) ajustar la fecha de siembra y facilitar la planificación de operaciones, entre otros. Por lo tanto, el ajuste de la fenología a las condiciones ambientales del área de siembra, a través del manejo y mejoramiento genético, tiene consecuencias directas sobre el rendimiento, calidad y viabilidad económica del cultivo. El objetivo de este trabajo fue caracterizar la respuesta al fotoperíodo de cultivares y líneas experimentales de cebada de diverso origen.

II. REVISION BIBLIOGRAFICA

A. CONCEPTOS BASICOS

1. Efecto de la luz

La luz es un importante factor ambiental que controla el crecimiento y desarrollo de las plantas. Además de originar fotosíntesis y fototropismo, controla el desarrollo estructural conocido como *fotomorfogénesis*. Para todo ello se vale de receptores de luz (fotorreceptores) que influyen en la fotomorfogénesis de las plantas. Dentro del grupo de fotorreceptores, el más importante en plantas vasculares es el *fitocromo*, responsable de controlar desde la germinación de la semilla hasta la formación de nuevas flores y semillas. Por si misma la luz no porta información, por lo que se requiere del fotorreceptor que reciba e interprete el patrón lumínico y determine en las células y tejidos la capacidad de respuesta, y controle que esta se dé en función del patrón recibido.

El fitocromo capta luz dentro de determinados límites de longitudes de onda lumínicas. El espectro de acción de las moléculas de fitocromo tiene un máximo en la zona del rojo, en los 660 nm, y hacia la zona del azul, en los 730 nm (Salisbury y Ross, 1992). Como fuere descubierto por Siegelman en la década de 1960, el fitocromo se presenta en dos formas químicas fotorreversibles, denominadas P_r y P_{fr} . La primera absorbe longitudes de onda menores, hacia el rojo, y la segunda absorbe longitudes mayores, hacia el rojo lejano. Cuando el P_r absorbe luz roja se convierte en P_{fr} , el proceso inverso se da cuando el P_{fr} absorbe luz del rojo lejano. La conversión máxima que puede existir es de un 85%, debido a que parte del P_{fr} se convierte de nuevo en P_r , cuando el propio P_{fr} absorbe luz roja. La proporción de P_{fr} respecto a la cantidad total de fitocromo se denota por Φ . El fitocromo está presente en todas las plantas, y se sintetiza como P_r , ya que no es posible la síntesis de P_{fr} en la oscuridad o la noche.

La distribución en los brotes de gramíneas es variable, pero plántulas de avena, centeno, arroz y cebada poseen concentraciones elevadas en regiones apicales y en la base de hojas en crecimiento. Dentro de las células está presente en el núcleo y

citoplasma, pero no en organelos citoplasmáticos o vacuola (Salisbury y Ross, 1992). En el crecimiento inicial de estas gramíneas y otras, la elongación del coleoptile es muy sensible a la luz. La promoción del crecimiento de la hoja por parte de la luz, la aceleración de la elongación del coleoptile juvenil y la inhibición de su longitud final, son todas respuestas del fitocromo a la luz del sol. Más adelante en el crecimiento de estas especies, el sistema del fitocromo también controla el macollaje. Este se promueve con valores de Φ mayores, con luz rica en longitudes de onda del rojo, situación que se da con bajas densidades o a inicios de la etapa de macollaje. Por lo contrario, el macollaje se inhibe cuando el coeficiente Φ presenta valores bajos por incidencia de luz del rojo lejano, situación de altas densidades o etapas avanzadas del macollaje. El estímulo lumínico que determina este comportamiento vegetal es captado en la base de los tallos, y de ahí transmitido al resto de la planta a través de señales hormonales.

Acerca de como causa fotomorfogénesis la luz y por ende los fotorreceptores, entre ellos el fitocromo, se sabe poco, hasta ahora sólo a nivel teórico. Sin embargo existirían básicamente dos tipos de accionar de los fotorreceptores sobre la planta. Uno puede ser un efecto rápido sobre la permeabilidad de las membranas, y el otro sería un efecto más lento sobre la expresión génica (Salisbury y Ross, 1992). Existe la idea de que el P_{fr} actúa inicialmente cambiando la permeabilidad de las membranas, incrementado el influjo de Ca^{2+} y alterando la actividad génica, y que las respuestas fotomorfogénicas son, de algún modo resultados de tales cambios. Por otro lado, también se ha propuesto que el fitocromo controla la activación y desactivación de genes específicos, lo que estaría en función del estado de desarrollo de la planta y de los tipos de células implicadas (Mohr, 1966 citado por Salisbury y Ross, 1992). De acuerdo con Salisbury y Ross (1992), resulta claro que la luz puede controlar la fotomorfogénesis mediante varios mecanismos.

2. Efecto de la temperatura

Otro factor que incide en forma significativa sobre el crecimiento y desarrollo vegetal es la temperatura. El crecimiento vegetal es extremadamente sensible a la

temperatura. Es universalmente aceptado que la temperatura acelera las reacciones químicas, y de este modo promueve el crecimiento vegetal. Además de este efecto, la temperatura incide sobre el desarrollo vegetal a través de requerimientos térmicos de los vegetales para completar sus fases de desarrollo, que pueden ser tanto de temperaturas medias o altas como de bajas.

Las especies vegetales, e incluso sus variedades, poseen en cualquier estado de desarrollo una temperatura *mínima* por debajo de la cual detienen su crecimiento, un rango de temperaturas *óptimas* donde crecen a tasas altas o máximas, y una temperatura *máxima* sobre la cual el crecimiento nuevamente se detiene e incluso puede ocurrir la muerte. A este conjunto de parámetros vitales de los vegetales se les denomina *temperaturas cardinales*. Estas temperaturas no sólo varían con la especie y variedad, sino también con las diferentes etapas de desarrollo, e incluso en los diferentes tejidos (Salisbury y Ross, 1992). Es común que regímenes específicos de temperatura sean necesarios para el inicio de etapas críticas en el ciclo de vida tales como la germinación o la iniciación floral. Muchas veces estas a su vez están asociadas con requerimientos de fotoperíodo, irradiación o humedad.

a. Vernalización

Una de las respuestas a la temperatura más estudiadas en cereales de invierno es la *vernalización*, donde básicamente, al exponer estas plantas a temperaturas bajas durante unas semanas da por resultado la capacidad de formar flores cuando se regresa a temperaturas normales. *Vernalización* se traduce del latín como "primaverización", donde las variedades de invierno se convertían en variedades de primavera o verano mediante un tratamiento con frío, y sus descripciones datan desde mediados del siglo pasado. En los cereales de invierno la respuesta es posterior a la recepción del estímulo, el cual tiene lugar en el estado vegetativo temprano. Posteriormente, esta necesidad de frío permite una floración más rápida y no retardada, por lo que en general se trata de una respuesta facultativa o cuantitativa. Esto permite a estos cereales florecer en épocas más adecuadas, donde no son afectados por las altas temperaturas y el déficit hídrico de la primavera y verano.

Las bajas temperaturas se perciben a nivel de meristemas con células en división. El rango de temperaturas de vernalización es muy amplio y variable con la especie y cultivar, pero en términos generales oscila entre 3 y 15 °C para los cereales de invierno. Incluso, dentro de este rango, las temperaturas más bajas (3 a 7 °C) tienen mayor efecto vernalizador que las más altas (10 a 15 °C). El período necesario de recepción del estímulo, para que se manifiesten los efectos de la vernalización, oscila entre 4 días y 8 semanas, variable con la especie.

Como se mencionó anteriormente, el estímulo vernalizador de las bajas temperaturas se percibe a nivel de meristemas, pero el efecto de vernalización no se trasloca de un meristemo a otro. Sin embargo, existen excepciones, donde el injerto de plantas vernalizadas sobre no vernalizadas provoca la floración en estas últimas. Del mismo modo puede inducirse floración en plantas que requieren frío sin estar vernalizadas, mediante el injerto de otra que no requiera frío para florecer (Salisbury y Ross, 1992). De esta forma surgió la idea de la existencia de un hipotético estímulo de vernalización al que se denominó *vernalina*. Si bien han sido infructuosos los intentos por aislarlo, se han obtenido similares resultados con el uso de giberelinas. Posteriormente se demostró que durante la exposición al frío aumentan naturalmente las giberelinas en especies que requieren frío, por lo que parecen estar implicadas en la vernalización (Purvis, 1961 citado por Salisbury y Ross, 1992). De aquí en adelante queda por dilucidar si la vernalina es lo mismo que giberelina o si estas conducen a la formación de vernalina frente a bajas temperaturas y posteriores días largos.

El mecanismo de la respuesta a las bajas temperaturas, al igual que para el caso de la luz, es aún un modelo teórico, que no se ha podido comprobar completamente. Lo más aceptado es la existencia de un bloqueo, inhibidor químico o ambos que impiden la floración en plantas no vernalizadas. Es posible que este inhibidor desaparezca o surja un regulador del crecimiento con las bajas temperaturas que permita posteriormente la floración. Otro modelo (Salisbury y Ross, 1992) menciona la hipotética existencia de dos reacciones interactuantes, una I con Q_{10}^1 muy bajo y la otra II con Q_{10} mayor. Frente a bajas temperaturas la velocidad de la reacción

¹ Q_{10} se define como el factor en el que aumenta la velocidad de una reacción con un incremento de temperatura de 10°C.

I es mucho mayor que la velocidad de la reacción II, y por lo tanto se acumulan los productos de la primera, el compuesto *B*. Pero a temperaturas no vernalizantes o desvernalizantes, la velocidad de la reacción II será mayor que la de la reacción I, y en consecuencia el compuesto *B* se utilizará y no se acumulará, ocurriendo una desvernalización. El modelo también incluye una tercera reacción con un producto final estable *D*, debido a que la desvernalización decae luego de dos o tres días con temperaturas neutrales. Los autores argumentan que es un modelo simple, lógico, pero que nadie lo ha podido observar en los vegetales. El producto *D* podría ser un promotor de la floración o un destructor de algún inhibidor de la misma.

b. Termoperiodicidad

Un tercer efecto de la temperatura sobre el crecimiento es la *termoperiodicidad*, en el cual el crecimiento y desarrollo son estimulados al alternar temperaturas diurnas y nocturnas (Went, 1957 citado por Salisbury y Ross, 1992). La elongación de tallos y la iniciación de flores son ejemplos de respuestas termoperiódicas en algunas especies. Sin embargo, no todas las plantas tienen este tipo de respuesta, el trigo, avena, y posiblemente también la cebada, son especies que crecen bien con temperaturas constantes óptimas, como cuando varían las temperaturas del día o la noche. Independientemente del tipo de respuesta a la termoperiodicidad, para un crecimiento y desarrollo adecuados, el rango de temperaturas durante el día debe incluir temperaturas cercanas al óptimo para el crecimiento de todos los tejidos necesarios (Salisbury y Ross, 1992).

3. Fotoperiodicidad

Así como en algunas plantas existe la medición de regímenes térmicos diurnos y nocturnos, también existe la capacidad de captar el día y la noche, y por ende la longitud del día y de la noche. A través de estos mecanismos las plantas captan las estaciones expresando respuestas estacionales sincronizadas, fenómeno conocido

como *fotoperiodicidad*. No consiste en un efecto de la luz por sí misma sino en un efecto resultante de la combinación de períodos de luz y períodos de oscuridad.

Debido a que la Tierra tiene una inclinación de 23,5° con respecto al plano de su órbita, es que existe una variación anual regular en la longitud del día, para cualquier parte del mundo. La magnitud de la duración del día y de su variación depende de la latitud (Roberts *et al.*, 1997). La tasa a la que cambia la duración del día varía a lo largo del año siendo mínima sobre los solsticios de invierno y verano y máxima en las estaciones de otoño y primavera. De esta manera, las plantas pueden detectar las estaciones, midiendo la duración del día y noche. Pero como estas son diferentes según la ubicación geográfica, las plantas deben estar "calibradas" de acuerdo a la misma. De este modo existen las más variadas respuestas de las plantas a diferentes longitudes del día, y según su respuesta se clasifican. Así, la cebada, al igual que el trigo, se clasifican como plantas de día largo, ya que el alargamiento de los días promueve su floración. Estas son respuestas naturales, pero debido al mejoramiento genético de estas especies se han creado variedades con diversas respuestas al alargamiento de los días en términos cuanti y cualitativos.

La fotoperiodicidad es un fenómeno muy difundido en el mundo, dentro del cual el efecto más conocido es la elongación de los tallos que dará lugar a la espigazón y posterior floración en las gramíneas (Salisbury y Ross, 1992). Los efectos del fotoperíodo sobre la inducción floral en angiospermas han sido largamente estudiados. La floración es promovida por días largos, cortos o neutros. Una vez que se ha inducido la floración en respuesta a la longitud del día, su desarrollo posterior es comúnmente influido por esta y requiere de determinada longitud del día.

Existen varios tipos de respuesta al fotoperíodo por parte de los vegetales. En el caso de las plantas de día largo (PDL), estas ven estimulada su floración frente a tales condiciones, pero la ven retrasada frente a días cortos. Al igual que la vernalización, la respuesta al fotoperíodo puede ser cualitativa (absoluta) o cuantitativa (facultativa). Aquellas especies o variedades con un requerimiento absoluto en la longitud del día requieren de una longitud mínima conocida como día crítico o fotoperíodo crítico. Este se define como aquel por debajo del cual la floración en plantas de día largo (PDL) se ve retardada, y por encima del cual se ve adelantada.

Este requerimiento de duración del día, según Vince-Prue (1983, citado por Salisbury y Ross, 1992) se basa en la necesidad de cierta cantidad de P_R mínima cada día para lograr la floración. El período de oscuridad tiene un papel importante dado que una interrupción con luz favorece la floración en PDL y retrasa la de PDC. La floración en respuesta al estímulo lumínico no se produce en cualquier estado de desarrollo de la planta, sino que debe obtener un grado de desarrollo mínimo denominado *madurez para responder* (Salisbury y Ross, 1992). Para ello los meristemas deben ser competentes o capaces de responder al estímulo captado y transmitido por las hojas, y estas a su vez deben alcanzar un desarrollo mínimo para hacerlo.

Otra característica importante de la fotoperiodicidad es la medición del tiempo estacional y la duración del día y la noche. Existe abundante evidencia de que las plantas miden el tiempo, y básicamente dos teorías que lo explican. La primera establece que la duración del día y de la noche se percibe a través de variaciones en las cantidades relativas de P_R y de P_N . De esta manera las plantas detectarían la oscuridad a medida que la cantidad de P_R disminuye y P_N aumenta, y la noche o día críticos serían aquellos de una longitud necesaria para que P_R disminuya por debajo de cierto nivel crítico, ya que se ha probado que éste inhibe la floración. Esta teoría se asemeja a un mecanismo tipo reloj de arena. Sin embargo se argumenta que es poco probable que reacciones tan simples puedan explicar el fenómeno, ya que estas son sensibles a la temperatura y la medición del tiempo no lo es (Salisbury y Ross, 1992). La segunda sugiere que las plantas utilizan sus relojes circadianos en la medición del tiempo fotoperiódico (Bünning, 1937 citado por Salisbury y Ross, 1992). Se observó en el caso de cebada que la interrupción de luz constante con luz del rojo lejano promovía la floración si se realizaban cada 24 horas, y no la promovía si se hacía entre intervalos (Deitzer 1979 citado por Salisbury y Ross, 1992). De este modo se deduce que el período oscuro por si mismo no ejerce un control total sino que este es ejercido por la combinación de períodos de luz y oscuridad. Esto es válido para algunas especies, entre ellas la cebada. Existiría un ritmo en la sensibilidad a la cantidad y calidad de luz donde la luz roja (P_R) promueve la floración en un momento del ciclo (día) y la inhibe en otro (noche). La luz del rojo lejano tiene un efecto casi opuesto, aunque no tendría efecto durante la noche. También se observó que la fase de *día* del ciclo se cuantifica

al amanecer y la fase de la *noche* al atardecer, durante unas 5 a 6 horas en la primera y unas 8 a 9 en la segunda (momento en el cual se alcanza la máxima sensibilidad al P_{fr}). Entre estos intervalos el "reloj" entraría en una "fase suspendida". Este "reloj" o "cronómetro oscilante", es refasado al amanecer, se detiene durante el día y nuevamente refasa con el anochecer. Por lo tanto será esencial para la planta detectar el amanecer y el anochecer.

La planta debe medir la duración del día, la noche o ambas, y cuando estas alcancen los lapsos genéticamente programados, iniciar o controlar determinados procesos como la floración (Salisbury y Ross, 1992). Para algunas plantas (*Xanthium*), el crepúsculo finaliza (y comienza la noche) cuando el sol está unos 4° por debajo del horizonte, pero parecería que pasan del día a la noche de la forma encendido/apagado, sin etapas intermedias. Es posible que sea el P_{fr} lo que inicia las reacciones del período de oscuridad. Durante la noche las plantas no responden a la luz de la luna debido a que los niveles máximos de luz no son suficientes para inducir floración. Durante el día, los cambios de irradiación no afectan y son ignorados por los vegetales.

El mecanismo interno de captación y transmisión del estímulo fotoperiódico se sabe que tiene lugar en la hoja y de alguna manera es transmitido a la yema que se induce (Salisbury y Ross, 1992). Esto hizo pensar que el estímulo es un producto químico, tipo hormona a lo que se le llamó *florigén*. Estudios con injertos han demostrado que esta sustancia se desplaza a través de uniones tisulares vivas y por el floema junto con productos de asimilación. La hormona debe ser producida y exportada desde la hoja bajo condiciones inductivas. También hay evidencia de la existencia de otras sustancias y procesos inhibidores que participan en el control de la floración en condiciones no inductivas. Sin embargo ante la incapacidad de aislar tal sustancia se ha cuestionado el concepto de florigén, y sugerido que la inducción fotoperiódica causa una desviación de nutrientes en la planta que conduce a la iniciación floral. Si bien se ha comprobado que durante la inducción existe un cambio en los patrones de transporte de asimilados, no está aún claro si es causa o consecuencia de la inducción.

Los diferentes cambios en el meristemo quizá son ocasionados por estímulos distintos y en momentos diferentes. Aunque aún deben identificarse los estímulos, está

claro que algunos o todos se forman en las hojas en respuesta al fotoperíodo y a otros factores ambientales (Salisbury y Ross, 1992).

4. Adaptación al ambiente

La floración es un evento particularmente importante en el ciclo de un cultivo por ser especialmente vulnerable a los estrés ambientales (Roberts *et al.*, 1997). Para la obtención de altos rendimientos, es necesario una correcta ubicación de la floración, tal que una alta proporción de la materia seca sea derivada a los granos (Hay y Kirby, 1991).

El primer paso hacia la maximización del rendimiento a través del manejo agronómico o mejoramiento genético es asegurar que la fenología del cultivo esté correctamente ajustada a los recursos y restricciones del ambiente de producción (Summerfield *et al.*, 1997). El ambiente de producción lo determinan diferentes niveles de factores ambientales como tipo de suelo, régimen fotoperiódico, térmico, hídrico, etc., que afectan o modelan el comportamiento fenológico del cultivo. La adecuación de cualquier cultivar a un ambiente en particular depende crucialmente de su ciclo a floración (Davidson y Christian, 1984 citado por Manupeeran *et al.*, 1992). Según Crofts *et al.* (1984), la emergencia de espigas es la característica más importante de observar como indicador de floración. En relación con el daño por heladas, afirma que es el factor más importante que determina adaptabilidad de un cultivar para cierta región. Esto significa para cereales de invierno, que la floración debe ser lo suficientemente temprana como para permitir altos rendimientos en grano antes que comience la escasez de agua por las altas temperaturas de la primavera tardía, y lo suficientemente tarde como para evitar daños por heladas (Manupeeran *et al.*, 1992).

Hadchristodoulou (1987) observó que independientemente del ambiente o grupo de variedades analizadas, la fecha de espigazón para los mejores rendimientos estuvo dentro de un rango fijo, tanto para trigo como cebada, aunque diferente entre las dos especies. El autor propone que el primer criterio de selección debería ser el rango de espigazón óptimo para determinada región. Dentro de este rango, la selección debería apuntar a la estabilidad en la espigazón, debido a que es necesario

encontrar para cada característica, un valor óptimo de estabilidad necesario para obtener consistencia en los altos rendimientos (Hadchristodoulou, 1987). El estudio y mejoramiento en base a la adaptación, resultará en cultivares de mejores rendimientos y menos sensibles a los cambios en las condiciones ambientales, constituyendo un seguro de producción.

La sensibilidad al fotoperíodo y el hábito invernal son caracteres fenológicos que pueden extender el crecimiento vegetativo de los trigos sembrados temprano. Por otro lado, diferenciar la existencia de sensibilidad fotoperiódica y de vernalización entre líneas sería posible utilizando dos fechas de siembra, una en otoño y la otra en primavera, para un mismo ambiente (Crofts *et al.*, 1984). Según estos investigadores, el fotoperíodo es un parámetro más consistente que la temperatura, por lo tanto su sensibilidad sería más confiable que el hábito invernal como medio para asegurar una fecha de espigazón apropiada en siembras tempranas.

La cebada es el cereal cultivado en mayor diversidad de ambientes que cualquier otro cultivo (Ellis *et al.*, 1989). La comprensión de los efectos de los factores ambientales sobre el desarrollo vegetal durante la fase vegetativa y reproductiva temprana de la cebada, pueden proveer una visión de la determinación del rendimiento potencial (Kernich *et al.*, 1995). En el proceso, las interacciones genotipo x ambiente (GxE) constituyen efectos adversos en la identificación de la adaptación y dificultan identificar aquellas características de adaptación que contribuyen a la consistencia en los rendimientos de cebada, bajo condiciones ambientales variables. Las líneas o cultivares se diferencian en su estabilidad en la fecha de espigazón. La cebada se considera un cultivo más seguro y estable que el trigo (Hadchristodoulou, 1987). La adaptación se puede lograr utilizando diferentes factores para adecuar los cultivos a la estación de crecimiento así como coordinar proporciones diferentes del tiempo del crecimiento vegetativo o reproductivo, y manipulando las relaciones fuente – fosa (Slafer, 1996). El CIMMYT, por ejemplo, ha utilizado la insensibilidad como base para una amplia adaptación de sus líneas de cebada. Por otro lado, la vernalización no provee de un período de crecimiento vegetativo lo suficientemente confiable, debido a que no es un parámetro ambiental tan consistente como el fotoperíodo (Crofts *et al.*, 1984).

A nivel nacional, Ibañez y Castro (1994), realizaron un estudio de la estabilidad de varios cultivares comerciales y líneas experimentales utilizados en el país. Los autores observaron una alta interacción cultivar x ambiente, dentro de la cual diferenciaron grupos de cultivares de diferente adaptabilidad. Si bien no lograron explicar la interacción mencionada, sí determinaron la habilidad adaptativa de diferentes cultivares. Entre estos los cultivares más estables fueron FNC 6-1 y Estanduela Quebracho, los cuales mostraron valores para el regresor b muy cercanos a la unidad, 1.006 y 1.012, respectivamente. Posteriormente, Germán *et al.* (1995), estudiaron el comportamiento del ciclo a emergencia de aristas de varios materiales de cebada frente a siembras en épocas contrastantes, como forma de estudiar adaptabilidad fenológica a las condiciones del país. Sus resultados demuestran que aquellos cultivares que ubican su emergencia de aristas en épocas favorables independientemente de la fecha de siembra, expresan alta respuesta al fotoperíodo, como mecanismo de adaptación.

Estos resultados indican que la adaptación a un ambiente en particular, resulta de una respuesta importante, por parte del cultivar, a los factores ambientales principales que caracterizan tales ambientes. Por lo tanto, la selección en ese sentido conduce a la generación de cultivares no sólo de altos rendimientos, sino también ajustados a las posibilidades del ambiente y con un comportamiento estable dentro del mismo.

B. CONTROL DEL DESARROLLO EN CEBADA

1. Introducción

El conocimiento de la fenología de un cultivo permite identificar los diferentes estados o fases del desarrollo, muchas de las cuales tienen implicancias en el manejo y adaptación de los mismos. Muchos de los insumos agronómicos, principalmente fertilizantes y fitosanitarios, deben ser agregados en momentos específicos durante el desarrollo del cultivo, y el conocimiento acerca de cuando tales momentos ocurrirán constituye una herramienta útil en la planificación agrícola (Appleton y Hagger, 1985 citado por Wright y Hughes, 1987).

Dentro de los factores que determinan los estados de crecimiento, los más importantes son temperatura, fotoperíodo y disponibilidad de agua. Entre estos, los que regulan el desarrollo son la temperatura y el fotoperíodo, de la forma vista anteriormente. Sin embargo, existen efectos menores que pueden moderar o distorsionar la respuesta a los factores ambientales mayores, lo que es importante desde el punto de vista agronómico, tales como el tipo de suelo, niveles de N₂, profundidad de siembra, etc. Los factores mayores presentan una dirección estacional en su comportamiento lo que asegura, a lo largo de los 12 meses, que el valor de cualquier variable vuelve a sus valores iniciales como consecuencia de la existencia de respuesta tanto a la dirección del cambio como al valor absoluto en la longitud del día (Jones y Allen, 1986).

La longitud del día puede afectar el desarrollo vegetal y el número de caracteres agronómicos en relación a un carácter específico de una variedad (Myagmarsuren, 1994). La sensibilidad o respuesta a fotoperíodo, puede expresarse en una característica o muchas, y no sólo sobre el ciclo del cultivo. Una variedad o cultivar puede ser sensible al fotoperíodo para una característica, como espigazón, pero no para otras como las reproductivas. La cebada fue reportada como una especie de día largo por primera vez en 1923 por Gardner y Allard, quienes demostraron el retraso de su floración bajo días cortos (Tew y Rasmusson, 1978).

El ciclo a floración en cereales de invierno puede ser dividido en tres componentes: a) siembra/emergencia a iniciación del ápice (tercer manto), b) iniciación del ápice a número máximo de primordios (nmp) y c) nmp a emergencia de espigas (emergencia de aristas, antesis, en cebada). Cada una de estas fases parece estar influenciada por el fotoperíodo. El fotoperíodo creciente trae consigo un progresivo acortamiento de todo el período de desarrollo, desde la emergencia hasta la espigazón y antesis (Hay y Kirby, 1991). Del mismo modo, Kemich *et al.* (1995), observó que bajos niveles de irradiancia retardan el desarrollo de la cebada, y fotoperíodos crecientes aceleran el desarrollo pre antesis. Los mismos efectos del fotoperíodo fueron observados por Wright y Hughes (1987), Hay y Kirby (1991), entre otros.

Por lo tanto, resulta esencial comprender el mecanismo por el cual parámetros importantes de adaptación, como fotoperíodo y temperatura, controlan el desarrollo fenológico durante el crecimiento vegetativo y reproductivo. De este modo será posible identificar los momentos claves en el crecimiento que permitan el desarrollo de altos rendimientos junto con adaptabilidad y estabilidad en el comportamiento de los cultivares.

2. Control sobre el crecimiento y desarrollo vegetativo

a. Efecto sobre la tasa de emergencia foliar

De los primeros parámetros de crecimiento que son afectados por las variables ambientales fotoperíodo y temperatura, uno es la emergencia foliar, una de las primeras etapas del crecimiento y desarrollo del cultivo. La emergencia de las hojas del tallo principal parece ser una característica fundamental y fácilmente reconocible que documenta el desarrollo de la cebada (Jones y Allen, 1986). El ambiente en la emergencia de plántulas puede ocasionar diferentes patrones de desarrollo que no son medidos sino hasta más tarde en el ciclo, cuando las hojas emergen (Kirby, 1995). Tanto las variedades de primavera como las invernales vernalizadas, no pueden responder al fotoperíodo antes de que la primera hoja emerja, y para entonces al menos 5 a 6 hojas ya se han iniciado (Hay y Kirby, 1991). La emergencia foliar es un

evento importante, ya que existe evidencia considerable de que el tiempo y control de la emergencia de hojas, macollaje e iniciación de espiguillas están conectadas (Jones y Allen, 1986).

Kirby (1995), propone que la tasa de emergencia de hojas depende de la temperatura base y de la respuesta a la temperatura y al fotoperíodo, el cual modifica la respuesta a la temperatura en forma proporcional. Tanto la temperatura como el fotoperíodo son percibidos durante etapas tempranas del desarrollo, determinando la tasa de emergencia de hojas. Cao y Moss (1989b) encontraron que el número de hojas que se desarrollaron en el tallo principal se relacionaron linealmente con los grados día acumulados post - germinación, sugiriendo que la temperatura es el efecto mayor que controla la tasa de aparición de nuevas hojas. Del mismo modo, Kirby *et al.*, (1987, citado por Hay y Kirby, 1991) observaron que la tasa de iniciación foliar es controlada por la temperatura solamente, sin una influencia significativa del fotoperíodo.

De acuerdo con Martin *et al.* (1993), existe un incremento en el período a emergencia de las tres primeras hojas, desde las siembras de mayo a las de junio, pero reportaron un decremento general en el período a emergencia de hojas sucesivas a la tercera con el retraso de la fecha de siembra, en el mismo rango, para el hemisferio sur. Posteriormente, Kirby (1995) observó que la tasa de emergencia de hojas fue superior en aquellas plántulas que emergieron bajo menores temperaturas. La respuesta de la tasa de aparición de hojas se correlaciona con la temperatura en la emergencia del cultivo, y en forma más débil que con la temperatura base. La temperatura media se atribuyó mayor variación que la temperatura mínima media durante la emergencia y estado de plántula. En el mismo trabajo, el autor propone una hipótesis consistente en dos elementos: 1- la existencia de aclimatación a la temperatura en la emergencia de plántulas , y 2- la tasa de emergencia de hojas es afectada por el fotoperíodo aún durante la etapa de plántula.

En el país los estudios sobre el tema son escasos, Hoffman *et al.* (1993) estudiaron el crecimiento inicial de varios genotipos de cebada cervecera, donde documentaron el crecimiento inicial a través del área foliar de las tres primeras hojas. Sus resultados indican que existieron diferencias importantes entre cultivares aunque no fueron relacionadas con el fotoperíodo u otros parámetros ambientales. El trabajo

se limita exclusivamente a encontrar diferencias entre cultivares pero no encuentran razones ulteriores de tales diferencias.

En síntesis, la literatura indica que la emergencia foliar es una etapa importante al determinar el crecimiento posterior. Esta es controlada tanto por fotoperíodo como por temperatura, aunque no es totalmente comprendida la interacción entre estos dos parámetros en el control de la emergencia foliar. Es una etapa que requiere atención ya que es responsable de la velocidad de crecimiento posterior y del inicio del macollaje, ambos importantes atributos de adaptabilidad del cultivo a su ambiente de crecimiento.

b. Efecto sobre la tasa de aparición de hojas

Una vez que tiene lugar la emergencia las primeras hojas, a continuación se define la tasa a la cual aparecen las hojas sucesivas en el tallo. Esta variable determina en parte el número final de hojas, y también participa en el establecimiento de la longitud del período de desarrollo vegetativo, durante el cual se forma la fuente que proveerá de energía para la floración y posterior llenado de grano. Esta variable también, de acuerdo a la literatura, está bajo control ambiental, específicamente fotoperíodo y temperatura.

Según Jones y Allen (1986), la velocidad de aparición de hojas de cebada aparentemente es fija y no es afectada por variaciones en la temperatura. Los autores encontraron que el cambio en la velocidad de aparición de hojas para cualquier fecha de siembra fue dependiente de la fecha de emergencia, lo que puede sugerir la existencia de efectos o respuesta al fotoperíodo. Sin embargo, Cao y Moss (1989a y 1989b), reportaron para varios genotipos de trigo y cebada, incrementos en la tasa de aparición de hojas con temperaturas crecientes, hasta un óptimo, para después declinar con mayores incrementos, y registraron una temperatura óptima, variable con el cultivar. Las hojas de plantas emergidas a menor temperatura son producidas con mayor velocidad que aquellas de plantas emergidas a mayor temperatura (Kirby, 1995). La tasa de aparición de hojas corregida por la temperatura, permanece más o

menos constante desde la emergencia del cultivo hasta la hoja bandera. Esto se observa cuando la tasa se expresa en función del tiempo termal (Kirby, 1995).

Cao y Moss (1989b), demostraron que la tasa de aparición de hojas de genotipos de trigo y cebada, se incrementó con fotoperíodos crecientes. Se encontró, para cebada, que se correlaciona lineal y positivamente con la tasa de cambio del fotoperíodo (Kernich *et al.*, 1995). Kirby y Perry (1987, citados por Shaykewich, 1995), concluyeron que la tasa de cambio del fotoperíodo más que el fotoperíodo en sí mismo, afectaba la tasa de aparición de hojas. Aparentemente, la cebada de primavera tendría una tasa algo mayor, pero una menor temperatura máxima que el trigo de invierno.

Existe consenso en que la tasa de aparición de hojas varía con la fecha de siembra. Aquellas hojas de plantaciones tardías, en general, emergen más rápidamente (Kirby, 1995). De acuerdo con el autor, la tasa de aparición de hojas no es afectada por el ambiente en forma permanente, con excepción de la temperatura durante la etapa de emergencia foliar. La tasa de aparición de hojas es fijada temprano en el ciclo de vida, y las diferencias entre fechas de siembra existen en función de las condiciones ambientales en el momento de emergencia de plántulas.

La tasa de aparición de hojas, y por lo tanto el filocrón², cambia rápida y significativamente en respuesta a un cambio en la longitud del día (Cao y Moss, 1989b). El filocrón en estos cultivos será diferente en diferentes fotoperíodos y debería ser diferente con diferentes fechas de siembra y latitudes. Es posible también, que el filocrón cambie con el fotoperíodo durante el crecimiento y desarrollo del cultivo, aún a diferentes temperaturas (Cao y Moss, 1989b). El filocrón es una medida de la tasa de desarrollo de las hojas de una planta, resulta de la combinación de factores genéticos y ambientales, los cuales interactúan para producir hojas de un modo ordenado y predecible (Frank y Bauer, 1995). Se encuentra relacionado a la temperatura del aire y otros factores como la longitud del día. La utilidad del concepto de filocrón está limitada por el hecho de que el número final de hojas no es independiente del ambiente. Por lo tanto, estados como la espigazón no pueden ser predichos a partir del conocimiento del filocrón solamente (Shaykewich, 1995).

² Filocrón puede definirse como el tiempo cronológico o termal entre la aparición de una hoja y de la hoja siguiente.

Los factores de mayor influencia sobre el filocrón son factores genéticos, temperatura y fotoperíodo. Otros factores secundarios como la disponibilidad de N₂ o suministro de agua, no tienen efectos relevantes (Bouer *et al.* 1984, citado por Cao y Moss 1989a). Tanto para cebada como para trigo el filocrón varía con la fecha de siembra. Entre diferentes fechas de siembra y latitudes, el fotoperíodo y la temperatura son los factores que más varían. Muchos investigadores han sugerido que el filocrón es fijado para una estación de crecimiento por las condiciones ambientales durante la emergencia del cultivo (Cao y Moss, 1989a).

Cao y Moss (1989a), observaron que el filocrón se incrementaba exponencialmente con la temperatura para todos los genotipos de trigo y cebada estudiados. A lo que la temperatura se incrementaba mayor cantidad de energía era necesaria para producir una hoja, y por lo tanto la eficiencia termal disminuía. Esta respuesta puede explicar que el filocrón varíe con la fecha de siembra y la latitud. El de cebada aparentemente es más sensible a la temperatura que el de trigo (Cao y Moss, 1989a).

Por otro lado, también se han reportado efectos del fotoperíodo sobre el filocrón, tanto para trigo como para cebada. Para trigo y cebada el filocrón fue constante durante la vida en una siembra en particular, pero varía con la fecha siembra. Esto se debe a que el filocrón es fijado por la tasa de cambio en la longitud del día en la emergencia del cultivo (Cao y Moss, 1989b). A mayor fotoperíodo, menos hojas se formaron por hora de luz, pero mayor número de hojas se formaron por día en los días más largos. El filocrón se redujo con el incremento en la longitud del día (Cao y Moss, 1989b). Con el alargamiento de los días, menor cantidad de grados día fueron necesarios para formar una hoja. La sensibilidad del filocrón al cambio en la longitud del día fue mayor en cebada que en trigo (Cao y Moss, 1989b).

El filocrón en todos los genotipos disminuye con el incremento de la longitud del día, a una determinada temperatura, o con una disminución en la temperatura, una misma longitud del día (Cao y Moss, 1989c). Como estos cambios tienen efectos opuestos sobre el filocrón, los autores, analizaron los resultados en términos de una razón de estos factores, y propusieron el término *coeficiente fototermal*, donde la temperatura media diaria y el fotoperíodo medio se incrementan o disminuyen juntos.

Encontraron una relación lineal y significativa entre el coeficiente y el filocrón (Cao y Moss, 1989c). De acuerdo con los autores este modelo lineal es válido para una amplia gama de ambientes, tanto controlados como a campo. Los valores diferentes de filocrón observados cuando tanto trigo como cebada son sembrados en diferentes fechas, podrían ser explicados por diferentes coeficientes fototermales, encontrados en tales ambientes. El filocrón en cebada es más sensible que el del trigo a los cambios en el coeficiente fototermal (Cao y Moss, 1989c).

Con respecto a los factores o efectos genéticos sobre el filocrón, se ha reportado que la constitución genética de las variedades primaverales de trigo pueden tener un efecto mayor sobre el filocrón que el ambiente (Frank y Bauer, 1995). En el caso de cebada de primavera, la interacción genotipo x año (GxY) sobre el filocrón no se reportó significativa. El filocrón en estas variedades fue influido en mayor medida por factores genéticos que ambientales. Los cultivares respondieron en forma similar a lo largo de los años. Los factores genéticos tuvieron efecto sobre el filocrón en todos los cultivares y especies evaluados (Frank y Bauer, 1995).

La evidencia nacional sobre el tema es escasa, donde la mayoría de los trabajos en el país estudian diferencias entre cultivares y los componentes morfofisiológicos que los explican. Estos últimos no son fundamentados en base a respuestas a parámetros ambientales que los determinen, lo cual constituye una limitante a la comprensión final de las causas subyacentes del desarrollo fenológico y de sus posibilidades de manipulación.

c. Efecto sobre el número final de hojas

A partir de lo visto anteriormente, tanto la tasa de emergencia de hojas, al inicio del cultivo, como la tasa de aparición de hojas o el filocrón, determinan, junto con el momento de pasaje al estado reproductivo, el número final de hojas del tallo. La variación en el número de hojas, es la característica más importante en el proceso de desarrollo (Jones y Allen, 1986). Según los autores, tanto en cebada de primavera como de invierno el número de hojas del tallo principal está determinado por la longitud

del día al momento de emergencia, y la planta emergente es sensible tanto a la dirección del cambio como a la longitud absoluta del día.

Diferencias en el número final de hojas es posible que sean importantes, como consecuencia de la fecha de siembra, sobre el rendimiento, al afectar el momento de ocurrencia de los diferentes estados de desarrollo, particularmente la antesis, la cual en relación a las condiciones prevalentes, puede ser desplazada hacia mejores o peores condiciones (Jones y Allen, 1986). Si bien los autores encuentran que tanto trigo como cebada varían su número final de hojas con la fecha de siembra, no encontraron una relación lineal significativa con la temperatura media a la emergencia, para variedades de invierno y de primavera. Estos resultados, sugieren que no es la temperatura lo que gobierna el número de hojas. Sin embargo, Cao y Moss (1989a, 1989b), reportaron la existencia de una relación lineal entre número de hojas por tallo y grados día acumulados, tanto en ensayos en condiciones controladas como de campo.

El control de la floración a través del número final de hojas sería posible a través de la manipulación del número final de hojas y, de esta manera, asegurar que el período crítico de supervivencia de espiguillas ocurra en mejores condiciones (Jones y Allen, 1986). La modificación genética en el número de hojas podría ser un medio efectivo de incremento en los rendimientos en siembras tempranas, pero acortaría el período de supervivencia de espiguillas debido a mayores tasas de desarrollo. Esto limita la ventaja potencial de retrasar la fecha de siembra como forma de retrasar la floración. El retraso de la floración por mayor número de hojas en el tallo principal asegura mayor producción de materia seca y en consecuencia mayores rendimientos (Jones y Allen, 1986).

Existe la hipótesis de que períodos de crecimiento mayores resultan en más estructuras y más grandes. Como lo mencionó Sinnot (1960), el tamaño depende tanto en la división celular como en su elongación, procesos que requieren tiempo (Kitchen y Rasmusson, 1983). El número relativo de las diferentes estructuras formadas es claramente influenciado por la demora en el cambio de desarrollo vegetativo a reproductivo (Hay y Kirby, 1991). Existen correlaciones entre caracteres morfológicos y duración del período pre antesis, lo cual indica que cambios en la duración de los períodos de crecimiento serán acompañados por cambios en tales caracteres. Wright y

Hughes (1987) encontraron que la tasa de aparición de hojas y la de iniciación de espiguillas están inversamente relacionadas a la duración de estos procesos. Por lo tanto, el número final de estructuras, vegetativas y reproductivas, resulta de la interacción de sus respectivas tasas de iniciación o formación y el tiempo disponible para tales procesos. Ambas variables son controladas por factores genéticos y diversos factores ambientales como fotoperíodo (Jones y Allen (1986), Hay y Kirby (1991), Frank y Bauer (1995)), temperatura (Jones y Allen (1986), Frank y Bauer (1995)), y otros secundarios como la densidad de siembra (Weightman *et al.*, 1997).

El hecho de que los factores ambientales afecten los patrones de desarrollo de un cultivo se demuestra cuando se modifica la fecha de siembra o cuando se comparan diferentes ambientes de crecimiento del mismo (Slafer, 1996). Los efectos de factores menores sobre la duración del período de emergencia foliar, y por lo tanto en el ciclo, parecen ser diferentes que aquellos efectos de factores mayores al variar la fecha de siembra. En el caso de los primeros, existe un efecto compensatorio tal que, aunque las tasas se reducen, menos hojas se producen, y el efecto sobre el ciclo se atenúa. En los factores mayores, las diferencias en las tasas junto con diferencias en el número de hojas están asociadas con diferencias en el largo del ciclo (Kirby, 1995). Un factor de efecto menor vastamente estudiado es el estrés hídrico. Wright y Hughes (1987), observaron que a cualquier fotoperíodo, la ocurrencia de estrés en los estadios desde macollaje a encañazón enlenteció significativamente el desarrollo, y cuanto más severo el estrés mayor fue el retraso. Los autores señalan que aún un estrés leve sobre la etapa de encañazón es capaz de causar retraso, definiendo esta etapa como la más sensible. Por otro lado, Weightman *et al.* (1997), encontraron que el estrés hídrico no afectó la duración del período de crecimiento de hojas pero redujo su tamaño final. Los factores ambientales influenciaron el tamaño final, aunque su tamaño potencial fuera relacionado con el número final de hojas.

En síntesis, el número final de hojas resulta de la tasa de emergencia y aparición de hojas así como también del momento en que ocurre el pasaje al estado reproductivo, determinado por el ciclo a espigazón. Debido a esto último, el número final de hojas se hace muy dependiente de la fecha de siembra del cultivo. Sin embargo no existe consenso sobre cual o cuales parámetros ambientales gobiernan el

número de hojas. Es posible que sea gobernado tanto por temperatura como por fotoperíodo, aunque por vías diferentes. En el primer caso el control se realiza a través de la tasa de emergencia y aparición foliar y en el segundo por determinación del pasaje del estado vegetativo al reproductivo.

d. Efecto de la fecha de siembra

La fecha de siembra determina el ambiente donde se desarrollará el cultivo. Dentro de éste, los parámetros que más varían son el fotoperíodo y la temperatura, determinando cambios importantes en el patrón de crecimiento y desarrollo fenológico de la planta. Las modificaciones en el desarrollo vegetativo impuestas por un atraso de la fecha de siembra, repercuten significativamente sobre el desarrollo reproductivo posterior y sobre el rendimiento y calidad del cultivo. Todo el período de desarrollo vegetativo se acorta con el atraso en la fecha de siembra, y a la vez, se sincronizan las etapas de antesis y de llenado de grano, dentro y entre plantas.

Si bien la duración de los diferentes períodos de crecimiento son afectados por la fecha de siembra, no necesariamente el número de estructuras formadas debe modificarse, debido a que las tasas de producción de estructuras puede modificarse y compensar estas oscilaciones (Hay y Walker, 1989 citado por Hay y Kirby, 1991). Los rendimientos bajos en siembras tardías han sido atribuidos a floraciones tardías y, consecuentemente, un ambiente menos favorable para el llenado de grano, con altas temperaturas. Por otro lado, una siembra excesivamente temprana con frecuencia resulta en baja producción de biomasa e incrementos importantes en el riesgo de daños por heladas, lo que también contribuye a la reducción del rendimiento. Así se define la 'ventana floral' como aquel período en el cual la floración debe ocurrir, para un sitio determinado, para maximizar el rendimiento en el largo plazo, independientemente del cultivar y de la fecha de siembra (Loss *et al.*, 1990).

A nivel nacional, Ernst *et al.* (1993a) estudiaron los efectos de la fecha de siembra sobre el ciclo de la cebada. Los autores encontraron que al pasar de siembras del 26/6 a siembras del 26/7, todos los cultivares experimentan un acortamiento del ciclo de unos 7 días en promedio. Esta reducción del ciclo a espigazón es explicada

por el acortamiento de la etapa emergencia – número máximo de primordios, y dentro de éste el 50 % de la variación se atribuyó a la etapa emergencia – tercer manto. En este estudio los autores atribuyeron el acortamiento del ciclo a los efectos de la temperatura como principal parámetro, lo cual es coincidente con los resultados encontrados en la literatura.

En resumen, el atraso de la fecha de siembra resulta en un acortamiento progresivo de todas las etapas fenológicas del desarrollo. Este acortamiento ocurre principalmente durante el crecimiento vegetativo sobre las etapas antes mencionadas. Esto significa que el momento de acción de los parámetros responsables de tal acortamiento, fotoperíodo y temperatura, ejercen su control sobre esta etapa, donde resulta claro que la planta se encuentra más receptiva a estos estímulos, y donde expresa mayor sensibilidad a tales parámetros.

3. Relación entre desarrollo vegetativo y desarrollo reproductivo

Cuando un cultivo alcanza su madurez y está pronto para ser cosechado, todas sus espigas están maduras, y dentro de cada espiga, los granos también están maduros. Ellas alcanzan a florecer aproximadamente al mismo tiempo, y los granos maduran simultáneamente. Esto es logrado a través de la *convergencia* del desarrollo, lo que significa que cada órgano sucesivamente iniciado, se desarrolla a una tasa tal que los estados más avanzados del desarrollo ocurren en forma más o menos sincronizada (Hay y Kirby, 1991). Esta convergencia de las plantas implica un acortamiento progresivo del tiempo requerido para cada proceso de desarrollo a medida que el inicio del ciclo de vida de la planta se ve retrasado, un fenómeno denominado efecto “*telescopio*” del desarrollo (Hay y Kirby, 1991). La iniciación del domo apical juega un rol central en el desarrollo general y en particular sobre la convergencia, ya que determina como se divide la estación de crecimiento en procesos vegetativos y procesos reproductivos (Kirby *et al.*, 1985 citado por Hay y Kirby, 1991).

Desde el punto de vista genético, implica que todos los genes de efecto mayor en la planta: hojas, macollos, espiguillas y flores, coordinen su desarrollo en el tiempo y el espacio. De esta manera, procesos tales como iniciación foliar, iniciación floral,

diferenciación floral, aparición de hojas, elongación de tallos, etc., contribuyen a la convergencia del desarrollo a través de una reducción de su duración (Hay y Kirby, 1991). La convergencia y la sincronización en la madurez, son alcanzadas mediante una variación en el número de hojas iniciadas por tallo (bajo el control del fotoperíodo y a veces de la vernalización) y en la duración de la etapa de iniciación de espiguillas (probablemente también bajo control fotoperiódico) (Hay y Kirby, 1991).

Como consecuencia de lo anterior, una serie de siembras de un cultivar de trigo (o cebada) convergen en un período de llenado de grano común, una característica de todas las estaciones en las regiones templadas. Esto indica que el factor ambiental con el cual varían, tiene un patrón de variación regular en cada estación, lo que tiende a dejar afuera a la temperatura como un factor importante en la convergencia, debido a que su variación es considerable (Roberts y Summerfield, 1987, citado por Hay y Kirby, 1991).

Una vez que se determina el desarrollo vegetativo a través de la iniciación y emergencia foliar, a través de la captación de estímulos ambientales, y por la propia madurez de la planta, tiene lugar el inicio de la fase reproductiva. En este pasaje cesa la diferenciación apical en primordios foliares y el ápice pasa a formar primordios florales, pasando por la etapa de doble arruga. La iniciación de espiguillas puede ocurrir tan temprano como con sólo dos hojas emergidas y otras cuatro por hacerlo. Esta superposición de crecimientos, origina una fase crítica de supervivencia de espiguillas. Esta fase está determinada por la emergencia de un número determinado de hojas, lo que puede ser alterado con la fecha de siembra (Jones y Allen, 1986).

La duración de las fases iniciales del desarrollo reproductivo disminuye en forma cuantitativa con el incremento de la longitud del día, lo que significa que el desarrollo de trigos de primavera sembrados tarde será progresivamente acelerado en ambientes donde el largo del día crezca durante la etapa de antesis (Hay y Kirby, 1991). Los autores observaron que macollos tardíos, que emergen con días más largos, responden en un patrón similar al de tallos principales de siembras tardías, que también emergen con días más largos, sugiriendo que cada macollo percibe y responde a la longitud del día independientemente para su iniciación apical (esto es si se mide en días, quizá medido en GD los resultados sean otros). Este proceso de

convergencia determina que los macollos de una misma planta comiencen su fase reproductiva en un mismo momento aproximadamente.

4. Control sobre el crecimiento y desarrollo reproductivo

La iniciación floral determina la duración de la fase vegetativa, el número de hojas y tallos, área foliar y potencial de biomasa, y a término de esta fase, la fuente vegetativa para la determinación del rendimiento. La longitud del día es el primer factor en inducir a las plantas a desarrollar estructuras reproductivas en el ápice (Frank y Bauer, 1995). Según Roberts *et al.* (1997), los dos factores ambientales de mayor importancia en la inducción de la floración, son el fotoperíodo y la temperatura. La tasa de iniciación de espiguillas es determinada por una combinación de temperatura y fotoperíodo (Kirby *et al.*, 1987 citado por Hay y Kirby, 1991). La aparición de la doble arruga será retardada en ambientes poco inductores como los días cortos, que retrasan el desarrollo y también la formación de la doble arruga (Ellis *et al.*, 1989). Sin embargo, Manupeeran *et al.* (1992) observaron que la vernalización y el fotoperíodo no tuvieron efecto sobre el proceso de iniciación floral, pero si afectaron la tasa de desarrollo hacia esta etapa.

a. Fase pre y post inductiva

A comienzos del desarrollo vegetativo, existe una fase inicial pre inductiva, fase juvenil, donde las plantas son insensibles al fotoperíodo. Del mismo modo hay un período inmediatamente antes de la floración en el cual ya se ha determinado la iniciación floral en lo que concierne a la tasa de emisión de flores, llamada fase pos inductiva. La fase sensible al fotoperíodo está ubicada entre las dos anteriores. La duración de la fase insensible, pre inductiva o juvenil, de mayor interés, sería relativamente corta, de unos 8 a 10 días, en el caso de cebada de primavera (Roberts *et al.*, 1997). La fase insensible al fotoperíodo, que concluye con la iniciación floral, es relativamente corta en las variedades de primavera y no es afectada por la vernalización (Roberts *et al.*, 1997). Una vez que la espiga fue iniciada, la cebada se

torna sensible al fotoperíodo y, en consecuencia, la tasa de desarrollo hacia la floración se incrementa con el alargamiento de los días (Roberts, 1988 citado por Roberts *et al.*, 1997). Cuando las fases de iniciación de hojas y de iniciación de espigas son consideradas por separado, se observan diferentes respuestas al fotoperíodo. La segunda es más sensible que la primera. Las sensibilidades de estas fases son muy independientes (Kernich *et al.*, 1995). Fotoperíodos largos inducen antes la iniciación de espigas e incrementan la tasa de formación de espigas inicial, aunque causa menor número total de espiguillas formadas (Myagmarsuren, 1994), lo que en parte explica la caída de rendimientos con el atraso de la fecha de siembra.

La duración del período de siembra a floración establece el potencial fenológico del cultivo, a la vez que determina las condiciones climáticas a las que el cultivo será expuesto durante su crecimiento reproductivo (Lawn *et al.*, 1995). Dentro del ciclo a floración, el componente principal es la duración de la fase vegetativa, donde se manifiestan las mayores diferencias entre cultivares, mientras que las etapas posteriores son menos variables (Manupeeran *et al.*, 1992).

b. Efecto de la temperatura

En el caso de la temperatura, se ha observado que temperaturas bajas (vernalización), aceleran el crecimiento y desarrollo del ápice vegetativo, y permiten al ápice reproductivo completar su desarrollo (Manupeeran *et al.*, 1992). Más adelante en el ciclo, el incremento en la temperatura acelera el desarrollo aumentando su tasa hacia la floración (Goyne y Rule, 1993b).

De acuerdo con lo anterior, Roberts *et al.* (1997), observaron que la temperatura puede afectar el período siembra – floración, acelerar la floración, de tres formas diferentes: por requerimientos de temperaturas frías específicas (vernalización), a través de un rango amplio de temperaturas, donde la tasa de desarrollo hacia la floración se incrementa con el aumento de temperatura, hasta llegar a un óptimo en el cual el desarrollo es óptimo, y por último temperaturas por encima del óptimo, donde la floración no es acelerada sino progresivamente retrasada con el aumento de la temperatura. Una ventaja de los cultivares con requerimientos de vernalización, es que

su fecha de floración es menos afectada por variaciones diarias en la temperatura (Loss *et al.*, 1990).

c. Efecto del fotoperíodo

La respuesta de las plantas al fotoperíodo es importante en la determinación de la longitud del período pre antesis y de los rendimientos potenciales. Con el aumento del fotoperíodo, se ha observado un decremento en la duración de las fases vegetativa y reproductiva temprana de la cebada (Kernich *et al.*, 1995). Como se mencionó en secciones anteriores, el fotoperíodo presenta un valor crítico por debajo del cual, en PDLs, la floración se ve progresivamente retrasada. Aparte del fotoperíodo crítico existe otro punto a partir del cual la floración no se retrasa más, llamado fotoperíodo techo. El incremento en la sensibilidad al fotoperíodo no adelanta la floración, sino que la retrasa bajo cualquier fotoperíodo más corto que el crítico (Roberts *et al.*, 1997). Kernich *et al.* (1995), sugieren además de un efecto del valor absoluto de la longitud del día, un posible efecto de la tasa de cambio del fotoperíodo, sobre el momento de antesis y número final de primordios, en otros cultivos como maíz y soja. Sin embargo, la tasa de cambio del fotoperíodo no afectó la tasa de desarrollo.

Kernich *et al.* (1995), estudiaron la respuesta a fotoperíodo de dos cultivares de cebada, Clipper y Galleon. Se los sometió a varias combinaciones de fotoperíodos y niveles de irradiancia, para separar ambos efectos, ya que a campo se incrementan simultáneamente. La variedad Clipper tiene una nula o muy baja respuesta a la vernalización, y una respuesta moderada al fotoperíodo (Kernich *et al.*, 1995). Los investigadores encontraron que la duración del período siembra – máximo número de primordios por espiga fue mayor para un fotoperíodo de 10 horas contra uno de 18, para ambas variedades. Altos niveles de irradiancia con fotoperíodo largo (18 hs.) reducen la duración del período siembra – máximo número de primordios por espiga en Clipper en 2.6 días. La duración del período pre antesis se reduce con niveles de irradiancia crecientes para un fotoperíodo de 18 horas. Aparentemente los efectos del fotoperíodo, independientemente del nivel de irradiancia, fueron dominantes sobre la duración del período pre antesis para Galleon y Clipper (sensibles a fotoperíodo). Los

cambios en los niveles de irradiancia no fueron tan influyentes como aquellos del fotoperíodo sobre el ciclo pre antesis, para estas variedades sensibles. Esta conclusión fue reportada también por Mohapatra *et al.* (1982), en un estudio similar en trigo, donde la producción de primordios se completó más temprano bajo fotoperíodos largos (18 hs) y relativamente baja irradiancia que bajo fotoperíodos cortos (8 hs) y relativamente alta irradiancia (Kemich *et al.*, 1995).

Tew y Rasmusson (1978) observaron que las diferencias entre cultivares bajo días largos se deberían a madurez relativa solamente, mientras que las respuestas en días cortos reflejarían diferencias tanto en madurez como en sensibilidad al fotoperíodo. Esta diferencia provee de una estimación del grado de sensibilidad al fotoperíodo, independientemente de la madurez relativa del cultivar.

d. Efecto de otros factores

Se han reportado además otros factores que afectan el ciclo a floración como densidad de siembra y fertilización. Goyne y Hare (1993) y Goyne y Rule (1993a), estudiaron estos efectos y encontraron que la aplicación de P reduce significativamente el ciclo a antesis pero se requiere de N₂ para un efecto completo, aún con bajos niveles de P en el suelo (80 Kg/Há). La floración es retrasada por agregados de N y adelantada por el agregado de P. Aparentemente existiría una combinación específica de niveles edáficos de N y P para la ocurrencia sin restricciones de la floración. Esta combinación sería variable con el cultivar.

Por otro lado la densidad de siembra tuvo un efecto significativo en el ciclo a floración, donde 43,0 pl/m² determinaron un ciclo mayor que 83 pl/m² y ésta un ciclo mayor que una densidad de 188 pl/m². El efecto de retraso de las bajas densidades sobre las altas fue de 2.8 días (Goyne y Hare, 1993). Igualmente, las densidades utilizadas en el país (200-220 pl/m²) resultarían en floraciones más adelantadas que las estudiadas en este experimento. Sin embargo, Goyne y Rule (1993a), afirman que el momento de floración de un cultivo de cebada puede ser adelantado hasta 20 días mediante el manejo de la densidad.

5. Precocidad intrínseca

Cuando los requerimientos de vernalización y fotoperíodo son satisfechos, aún existen diferencias sustanciales en el ciclo a floración entre variedades. Este fenómeno ha sido anteriormente descrito como diferencias en el "período vegetativo básico", "tercer factor" o "precocidad intrínseca" (Manupeeran *et al.*, 1992). Es un tercer factor adicional al fotoperíodo y vernalización.

La precocidad intrínseca (PI), es un factor de efecto mayor, influenciando la longitud de la fase vegetativa independientemente de cualquier efecto del fotoperíodo y/o vernalización. Es responsable por cualquier diferencia en el ciclo a emergencia de espigas entre genotipos (Slafer, 1996). No está asociada a las respuestas de fotoperíodo ni de vernalización. Este factor determina diferencias en las tasa de crecimiento del ápice vegetativo de diferentes cultivares. Sin embargo, la PI no sólo se expresa en la fase vegetativa sino que también afecta el período de crecimiento reproductivo, marcando diferencias entre genotipos (Slafer, 1996).

Aparentemente habría genes para la PI responsables de las diferencias entre cultivares en el desarrollo fásico en el trigo, y podrían estar presentes en cualquier combinación con aquellos genes de sensibilidad al fotoperíodo y a la vernalización (Slafer, 1996). De esta manera existirían múltiples combinaciones genéticas, resultantes en una gran variedad de ciclos vegetativos y reproductivos en los diferentes cultivares.

6. Base genética del control de la floración

La fecha de espigazón es una característica muy explotable pero compleja, correlacionada fuertemente con el momento de iniciación floral, y éste último, con la duración del estado juvenil, sensibilidad al fotoperíodo, y la duración del período de crecimiento de espiga y tallo. Las diferencias en espigazón entre trigos de primavera o invernales bajo fotoperíodos largos es genética (Keim *et al.*, 1973). Debido a esto es que el desarrollo de trigos sensibles es retrasado por los días cortos del invierno, y el

de los trigos invernales es demorado por su requerimiento de ser expuestos a largos períodos de bajas temperaturas, como observaron Crofts *et al.* (1984).

El control genético de la floración en trigo y cebada es extremadamente complejo, estando determinado por genes de vernalización, sensibilidad fotoperiódica, y precocidad intrínseca. Este control lo comparten tres grupos de genes de acción conjunta para determinar el momento exacto de floración y en consecuencia la propiedad de un genotipo para florecer bajo ciertas condiciones ambientales. Estos sistemas de genes controlan tanto el crecimiento vegetativo como el reproductivo, y sus respectivas etapas (Laurie *et al.*, 1995).

En el caso de trigo existen al menos cuatro genes para vernalización y dos de efecto mayor que gobiernan la sensibilidad al fotoperíodo. Estos genes de efecto mayor, incorporados en diferentes combinaciones en una base genética común, permiten determinar el patrón de desarrollo más apropiado para un determinado ambiente (Crofts *et al.*, 1984).

Parece razonable asumir que los genes que controlan los procesos de crecimiento, afecten más de un período de crecimiento debido a la existencia de correlaciones genéticas. Por lo tanto realizar selección por la duración de un período de crecimiento, afectará la duración de otros. Sin embargo, las relaciones entre estas duraciones de los períodos no es absoluta (Kitchen y Rasmusson, 1983). Por otro lado, se ha reportado para maíz y sorgo, que tanto el fotoperíodo como la temperatura operan a través del mismo loci que el control de la madurez (Quinby, 1967). Investigadores suecos en cebada de primavera han indicado una situación similar (Gustafsson y Dormling, 1972, citados por Gallaher *et al.*, 1987).

El estudio de la respuesta a fotoperíodo y vernalización a través de la utilización de cruzamientos ha permitido conocer los genes que controlan estos caracteres y sus relaciones (dominancia y epistasis) en el control de la floración. Ultimamente, el uso de RFLPs en cebada ha permitido localizar con precisión los genes que controlan la floración (Laurie *et al.*, 1995). Existe importante consenso sobre la existencia de estos tres sistemas genéticos para el control de la floración, y de todo el crecimiento y desarrollo de la cebada. Estos sistemas también se han estudiado en trigo, con similares resultados, extrapolables al cultivo de cebada.

a. Herencia de la respuesta a fotoperíodo

En el año 1966, Pugsley cruzó la variedad de trigo primaveral Thatcher con la invernal Triple Dirk, y estudió la respuesta a fotoperíodo de la descendencia. Sus resultados son consistentes con su hipótesis de la existencia de un gen de efecto mayor y otro gen de efecto modificante o menor. Relativamente pocos genes de efecto mayor condicionan la sensibilidad de los trigos de primavera a los cambios en el fotoperíodo. La sensibilidad según Pugsley sería determinada por genes recesivos, tanto el de efecto mayor como el de efecto menor. El investigador concluyó que la insensibilidad es dominante sobre la sensibilidad, pero con diferencias entre alelos en su efecto inhibitorio sobre la respuesta al fotoperíodo.

Posteriormente Keim *et al.* (1973), en estudios similares encontraron que la respuesta al fotoperíodo en el trigo era gobernada por relativamente pocos genes de efecto mayor dominantes para precocidad. A partir de los datos de F1, se encontró que existe una fuerte dominancia de la característica precocidad, es decir no-sensibilidad. Observaron que plantas con ciclos superiores a 130 días representaron aproximadamente 1/16 de la población, y en consecuencia se sugirió la existencia de un sistema de dos genes. La hipótesis inicial de los autores de una segregación de dos genes con una proporción esperada de 9:3:3:1, fue modificada a una proporción esperada de 12:3:1 bajo la suposición de la existencia de epistasis dominante para insensibilidad (precocidad, madurez, espigazón temprana), dando espigazones tempranas. En este sistema los genes denominados *Ppd1* y *Ppd2* estarían localizados en dos loci diferentes y casi completamente dominantes sobre los alelos *ppd1* y *ppd2* respectivamente. Estas suposiciones fueron confirmadas, con lo que se constató la existencia de un sistema de dos genes, el cual expresó epistasis dominante para precocidad, segregando en una proporción 12 tempranos: 3 tardíos: 1 muy tardío.

Barham y Rasmusson (1981), estudiaron varios cruzamientos de variedades de cebada sensibles e insensibles al fotoperíodo, y observaron un tipo de herencia cuantitativa. Reportaron la existencia de efectos aditivos, epistáticos y aditivo – epistáticos, variables con los materiales cruzados. Los autores observaron que el tipo de acción génica de los diferentes cruzamientos ensayados fue diferente y existe la

posibilidad de que estos genes difieran en su modo de acción en el control de la respuesta a fotoperíodo. Posiblemente, los mecanismos que determinan el pasaje de estado vegetativo a reproductivo operan de manera diferente entre los diferentes genotipos ensayados, demostrando una variabilidad importante entre genotipos.

En estudios sobre diferentes líneas derivadas de la variedad de trigo Triple Dirk, Crofts *et al.* (1984), observaron que tanto fechas de siembra tempranas como tardías mostraron las diferencias entre líneas, atribuibles a sensibilidad diferencial al fotoperíodo y vernalización. En las siembras a mediados de año las líneas casi no mostraron diferencias en su fecha de espigazón. En todos los casos las variedades insensibles a ambos factores fueron las más precoces, mientras que en las siembras tempranas las sensibles al fotoperíodo espigaron más tarde que las invernales. La situación inversa se registró en las siembras tardías. Los resultados sugieren que la sensibilidad al fotoperíodo es capaz de extender el período vegetativo del trigo sembrado temprano en abril (hemisferio sur), y la vernalización capaz de prevenir la espigazón precoz, esta última sería sólo necesaria para siembras tempranas. Si las diferencias son debidas a la temperatura, el período de siembra a espigazón, medido en grados día deberían ser similares.

Por otro lado, Gallaher *et al.* (1987) probaron un modelo de tres loci asumiendo la existencia de epistasis recesiva y doble dominante. Las proporciones esperadas eran 16:45:3 para muy temprano, intermedio y tardíos respectivamente. Los datos de varios ensayos apoyaron esta hipótesis de tres loci explicando la mayoría de la variabilidad fenotípica observada en la población. Sin embargo, en varias ocasiones las proporciones esperadas y observadas no coincidieron. Según los autores existen varias razones posibles que puedan explicarlo: la existencia de otros factores de retraso que enmascaren los patrones de segregación de los loci A y B, o la existencia de más loci pero en forma indetectable. No descartaron otras razones de tipo agronómico como una emergencia desuniforme causada por efectos ambientales, o la existencia de variabilidad genética en los stocks de líneas parentales. Igualmente, el modelo de tres loci provee una explicación razonable para los datos dados, y "es la hipótesis unificadora más probable" (Gallaher *et al.*, 1987). Se han reportado interacciones epistáticas en trigo (Kliami y Qualset, 1973). En su trabajo, Gallaher *et al.*

(1987), indicaron que los loci A y B no se expresaban en la presencia de otro alelo dominante C. Los loci que confieren insensibilidad al fotoperíodo interactúan unos con otros y con los loci que confieren retraso en el ciclo, mediante epistasis recesiva (Gallaher *et al.*, 1991). Por otro lado, Gallaher *et al.* (1987), reportaron, en cebada de primavera, la existencia de cuatro genes recesivos y tres dominantes en siete loci diferentes que confieren espigazón temprana con respecto a sus alelos dominantes y recesivos respectivamente. La expresión de estos genes es influenciada tanto por el fotoperíodo como por la temperatura.

Ultimamente, a través de técnicas de mapeo genético como los RFLPs, Laurie *et al.* (1995), identificaron dos genes de efecto mayor en cebada que condicionan la respuesta al fotoperíodo, pero de formas de acción contrastantes. Uno de los loci designado *Ppd-H1*, responde a días largos de 16 horas, y se encuentra en el brazo corto del cromosoma 2(2H). Este locus tuvo un efecto significativo en el momento de floración y otras características de importancia agronómica, tanto en siembras de primavera como de otoño (Laurie *et al.*, 1995). Otro locus designado *Ppd-H2*, tuvo un efecto significativo sólo bajo días cortos (10 hs) y se ubica en el brazo largo del cromosoma 5(1H). No se encontró evidencia de interacción epistática entre *Ppd-H2* y *Ppd-H1* en los ensayos de campo (Laurie *et al.*, 1995). Los genes de respuesta a fotoperíodo tuvieron un papel importante en el control del momento de la floración, y tienen importantes roles en la adaptabilidad del cultivo.

En el mismo trabajo, los autores observaron que el alelo para floración tardía, *Ppd-H2*, concentra el crecimiento en biomasa vegetativa durante el otoño, invierno y primavera temprana, mientras que el alelo para floración temprana, *Ppd-H1*, permite la floración sin necesitar de tanto crecimiento vegetativo (Laurie *et al.*, 1995). En una cebada de primavera el alelo *Ppd-H2* sería innecesario y al alelo de floración tardía *Ppd-H1* permitiría a las plantas producir suficiente biomasa para lograr altos rendimientos.

Tanto en trigo como en cebada, además de acelerar la floración, el gen *Ppd-H1* o *Ppd1*, ejerce un efecto pleiotrópico sobre varios caracteres mediante el acortamiento del ciclo de vida (Worland, 1995). Este gen tiende a reducir el macollaje restringiendo el tiempo disponible para tal proceso. También la acción de este gen resulta en una

reducción directa de la altura de planta y una reducción promedio de dos espiguillas por espiga (en trigo). Por otro lado las variedades de trigo con el gen *Ppd1* presentan un incremento significativo en la fertilidad de sus espigas, que compensa la caída en el número de espiguillas. Los resultados en trigo confirman que los efectos del gen *Ppd2* de acelerar el ciclo a espigazón son menores que los del gen *Ppd1*, y además confirman que el gen promueve reducciones más moderadas en el número de espiguillas e incrementos en la fertilidad. La reducción de la fase de crecimiento de espiga y tallo, son factores mayores que contribuyen a la intensidad de competencia y supervivencia de macollos y espiguillas. Estos resultados son coincidentes con las observaciones hechas por Laurie *et al.* (1995).

Por último, Franckowiak y Gallaher (1997), describieron una serie de locus que gobiernan en cebada la sensibilidad a fotoperíodo. Entre estos, el de mayor importancia es el *Eam1*, equivalente al *Ppd-H1* (Laurie, *et al.*, 1995). De acuerdo con los autores, este gen provee una fuerte sensibilidad al fotoperíodo, es dominante y se ubica en el cromosoma 2HS. Este locus es homeólogo a los *Ppd 1*, *Ppd2* del trigo, que también controlan la respuesta al fotoperíodo, y ocurre naturalmente en varios cultivares de cebada, entre ellos en Prior, antecesor de Clipper y varios materiales utilizados en programas regionales y de genotipos utilizados en el hemisferio sur. Otros locus descritos por los autores son el *eam7*, *eam8*, *eam9* y *eam10*, todos son recesivos y confieren insensibilidad al fotoperíodo. Los autores señalan la equivalencia del locus *eam7* con varias nomenclaturas anteriores como *ea7*, del locus *eam8* con *eak*, del locus *eam9* con *eac* y del locus *eam10* con *easp*. Estos locus son tratados más adelante. Los autores no mencionan equivalencias con el locus *Ppd-H2* o *Ppd2*.

La investigación dedicada a arrojar luz sobre la conformación y funcionamiento de los genes y sistemas de genes que controlan el desarrollo en respuesta al fotoperíodo y a la temperatura, se ve sensiblemente complicada por la existencia de múltiples interacciones entre genotipo, ambiente, vernalización y sensibilidad al fotoperíodo, que enmascaran los resultados y dificultan determinar la composición genética de las variedades (Yasuda, 1981, citado por Hockett y Nilan, 1985).

b. Herencia de la respuesta a la vernalización

Un aspecto importante de los requerimientos de vernalización es que previenen el desarrollo temprano, hasta que las temperaturas se elevan en la primavera y disminuye el riesgo de daño por heladas. Los genes de vernalización confieren sensibilidad a las bajas temperaturas invernales. Las variedades invernales de trigo y cebada pueden ser fácilmente diferenciables observando su respuesta a siembras tardías de fines de setiembre y octubre, donde no satisfacen sus requerimientos de vernalización y por lo tanto su espigazón es muy tardía o incluso pueden no llegar a espigar. Estos genotipos se pueden subdividir en dos grupos a partir de su ciclo vegetativo de crecimiento, en función del grado de satisfacción de su vernalización, determinado por su complemento de genes para vernalización u otros genes adicionales de sensibilidad al fotoperíodo y precocidad intrínseca (Crofts *et al.*, 1984).

Pugsley en 1983 demostró para trigo que la respuesta a la vernalización es condicionada por cuatro genes *Vrn*. Observó que los trigos verdaderamente primaverales poseen el gen de efecto mayor *Vrn1*, el cual carece totalmente de respuesta al frío. Este gen se encuentra en el cromosoma 5A, del trigo, y es epistático a otros genes inhibidores. Los genes que confieren comportamiento intermedio o facultativo al frío son los *vrn2*, *vrn3* o *vrn4*. Estos genes confieren cierta respuesta a temperaturas bajas de la vernalización. Los trigos invernales poseen los genes recesivos *vrn1*, *vrn2*, *vrn3* y *vrn4*. Debido a la existencia de un amplio rango de temperaturas bajas vernalizantes, es posible que existan múltiples alelos para estos cuatro loci, afectando los requerimientos de vernalización (Pugsley, 1983).

Las variedades semi invernales manifiestan respuestas menores a la vernalización, debido a que no poseen el gen, pero poseen un o más genes *vrn*, que inhiben la respuesta a la vernalización pero en menor magnitud. Los genotipos insensibles es posible que posean el gen *Vrn1* y otros genes *Vrn* (Crofts *et al.*, 1984). Este amplio rango de respuestas a la vernalización dado por las diferencias en la carga genética de los genotipos, en combinación con genes de respuesta a fotoperíodo y precocidad intrínseca, permitirían la creación de líneas isogénicas, permitiendo el cultivo en una vasta variedad de ambientes (Crofts *et al.*, 1984). En cebada, Hockett y

Nilan (1985), encontraron que tres genes determinan el hábito primaveral (*Sh*). El hábito invernal puede expresarse sólo cuando el genotipo es *Sh/Sh*, *sh2/sh2*, *sh3/sh3*, cualquier otra combinación de estos tres genes determinaría hábitos primaverales.

Cabe mencionar aquí la observación hecha por Laurie *et al.* (1995), de que *Vrn1* y *Sh2* son genes equivalentes (alelos homeólogos) derivados de un ancestro común. Esto pone de manifiesto la existencia de cierto paralelismo entre los sistemas de genes que controlan el desarrollo en trigo, cebada y otras especies. Demuestra que a lo largo de la evolución, los sistemas de genes mayores o de efectos relevantes como los tratados en este trabajo, se han mantenido en las plantas. Tanto para trigo como para cebada, los tres sistemas de genes que controlan el desarrollo son equivalentes, si bien la disposición en el genoma y la variabilidad alélica pueden ser diferentes.

c. Herencia de la precocidad intrínseca

Los genes de precocidad intrínseca, modifican los ciclos a floración independientemente del estímulo ambiental (Worland, 1995). Pueden ser usados para modificar el ciclo a floración en variedades donde el estímulo ambiental tiene un rol preponderante en la determinación del momento de floración, determinando de esta manera mayor grado de independencia de las condiciones ambientales. Se ha observado variación en el ciclo a espigazón entre genotipos que no responden ni a fotoperíodo ni a vernalización. Tal variación podría ser interpretada como evidencia de diferencias inherentes al período vegetativo básico, a un requerimiento de crecimiento mínimo, o período pre inductivo (Boyd *et al.*, 1991).

Según Keim *et al.* (1973), la precocidad intrínseca es gobernada por varios genes, enmascarando efectos de otros genes en determinadas condiciones. Estos genes se han denominado *Ea*, e influyen fuertemente la duración del crecimiento (Gallaher *et al.*, 1987). Particularmente, el autor observó un gen el *Eak* (homocigoto recesivo), este confiere insensibilidad fotoperiódica y precocidad extrema bajo días cortos, pero el alelo dominante *Eak*, determina sensibilidad al fotoperíodo y altera el ciclo a floración en función de la temperatura.

Se han detectado varios genes *Ea* situados en varios cromosomas. Gallaher *et al.* (1991), reportaron la existencia de los genes *Eac*, *Eak* y *Ea7*, cuyos homocigotos recesivos confieren precocidad extrema en días cortos y relativa insensibilidad al fotoperíodo. También reportaron los genes *Easp*, con diferente grado de precocidad e insensibilidad. La insensibilidad se expresa cuando para los cuatro loci (*Eak*, *Ea7*, *Eac* y *Easp*) se encuentran los cuatro alelos recesivos. La mayoría de las cebadas primaverales tienen alguno de estos alelos dominantes para alguno de los cuatro loci, lo que permite la expresión de algún locus *Ea*, que pueda conferir algún grado de sensibilidad y relativo retraso de la espigazón bajo días cortos (Gallaher y Soliman, 1988 citado por Gallaher *et al.*, 1991). La utilización de genotipos portadores de estos genes *Ea* (*Eak*, *Ea7*, *Eac*, *Easp*, entre otros), no ha contribuido a mayor adaptabilidad de los cultivares (Gallaher *et al.*, 1987). Como se mencionó anteriormente, estos locus son los mismos que los responsables de la sensibilidad al fotoperíodo, como lo describieron Franckowiak y Gallaher (1997). En su trabajo los autores unifican la nomenclatura sobre estos locus y establecen las equivalencias antes mencionadas.

Finalmente, en el caso de trigo, los genes de más importantes en determinar el momento de floración son los genes de vernalización *Vrn1*, *Vrn2* y *Vrn3*, de fotoperíodo *Ppd1* y *Ppd2*, y los de precocidad que se sabe que están localizados en varios cromosomas. El control genético de la floración es extremadamente complejo, ofreciendo un vasto campo de manipulación (Worland, 1995).

Existe una respuesta correlacionada antes y después de la iniciación floral, sugiriendo un mecanismo común, independiente en cada fase, reduciendo la duración y el número de hojas antes de la iniciación floral y reduciendo la duración, a través de un incremento en la tasa de elongación del tallo y de aparición de hojas, después de la iniciación (Boyd, 1996). Estas respuestas correlacionadas evidencian el efecto que los genes de respuesta a fotoperíodo y vernalización, tienen sobre otros caracteres de importancia agronómica. Estos pueden ser controlados indirectamente a través de controlar la duración de los procesos. Tales caracteres son por ejemplo la longitud del tallo, densidad de espigas, número de granos por espiga y peso del tallo, lo cuales son mayormente afectados por los genes responsables del hábito de crecimiento (Yasuda, 1991).

III. MATERIALES Y METODOS

El trabajo experimental consistió en la caracterización de la respuesta a fotoperíodo de varios materiales, comerciales y experimentales, provenientes del programa de mejoramiento de INIA La Estanzuela, Colección Nacional de Cebada e introducciones. Los experimentos se llevaron a cabo durante los años 1992, 1994, 1997 y 1998, en la Estación Experimental Alberto Boerger del INIA La Estanzuela.

A. CARACTERISTICAS GENERALES

1. Cultivares y líneas experimentales utilizados

Se caracterizaron un total de 134 materiales de diversos orígenes (Tabla 3.1), incluyendo algunos cultivares de trigo y cebada como testigos de respuesta conocida.

Tabla 3.1. Materiales evaluados y su origen.

No.	Cultivar	Origen	No.	Cultivar	Origen	No.	Cultivar	Origen
1	23rdIBON 6563	ICARDA/CIMMYT	48	CLE 187	ICARDA/ CIMMYT	97	MN-656	Brasil
2	23rdIBON 6580	ICARDA/CIMMYT	49	CLE 191	Uruguay	98	MN-693	Brasil
3	23rdIBON 6597	ICARDA/CIMMYT	50	CLE 192	Uruguay	99	MN-697	Brasil
4	23rdIBON 6647	ICARDA/ CIMMYT	51	CLI 3*	EEUU	100	Moondyne	Australia
5	2ndIntFacBON 6415	ICARDA/ CIMMYT	52	Clipper*	Australia	101	Morex	EEUU
6	2ndIntFacBON 6555	ICARDA/ CIMMYT	53	Cree	EEUU	102	NE 004*	Europa
7	58 Western Australia	Australia	56	Defra*	Europa	103	Natasha	Europa
8	Alexis	Europa	57	DEFRA/C.CAPA	Uruguay	104	ND11055	EEUU
9	Ana*	Argentina	58	Dickson	Canadá	105	ND13300	EEUU
10	Andes 39-85	Chile	60	Excel	EEUU	108	Norteña Cangue	Uruguay
11	Andes 48-85	Chile	61	F5 92 9425	Uruguay	112	PD 71-444	s/d
12	Andes 58-85	Chile	62	F5 93 3687	Uruguay	113	Perun	Europa
13	Andes 73-85	Chile	63	F5 93 3731	Uruguay	114	PFC 81136	Brasil
14	Aphrodite	Europa	64	F5 94 1174	Uruguay	115	PFC 81186	Brasil
15	Argyle	Canadá	65	F5 94 1181	Uruguay	116	PFC 86101	Brasil
16	Atlas	EEUU	66	F5 94 1183	Uruguay	117	PFC 86140	Brasil
17	B Caupin	Argentina	67	F5 94 1185	Uruguay	118	PFC 9205	Brasil
18	Ballerina	Europa	68	F5 94 1203	Uruguay	119	PFC 9212	Brasil
19	Beka	Europa	69	F5 94 1256	Uruguay	120	PFC 9215	Brasil
20	Bonanza	Canadá	70	F5 94 2081	Uruguay	121	Prior	Australia

No.	Cultivar	Origen	No.	Cultivar	Origen	No.	Cultivar	Origen
21	Bonita	Argentina	71	F592-8809	Uruguay	122	E Quebracho	Australia
22	Bord. 801	Argentina	72	F592-8810	Uruguay	123	Quilmes Palomar	Argentina
23	Bord. 806	Argentina	73	Femina	Europa	124	Quilmes Sur	Argentina
24	Bowman	EEUU	74	FNC 1*	Uruguay	125	Raisa	Europa
25	Cebada Capa 6193	Argentina	75	FNC 6-1	Uruguay	126	Robust	EEUU
26	Cheri	Europa	761	FNC 6-1/C.CAPA22	Uruguay	127	Royal	EEUU
27	CI 5064 ¹	EEUU	762	FNC 6-1/C.CAPA24	Uruguay	128	Sebeco 8858	Europa
28	CI 5195	Japón	763	FNC 6-1/C.CAPA25	Uruguay	129	Seijou 17	Japón
29	CI 6682	s/d	764	FNC 6-1/C.CAPA26	Uruguay	130	Stander	EEUU
30	CI 7452	s/d	77	FNC 1 22	Argentina	131	Stirling*	Australia
31	CI 8044 ¹	Japón	78	Forrest	EEUU	132	Toscur*	Europa
33	CLE 164	Uruguay	79	Harrington	Canadá	133	Vaughn	EEUU
34	CLE 169	Uruguay	80	Hermine	Europa	134	WDEF 94-17	Uruguay
35	CLE 170	Australia	81	Ilka	Europa	135	WDEF 94-6	Uruguay
36	CLE 173	Uruguay	82	LEC 2034	Uruguay	136	Windich	Australia
37	CLE 174	Uruguay	83	M 79	EEUU	137	Yercil 147	Turquia
38	CLE 175	Uruguay	87	Magda	Europa	138	ZDM 8307	Japón
39	CLE 176	Uruguay	88	Magnif 102	Argentina	155	E Acacia*	Australia
40	CLE 177	Uruguay	89	Magnif 128	Argentina	155	NE 934*	Canadá
41	CLE 178	Uruguay	90	Magnif 131	Argentina	Trigos		
42	CLE 180	Uruguay	91	Magnif 13806	Argentina	139	Buck Charrua ¹	Argentina
43	CLE 182	Uruguay	92	Magnif 151	Argentina	141	E Federal ¹	Uruguay
44	CLE 183	Uruguay	93	Maltine	Europa	143	INIA Boyero ²	Uruguay
45	CLE 184	Uruguay	94	Minn M59	EEUU	144	INIA Mirlo ²	Uruguay
46	CLE 185	Uruguay	95	MN 599*	Brasil	145	K Impacto ¹	Argentina
47	CLE 186	ICARDA/CIMMYT	96	MN 607	Brasil	153	Marcos Juarez ²	Argentina

¹testigo sensible, ²testigo insensible, *materiales utilizados en 1992.

2. Diseño experimental

El diseño experimental utilizado fue de bloques completos al azar, con cultivares y repeticiones variables según el año (Tabla 3.2). Se sembró en tres épocas, para el año 1992 y en dos en 1994, 1997 y 1998 (Tabla 3.2). Las unidades experimentales consistieron en parcelas de 0,4 m², de dos surcos de 1 m de longitud, distanciados 0,2 m. Las parcelas se distanciaron en 0,4m, y se utilizaron además parcelas de borde. El campo experimental en todos los casos fueron chacras provenientes de verdeos de avena antecidos por praderas convencionales.

Tabla 3.2. Número de cultivares, repeticiones y épocas de siembra para los años ensayados.

Año	Cultivares	Repeticiones	Epoca 1	Epoca 2	Epoca 3
1992	11	2	22/5	10/7	20/8
1994	68	2	27/5	---	29/8
1997	98	3	14/5	---	12/8
1998	55	3	14/5	---	19/8

3. Determinaciones

En el año 1992 se determinaron las fechas de tres estados fenológicos: primer nudo visible (PNV), espigazón y madurez fisiológica según la metodología propuesta por Tew y Rasmusson (1978). En el primer caso, se recorrieron las parcelas con una frecuencia de 3 veces por semana, se muestrearon 10 macollos al azar, sobre los cuales se registró el número de macollos con PNV. Se tomó como fecha de aparición del PNV cuando el 50% de los macollos hubieran alcanzado tal estado. Similar metodología se aplicó para el registro de la fecha de espigazón, tomando como criterio espigas recién aparecidas. Por último, se determinó madurez fisiológica cuando el 50% de los macollos muestreados presentaban un cambio de color en el pedúnculo y en la espiga a amarillo.

En los años siguientes, 1994, 1997 y 1998, se determinaron fechas de emergencia y de aparición de aristas (estimador de antesis), siguiendo los mismos criterios operativos que para el año 1992. Se consideraron aristas aparecidas cuando éstas presentaban una emergencia de entre 1 y 3 cm desde la hoja bandera.

Se determinaron para las diferentes fases de desarrollo, ciclos en días y en grados día (Tabla 3.3), con base 0° C, y diferencias entre épocas contrastantes (Ep 1 vs. Ep 3). En el caso del año 1992 los ciclos se determinaron desde siembra y en los restantes desde emergencia, a los diferentes estados fenológicos. El tiempo térmico, medido en grados-día (GD), se determinó de acuerdo a la siguiente ecuación:

$GD = \sum (T_i - T_b)$, donde T_i = temperatura media diaria y T_b = temperatura base (0 °C), para cada día del ciclo.

Tabla 3.3. Variables determinadas y cálculos posteriores.

Año	Variables	Significado
1992	CIPNV	Ciclo siembra – PNV, en días
	CIAESP	Ciclo siembra – espigazón en días
	CIAMAD	Ciclo siembra - madurez en días
	CIESP	Ciclo de la espigazón (CIAESP - CIPNV)
	CIMAD	Ciclo de la madurez (CIAMAD - CIAESP)
	GDPNV	Idem CIPNV en grados-día (GD)
	GDAESP	Idem CIAESP en grados-día
	GDMAD	Idem CIAMAD en grados-día
	GDESP	Idem CIESP en grados-día
	GDMAD	Idem CIMAD en grados-día
1994 – 1998	CIC 1	Ciclo emerg. – aparición de aristas, en días,
	CIC 3	época temprana y tardía respectivamente
	CGD 1	Ciclo emerg. – aparición de aristas, grados-día,
	CGD 3	en época temprana y tardía respectivamente
	DIFCIC	Dif. entre ciclos de épocas contrastantes, días
	DIFCGD	Dif. entre ciclos de épocas contrastantes, GD

Por último se determinó la heredabilidad de la respuesta a fotoperíodo en sentido amplio, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\text{Varianza genotípica} = \frac{\delta \text{CULT}}{\text{Varianza fenotípica}}$$

$$\text{Varianza fenotípica} = \delta \text{AÑO} + \delta \text{AÑO} * \text{CULT}$$

4. Estimación de la respuesta a fotoperíodo

La diferencia en tiempo térmico y en días, entre duración de diferentes etapas fenológicas en épocas contrastantes, se considera como indicador de la sensibilidad o respuesta al fotoperíodo. Aquellos cultivares con mayor grado de sensibilidad al fotoperíodo expresarán mayor diferencia en su tiempo térmico, entre ciclos de épocas contrastantes. Al responder al fotoperíodo, en épocas de siembra tardías, un cultivar sensible acorta su ciclo y se maximiza la diferencia de ciclos con las épocas tempranas.

5. Conducción de los experimentos

Los años 1997 y 1998 tuvieron control de enfermedades, mediante la aplicación de fungicidas para el control de royas y manchas foliares. No se realizó control de enfermedades en los años 1992 y 1994. En todos los casos se controlaron malezas con herbicidas para hoja ancha y gramíneas. También se realizaron controles de insectos, mediante insecticidas. En todos los ensayos se realizaron análisis de suelo previo a la aplicación de fertilizantes fosfatados y nitrogenados. Se ajustó el nivel de nitrógeno a 15 ppm y el de fósforo a 13 ppm, a la siembra, niveles recomendados para cebada.

B. ANALISIS ESTADISTICO

El análisis estadístico se realizó en varios niveles, analizando los experimentos por separado y luego en forma conjunta, para las variables bajo estudio. Los experimentos del año 1992 se analizaron por separado, por tratarse de mediciones de caracteres diferentes. En este caso se analizó la varianza utilizando el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijk} = X + \text{BLOQ}_i(\text{EP})_j + \text{EP}_j + \text{CULT}_k + (\text{EP} \times \text{CULT})_{jk} + E_{ijk}$$

donde : Y_{ijk} : Observación hecha sobre el i ésimo bloque en la j ésima época del k ésimo cultivar

X : Media poblacional

$\text{BLOQ}_i(\text{EP})_j$: Efecto del i ésimo bloque anidado en la j ésima época

EP_j : Efecto de la j ésima época de siembra

CULT_k : Efecto del k ésimo cultivar

$(\text{EP} \times \text{CULT})_{jk}$: Efecto de la interacción entre la j ésima época con el k ésimo cultivar

E_{ijk} : Error experimental.

Para los años restantes, el análisis de varianza de cada experimento, cada época en cada año, se realizó acuerdo al siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ij} = X + \text{BLOQ}_i + \text{CULT}_j + E_{ij}$$

donde: Y_{ij} : Ciclo en días o grados-día

X : Media poblacional

BLOQ_i : Efecto del i ésimo bloque

CULT_j : Efecto del j ésimo cultivar

E_{ij} : Error experimental.

Para el análisis conjunto, agrupando años, se utilizó el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijkl} = X + \text{BLOQ}_i (\text{EP} \cdot \text{AÑO})_{jk} + \text{AÑO}_j + \text{EP}_k + \text{CULT}_l + (\text{AÑO} \cdot \text{EP})_{jk} + (\text{AÑO} \cdot \text{CULT})_{jl} + (\text{EP} \cdot \text{CULT})_{kl} + (\text{AÑO} \cdot \text{EP} \cdot \text{CULT})_{jkl} + E_{ijkl}$$

donde: Y_{ijkl} : Ciclo en días o grados-día de una determinada observación en un bloque de una época en un año para un cultivar determinado

X : Media poblacional

$\text{BLOQ}_i (\text{EP} \cdot \text{AÑO})_{jk}$: Efecto de bloque anidado en época anidada en año

AÑO_j : Efecto del j ésimo año

EP_k : Efecto de la k ésima época de siembra

CULT_l : Efecto del l ésimo cultivar

$(\text{AÑO} \cdot \text{EP})_{jk}$: Interacción del j ésimo cultivar con la k ésima época

$(\text{AÑO} \cdot \text{CULT})_{jl}$: Interacción del j ésimo año con el l ésimo cultivar

$(\text{EP} \cdot \text{CULT})_{kl}$: Interacción de la k ésima época con el l ésimo cultivar

$(\text{AÑO} \cdot \text{EP} \cdot \text{CULT})_{jkl}$: Interacción del j ésimo año con la k ésima época con el l ésimo cultivar

E_{ijkl} : Error experimental.

Este último análisis se aplicó a todos los cultivares agrupando los tres años y a los cultivares comunes a los tres años, como forma de estudiar la estabilidad de la característica y la consistencia de los resultados de los diferentes análisis.

Para los mismos grupos de datos se analizó la varianza de las diferencias de ciclos entre épocas contrastantes, de acuerdo al siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ij} = X + AÑO_i + CULT_j + (AÑO \cdot CULT)_{ij} + E_{ij}$$

donde: Y_{ij} : Diferencia de ciclo, en días o grados-día, de épocas en el i ésimo año para el j ésimo cultivar

X : Media poblacional

$AÑO_i$: Efecto del i ésimo año

$CULT_j$: Efecto del j ésimo cultivar

$(AÑO \cdot CULT)_{ij}$: Efecto de la interacción entre el i ésimo año con el j ésimo cultivar

E_{ij} : Error experimental.

Todos los análisis descritos anteriormente se realizaron mediante el procedimiento GLM (General Linear Model) de análisis de varianza el cual utiliza metodología de mínimos cuadrados. Por último, para todos los cultivares se realizó otro análisis de varianza con el fin de estimar y corregir medias de los cultivares. Se realizó el procedimiento de análisis mixto (MIXED model analysis) que utiliza metodología de máxima verosimilitud restringida (REML), la cual permite hacer uso de mayor volumen de información, y a la vez estimar medias para los cultivares, para cada época en cada año. Tales análisis se realizaron de acuerdo al siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijk} = X + BLOQ_i (AÑO_i) + AÑO_i + CULT_k + (AÑO \cdot CULT)_{jk} + E_{ijk}$$

donde: Y_{ijk} : Ciclo en días o grados-día del k ésimo cultivar en el i ésimo bloque en el j ésimo año

X : Media poblacional

$BLOQ_i (AÑO_j)$: Efecto del i ésimo bloque en el j ésimo año

$AÑO_j$: Efecto del j ésimo año

$CULT_k$: Efecto del k ésimo cultivar

$(AÑO * CULT)_{jk}$: Interacción del j ésimo cultivar con el k ésimo cultivar

E_{ijk} : Error experimental.

Una vez corregidas las medias de los cultivares, se clasificaron en base a respuesta a fotoperíodo y ciclo en época tardía. Todos los análisis univariados se realizaron con el paquete SAS ver. 6.11, y los restantes con el paquete STATISTICA ver. 5.0.

C. DETERMINACION DEL PERIODO OPTIMO DE LLENADO DE GRANO

La determinación de este período se realizó en base a información agroclimática de la estación experimental INIA La Estanzuela, serie 1965-1998. Los parámetros estudiados fueron radiación, fotoperíodo, régimen térmico, hídrico y ocurrencia de heladas en césped y aire.

IV. RESULTADOS y DISCUSION

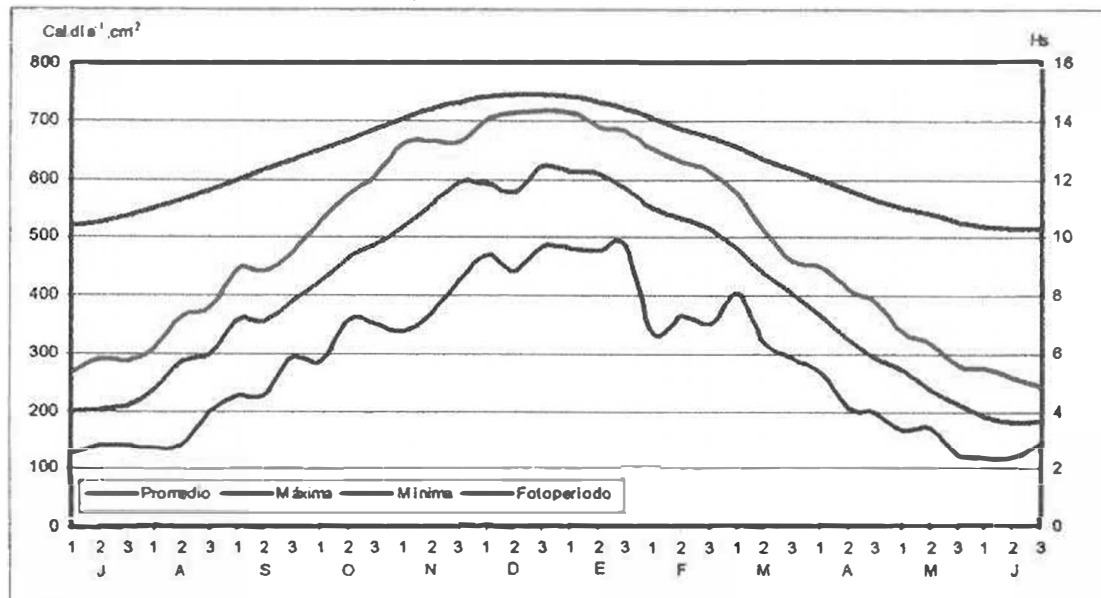
A. DETERMINACIÓN DEL PERIODO ÓPTIMO PARA EL LLENADO DE GRANO

Las características del llenado de grano determinan no sólo la concreción del rendimiento, sino también la calidad del grano. El tamaño final del grano dependerá de la tasa de llenado y su duración en forma simultánea. Ambos son afectados por el genotipo y por el ambiente (Kemanian, *et al.*, 1994), por lo cual además de la elección de un cultivar de alto rendimiento, se debe considerar el ambiente de crecimiento para tal cultivar, si el objetivo es la obtención de altos rendimientos y calidad. Existen dos factores climáticos principales que acotan el período en el cual el desarrollo reproductivo puede darse sin limitantes importantes. Estos son la incidencia de temperaturas inferiores a 0 °C, y las altas temperaturas primaverales, que condicionan el normal desarrollo del cultivo.

1. Radiación y fotoperíodo

La estación experimental del INIA La Estanzuela, se ubica geográficamente a 34° 20'S y 47° 41'W, lo que determina una oscilación anual de la longitud del día de 4,61 hs, con un máximo de 14,92 hs y un mínimo de 10,31 (Figura 4.1).

Figura 4.1. Radiación media decádica y fotoperíodo incidentes en INIA La Estanzuela, serie 1965-1998.



Fuente: Ing Agr. Ricardo Romero, Agroclimatología, INIA La Estanzuela.

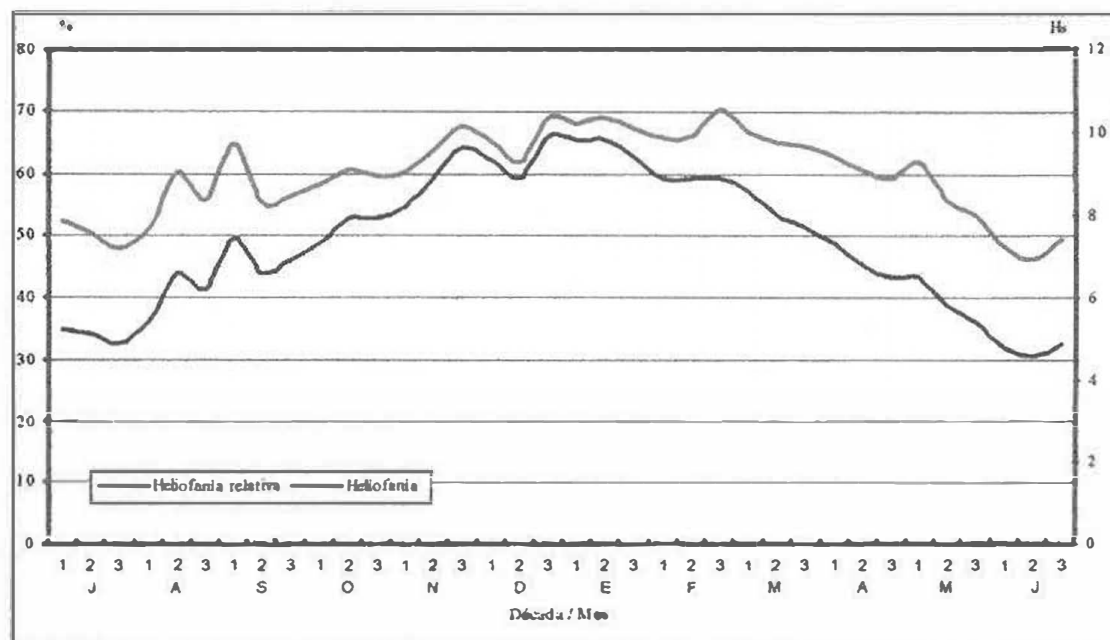
De acuerdo con Burgos y Corsi (1971), la zona mundial a la que pertenece la estación experimental (caracterizada para trigo) es de fotoperíodo corto (zona D), al igual que el resto del país. Esta clase se extiende de 3h 30min a 5 horas de oscilación anual de fotoperíodo, lo cual nos ubica sobre el límite superior de esta clasificación. Si bien todo el país entra dentro de la misma clasificación, hacia el sur el fotoperíodo tiende a ser más largo.

La radiación recibida comienza a crecer en forma marcada a partir de la segunda década de setiembre y hasta noviembre. Entre noviembre y fines de marzo, la variación en la radiación recibida acompaña bien al fotoperíodo, para después caer a mayor velocidad que este. Esto determina que desde el invierno (J-J-A) hacia la primavera (S-O-N), el desarrollo se vea favorecido no sólo por el alargamiento de los días, sino también por un aumento de la disponibilidad de energía solar en una proporción mayor que el aumento del fotoperíodo, explicado por un aumento de la heliofanía relativa³ desde el invierno hacia el verano (Figura 4.2). Esto determina que el desarrollo fenológico se vea acelerado por días más largos y por días con mayor

³ Heliofanía relativa: duración del brillo solar u horas de sol en relación al total posible en una localidad.

proporción de horas de sol, que recibe el cultivo durante las etapas de floración, espigazón y llenado de grano.

Figura 4.2. Heliofania y Heliofania relativa promedio diarias, decádicas, para la serie 1965-1998, en INIA LE.



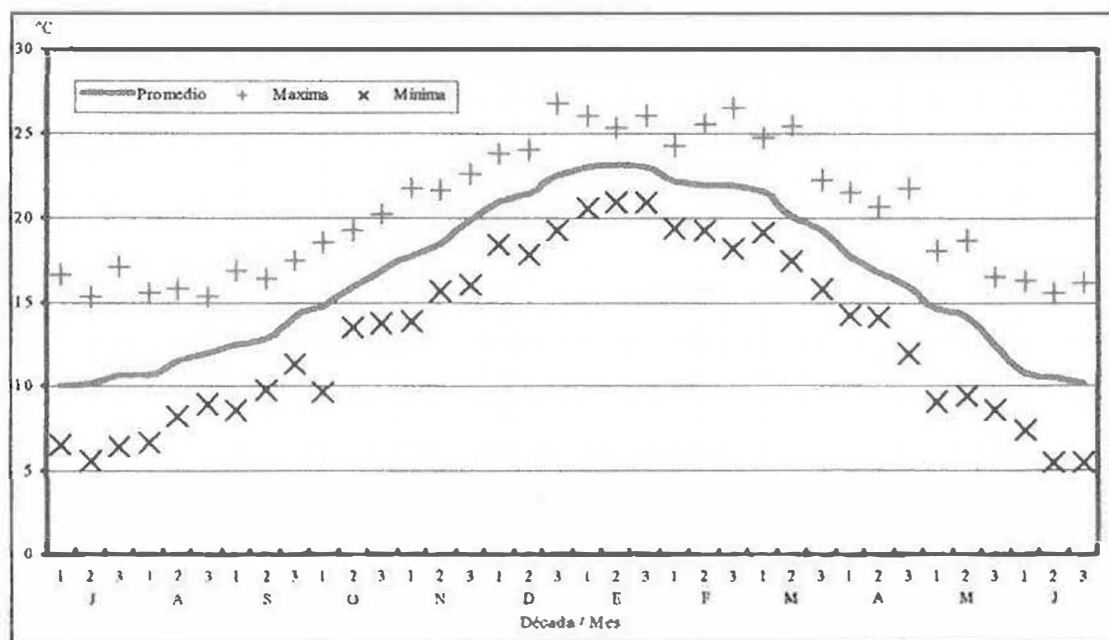
Fuente: Ing. Agr. Ricardo Romero, Agroclimatología, INIA La Estanzuela.

2. Temperatura

La temperatura es uno de los principales factores ambientales que inciden sobre crecimiento y desarrollo reproductivo, afectando la tasa y duración de antesis, espigazón, y llenado de grano. En este sentido, la fecha de siembra tiene un rol crítico, al determinar las condiciones que soportará el cultivo durante tales etapas. Tanto siembras muy tempranas como tardías sitúan los momentos críticos de definición del rendimiento bajo condiciones climáticas desfavorables, determinando disminución de todos sus componentes (Castro, 1997). Las siembras tardías, sitúan las etapas críticas a temperaturas diarias relativamente mayores. Temperaturas medias diarias superiores a 18 °C deprimen la fotosíntesis neta, al igual que temperaturas diarias máximas de 25 °C (Germán, *et al.*, 1995). Estas temperaturas ocurren, en el primer caso, a partir de la

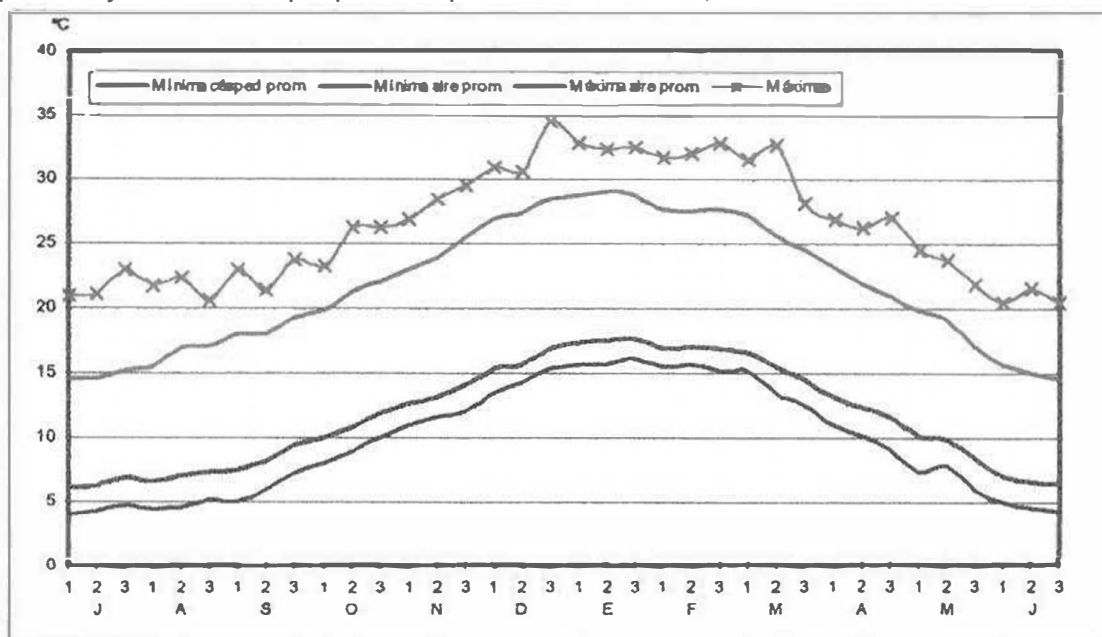
segunda década de noviembre y, en el segundo, también a partir de la segunda década de noviembre en promedio, pero comienzan a registrarse desde la segunda década de octubre (Figuras 4.3 y 4.4).

Figura 4.3. Temperaturas medias diarias promedio decádicas, y valores máximo y mínimos, para la serie 1965-1998, en INIA La Estanzuela.



Fuente: Ing.Agr. Ricardo Romero, Agroclimatología, INIA La Estanzuela.

Figura 4.4. Temperaturas promedio decádicas máximas, máxima del aire promedio, mínima del aire promedio y mínima del césped promedio, para la serie 1965-1998, en INIA La Estanzuela.

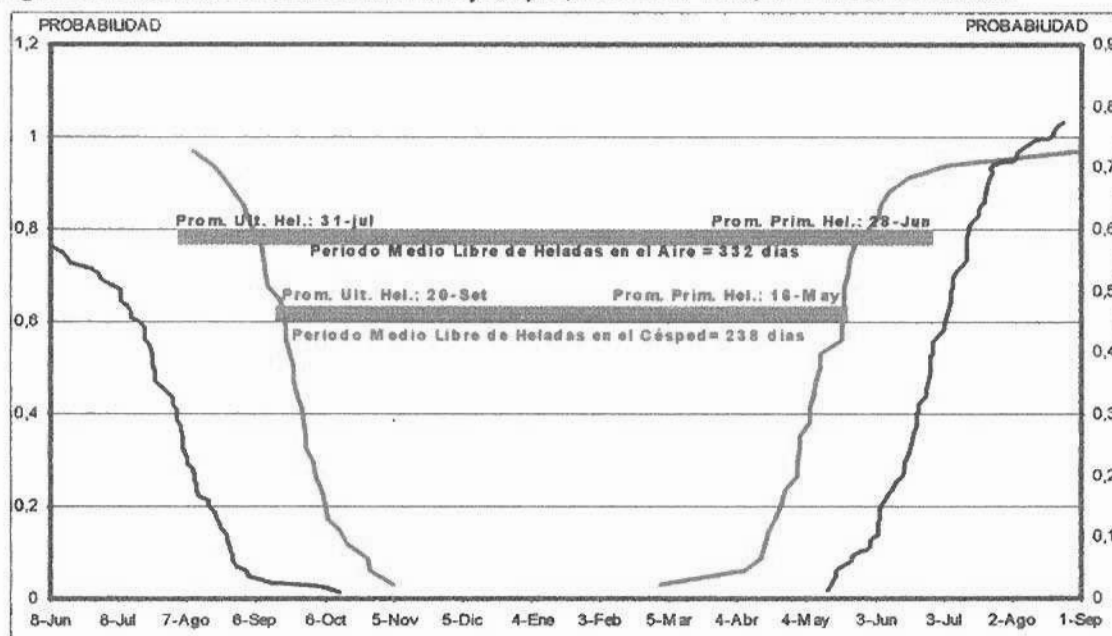


Fuente: Ing.Agr. Ricardo Romero, Agroclimatología INIA La Estanzuela.

3. Heladas

Si bien la cebada es capaz de crecer a temperaturas bajas y tolerar en mayor grado que el trigo las heladas, su temperatura mínima de crecimiento ronda los 0 °C, aproximadamente, dependiendo de la etapa fenológica. La ocurrencia de temperaturas inferiores a 0 °C, no sólo detienen el crecimiento, sino que en la etapa de antesis provocan infertilidad en la espiga, causando mermas importantes en el rendimiento final (Germán *et al.*, 1995). Sin embargo, Hoffman *et al.* (1995) señalaron que hasta un 15 % de esterilidad puede ser compensado con mayor peso de grano. Por lo tanto esta etapa fenológica debe ubicarse en un período en el cual la incidencia de heladas sea baja o inexistente, pero considerando la tolerancia del cultivo y su capacidad de compensación, y los probados beneficios en rendimiento y calidad por adelantar la espigazón se tiene cierta flexibilidad. La figura 4.5, muestra la probabilidad de ocurrencia de heladas, en aire y césped respectivamente.

Figura 4.5. Probabilidad de heladas en aire y césped, serie 1914-1998, en INIA La Estanzuela.



Fuente: Ing.Agr. Ricardo Romero, Agroclimatología, INIA La Estanzuela.

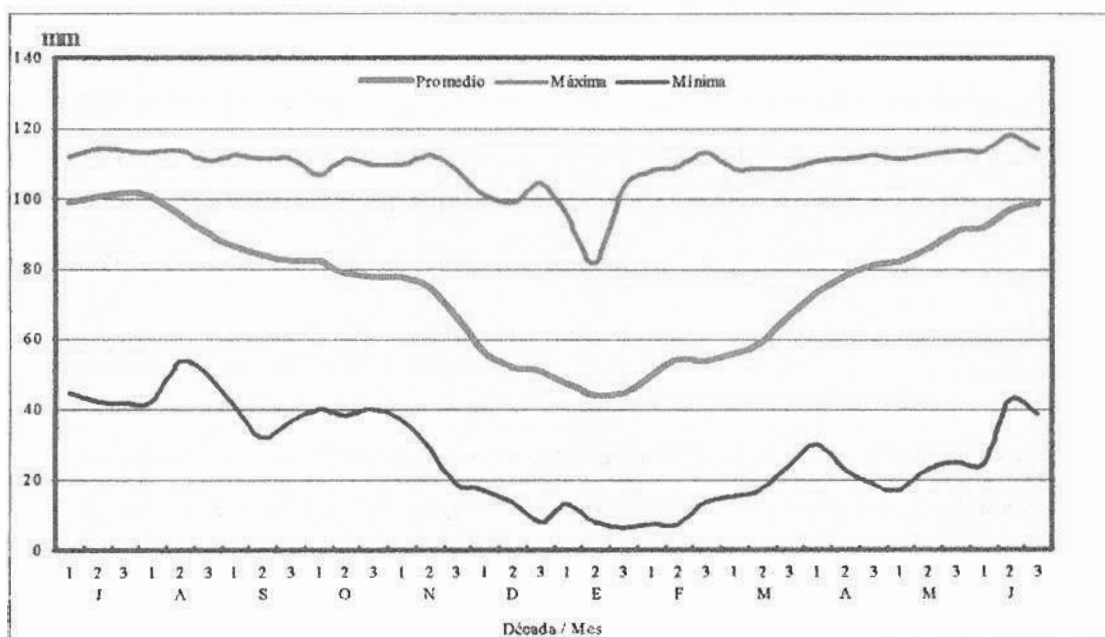
El período libre de heladas en el césped y en el aire, difieren en promedio unos 94 días. La probabilidad de ocurrencia de heladas a mediados de setiembre en el aire es del 3,5% y en el césped de 64%. A igual fecha ambas probabilidades son muy dispares, pero en promedio la ocurrencia de heladas en esta fecha es de 33%. Si nos corremos hacia principios de octubre la probabilidad de ocurrencia de heladas a principios de octubre en el aire es de 3 % (una vez cada 33 años), mientras que en el césped la probabilidad es de 30% aproximadamente (una vez cada 3,3 años). En promedio la ocurrencia de heladas en esta fecha es de 16%. La ocurrencia de las últimas heladas comienza a decrecer en forma importante a partir de mediados de setiembre, disminuyendo el riesgo de daño sobre la floración y las fases siguientes. Teniendo en cuenta la tolerancia a heladas y capacidad de compensación de la cebada, es razonable ubicar la floración a partir de mediados de setiembre.

4. Disponibilidad de agua en el suelo

El estado hídrico del suelo es un factor importante que limita el período óptimo de llenado de grano, y debe ser considerado a la hora de ubicar la floración. La figura

4.6 detalla la evolución del agua disponible ($AD = CC - PMP$)⁴, en un suelo promedio de INIA La Estanzuela, de 60 cm de profundidad, con disponibilidad de agua de 115 mm.

Figura 4.6. Evolución de la disponibilidad de agua en un suelo promedio de INIA La Estanzuela, serie 1965-1998.



Fuente: Ing.Agr. Ricardo Romero, Agroclimatología, INIA La Estanzuela.

La falta de agua durante la iniciación floral, espigazón y llenado de grano, afecta sensiblemente la división y expansión celular, conduciendo a infertilidad y formación de menor número de granos (aborto), más chicos y livianos (Hoffman *et al.*, 1995). Déficits hídricos asociados a golpes de calor pre antesis son las principales causas de infertilidad. Esto causa importantes mermas del rendimiento económico del cultivo, al disminuir el rendimiento físico, y reducir la clasificación de grano (mayor porcentaje de granos chuzos). Además, deprime la calidad del grano, al limitar la formación de almidón, por menor traslocación de fotosintatos, evitando la dilución de la proteína, y en consecuencia incrementa su porcentaje en el grano.

⁴ Agua disponible (AD) = contenido de agua a Capacidad de Campo (CC) – contenido agua a Punto de Marchitez Permanente (PMP).

La disponibilidad de agua cae hacia los meses estivales (D-E-F), desde fines de julio (Figura 4.6). Sin embargo esta disminución no es constante; entre la tercera década de julio y la segunda de noviembre (100 días aprox.), la velocidad de pérdida de agua desde el suelo es de 0,27 mm/día, pasando de una disponibilidad promedio de 101,7 a 74,9 mm. Esta velocidad crece notablemente desde mitad de noviembre hasta mediados de enero, donde se registra un mínimo de 44 mm. En este período la pérdida de agua asciende a 0,52 mm/día, se duplica. Este comportamiento, si bien no reviste gravedad en años lluviosos o promedio, lo es en años de escasas precipitaciones, donde cultivos sembrados tarde verán comprometido su rendimiento. Este riesgo es aún mayor si el período de llenado de grano se extiende más allá de mediados de noviembre.

5. Período óptimo de llenado de grano

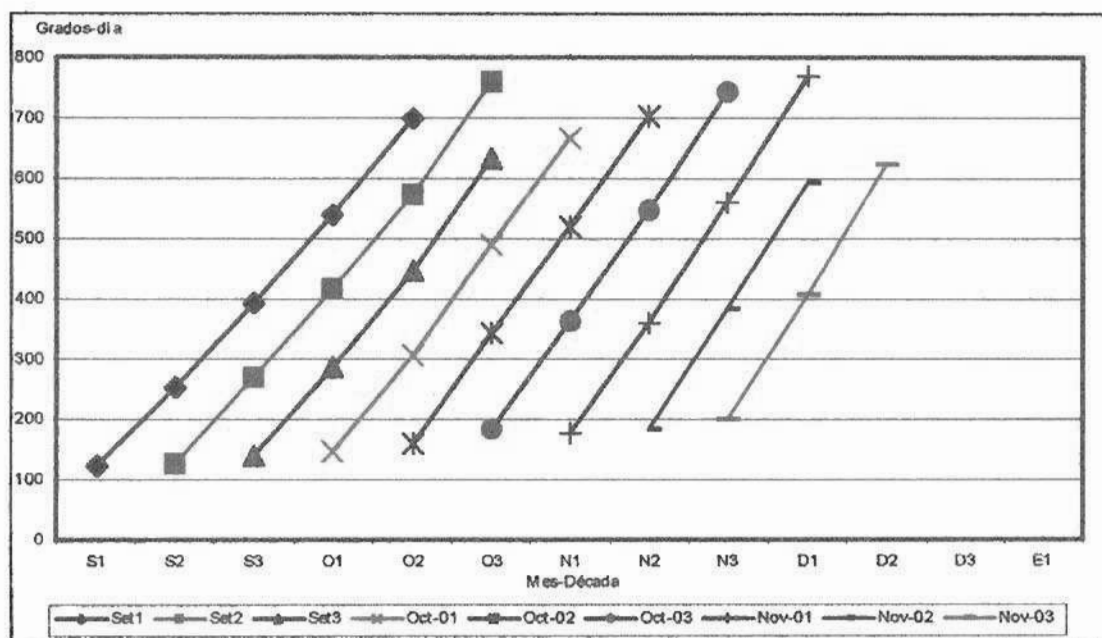
A partir de la información presentada anteriormente, la definición de un momento del año donde la fase reproductiva encuentre las mejores condiciones ambientales debe atender a dos condicionantes fundamentales: el escape a las heladas y a temperaturas medias superiores a los 18 °C. Dentro de este período, debe tener lugar toda la fase espigazón – madurez, y no sólo una porción. Los resultados, muestran que el período espigazón – madurez insume, en promedio, unos 600 a 650 grados-día (base 0 °C) (Baethgen, *com. pers.*), los cuales se cumplen en menor tiempo a medida que se atrasa el inicio de la etapa espigazón - madurez con la fecha de siembra (Figura 4.7).

El régimen térmico visto anteriormente, indica que el período espigazón – madurez, no puede extenderse más allá de la segunda década de noviembre, donde las temperaturas se elevan sustancialmente y resultarían perjudiciales para el llenado de grano. Entonces, 600 grados-día, aproximadamente, hacia atrás desde ese momento, se observa que como máximo la fase espigazón – madurez puede comenzar a mediados de octubre (Figura 4.7). Aquellas fechas de siembra que determinen un inicio posterior, ubicarán el llenado de grano bajo temperaturas muy altas y menor

disponibilidad de agua, lo que con seguridad conducirá a menores rendimientos y con menor calidad.

Por otro lado, el escape a las últimas heladas es viable con cierto grado de seguridad a partir de mediados de setiembre (Figura 4.5). Floraciones más tempranas corren riesgo de sufrir congelamiento y en consecuencia infertilidad de espiga, donde las pérdidas potenciales pueden ser totales.

Figura 4.7. Tiempo promedio requerido para la acumulación de 600 grados-día, en INIA La Estanzuela.



Fuente: Ing.Agr. Ricardo Romero, Agroclimatología, INIA La Estanzuela.

En conclusión, la información y resultados expuestos indican que, en condiciones promedio, el período más adecuado para ubicar el comienzo del llenado de grano (espigazón), abarca desde mediados de setiembre a mediados de octubre, donde la floración escapa a las heladas y el llenado de grano posterior evita temperaturas altas de mediados de noviembre en adelante. La ventana floral, entendida como el período donde la floración y el llenado de grano pueden ocurrir sin limitantes climáticas, que queda definida, se extiende desde mediados de setiembre hasta mediados de noviembre (60 días aproximadamente), donde las condiciones ambientales resultan adecuadas, dentro de las condiciones generales de nuestro país.

B. IDENTIFICACION DE MATERIALES CON RESPUESTA A FOTOPERIODO

1. Evaluación preliminar: año 1992

a. Análisis de varianza

Se analizó la varianza de las variables medidas cuyos resultados se presentan en la tabla 4.1. Se encontraron efectos significativos de la época de siembra sobre todas las variables. Para la fase entre espigazón y madurez (llenado de grano), tanto si es medido en días (CIMAD) como en grados-día (GDMAD), el nivel de significancia (probabilidad) fue sensiblemente menor con respecto al observado sobre las variables restantes. Similares características presentó el efecto cultivar sobre estas variables. Por otro lado, los niveles de significancia del efecto bloque fueron significativamente más bajos que los observados para las restantes fuentes de variación, por lo que se descarta un efecto importante sobre las variables bajo estudio. Sin embargo, la interacción época x cultivar se encontró altamente significativa en todos los casos.

Tabla 4.1. Análisis de varianza para las variables medidas en el año 1992.

Variable: CIPNV					Variable: GDPNV		
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F
BLO(EP)	3	12,62	5,01	0,0062	1552,36	4,18	0,0138
EP	2	9646,77	3826,24	0,0001	394733,08	1062,62	0,0001
CULT	10	105,30	41,77	0,0001	21735,56	58,51	0,0001
EP*CULT	20	15,54	6,16	0,0001	3874,32	10,43	0,0001
Error	30	2,52			371,47		
CV		2,40			2,65		
Variable: CIAESP					Variable: GDAESP		
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F
BLO(EP)	3	10,62	4,10	0,0149	3315,11	4,42	0,0109
EP	2	17399,74	6723,55	0,0001	790798,69	1054,03	0,0001
CULT	10	249,33	96,34	0,0001	63166,97	84,19	0,0001
EP*CULT	20	23,21	8,97	0,0001	7819,41	10,42	0,0001
Error	30	2,59			750,26		
CV		1,64			2,32		

Variable: CIESP					Variable: GDESP		
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F
BLO(EP)	3	14,94	2,71	0,0624	3567,95	2,78	0,0578
EP	2	1135,11	206,16	0,0001	70880,47	55,32	0,0001
CULT	10	111,68	20,28	0,0001	27814,03	21,71	0,0001
EP*CULT	20	32,77	5,95	0,0001	9927,60	7,75	0,0001
Error	30	5,51			1281,18		
CV		7,30			7,91		
Variable: CIAMAD					Variable: GDAMAD		
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F
BLO(EP)	3	9,67	2,57	0,0733	3618,76	2,97	0,0109
EP	2	17901,81	4763,07	0,0001	649146,59	532,37	0,0001
CULT	10	117,84	31,35	0,0001	36329,67	29,79	0,0001
EP*CULT	20	12,87	3,42	0,0013	3297,79	2,70	0,0001
Error	30	3,76			1219,36		
CV		1,49			2,05		
Variable: CIMAD					Variable: GDMAD		
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F
BLO(EP)	3	34,02	4,35	0,0124	10997,84	4,56	0,0098
EP	2	47,26	6,00	0,0066	12975,59	5,38	0,0103
CULT	10	42,68	5,42	0,0002	9150,99	3,79	0,0024
EP*CULT	20	49,40	6,27	0,0001	14285,33	5,92	0,0001
Error	30	7,88			2412,54		
CV		8,96			9,54		

El alto nivel de significancia observado para la interacción época x cultivar, indica una respuesta diferencial de los cultivares al pasar de la primera a la tercera época de siembra. El cambio relativo en las fases de desarrollo es dependiente de los cultivares, quienes respondieron fenológicamente diferente al cambio en la fecha de siembra. Por lo tanto, el análisis estadístico permite visualizar una respuesta diferencial de los cultivares frente al cambio en las condiciones de temperatura y fotoperíodo de todas sus fases de desarrollo, incluyendo el período de llenado de grano.

b. Correlaciones entre variables

En las tablas 4.2 y 4.3 se detallan las correlaciones de Pearson y Spearman entre las variables analizadas. Se encontraron correlaciones altas entre ciclos a diferentes estados de desarrollo, donde la fase común en todos los casos es el

desarrollo vegetativo. La duración del llenado de grano no se correlacionó con ninguno de los ciclos (PNV, AESP, AMAD) medidos en días, y lo hizo negativamente con las mediciones en grados-día de GDPNV, GDAESP y GDESP. Por su parte, la fase PNV - espigazón (CIESP) sí se correlacionó con los ciclos, tanto en días como en grados-día, a los diferentes estadios, estimados a partir de emergencia (CIPNV, CIAESP, CIAMAD, GDPNV, GDAESP y GDAMAD). Por último, PNV - espigazón y la duración del llenado (CIMAD, GDMAD) de grano se correlacionaron negativamente entre sí, aunque en magnitudes medias.

En términos generales, las variables que contemplan el desarrollo vegetativo se encuentran muy correlacionadas entre sí, mientras que las etapas reproductivas, PNV - espigazón y llenado de grano, demuestran un comportamiento más independiente, lo que determina correlaciones bajas o inexistentes. Estos resultados aportan evidencia a la hipótesis de que es el ciclo vegetativo el que regula el ciclo total y las fases reproductivas se regulan en mayor grado por otros parámetros.

Tabla 4.2. Correlaciones de Pearson y Spearman entre las variables estudiadas en el año 1992*, medidas en días.

Pearson	CIPNV	CIAESP	CIAMAD	CIESP	Spearman	CIPNV	CIAESP	CIAMAD	CIESP
CIAESP	0,97				CIAESP	0,95			
CIAMAD	0,97	0,98			CIAMAD	0,94	0,97		
CIESP	0,68	0,84	0,76		CIESP	0,61	0,79	0,76	
CIMAD	0,11	0,00	0,22	-0,25	CIMAD	0,04	-0,07	0,10	-0,30

* Los valores en color son significativos con $p < 0.05$.

Tabla 4.3. Correlaciones de Pearson y Spearman entre las variables estudiadas en el año 1992*, medidas en grados - día.

Pearson	GDPNV	GDAESP	GDAMAD	GDESP	Spearman	GDPNV	GDAESP	GDAMAD	GDESP
GDAESP	0,87				GDAESP	0,88			
GDAMAD	0,86	0,88			GDAMAD	0,84	0,89		
GDESP	0,36	0,77	0,57		GDESP	0,41	0,76	0,65	
GDMAD	-0,25	-0,46	0,01	-0,56	GDMAD	-0,25	-0,40	0,00	-0,45

* Los valores en color son significativos con $p < 0.05$.

resultados aportan evidencia sobre la teoría del "efecto telescopio", descrito por Hay y Kirby (1991), comentado en la revisión bibliográfica. Del mismo modo, al no encontrarse correlación de las fases de crecimiento vegetativo (PNV, ESP y PNV – ESP) con la duración del llenado de grano, los resultados aportan evidencia a el concepto de que este "efecto telescopio" se manifiesta en el crecimiento vegetativo y no tanto durante el desarrollo reproductivo. El modo de acción de este efecto consiste en la modificación de los patrones de emisión de hojas y de macollaje, anteriormente comentados.

Por último, se encontraron altas correlaciones entre mediciones de los ciclos en días y en grados – día (Tabla 4.4). Estos resultados indican que ambas formas de medir los ciclos pueden ser usadas indistintamente.

d. Diferencias entre materiales

El comportamiento y diferencias entre cultivares a lo largo de las tres épocas de siembra ensayadas se detalla en la figura 4.8 y en la tabla 4.5. Son distinguibles dos tipos básicos de materiales, el primero con ciclos a madurez más largos, con más de 160 días y el segundo compuesto por genotipos de ciclos más cortos, menores a 160 días, en la primera época de siembra. Esta división se mantiene para las restantes épocas, y coincide en separar los materiales por su origen, dejando los europeos y NE 934 en un grupo y los del hemisferio sur y CLI 3 en otro.

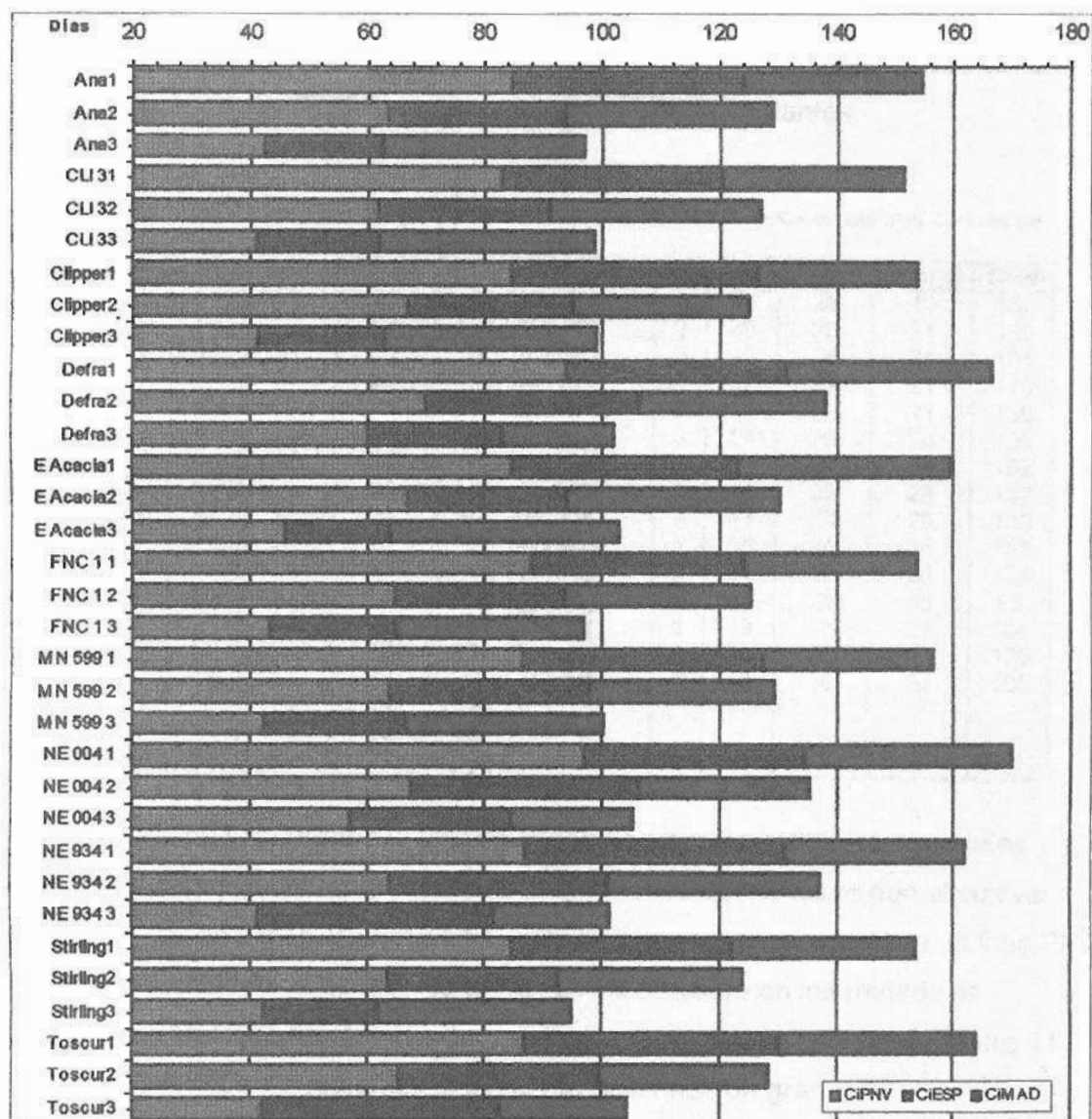


Figura 4.8. Ciclo en días a primer nudo visible (CIPNV), espigazón (CIESP) y madurez fisiológica (CIMAD), de las variedades estudiadas, en las tres épocas de siembra.

La división no es tan clara si se hace en base a ciclo a espigazón, separando entre ciclos mayores y menores a 120 días, y lo mismo ocurre si se hace en base a ciclo a PNV. Pero las diferencias entre estos grupos no es posible si se observa la duración de la fase PNV - espigazón. No existieron diferencias importantes entre cultivares que permitan definir un patrón de comportamiento en base a la duración de esta fase, aunque la tendencia anterior de mantiene. En el caso de la duración del

llenado de grano, ocurre la situación inversa, donde los materiales europeos tuvieron llenados de granos significativamente mas cortos que los restantes.

Tabla 4.5. Composición porcentual del ciclo total de los materiales estudiados en las tres épocas de siembra.

CULTIVAR	Ep	PNV	CIESP	CIMAD	Ciclo	CULTIVAR	Ep	PNV	CIESP	CIMAD	Ciclo
Ana	1	55	26	20	155	MN 599	1	55	26	19	157
Ana	2	49	23	28	129	MN 599	2	49	26	24	130
Ana	3	44	21	36	97	MN 599	3	42	24	34	101
CLI 3	1	55	25	20	152	NE 004	1	57	22	21	170
CLI 3	2	49	23	28	127	NE 004	2	50	29	21	136
CLI 3	3	42	21	37	99	NE 004	3	54	26	20	106
Clipper	1	55	27	18	154	NE 934	1	54	27	19	162
Clipper	2	54	22	24	125	NE 934	2	47	27	28	137
Clipper	3	42	22	36	99	NE 934	3	41	39	20	102
Defra	1	56	22	21	167	Stirling	1	55	24	21	154
Defra	2	51	26	23	138	Stirling	2	51	23	25	124
Defra	3	59	23	19	102	Stirling	3	45	21	35	95
E Acacia	1	53	24	23	180	Toscur	1	53	26	21	164
E Acacia	2	51	21	28	131	Toscur	2	51	26	23	129
E Acacia	3	45	17	38	103	Toscur	3	40	39	21	105
FNC 1	1	57	23	19	154						
FNC 1	2	52	23	25	126						
FNC 1	3	45	22	33	97						

Al pasar de la primera a la tercera época de siembra, todos los materiales reducen su ciclo y sus diferentes fases en proporciones diferentes según el cultivar (Tabla 4.5). La fase más afectada es el ciclo a PNV, y en menor medida, la fase PNV - espigazón. El período de llenado de grano, se vio afectado en los materiales europeos y NE 934 que acortaron esta fase frente al retraso en la siembra, entre 11 y 17 días, mientras que los restantes extendieron el llenado de grano 4 días en promedio. Esto se puede corroborar observando el aumento de la participación del llenado de grano en el ciclo de los cultivares del hemisferio sur y CLI 3, y la reducción en el caso de los genotipos europeos. Aquí se debe considerar que la utilización de la espigazón como estimador de antesis puede conducir a sobreestimación del ciclo a espigazón y subestimación del período de llenado de grano en los genotipos europeos, debido al envainado de la espiga, que frecuentemente determina fechas de espigazón posteriores a las reales. Por otro lado, en el caso de los europeos, el retraso de la siembra provoca dentro de la reducción del ciclo, oscilaciones en la participación del ciclo vegetativo y espigazón, donde en algunos casos disminuye el primero para luego

crecer (Defra, NE 004), sin modificar mucho la fase PNV - espigazón, y en otros se reduce la proporción vegetativa y crece en forma importante la fase de espigazón (Toscur, NE 934). El comportamiento de los materiales europeos y NE 934 se vio agravado con el atraso de la fecha de siembra, donde disminuyeron aún más su proporción de ciclo reproductivo. En estos casos, el comportamiento de estos genotipos puede verse afectado por algún grado de requerimiento de vernalización, el cual se manifestaría con mayor intensidad en siembras tardías en un alargamiento de los ciclos. Dentro de éste grupo, se pueden separar Defra y NE 004, de Toscur y NE 934, básicamente en función de su período PNV - espigazón, el cual fue más corto para los primeros y largo para los segundos. Sin embargo, el orden se invierte cuando se analiza el llenado de grano, donde Defra y NE 004 mostraron períodos mayores que Toscur y NE 934. Este comportamiento se refleja en la composición porcentual de los ciclos.

Estos resultados coinciden con los reportados por Castro *et al.* (1993), quien observó tipos contrastantes de materiales, en forma similar a los resultados presentados en este trabajo. Los autores encontraron que materiales como Toscur, con ciclo largo y corto llenado de grano, reflejando falta de adaptación y carencias de este cultivar para la producción, quedando aislado en un grupo de los grupos conformados en su trabajo.

Con respecto al segundo grupo, materiales del hemisferio sur y CLI 3, si bien se diferencian claramente de los europeos y NE 934, dentro del grupo las diferencias en ciclo a PNV y espigazón no son tan claras, aunque existen algunas tendencias. Si bien no se diferenciaron mucho en su ciclo a PNV, considerando el ciclo a espigazón las diferencias fueron más claras y significativas. Esto indica que los cultivares se diferenciaron por su período PNV - espigazón, más que por su ciclo a PNV. Analizando el período PNV - espigazón, si bien las diferencias entre cultivares no se aclaran mucho, sí se separa significativamente E. Acacia, con un período PNV - espigazón muy corto en época tardía, lo que indica una encañazón y floración concentradas. Similar comportamiento mostraron Stirling, FNC 1 y CLI 3, los cuales posteriormente expresaron llenados de grano relativamente más largos. En este período se le suman Ana y MN599, los cuales en sus ciclos a PNV, y a espigazón se comportaron en forma

intermedia junto con Clipper. Estos cambios de comportamiento relativo entre cultivares se ve muy afectado por la época de siembra, lo cual constituye la explicación de la fuerte interacción época x cultivar comentada anteriormente.

e. Respuesta a temperatura y fotoperíodo

Los cambios de orden entre cultivares en las diferentes siembras responde, como se mencionó anteriormente, a una respuesta diferencial a las nuevas condiciones de temperatura y fotoperíodo impuestas con la fecha de siembra. El grado de modificación del ciclo con el atraso de la fecha de siembra indica la magnitud o sensibilidad del cultivar al cambio en estos dos parámetros climáticos. Tomando como indicador el ciclo a espigazón, la diferencia de ciclos entre las dos épocas contrastantes, primera vs. tercera, se presentan en la figura 4.9.

A partir de la figura 4.9, se observa un salto cuantitativo importante en la magnitud de la reducción del ciclo a espigazón, que separa claramente los genotipos europeos de los restantes. Los europeos y NE 934 respondieron en mayor medida a la temperatura que al fotoperíodo, dado que la diferencia de ciclo a espigazón entre épocas contrastantes medida en grados-día fue baja (200 a 250 GD), aproximadamente la mitad de la que expresaron los genotipos restantes. En estos genotipos existe la posibilidad de que esté afectando sus ciclos, tanto en época temprana como tardía, cierto grado de respuesta a la vernalización, determinando un ciclo en época tardía más largo y por lo tanto escasa diferencia de ciclos. Este efecto sumado a cierta sobreestimación del ciclo a espigazón estarían provocando una subestimación de la sensibilidad al fotoperíodo de estos genotipos. Estos efectos determinan las diferencias comentadas anteriormente, de los genotipos europeos y NE 934 con los restantes. Estos últimos expresaron mayor sensibilidad al fotoperíodo, al registrar una diferencia de tiempo térmico del ciclo a espigazón significativamente mayor que los anteriores, de 420 a 480 GD aproximadamente. Dentro de este grupo las diferencias fueron escasas, donde el material de menor respuesta fue FNC 1 y el de mayor respuesta fue Clipper. Fue notorio el comportamiento de CLI 3, que siendo de Norteamérica, expresó una diferencia de ciclos importante (440 GD), contrastando

con NE 934 (canadiense), que presentó un comportamiento similar a los materiales europeos.

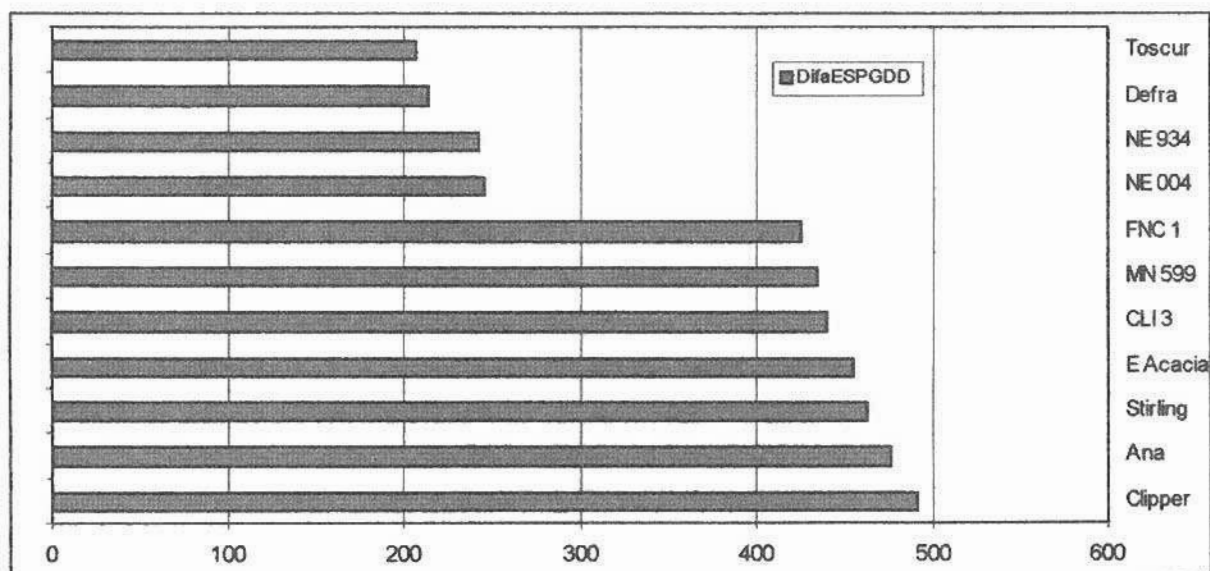


Figura 4.9. Diferencia entre épocas contrastantes de ciclo a espigazón, medido en grados-día, para las variedades estudiadas.

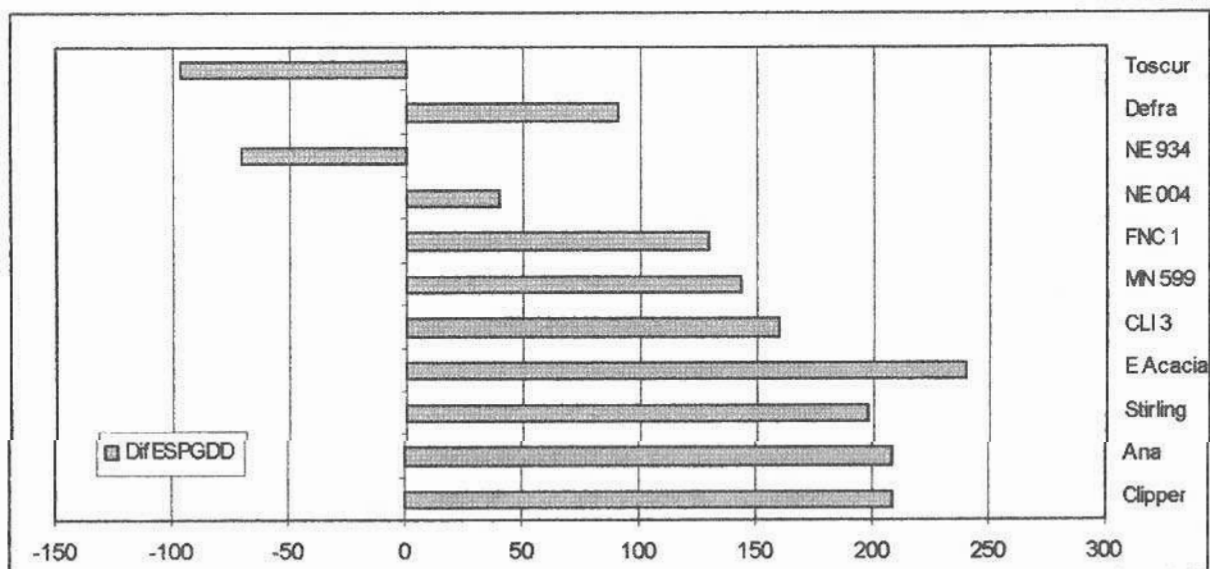


Figura 4.10. Diferencia entre épocas contrastantes del período PNV - espigazón, medido en grados-día, para las variedades estudiadas.

La misma tendencia observada para el ciclo a espigazón, se observa sobre la duración de la fase PNV - espigazón, donde los genotipos europeos acortaron poco o

nada esta fase, medida en grados-día. La aparente extensión de la fase PNV - espigazón que se observa para Toscur y NE 934, se explica en que el grado de reducción fue muy escaso (3 y 4 días) lo que representó mayor acumulación de calor en cada día en la siembra tardía, por lo que aparenta un ciclo más largo medido en grados - día.

Por otro lado, se mantiene la misma separación de grupos, los europeos y NE 934 por un lado y los del hemisferio sur por otro, con la excepción de CLI 3, de Norteamérica. Si bien los últimos mantienen gradualidad y mayor diferencia de tiempo térmico, es notorio la reducción que tuvo el cultivar E Acacia de su período de espigazón, muy superior al resto, incluso superior a la de Clipper. Esto podría estar indicando que las diferentes fases del desarrollo pueden tener una sensibilidad diferente a la temperatura o fotoperíodo, a su vez variable con el cultivar, contribuyendo nuevamente a la explicación de la interacción época x cultivar mencionada anteriormente.

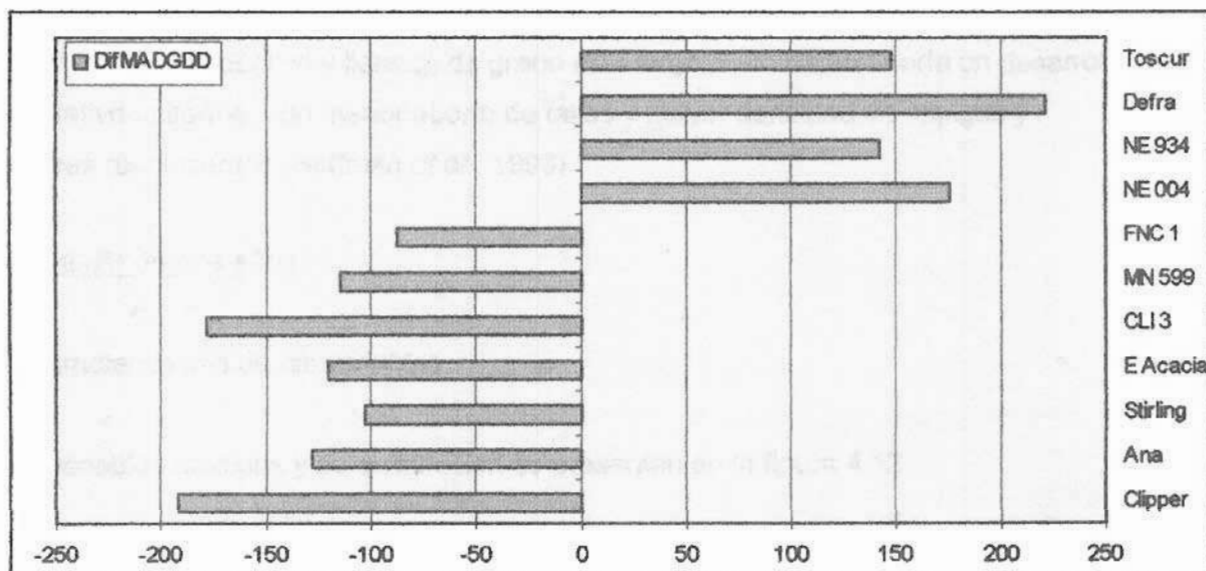


Figura 4.11. Diferencia entre épocas contrastantes (época 1 – época 3) del período de llenado de grano, medido en grados-día, para las variedades estudiadas.

A partir de la figura 4.11, resulta notoria la diferencia entre genotipos europeos y NE 934 y del hemisferio sur más CLI 3. Como se mencionó anteriormente, los europeos frente al atraso de la fecha de siembra, la fase que más reducen es el

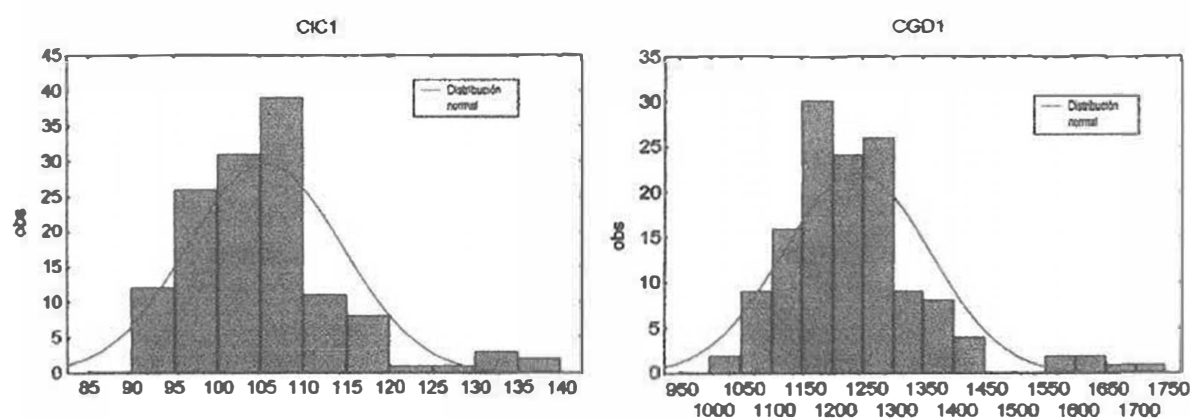
llenado de grano, que desde el inicio es más corto que los genotipos restantes, reduciendo su proporción en el ciclo a madurez fisiológica. Los materiales del hemisferio sur, por el contrario, no reducen su llenado de grano, sino que lo extienden, en forma diferencial según el cultivar. Esto es un atributo deseable ya que como se mencionó anteriormente, está asociado a mejores rendimientos y clasificación de grano. Entre estos genotipos Clipper es el cultivar que más extiende su llenado de grano, y le siguen MN 599 y CLI3.

En síntesis, los genotipos europeos y NE 934 demostraron una fenología poco deseable en nuestras condiciones, con un ciclo largo, compuesto principalmente por crecimiento vegetativo, un período de floración - espigazón variable, pero llenado de grano corto. Este comportamiento estaría determinando mayor producción de macollos, mayor competencia entre éstos, pudiendo determinar desuniformidad y falta de sincronización de macollos, mayor esterilidad de espiga y en consecuencia menor rendimiento (Hoffman *et al.*, 1993). Por otro lado, los restantes mostraron una fenología más adaptada a nuestras condiciones, con un ciclo con mayor proporción de crecimiento reproductivo y llenado de grano más largo. Esto determinaría un desarrollo vegetativo uniforme, con menor aborto de tallos y mayor densidad de espigas y mejores rendimientos (Hoffman *et al.*, 1993).

2. Análisis de tres años

a. Caracterización de las variables

Las variables medidas y su distribución se presentan en la figura 4.12.



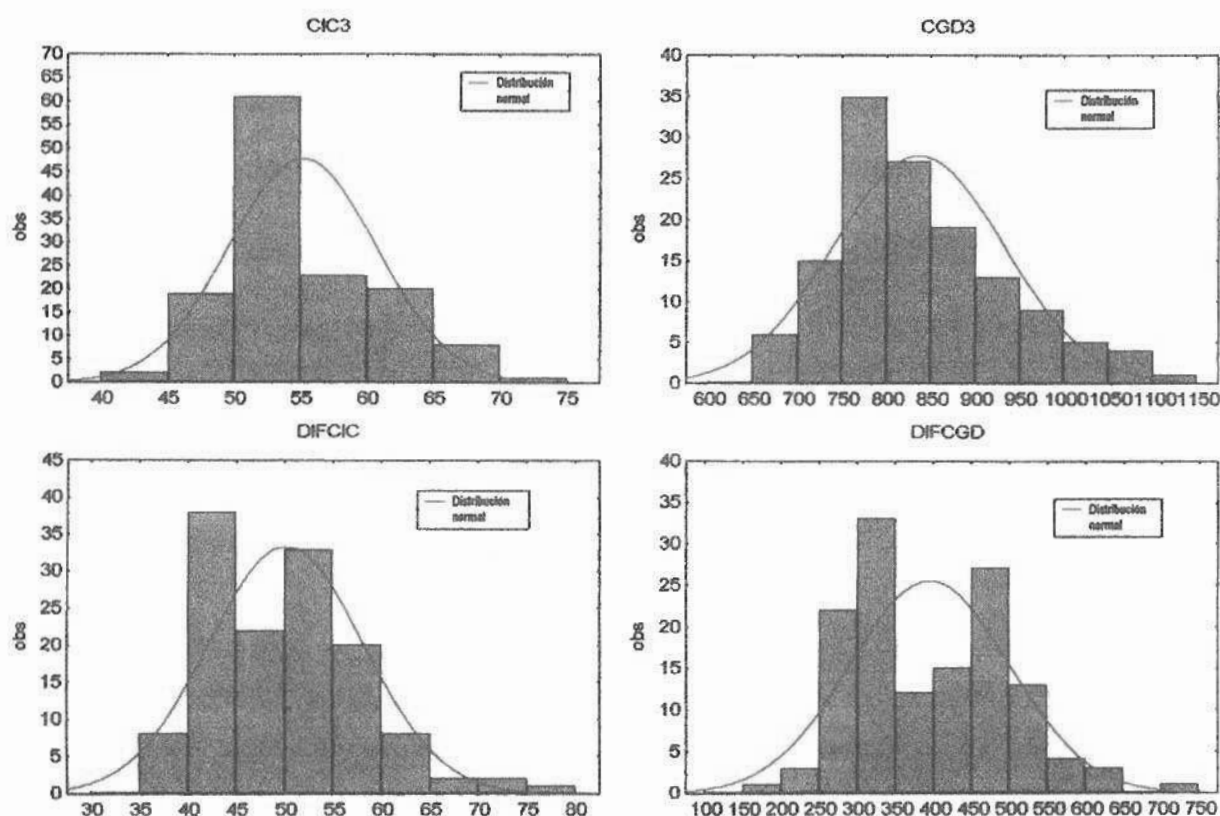


Figura 4.12. Distribución de las variables, medidas en días y grados-día.

La distribución de las variables CIC1, CGD1, CIC3 y CGD3 es aproximadamente normal, dado que el número y diversidad de genotipos son amplios. La normalidad es más marcada si el ciclo se mide en grados-día, tanto para la época temprana (CGD1) como para la tardía (CGD3). La distribución de la diferencia de ciclos entre las dos épocas tiene apariencia bimodal, permitiendo diferenciar dos grupos de genotipos. Se observa también la ausencia de algunas clases, y la existencia de algunos genotipos que tienen un ciclo en época temprana marcadamente más largos que el resto. En la tabla 4.6 se presentan los valores expresados por los genotipos en cada época de siembra y la diferencia entre épocas. En general, los materiales

utilizados acortaron su ciclo en días un 50% aproximadamente al pasar de la época temprana a la tardía, y mantuvieron una variabilidad similar. Sin embargo, la diferencia de ciclos fue más variable, desde valores importantes hasta casi inexistentes, lo cual explica el coeficiente de variación sensiblemente mayor. Esto indica que no todos los cultivares reaccionaron igual al pasar de una época de siembra a la otra.

Tabla 4.6. Valores medios, máximos, mínimos y variabilidad observada en época temprana, tardía y diferencia de ciclos emergencia - aristas.

	N	Media	Mínimo	Máximo	Des.Std.	CV
CIC1	134	106	90	138	8,99	8,51
CIC3	134	55	45	71	5,57	10,13
CGD1	134	1239	1037	1704	120,67	9,74
CGD3	134	836	658	1116	96,00	11,48
DIFCIC	134	50	36	76	8,00	16,00
DIFCGD	134	395	164	701	104,57	26,47

b. Análisis conjunto

Se analizó la varianza para los años 1994, 1997 y 1998, cuyos resultados se presentan en la tabla 4.7. Tanto cuando se consideraron todos los materiales como sólo los comunes, los efectos de todas las variables estudiadas excepto año, fueron significativos. El efecto más importante fue época de siembra, al cual se atribuyó la mayor proporción de la variación, siguiéndole en importancia el efecto del cultivar. La interacción de segundo orden entre estos componentes de variación tuvo en todos los casos alto nivel de significancia.

La interacción año x época es explicable en que, dado el bajo error experimental de ciclo a aparición de aristas, poco cambio en las condiciones de temperatura de un año a otro, pueden hacer variar el ciclo, y estas diferencias son detectadas por el análisis estadístico. Además, si bien en los tres años existió una época temprana y una tardía, no fueron exactamente las mismas en los tres años, y esas diferencias, por las razones dadas, son detectadas por el análisis estadístico. Similar situación existe en la interacción año x cultivar, la cual se explica por razones similares, donde las oscilaciones de temperatura año a año, y las diferencias entre

épocas de un año a otro, provocan cambios los cuales son detectados, dada la muy escasa variabilidad entre observaciones dentro de cada época de cada año, para cada cultivar.

Tabla 4.7. Análisis de varianza conjunto de tres años para ciclo en días (CIC) y grados-día (CGD).

Todos los materiales		Variable: CIC				Variable: CGD			
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F		
BLO(EP*AÑO)	10	9,21	4,70	0,0001	2171,74	4,54	0,0001		
EP	1	579201,89	2359,00	0,0004	425833,56	87,77	0,0112		
AÑO	2	161,99	0,95	0,5122	268106,06	0,91	0,5231		
AÑO*EP	2	163,23	83,38	0,0001	282139,38	590,86	0,0001		
CULT	133	383,47	195,88	0,0001	85576,69	179,21	0,0001		
EP*CULT	132	136,19	69,57	0,0001	25761,48	53,94	0,0001		
AÑO*CULT	84	30,20	15,43	0,0001	5572,43	11,67	0,0001		
AÑO*EP*CULT	75	17,25	8,81	0,0001	3292,61	6,89	0,0001		
Error	710	1,96			477,51				
CV		1,72			2,06				

Materiales comunes		Variable: CIC				Variable: CGD			
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F		
BLO(EP*AÑO)	10	4,60	2,06	0,0291	1270,00	2,48	0,0077		
EP	1	243799,30	2229,00	0,0004	17216163,43	84,97	0,0116		
AÑO	2	91,90	0,84	0,5434	133740,25	0,66	0,6024		
AÑO*EP	2	109,35	48,84	0,0001	202597,35	396,00	0,0001		
CULT	21	970,44	433,43	0,0001	219033,10	428,13	0,0001		
EP*CULT	21	322,15	143,88	0,0001	61843,45	120,88	0,0001		
AÑO*CULT	42	41,47	18,52	0,0001	7275,90	14,22	0,0001		
AÑO*EP*CULT	42	19,91	8,89	0,0001	3716,49	7,26	0,0001		
Error	244	2,24			511,61				
CV		1,80			2,09				

La interacción época x cultivar, la que más interesa a los efectos del objetivo de este trabajo, tuvo una participación intermedia en la variación total, con respecto a las dos antes comentadas. Al pasar de la época temprana a la tardía, todos los cultivares acortan su ciclo a aristas, pero lo hacen en magnitud diferente de acuerdo su sensibilidad a temperatura y fotoperíodo. Aquellos cultivares más sensibles a la temperatura acortarán su ciclo en época tardía pero tenderán a completar similar tiempo térmico. Por otro lado, aquellos cultivares que respondan en mayor medida al fotoperíodo, reducirán su ciclo en época tardía, pero sin respetar o completar un tiempo térmico determinado. Por último, cabe destacar que el análisis de varianza con todos los materiales, o sólo los materiales comunes dan resultados totalmente comparables.

Tabla 4.8. Análisis de varianza para diferencia de ciclo, en días (DIFCIC) y grados-día (DIFCGD).

Todos los materiales		Variable: DIFCIC			Variable: DIFCGD		
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F
AÑO	2	118,33	50,71	0,0014	249169,76	490,7	0,0001
CULT	133	110,85	47,51	0,0009	20150,05	39,68	0,0012
AÑO*CULT	75	14,59	6,25	0,0421	2716,51	5,35	0,0555
Error	4	2,33			507,83		
CV		2,97			5,32		
Materiales comunes		Variable: DIFCIC			Variable: DIFCGD		
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F
AÑO	2	80,37	34,45	0,0030	182593,25	359,6	0,0001
CULT	21	269,44	115,47	0,0002	51584,57	101,6	0,0002
AÑO*CULT	42	17,45	7,48	0,0309	3266,38	6,43	0,0405
Error	4	2,33			507,83		
CV		2,80			4,89		

El análisis conjunto incluyó el estudio de la diferencia de ciclos entre época temprana y tardía como variable, cuyos resultados se presentan en la tabla 4.8. Al igual que para ciclo en época temprana y tardía, la interacción año x cultivar tuvo poca participación en la explicación de la variación y hubo un efecto muy significativo del cultivar y del año. Esto indica que si bien los cultivares pueden acortar su ciclo en magnitud variable de año a año, lo cual depende de las condiciones particulares de temperatura en cada época de siembra, aquellos más sensibles al fotoperíodo se diferenciarán de los menos sensibles, independientemente de éstas oscilaciones.

c. Análisis por experimento

Este análisis tiene por objetivo identificar la existencia de diferencias entre cultivares en cada época de cada año, los resultados se presentan en la tabla 4.9. En todas las épocas de cada año existieron diferencias entre cultivares muy significativas. Nuevamente aquí se observan coeficientes de variación muy bajos, que confirman la estabilidad y el escaso error experimental para la variable ciclo.

Tabla 4.9. Análisis de varianza por experimento, para ciclo a aparición de aristas en días y grados-día.

AÑO 1994														
EPOCA 1					Variable: CIG					Variable: CGD				
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F			gl	CM	F	p>F	
BLO	1	9,17	4,07	0,0480	3552,07	5,24	0,0255			1	2,91	1,67	0,2017	
CULT	64	91,97	40,78	0,0001	24604,76	36,30	0,0001			62	66,66	38,15	0,0001	
Error	62	2,26			677,86					61	1,75			
CV		1,42			2,17						2,38			
AÑO 1997														
EPOCA 1					Variable: CIG					Variable: CGD				
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F			gl	CM	F	p>F	
BLO	2	0,73	0,21	0,8077	168,97	0,29	0,7450			2	2,86	2,21	0,1129	
CULT	95	364,42	106,7	0,0001	65074,78	113,59	0,0001			97	103,59	79,99	0,0001	
Error	176	3,41			572,91					191	1,29			
CV		1,75			1,83						2,02			
AÑO 1998														
EPOCA 1					Variable: CIG					Variable: CGD				
F de V	gl	CM	F	p>F	CM	F	p>F			gl	CM	F	p>F	
BLO	2	21,91	14,80	0,0001	3694,17	15,54	0,0001			2	14,51	12,05	0,0001	
CULT	54	446,63	301,70	0,0001	74295,75	312,44	0,0001			54	123,02	102,2	0,0001	
Error	110	1,48			237,80					110	1,20			
CV		1,09			1,18						1,97			

d. Correlación entre variables

Se estudiaron las correlaciones entre ciclo en las dos épocas de siembra y diferencia de ciclo (Tablas 4.10 y 4.11). Se encontró una media a alta correlación entre ciclo en época temprana y diferencia de ciclos, pero el ciclo en época tardía no se asoció con diferencia de ciclo. Por lo tanto aquellos cultivares que expresan un ciclo más largo en época temprana, es probable que expresen mayor diferencia de ciclo, tanto en días como en grados-día. Por otro lado, ciclo en época temprana estuvo medianamente asociado a ciclo en época tardía, por lo cual ciclos largos en la primera época no necesariamente determinan ciclos más largos en la segunda. Esto es explicable por la existencia y mecanismo de operación de la respuesta a fotoperiodo. Considérese como una promoción o como una desinhibición, en épocas tempranas bajo fotoperiodos cortos, los cultivares sensibles verán impedida su floración, por lo

que continúan el crecimiento vegetativo hasta que el alargamiento de los días permite su pasaje al estado reproductivo. Por el contrario, en la época tardía, desde la emergencia de plántulas los días son más largos y pueden resultar, desde el comienzo o poco después, inductivos. En consecuencia, los cultivares de mayor sensibilidad no encuentran obstáculos para iniciar su fase reproductiva, una vez que cumplieron con su período vegetativo básico. Este concepto también se aplica a la respuesta a la temperatura, y por lo tanto es posible confundir las dos respuestas. Pero éstas son diferenciables con mayor precisión si se miden los ciclos en tiempo térmico, donde el cultivar con mayor grado de sensibilidad fotoperiódica no cumple con un tiempo térmico constante para el pasaje al estado reproductivo. Por último se encontró una muy alta correlación entre diferencia de ciclo medida en días y grados-día, (Pearson: 0,90; Spearman: 0,95) lo que indica que es posible utilizar ambos indicadores.

Tabla 4.10. Correlaciones de Pearson y Spearman para las variables estudiadas, medidas en días *.

Pearson			Spearman		
	CIC1	CIC3		CIC1	CIC3
CIC3	0,55		CIC3	0,37	
DIFCIC	0,76	-0,03	DIFCIC	0,76	-0,23

*Los valores en color son significativos con $p < 0.05$.

Tabla 4.11. Correlaciones de Pearson y Spearman para las variables estudiadas, medidas en grados - día*.

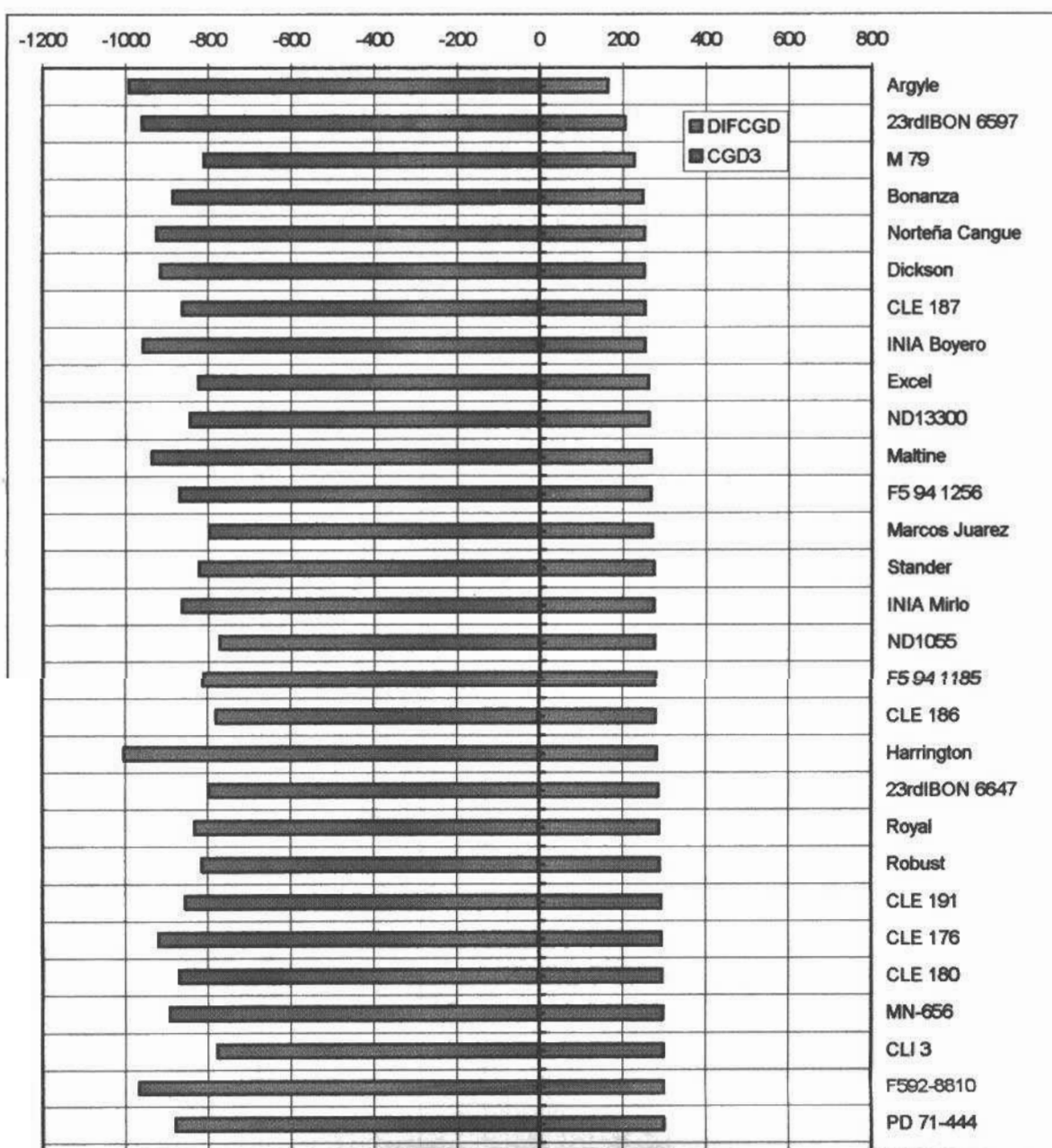
Pearson			Spearman		
	CGD1	CGD3		CGD1	CGD3
CGD	0,55		CGD3	0,39	
DIFCGD	0,65	-0,28	DIFCGD	0,63	-0,39

*Los valores en color son significativos con $p < 0.05$.

e. Diferencias entre materiales

En la figura 4.13, se presenta el ciclo en época tardía (barras en negativo), diferencia de ciclos (barras en positivo) y ciclo en época temprana (suma de ambas barras). Los materiales se ordenaron por su diferencia de ciclo, como indicador del grado de respuesta a fotoperíodo que expresaron.

Figura 4.13. Ciclo en época tardía, diferencia de ciclo y ciclo en época temprana de los materiales estudiados, medidos en grados-día (CGD3 y DIFCGD).



		F5 94 1183
		PFC 9212
		Bowman
		F5 94 1203
		F5 94 1181
		Cree
		CLE 185
		F5 93 3687
		PFC 81186
		PFC 9205
		Alecks
		PFC 81136
		PFC 86140
		CLE 182
		Seijou 17
		Ballerina
		F5 94 1174
		PFC 9215
		Raisa
		Morex
		FNC 6-1/C.CAPA26
		Sebaco 8858
		Hermine
		NE 004
		Yercil 147
		ZDM 8307
		Aphrodite
		Magda
		CLE 192
		CLE 178
		CI 7452
		Iika
		Minn M59
		Femina
		B Caupin
		Cheri
		WDEF 94-6
		F5 93 3731

					CLE 164
					LEC 2034
					Atlas
					Forrest
					Prior
					Natasha
					WDEF 94-17
					Quebracho
					Perun NE 167
					Beka
					CLE 177
					23rdIBON 6563
					MN 607
					E Acacia
					Andes 73-85
					Defra
					58 Western Austr
					Magnif 13806
					CI 5195
					Bonita
					Andes 58 85

			Andes 39-85
			CLE 170
			FNC 1 22
			2ndIntFacBON 641
			CLE 174
			Bord. 801
			Vaughn
			Bord. 806
			Clipper
			CLE 173
			Magnif 128
			Moondyne
			Ana
			F5 92 9425
			CLE 175
			23rdIBON 6580
			PFC 86101
			Stirling
			Quilmes Sur
			CLE 184
			FNC 6-1
			FNC 1
			FNC 6-1/C.CAPA25
			MN 589
			Quilmes Palomar
			MN-683
			F5 94 2081
			CLE 183
			MN-697
			CLE 189
			2ndIntFacBON 655
			Magnif 151
			Buck Charrua
			Magnif 131
			CI 5064
			FNC 6-1/C.CAPA22
			F592-8809
			K Impacto
			Magnif 102
			CI 6682
			CI 8044
			FNC 6-1/C.CAPA24
			DEFRA/C.CAPA
			E Federal
			Cebada Cape 6193

Entre los genotipos estudiados, existe gran continuidad en la diferencia de ciclos, desde valores mínimos hasta valores muy altos. Esta continuidad en los valores son propios de una característica cuantitativa (Barham y Rasmusson, 1981). A lo largo de toda esta distribución de valores, los genotipos de origen europeo se ubican en una posición intermedia entre 320 y 450 grados-día aproximadamente, lo cual indica cierto grado de concentración.

Por otro lado, los genotipos de origen norteamericano y canadiense, a diferencia de los anteriores, tienen mayor concentración sobre el tercio anterior a los europeos, indicando respuesta baja, salvo Vaughn que se ubicó en posiciones de mayor diferencia de ciclo, indicando mayor sensibilidad al fotoperíodo. Similar comportamiento mostraron los materiales del ICARDA/CIMMYT, donde se observó una distribución muy amplia, desde materiales de baja sensibilidad, hasta otros con un grado de respuesta bastante alta, al nivel de los testigos sensibles, tendiente a concentrarse en los extremos. Los materiales brasileños y uruguayos, se repartieron de manera más uniforme a lo largo del abanico de respuesta. En particular, los cultivares uruguayos se polarizaron sobre posiciones de menor respuesta como los testigos INIA Mirlo e INIA Boyero (trigos de baja sensibilidad) y de mayor respuesta como E. Federal y Buck Charrúa (trigos de alta sensibilidad). Luego, varias líneas hijas de cruzamientos y líneas experimentales como las CLE y F5 se repartieron a lo largo de todo el abanico de respuesta. Es posible a partir de estos resultados corroborar el comportamiento de testigos de alta respuesta fotoperiódica como Buck Charrúa y K. Impacto (trigo), e identificar otros como las líneas Magnif 102, 131 y 151, Cebada CAPA 6193 y líneas derivadas de cruzamientos de C. CAPA con Defra y FNC 6-1, CLE 183 y 169, entre otros, también con mayor grado de respuesta al fotoperíodo. La diferencia de ciclos podría no ser totalmente equivalente a la respuesta a fotoperíodo en el caso de los materiales que pudieran tener algún requerimiento de vernalización. Se descarta la posibilidad de que los materiales reportados tuvieran altos requerimientos de vernalización dado que este tipo de materiales no espigó en la siembra tardía y fueron excluidos del análisis. Requerimientos menores tendrían el efecto discutido para el año 1992 (alargamiento de ciclo en época tardía y subestimación de respuesta a fotoperíodo).

No sólo importa el grado de respuesta al fotoperíodo, sino también la longitud mínima o básica del ciclo en época temprana y tardía, ya que son importantes parámetros en la adaptación a nuestras condiciones, y determinan el ajuste a la ventana floral definida anteriormente. Se agruparon los genotipos de acuerdo a su comportamiento en base a dos variables: respuesta a fotoperíodo, objetivo del estudio, y ciclo en época tardía característica relevante desde el punto de vista agronómico, dado que materiales de ciclo largo en estas siembras presentan menor tamaño de grano y permanecen envainados, con lo que aumenta la infección de hongos en la espiga. Ciclo en época temprana se descartó como criterio de agrupamiento dado que está correlacionado con diferencia de ciclos. Los rangos utilizados en las clases se presentan en la tabla 4.12. En la figura 4.14 se presenta el agrupamiento propuesto, donde se observa la consistencia del mismo, claramente quedan delimitados grupos de comportamiento diferente en función de las variables estudiadas. La composición de los diferentes grupos se presenta en la tabla 4.13, donde también se especifica el ciclo de los materiales en época temprana.

Tabla 4.12. Clases definidas y rangos de las variables, en días y grados – día, utilizados en la clasificación de los materiales estudiados.

Variable	Corto	Intermedio	Largo
CIC 3	45 – 52	52 – 58	+58
CGD 3*	650 – 780	780 – 890	+890
	Baja	Intermedia	Alta
DIFCIC	36 – 47	47 – 61	+61
DIFCGD*	160 – 400	400 – 530	+530

* rangos aproximados.

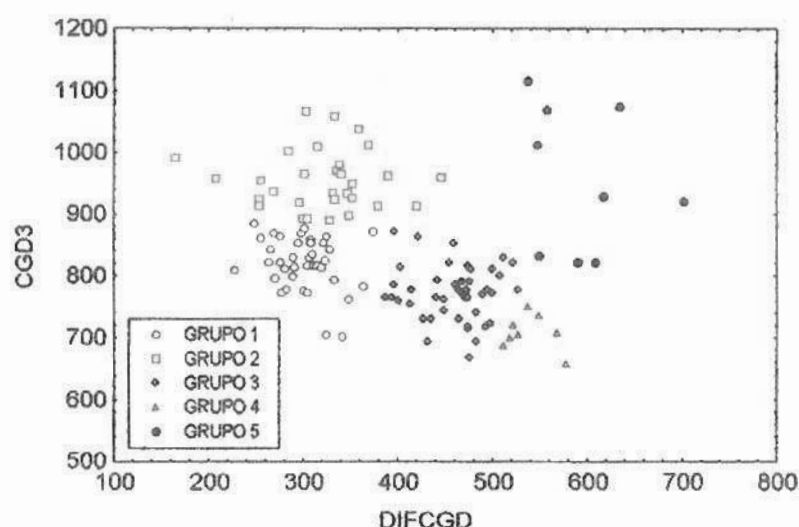


Figura 4.14. Agrupamiento de los genotipos en función de ciclo en época tardía y diferencia de ciclos.

Tabla 4.13. Conformación de los grupos en base a ciclo en época tardía y diferencia de ciclos.

GRUPO 1: Respuesta baja, ciclo corto en época temprana, corto en época tardía				
23rdIBON 6647	CLE 186	F5 94 1174	Marcos Juárez	PFC 86140
B Caupin	CLE 187	F5 94 1181	Minn M59	PFC 9205
Ballerina	CLE 191	F5 94 1183	Morex	Robust
Bonanza	CLE 192	F5 94 1185	ND1055	Royal
Bowman	CLI 3	F5 94 1203	ND13300	Seijou 17
CLE 180	Cree	F5 94 1256	PD 71-444	Stander
CLE 182	Excel	INIA Mirlo	PFC 81136	ZDM 8307
CLE 185	F5 93 3687	M 79	PFC 81186	
GRUPO 2: Respuesta baja a intermedia, ciclo largo en época tardía.				
23rdIBON 6597	CLE 176	Femina	Magda	PFC 9212
Alexis	CLE 178	FNC 6-1/C.CAPA26	Maltine	PFC 9215
Aphrodite	Defra	Harrington	MN-656	Raisa
Argyle	Dickson	Hermine	NE 004	Sebeco 8858
Cheri	F5 93 3731	Ilka	Nortefia Cangue	Windich
CI 7452	F592-8810	INIA Boyero	Perun NE 167	Yercil 147
GRUPO 3: Respuesta intermedia, ciclo corto a intermedio en época tardía.				
23rdIBON 6563	Beka	CLE 175	Forrest	Prior
23rdIBON 6580	Bonita	CLE 177	LEC 2034	Quebracho
2ndIntFacBON 641	Bord. 801	CLE 184	Magnif 128	Quilmes Palomar
2ndIntFacBON 655	Bord. 806	Clipper	Magnif 13806	Quilmes Sur
58 Western Austr	CI 5195	E Acacia	MN 599	Stirling
Ana	CLE 164	F5 92 9425	MN 607	Vaughn
Andes 39-85	CLE 169	FNC 1	MN-693	WDEF 94-17
Andes 58-85	CLE 170	FNC 6-1	Moondyne	WDEF 94-6
Andes 73-85	CLE 173	FNC 6-1/C.CAPA25	Natasha	
Atlas	CLE 174	FNC I 22	PFC 86101	
GRUPO 4: Respuesta alta, ciclo intermedio a largo en época temprana, corto en época tardía.				
CI 6682	CLE 183	F5 94 2081	F592-8809	Magnif 102
Magnif 131	Magnif 151	MN-697		
GRUPO 5: Respuesta alta, ciclo muy largo en época temprana				
Buck Charrúa	Cebada Capa 6193	CI 5064	CI 8044	DEFRA/C.CAPA
E Federal	FNC 6-1/C.CAPA22	FNC 6-1/C.CAPA24	K Impacto	

La conformación de los grupos muestra claramente una concentración de los genotipos norteamericanos, canadienses y europeos en los grupos 1 y 2 respectivamente. En estos grupos entran varias líneas CLE y F5 de nuestro país, así como también los testigos insensibles. En general los genotipos del grupo 1 tienen ciclo corto en época de siembra tardía, lo cual sería deseable, pero también tienen ciclo corto en época temprana lo cual compromete el rendimiento al igual que el ciclo largo en época tardía de los genotipos del grupo 2. Acerca de estos dos grupos puede concluirse que son los de menor adaptación a nuestras condiciones, salvo algunas excepciones. En estos grupos caben las mismas consideraciones que en los ensayos del año 1992, donde la existencia de cierto grado de requerimiento de vernalización es posible que afecte los ciclos en época temprana y tardía. Por último, llama la atención la variedad CLI 3, originaria de Norteamérica, la cual fue clasificada con respuesta en el año 1992 y en los restantes se clasificó como de baja respuesta. En el primer caso, expresó una diferencia de ciclos de 440 GD y en el segundo de 300 GD, mientras que Clipper (492 vs. 472), Ana (477 vs. 475), FNC 1 (425 vs. 497), en general mantuvieron una diferencia de ciclos similar, aún tratándose en el año 1992 de fecha de espigazón y en los restantes de aparición aristas. Descartando errores en la toma de datos a campo resulta dificultoso encontrar una explicación biológica acorde.

El grupo 3 se compone principalmente de genotipos australianos, argentinos, uruguayos, brasileños, chilenos, y otros, con un ciclo algo más largo que los grupos anteriores, en la época temprana y corto - intermedio en época tardía, lo cual indica mayor grado de respuesta al fotoperíodo y mejor adaptación que los grupos anteriores. Los cultivares tipo de éste grupo son Clipper, cuya respuesta a fotoperíodo fuera descrita por otros autores (Gallaher y Soliman, 1988; Kemich *et al.*, 1995), junto con E. Quebracho, FNC 6-1 y Stirling.

Los grupos 4 y 5, de mayor grado de respuesta a fotoperíodo, están integrados por materiales de origen argentino y uruguayo principalmente, salvo excepciones como CI 5064 y CI 8044 de origen norteamericano y japonés respectivamente y que fueran caracterizados anteriormente por Barham y Rasmusson (1981). En ambos grupos se trata en términos generales de genotipos con ciclo largo en época temprana y relativamente corto en época tardía, aunque con diferencias importantes entre

materiales. Esto denota alta respuesta al fotoperíodo. Dentro de este grupo se incluyen cultivares como Magnif 102, 131, 151, Cebada CAPA, etc., caracterizados anteriormente por Germán *et al.* (1995), con comportamiento similar a los trigos de ciclo largo de respuesta fotoperiódica conocida (B. Charrúa, E. Federal, K. Impacto).

Resulta interesante resaltar la presencia de líneas derivadas del cruzamiento FNC 6-1/C.CAPA. Estas líneas se repartieron en los grupos 2, 3 y 5, indicando existencia de segregación, posiblemente transgresiva, al ubicarse una de las líneas hijas con una respuesta menor a cualquiera de los padres. Este comportamiento, junto con la continuidad de los valores, comentado anteriormente, aportan evidencia acerca del tipo de herencia aditiva – dominante, coincidente con los resultados de Barham y Rasmusson (1981). Los autores encontraron la existencia de efectos epistáticos además de los mencionados, y reportaron la existencia de sistemas de genes diferentes en cada cruzamiento de sus ensayos. Los autores explican estos resultados en la existencia de genes que controlan de manera diferente, en su modo de acción, la respuesta a fotoperíodo, determinando que el pasaje de estado vegetativo a reproductivo sea provocado por mecanismos diferentes en cada genotipo de los utilizados. Si bien estos resultados agregan dificultad en la comprensión del mecanismo de respuesta a fotoperíodo, son clara evidencia de que existe una regulación genética del mismo y los cultivares difieren sensiblemente en la carga genética que lo controla, provocando respuestas muy diferentes como las ya comentadas. Las diferencias más importantes se observaron bajo fotoperíodos cortos de época temprana, las cuales son en mayor medida atribuibles a genes de respuesta a fotoperíodo que a genes de precocidad (Barham y Rasmusson, 1981).

La heredabilidad de la característica, en sentido amplio, se calculó para una media como para una observación. Para ambas formas se observaron valores muy altos, 0,98 y 0,93 respectivamente, similares a los observados por Barham y Rasmusson (1981), quienes obtuvieron heredabilidades en sentido estrecho, en el rango de 0,77 – 0,96. Estos valores altos de heredabilidad sugieren que la característica puede ser manipulada con relativa sencillez en un programa de mejoramiento (Barham y Rasmusson, 1981). Por otro lado, sugiere que la evaluación

de esta característica puede ser realizada con escaso margen de error y los genotipos ser caracterizados con un sólo año de evaluación.

A partir de la revisión bibliográfica, resulta importante identificar genotipos con posibilidades de presentar el gen *Eam1*, el cual confiere fuerte respuesta al fotoperíodo (Franckowiak and Gallaher, 1997). Para tal fin se examinó el pedigrí de los todos los genotipos considerados en este trabajo, que fuere posible, utilizando la base de datos confeccionada por el Ing. Agr. Federico Condón, de la Unidad de Recursos Genéticos en INIA La Estanzuela. Fue posible determinar el pedigrí de los siguientes cultivares: Bonanza, Bowman, Cree, Aphrodite, Defra, Dickson, Harrington, Norteña Cangue, Perun, Ana, Atlas, Beka, Bonita, Clipper, E. Quebracho, FNC 1, FNC I 22, MN 599, Quilmes Palomar, Quilmes Sur, Stirling, Vaughn y Magnif 102. Los materiales con antecesores con genes conocidos se presentan en la tabla 4.14.

Tabla 4.14. Materiales que presentan ancestros con genes de precocidad, material ancestral portador del gen y grupo en que fueron clasificados.

CULTIVAR	<i>Eam1</i>	<i>eam7</i>	<i>Eam8</i>	<i>eam9</i>	<i>Eam10</i>	GRUPO
Bowman	(<i>Eam1.c</i>)*	(<i>eam7.g</i>)	(<i>eam8.k</i>)			1
Aphrodite			Maja (<i>eam8.k</i>)			2
Defra			Maja (<i>eam8.k</i>)			2
Nort Cangue			Maja (<i>eam8.k</i>)			2
Perun			Maja (<i>eam8.k</i>)			2
Ana	Prior (<i>Eam1.e</i>)					3
Clipper	Prior (<i>Eam1.e</i>)					3
E. Quebracho	Prior (<i>Eam1.e</i>)		Maja (<i>eam8.k</i>)			3
FNC 1	Prior (<i>Eam1.e</i>)					3
FNC I 22	Prior (<i>Eam1.e</i>)		Maja (<i>eam8.k</i>)			3
Quil. Palomar	Estate					3
Stirling	Prior (<i>Eam1.e</i>)		Maja (<i>eam8.k</i>)			3
Magnif 102	Prior (<i>Eam1.e</i>)					4

* Entre paréntesis se indica el alelo que porta el respectivo ancestro.

En la tabla 4.14 se observa cierta asociación entre el gen que posiblemente porta cada genotipo, el grupo en el que fueron clasificados y su origen. En todos los casos, los materiales europeos y del norte, clasificados en los grupos 1 o 2, no presentan en su pedigrí rastros de Prior o Estate, ambas variedades portadoras del gen *Eam1.e*. Sin embargo estos mismos genotipos presentan entre sus ancestros el cultivar Maja con el gen *eam8.k* recesivo para insensibilidad fotoperiódica. Estos

resultados son completamente consistentes, ya que a partir de la información genealógica se puede pensar en la existencia de insensibilidad en los cultivares mencionados, lo cual es comprobado en los ensayos de campo aquí presentados.

En el otro extremo, se ubican los cultivares que presentan en su genealogía a Prior o Estate, ambos portadores del gen *Eam1.e* (Franckowiak and Gallaher, 1997). Estos cultivares fueron clasificados en los grupos 3 y 4, de respuesta intermedia y alta respectivamente, lo cual provee de resultados consistentes nuevamente acerca de la herencia de la característica. Algunos cultivares presentaron ancestros de ambos tipos como el caso de E. Quebracho, FNC I 22 y Stirling, pero es posible que debido a efectos epistáticos, como los observados por Barham y Rasmusson (1981) la acción del gen *Eam8.k* sea reprimida, o que no porten el gen.

Si bien estas son suposiciones con cierto grado de comprobación, es necesario tener en cuenta que los ancestros con genes conocidos afectando ciclo y respuesta a fotoperíodo, muchas veces se ubican muy lejos en la genealogía del cultivar, y no significa que dichos genes estén presentes en el material moderno. Sin embargo, algunos genotipos tienen mayor probabilidad de presentar el gen, por mayor cercanía de los parentales portadores. Tal es el caso de los cultivares Ana, Clipper, Magnif 102, FNC 6-1, FNC I 22 y Quilmes Palomar, lo cuales tienen a Prior, Clipper o materiales directamente derivados de los anteriores como parentales. Entre estos, Clipper es el material que con mayor probabilidad posee el gen *Eam1*, al tener a Prior como antecesor directo. En adición a estas consideraciones, se debe tener en cuenta también que la existencia de estos genes está pautada por los procesos de selección a los que fueron sometidos, los cuales pudieron haber priorizado, directa o indirectamente, características de adaptabilidad como las provistas por el gen *Eam1.e*. Estas consideraciones, sitúan a Clipper con mayor probabilidad aún de portar el gen.

Si bien la presencia o ausencia de *Eam1* u otros genes puede considerarse de relativa importancia, el hecho de que un gen controle la respuesta al fotoperíodo implica cambios en una serie de procesos morfofisiológicos que pueden incidir en las características agronómicas, adaptación y conformación del rendimiento de un cultivar. Por lo tanto, la presencia de estos genes en cualquier genotipo no sólo determina la respuesta al fotoperíodo *per se*, sino también afecta curvas de macollaje, floración y

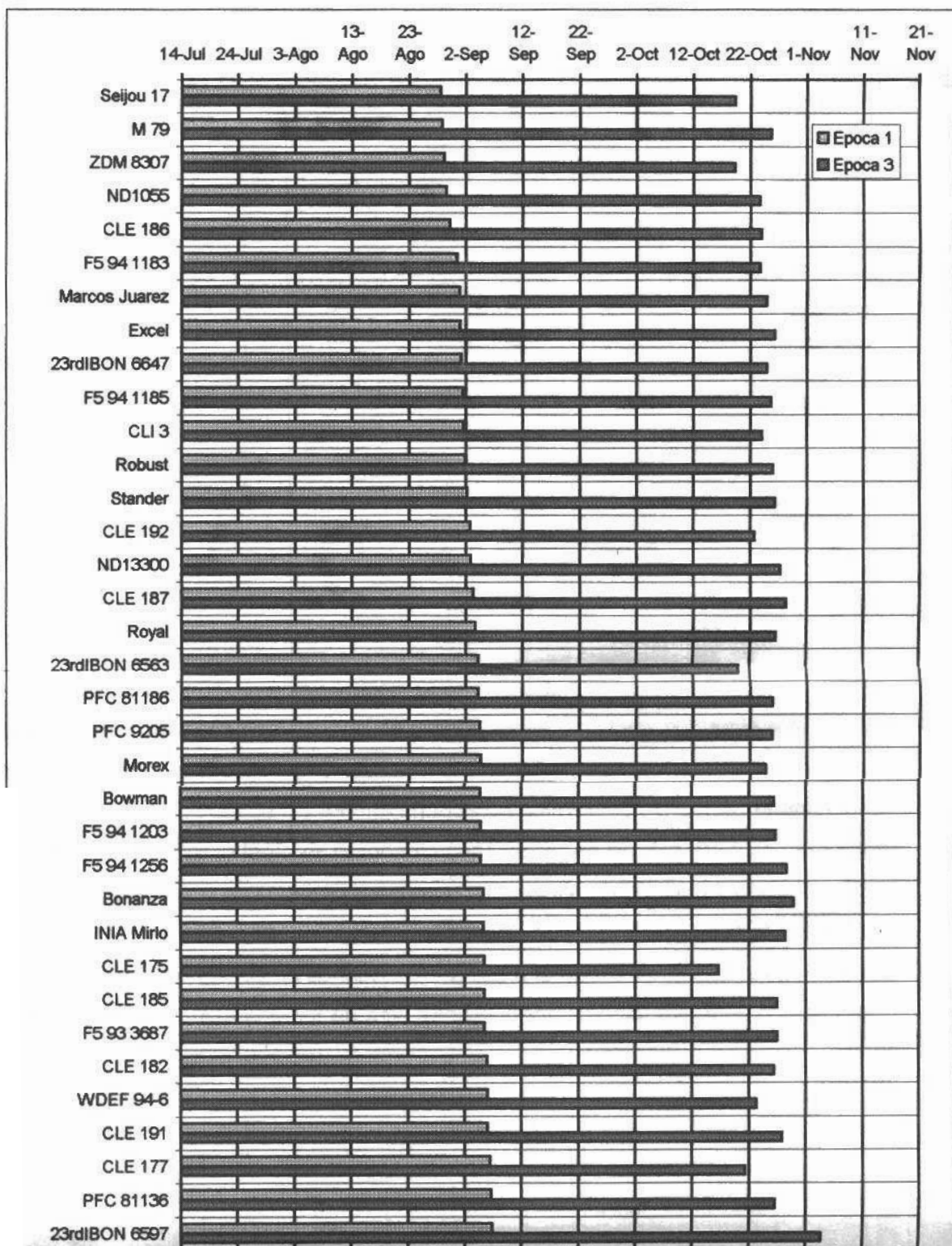
llenado de grano sin duda relevantes al rendimiento y calidad del cultivo. Muchas veces la interacción genotipo x ambiente (GxE) en la fecha de espigazón encubre efectos pleiotrópicos de la respuesta fotoperiódica sobre caracteres morfológicos de importancia como los reportados por Smail *et al.* (1986), quienes estudiaron diferencias de comportamiento agronómico entre dos cultivares isogénicos, difiriendo en el gen *Eam1.e* (Prior), Betzes y Erbet. Los autores encontraron pocas diferencias entre estos dos genotipos en su sensibilidad al fotoperíodo, atribuible a diferencias en uno o pocos alelos, responsables de una espigazón 8 días más tardía para el cultivar Betzes. Con respecto a otras características, encontraron algunas en mayor grado determinadas no por un efecto pleiotrópico sino por un efecto de haber espigado temprano y evitando estreses ambientales. Tal fue el caso de los parámetros de desarrollo del grano. Sin embargo otras fueron afectadas por la duración del período de crecimiento como la altura de planta y granos/há, con diferencias también en el rendimiento. Estas características se vieron afectadas tanto por un período de crecimiento reducido y por evitar estreses ambientales. Otras diferencias fueron ocasionadas en mayor grado por el ambiente, como altura de planta, peso de grano y granos chuzos. En términos generales, los autores observaron si bien la presencia del gen afectó la respuesta de los cultivares, no mostró alterar en forma importante la ontogenia del cultivar Betzes. Por último, los autores remarcan el alto número de caracteres afectados pleiotrópicamente y resaltan la importancia de que estos fenómenos sean considerados en un programa de mejoramiento.

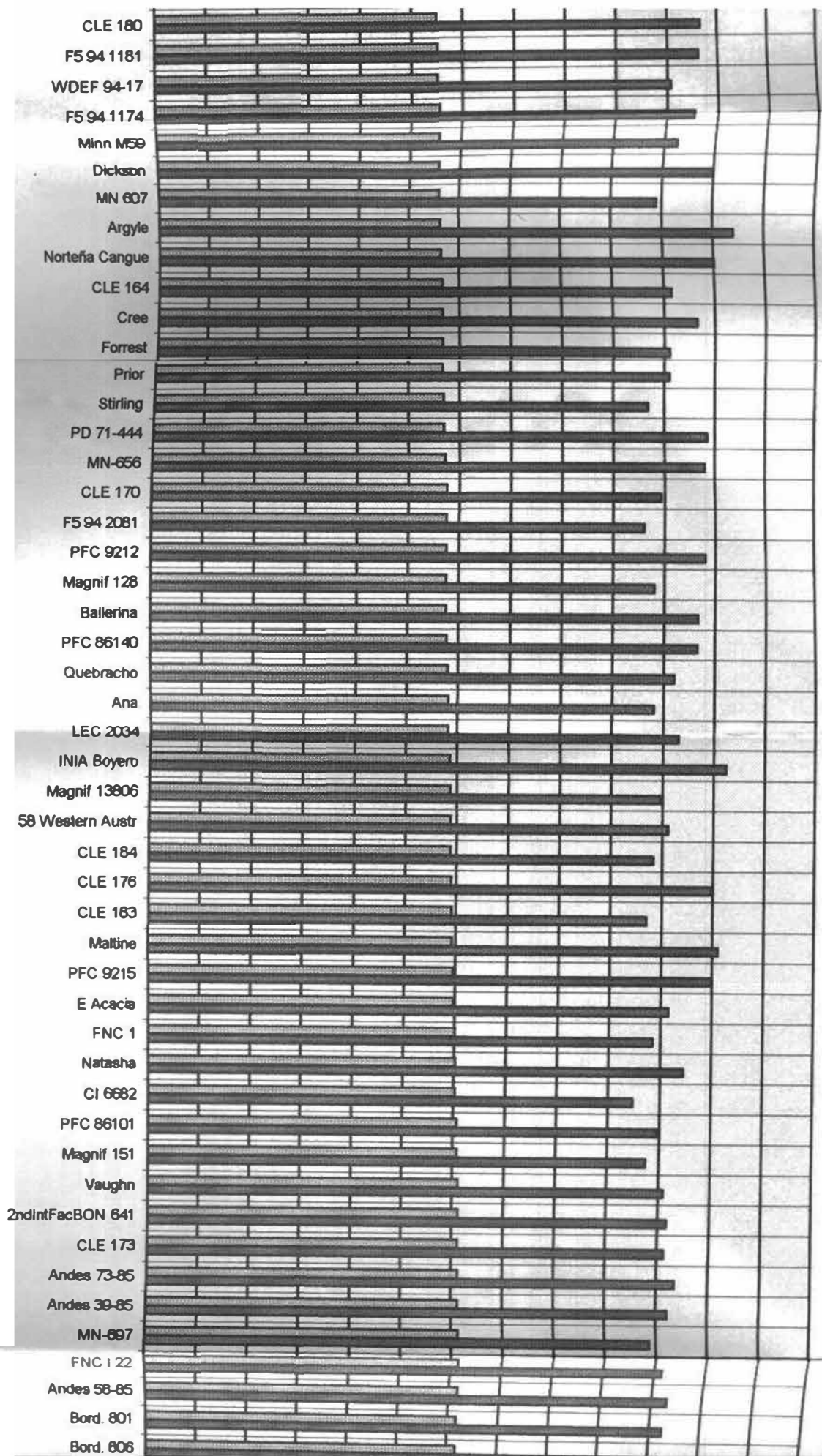
f. Adaptación a nuestras condiciones

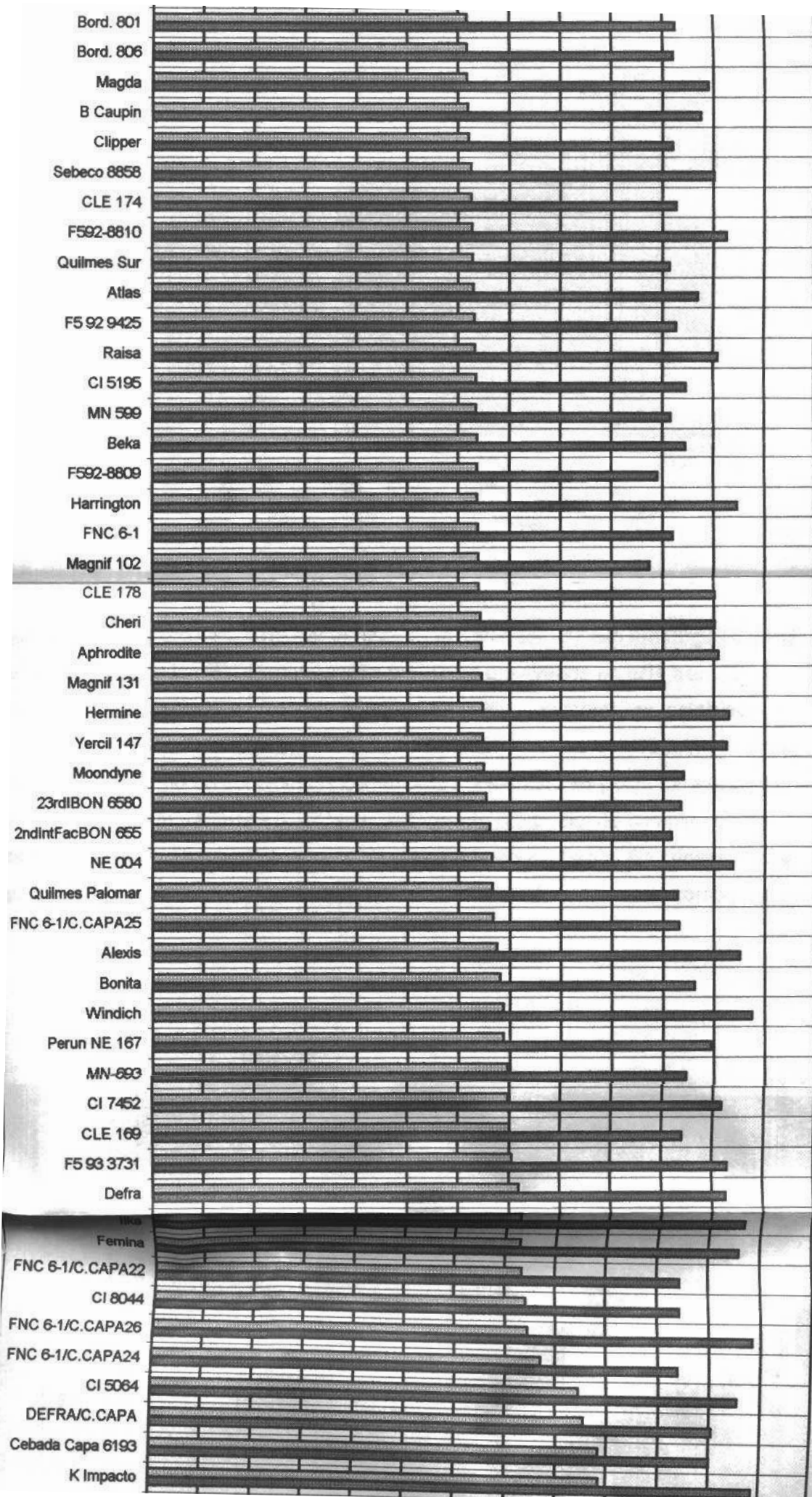
Como se definió en la sección A, la época más propicia para el inicio de la fase de espigazón – madurez, llenado de grano, se ubica entre el 15 de setiembre y 15 de octubre aproximadamente. Por lo tanto los materiales que presenten mejor adaptación serán aquellos que no sólo tengan respuesta al fotoperíodo sino también que, tanto en época de siembra temprana como tardía, ubique el llenado de grano dentro de los límites establecidos. De esta forma, graficando las fechas de aparición de aristas de los

materiales utilizados es posible identificar aquellos con mejores atributos de adaptabilidad (Figura 4.15).

Figura 4.15. Fechas de aparición de aristas promedio de los materiales evaluados, de las dos épocas de siembra







A partir de la figura 4.15 se observa que ningún cultivar cumple con los límites establecidos al comienzo del llenado de grano (15/set – 15/oct). Sin embargo se debe tener en cuenta que las fechas de siembra promedio ensayadas en este trabajo (18/may y 20/ago) distan de las recomendadas en cultivos comerciales, establecidas entre junio y julio. Por lo tanto es razonable considerar, en el caso de la primera época de siembra, que como en condiciones comerciales la siembra es posterior a la utilizada en este trabajo los materiales espigarán más tardíamente pudiendo cumplir con los límites establecidos. El mismo concepto se aplica a la época tardía. En consecuencia, se puede correr el límite anterior en este trabajo, unos 10 días, tomando como límite

anterior el 2/set, y como límite posterior el 22/oct, como límites aproximados. Los cultivares que cumplen con los nuevos límites, son algunos del grupo 3 y todos los del grupo 4 (Tabla 4.15).

Tabla 4.15. Materiales que cumplen con el período de inicio de llenado de grano establecido en el trabajo y grupo al que pertenecen.

MATERIAL	GR.	MATERIAL	GR.
23rdIBON 6563	3	Magnif 13806	3
CLE 174	3	CLE 184	3
CLE 177	3	CLE 183	4
MN 607	3	FNC 1	3
Stirling	3	MN-697	4
CLE 170	3	F582-8809	4
F5 94 2081	4	Magnif 102	4
Magnif 128	3	Magnif 131	4
Ana	3	Magnif 151	4
CI 6682	4		

A medida que los cultivares espigan más tarde en la época temprana utilizada en este trabajo, y en la medida que no pasen del límite para la época tardía, significa que espigarán con mayor seguridad dentro de los límites establecidos. En general se observa que la todos los cultivares del grupo 4, salvo F5 94 2081, emitieron aristas sobre o pasando el 12/9, por lo que bajo siembras en fechas convencionales tienen alta probabilidad de espigar y llenar grano dentro del período definido como óptimo. Similar comportamiento presentaron algunos genotipos del grupo 3, como CLE 183, CLE 184 y FNC 1. Por otro lado, los materiales del grupo 5 (sin considerar los trigos) emitieron aristas más tarde, del 22/9 en adelante, en época temprana, pero en época tardía lo hicieron posterior al 20/10, por lo que corren riesgo de ubicar el llenado de grano tarde en siembras de julio. Esto no significa que los demás cultivares y líneas experimentales no se adapten a nuestras condiciones, sino que sus posibilidades de ubicar el llenado de grano en la mejor época son menores y son en mayor medida dependientes de la fecha de siembra y de las condiciones particulares del año. Igualmente pueden ser manejables con épocas de siembra más restringidas, sin tanta flexibilidad.

V.CONCLUSIONES

- Dentro de las condiciones agroclimáticas de la zona de INIA La Estanzuela, es posible definir una "ventana floral", donde las condiciones para el llenado de grano son favorables. Este período se ubica entre mediados de setiembre y mediados de noviembre, pudiéndose retrasar el inicio del llenado de grano hasta mediados de octubre como máximo.
- La respuesta al fotoperíodo es una característica altamente heredable, muy estable entre años y cultivares. Existen diferencias importantes entre cultivares, lo que permite la caracterización y agrupamiento de los mismos utilizando esta característica y ciclo en época tardía. La constitución de estos grupos se encontró asociada al origen del material y a la posible presencia de algunos genes que determinan sensibilidad o insensibilidad al fotoperíodo.
- La respuesta a fotoperíodo se expresó con mayor intensidad durante el desarrollo vegetativo, entre emergencia y aparición de aristas (antesis), y determinó el desarrollo fenológico posterior.
- Existe una alta correlación entre ciclo en época temprana y diferencia de ciclos (estimador de respuesta a fotoperíodo), por lo que el primero puede ser utilizado como indicador de la sensibilidad al fotoperíodo de un genotipo. Del mismo modo, existe alta correlación entre mediciones en días o grados – día, por lo que pueden ser utilizados indistintamente en la evaluación de esta característica.
- Los resultados aportan evidencia sobre el carácter continuo de la respuesta a lo largo de los genotipos estudiados apoyando el tipo de herencia cuantitativa, propuesto por algunos autores.

- A partir de la comparación de comportamiento de genotipos en épocas de siembra contrastantes, es posible identificar aquellos con mayores atributos de adaptabilidad a las condiciones del país. Estos genotipos, en fechas de siembra extremas ubican la floración y el llenado de grano dentro de la época óptima definida anteriormente, lo cual depende no sólo del grado de respuesta a fotoperíodo, sino también de la longitud de su período vegetativo básico.

VI. RESUMEN

(326 palabras)

El desarrollo fenológico de los vegetales responde a fotoperíodo y temperatura. En Uruguay la fecha de siembra de cebada se ubica en los meses de junio y julio, cuando los excesos hídricos comúnmente determinan retrasos de la siembras, ubicando el llenado de grano en condiciones de altas temperaturas del mes de noviembre y determinando menores rendimientos y calidad de grano. Las siembras tempranas exponen al cultivo a los riesgos de heladas durante la floración. La identificación de materiales con respuesta a fotoperíodo, importante atributo de adaptabilidad, permite flexibilizar la fechas de siembra manteniendo el llenado de grano dentro de un período con condiciones ambientales favorables que ocurren promedialmente entre mediados de setiembre y mediados de octubre. Se evaluó en La Estanzuela el comportamiento fenológico de varios genotipos de diverso origen, durante 1992, 1994, 1997 y 1998. Comparando el comportamiento en siembras contrastantes se identificaron materiales de cebada con respuesta a fotoperíodo, similar a los trigos de ciclo largo sembrados en el país. Esta respuesta ocurre con mayor intensidad durante el desarrollo vegetativo, determinando el desarrollo posterior. Se observó que la respuesta al fotoperíodo es una característica muy estable entre ambientes y genotipos. Los materiales se clasificaron en cinco grupos de acuerdo a su respuesta a fotoperíodo (alta, intermedia y baja), y ciclo en época tardía (corto - intermedio, y largo), lo que estuvo asociado al origen de los materiales y posiblemente a la presencia de genes de sensibilidad al fotoperíodo. El ciclo en época temprana puede ser utilizado como indicador de la sensibilidad al fotoperíodo y junto con ciclo en época tardía y diferencia de ciclos pueden ser medidos en días o grados – día indistintamente. La caracterización de materiales permitió la identificación de aquellos con mayores posibilidades de adaptación a las condiciones agroclimáticas de la zona sur del país. Estos materiales, presentan ciclo intermedio a largo en época temprana y corto a intermedio en época tardía, lo que indica una respuesta a fotoperíodo intermedia a alta.

VII. SUMMARY

(273 words)

Phenological development of plants is subject to photoperiod and temperature responses. In Uruguay, the planting date of barley crop is June and July, when soil water excesses frequently delay plantings and place grain filling in mid November, with higher temperatures. This determines severe reductions of yield and grain quality. Early plantings expose barley crops to frost damage during flowering. The identification of photoperiod response, important adaptability attribute, allows more flexibility in maintaining the grain filling phase in more favourable climatic conditions, occurring between mid September and mid October. At INIA La Estanzuela, phenologic behaviour of various genotypes of diverse origin, was assessed in 1992, 1994, 1997, and 1998. Identification of photoperiod sensible genotypes was possible by comparing genotype behaviour between contrasting planting dates. Photoperiod sensible genotypes were similar to the long cycle wheats used in the country. Photoperiod response occurs during vegetative development, fixing future growth. Photoperiod response was observed to be a very stable character among genotypes and environments. Barley genotypes were classified in five groups, based on photoperiod response (high, intermediate, and low), and late planting cycle (short – intermediate, and long). This was associated with genotype's origin and possibly with presence of photoperiod response genes. Early planting cycle can be used as an estimator of genotype photoperiod sensibility, together with late planting cycle and difference between cycles can be measured in days or degree – days, indistinctly. Genotype characterization allowed identification of those with higher adaptation probability to climatic conditions of the Southern area of the country. These materials showed intermediate to long cycles in early plantings and short to intermediate cycles in late plantings, indicating an intermediate to high photoperiod response.

VIII. BIBLIOGRAFIA

- BALBI, M.I.; SILVEYRA, M.C. y TOJO, C. (1995). Caracterización de la colección nacional de cebada. Tesis Ing. Agr. Facultad de Agronomía, Universidad de la República.
- BARHAM, R.W. and RASMUSSEN, D.C. (1981). Inheritance of photoperiod response in barley. *Crop Sci.*, 21: 454-456.
- BOYD, W.J.R. (1996). Developmental variation, adaptation and yield determination in spring barley. *Proceedings of the V IOC & VII IBGS*, pp 276-283.
- BOYD, W.J.R.; KAVEETA, L.; POTIPIBOD, S. and ROSSNAGEL, B. (1991). Variation in basic vegetative period and minimum leaf number. *Barley Genetics IV*, pp. 6-8.
- BOYTON, S.J.; FLODD, R.G.; MOODY, D.B. and WAITE, A. (1996). Phenology for optimal barley production in South-Eastern Australia. *V IOC & VII IBGS*, poster #270, pp 604-606.
- BURGOS, J.J. y CORSI, W.C. Areas Agroclimáticas para el Trigo y Características Bioclimáticas de sus Cultivares en el Uruguay. Ministerio de Agricultura y Pesca. Bol. Téc. N° 12, Julio de 1971.
- CAO, W. and MOSS, D.N. (1989a). Temperature and Daylength interaction on phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci.*, 29: 1046-1048.
- CAO, W. and MOSS, D.N. (1989b). Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci.*, 29: 1018-1021.
- CAO, W. and MOSS, D.N. (1989c). Daylength effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci.*, 29: 1021-1025.
- CASTRO, A.; HOFFMAN, E. y ERNST, O. (1993). Caracterización y agrupamiento de 11 cultivares de cebada cervecera por ciclo, rendimiento en grano, sus componentes y calidad industrial. 4ta. Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera, pp. 33-41.
- CASTRO, A. (1995). Caracterización de la colección nacional de cebada cervecera en la EEMAC durante 1993. II Análisis de correlaciones entre variables. 6ta. Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera, pp. 18-28.

- CASTRO, A. y CONDÓN, F. (1995). Agrupamiento de genotipos de cebada cervecera con dos o más años de evaluación oficial por su comportamiento en la EEMAC en 1994. 6ta. Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervequera, pp. 39-45.
- CASTRO, A. (1997). Cebada. Cátedra de Cereales y Cultivos Industriales. Repartido Cód. 437. EEMAC, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo – Uruguay.
- CROFTS, H.J.; GARDNER, W.K. and VELTHIUS, R.G. (1984). A phenological evaluation of wheat for South-Western Victoria. *Aus. J. of Agric. Res.*, 35: 521-528.
- DORMLING, I. and GUSTAFSSON, A. (1969). Phytotron cultivation of early barley mutants. *Theor. and Appl. Gen.*, 39: 51-61.
- DWYER, L.M. and STEWART, D.W. (1987). Influence of photoperiod and water stress on growth, yield and development rate of barley measured in heat units. *Can. J. of Plant Sci.*, 67: 21-34.
- ELLIS, R.H.; SUMMERFIELD, R.J.; ROBERTS, E.H.; and COOPER, J.P. (1989). Environmental control of flowering in barley. III. Analysis of potential vernalization responses, and methods of screening germplasm for sensitivity to photoperiod and temperature. *Annals of Botany*, 63: 687-704.
- ERNST, O.; HOFFMAN, E.; BRASSETTI, D. y SIRI, G. (1993a). Efecto de la época de siembra en el ciclo de cebada cervecera. 4ta. Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervequera, pp. 49-51.
- ERNST, O.; HOFFMAN, E.; BRASSETTI, D. y SIRI, G. (1993b). Efecto de las variables de manejo sobre el llenado de grano y Deposición de proteína. Época de siembra, variedad, densidad y laboreo. 4ta. Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervequera, pp. 89-101.
- FRANK, A.B. and BAUER, A. (1995). Phyllochron differences in wheat, barley and forage grasses. *Crop. Sci.*, 35: 19-23.
- FRANCKOWIAK, J.D. and GALLAGHER, L.W. (1997). Barley Genetics Newsletter, vol. 26.
- GALLAGHER, L.W.; BELHARDI, M. and ZAHOUR, A. (1987). Interrelationships among three major loci controlling heading date of spring barley when grown under short daylengths. *Crop Sci.*, 27: 155-160.

- GALLAGHER, L.W. and SOLIMAN, K.M. (1988). Clasification of global environments and cultivars of spring barley based on heading time interactions. *Plant Breeding*, 100: 124-136.
- GALLAGHER, L.W.; SOLIMAN, K.M. and VIVAR, H. (1991). Interactions among loci conferring photoperiod sensitivity for heading time in spring barley. *Crop Sci.*, 31: 256-261.
- GERMÁN, S; ROMERO, R y TOJO, C. (1995). Control de la floración en cebada en el Uruguay: Respuesta a temperatura y fotoperíodo. 6ta. Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera. LATU, Montevideo, 6-7 de setiembre de 1995.
- GOYNE, P.J. and HARE, J.M. (1993). Effects of soil Nitrogen and Phosphorus status and plant density on the timing of anthesis in barley. In: *Environmental control on the development of barley genotypes*. Queensland Department of Primary Industries, Queensland – Australia, pp 18-27.
- GOYNE, P.J. and HARE, J.M. (1993a). Models to predict the flowering time of barley cultivars in Queensland and their applications to frost risk determination. In: *Environmental control on the development of barley genotypes*. Queensland Department of Primary Industries, Queensland – Australia, pp 7-17.
- GOYNE, P.J. and RULE, J.P. (1993a). Preliminary investigations into the environmental control of flowering in barley. In: *Environmental control on the development of barley genotypes*. Queensland Department of Primary Industries, Queensland – Australia, pp 28-33.
- GOYNE, P.J. and RULE, J.P. (1993b). Photoperiod and temperature responses of barley genotypes. In: *Environmental control on the development of barley genotypes*. Queensland Department of Primary Industries, Queensland – Australia, pp 34-42.
- GOYNE, P.J.; MEINKE, H.; MILROY, S.P.; HAMMER, G.L. and HARE, J.M. (1996). Development and use of a barley crop simulation model to evaluate production management strategies in North-Eastern Australia. *Aus. J. of Agric. Res.*, 47: 997-1015.
- HADJICHRISTODOULOU, A. (1987). The effects of optimum heading date and its stability on yield and consistency of performance of barley and durum wheat in dry areas. *Journal of Agric. Sci.*, 108: 599-608.
- HAY, R.K.M. and KIRBY, E.J.M. (1991). Convergence and Synchrony. A review of the coordination of development in wheat. *Aus. J. of Agric. Res.*, 42: 661-700.

- HOCKETT, E.A. and NILAN, R.A. (1985). Genetics. In: Barley. RASMUSSEN, D.C. (1985). Agronomy Monograph No. 26. ASA-CSSA-SSSA.
- HOFFMAN, E.; ERNST, O.; BRASSETTI, D. y BENTACOUR, O. (1993). Análisis y caracterización de patrones de crecimiento inicial en 11 variedades de cebada cervecera. 4ta. Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera, pp. 19-32.
- HOFFMAN, E.; SIRI, G. y ERNST, O. (1994). Posibilidades de predecir el comportamiento de los nuevos cultivares en función de la caracterización de su crecimiento inicial en condiciones de invernadero. 5ta. Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera, pp. 116-122.
- HOFFMAN, E.; ERNST, O.; SIRI, G. y CONDÓN, F. (1995). Aportes sobre la esterilidad de espiga en cebada cervecera. VI Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera, pp. 69-77.
- IBAÑEZ, W y CASTRO, M. (1994). Análisis de estabilidad de cultivares de cebada cervecera. 5ta. Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera, pp. 130-135.
- JONES, J.L. and ALLEN, E.J. (1986). Development in barley (*Hordeum sativum*). Journal of Agric. Sci., 107: 187-213.
- KEIM, D.L.; WELSH, J.R. and Mc CONNELL, R.L. (1973). Inheritance of photoperiodic heading date response in winter and spring cultivars of bread wheat. Can. J. of Plant Sci., 53: 247-250.
- KEMANIAN, A.; ERNST, O.; HOFFMAN, E.; y BURGUEÑO, J. (1994). Caracterización preliminar del llenado de grano de cuatro genotipos de Cebada. 5ta. Reunión de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Cebada Cervecera, pp 77-86.
- KERNICH, G.C.; HALLORAN, G.M. and FLOOD, R.G. (1995). Relative effects of photoperiod and irradiance on pre-anthesis development in spring barley (*Hordeum vulgare*, L.). Cereal Res. Comm., 23-4: 425-431.
- KERNICH, G.C.; SLAFER, G.A. and HALLORAN, G.M. (1995). Barley development as affected by rate of change of photoperiod. Journal of Agric. Sci., 124: 379-388.
- KIRBY, E.J.M. (1995). Factors affecting rate of leaf emergence in barley and wheat. Crop Sci., 35: 11-19.

- KITCHEN, B.M. and RASMUSSEN, D.C. (1983). Duration and inheritance of leaf initiation, spike initiation and spike growth in barley. *Crop Sci.*, 23: 939-943.
- LAURIE, D.A.; PRATCHETT, N.; BEZANT, J.H. and SNAPE, J.W. (1995). RFLP mapping of five major genes and eight QTL controlling flowering time in a winter x spring barley cross. *Genome*, 38: 575-585.
- LAWN, R.J.; SUMMERFIELD, R.J.; ELLIS, R.H.; QI, A.; ROBERTS, E.H.; CHAY, P.M.; BROUWERS, J.B.; ROSE, J.L. and YEATS, S.J. (1995). Towards the reliable prediction of time to flowering in six annual crops. VI. Applications in crop improvement. *Experimental Agriculture*, 31: 89-108.
- LOSS, S.P.; PERRY, M.W.; and ANDERSON, W.K. (1990). Flowering times of wheats in South-Western Australia: A modelling approach. *Aus. J of Agric. Res.*, 41: 213-223.
- LUNDQVIST, U. (1992). Mutation Research in Barley. Ph.D. Thesis. The Swedish University of Agricultural Sciences, Svalöv, Sweden.
- MANUPEERAN, T.; DAVIDSON, T.L.; PEARSON, C.J. and CHRISTIAN, K.R. (1992). Differences in flowering responses of wheat to temperature and photoperiod. *Aus. J. of Agric. Res.*, 43: 575-584.
- MARTIN, R.J.; GILLESPIE, R.N. and KNIGHT, T.L. (1993). Prediction of reproductive growth stages in barley. *New Zealand J of Crop and Hort. Sci.*, 21: 73-85.
- MARTIN, V.; VIEGA, L.; KEMANIAN, A.; INDARTE, R. y FRANCO, J. (1993). Patrones de traslocación de fotoasimilados durante el llenado de grano en tres variedades de cebada. 4ta. Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera, pp. 71-74.
- MYAGMARSUREN, Y. (1994). Effect of daylength sensitivity on some agronomic traits of spring wheat. *Cereal Res. Comm.*, 22-4: 397-400.
- PENROSE, L.D.J. and MARTIN, R.H. (1997). Comparison of winter habit and photoperiod sensitivity in delaying development in early-sown wheat at a site in New South Wales. *Aus. J. of Exp. Agric.*, 37: 181-190.
- POEHLMAN, J.M. (1987). Mejoramiento genético de las cosechas. Ed. Limusa, 453 pp.
- PUGSLEY, A.T. (1966). The photoperiodic sensitivity of some spring wheats with special reference to the variety Thatcher. *Aus. J. of Agric. Res.*, 17: 591-599.
- PUGSLEY, A.T. (1983). The impact of plant physiology on Australian wheat breeding. *Euphytica*, 32: 743-748.

- ROBERTS, E.H.; SUMMERFIELD, R.J.; ELLIS, R.H.; CRAUFURD, P.Q. and WHEELER, T.R. (1997). The induction of flowering. In: *The physiology of vegetable crops*. 1997. CAB International. pp 69-99.
- SALISBURY, F.B. y ROSS, C.W. (1992). *Fisiología Vegetal*. Ed Iberoamérica. Mexico. 760 pp.
- SHAYKEWICH, C.F. (1995). An appraisal of cereal crop phenology modelling. *Can. J of Plant Sci.*, 75: 329-341.
- SLAFER, G.A. (1996). Differences in phasic development rate amongst wheat cultivars independent of responses to photoperiod and vernalization. A view point of the intrinsic earliness hypothesis. *Journal of Agric. Sci.*, 126: 403-419.
- SMAIL, V.W.; ESLICK, R.F., and HOCKETT, E.A. (1986). Effect of genetically and environmentally induced heading date differences on yield and adaptation of an isogenic barley pair. *Crop Sci.*, 26: 889-893.
- SUMMERFIELD, R.J.; ELLIS, R.H. and CRAUFURD, P.Q. (1997). Phenological adaptation to cropping environment. From evaluation descriptors of times to flowering to the genetic characterization of flowering responses to photoperiod and temperature. *Adapt. Plant Breeding*, 303-308.
- TEW, T.L. and RASMUSSEN, D.C. (1978). Scoring photoperiod sensitivity in barley. *Crop Sci.*, 18: 897-898.
- TOTTMAN, D.R. and MAKEPEACE, R.J. (1979). An explanation of the decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations. *Ann. Appl. Biol.*, 93: 221-234.
- VOLK, T. and BUGBEE, B. (1991). Modelling light and temperature effects on leaf emergence in wheat and barley. *Crop Sci.*, 31: 1218-1224.
- WALLACE, D.H. and YAN, W. *Plant Breeding and Whole-System Crop Physiology*. Improving adaptation, maturity and yield. 1998. CAB International. 400 pp.
- WATKINSON, A.R.; LAWN, R.J.; ELLIS, R.H.; QI, A. and SUMMERFIELD, R.J. (1994). RoDMod: A computer program for characterizing genotypic variation in flowering responses to photoperiod and temperature. CSIRO Division of Crops & Tropical Pastures, Plant Environment Laboratory, Reading University, RG2 9AD, England, 30 pp.
- WEIGTMAN, R.M.; KIRBY, E.J.M.; SYLVERSTER-BRADLEY, R.; SCOTT, R.K.; CLARE, R.W. and GILLET, A. (1997). Prediction of leaf internode development in wheat. *Journal of Agric. Sci.*, 129: 385-396.

- WORLAND, A.J. (1995). The influence of flowering time genes on environmental adaptability in european wheats. John Innes Centre, Norwich, UK.
- WRIGHT, D. and HUGHES, LL.G. (1987). Relationships between time, temperature, daylength and development in spring barley. *Journal of Agric. Sci.*, 109: 365-373.
- YASUDA, S. (1991). Comparison of agronomic characters among isogenic lines differing in spring gene constitution in barley. *Barley Genetics VI*, pp 358-360.

APENDICES

APENDICE 1

MEDIAS POR EPOCA Año 1992

Trat	Ep	CIPNV	CiaESP	CiaMAD	CIESP	CIMAD	GDPNV	GDaESP	GDaMAD	GDESP	GDMAD
Ana1	1	85	124	155	40	31	842	1355	1814	513	459
Ana2	2	64	94	129	30	36	659	1073	1665	415	591
Ana3	3	43	63	97	20	35	573	878	1465	305	587
CLI 31	1	83	121	152	38	31	826	1309	1755	483	446
CLI 32	2	62	91	127	29	36	639	1029	1631	390	603
CLI 33	3	41	62	99	21	37	546	869	1494	323	624
Clipper1	1	85	127	154	42	28	839	1380	1803	541	424
Clipper2	2	67	95	125	28	30	706	1098	1592	392	494
Clipper3	3	42	63	99	22	36	556	888	1504	332	615
Defra1	1	94	131	167	37	36	964	1439	2000	475	561
Defra2	2	70	107	138	37	32	748	1294	1819	547	525
Defra3	3	60	83	102	23	19	841	1225	1565	384	340
E Acacia1	1	85	123	160	39	37	842	1343	1902	501	559
E Acacia2	2	67	94	131	27	37	706	1078	1687	372	609
E Acacia3	3	46	63	103	18	39	627	888	1586	262	679
FNC 1 1	1	88	124	154	36	30	883	1355	1800	472	446
FNC 1 2	2	65	94	126	29	32	680	1073	1605	393	532
FNC 1 3	3	44	65	97	22	32	586	930	1483	343	533
MN 599 1	1	87	128	157	41	29	865	1389	1855	525	465
MN 599 2	2	64	98	130	34	32	665	1155	1672	490	517
MN 599 3	3	43	67	101	24	34	573	955	1534	382	579
NE 004 1	1	97	135	170	38	36	1007	1496	2060	489	564
NE 004 2	2	68	107	136	39	29	714	1294	1777	581	482
NE 004 3	3	57	85	106	28	21	801	1250	1639	450	388
NE 934 1	1	87	131	162	44	31	870	1439	1940	569	502
NE 934 2	2	64	101	137	37	36	692	1195	1801	503	607
NE 934 3	3	42	82	102	40	20	556	1196	1555	639	360
Stirling1	1	85	122	154	38	32	839	1332	1790	493	458
Stirling2	2	64	93	124	29	32	662	1053	1578	392	524
Stirling3	3	43	62	95	20	33	573	869	1430	296	561
Toscur1	1	87	130	164	43	34	870	1422	1973	552	551
Toscur2	2	66	100	129	34	29	687	1175	1658	488	483
Toscur3	3	42	83	105	41	22	567	1215	1618	649	403
DMSEp	1	1	1	2	2	2	16	23	29	30	41
DMS											
cultivares	3	3	3	4	5	3	43	56	57	79	

APENDICE 2

ANÁLISIS CONJUNTO MIXTO (REML), 3 AÑOS

Estimación de Parámetros de Covarianza (REML)

EPOCA 1 Variable: CIC

Parámetro	Coef.	Estim.	Error Std.	Z	Pr > Z
BLOQ(ANO)	0,06	0,14	0,15	0,97	0,3310
ANO	1,59	4,14	4,71	0,88	0,3792
ANO*CULT	4,73	12,30	2,14	5,74	0,0001
Residual	1,00	2,60	0,20	13,18	0,0001

EPOCA 3 Variable: CIC

Parámetro	Coef.	Estim.	Error Std.	Z	Pr > Z
BLOQ(ANO)	0,06	0,08	0,08	1,00	0,3150
ANO	1,78	2,42	2,60	0,93	0,3503
ANO*CULT	4,10	5,58	0,97	5,76	0,0001
Residual	1,00	1,36	0,10	13,47	0,0001

Test para Efectos Fijos

EPOCA 1 Variable: CIC

F de V	NDF	DDF	F	Pr > F
CULT	134	79	10,93	0,0001

EPOCA 3 Variable: CIC

F de V	NDF	DDF	F	Pr > F
CULT	133	80	8,65	0,0001

EPOCA 1 Variable: CGD

Parámetro	Coef.	Estim.	Error Std.	Z	Pr > Z
BLOQ(ANO)	0,08	40,47	40,91	0,99	0,3225
ANO	10,67	5188,95	5263,12	0,99	0,3242
ANO*CULT	3,48	1682,71	301,66	5,58	0,0001
Residual	1,00	486,19	36,88	13,18	0,0001

EPOCA 3 Variable: CGD

Parámetro	Coef.	Estim.	Error Std.	Z	Pr > Z
BLOQ(ANO)	0,05	23,61	23,43	1,01	0,3136
ANO	3,79	1787,35	1855,08	0,96	0,3353
ANO*CULT	3,17	1497,83	266,88	5,61	0,0001
Residual	1,00	471,34	34,98	13,48	0,0001

EPOCA 1 Variable: CGD

F de V	NDF	DDF	F	Pr > F
CULT	134	79	14,51	0,0001

EPOCA 3 Variable: CGD

F de V	NDF	DDF	F	Pr > F
CULT	133	80	9,28	0,0001

APENDICE 3

ANÁLISIS CONJUNTO MIXTO (REML), 3 AÑOS

Análisis para Diferencia de Ciclo

Estimación de Parámetros de Covarianza (REML)

Variable: DIFCIC

Parámetro	Coef.	Estim.	Error Std.	Z	Pr > Z
ANO	1,25	2,97	3,42	0,87	0,3844
ANO*CULT	5,09	12,08	2,91	4,15	0,00
Residual	1,00	2,37	1,71	1,39	0,1645

Variable: DIFCGD

Parámetro	Coef.	Estim.	Error Std.	Z	Pr > Z
ANO	15,48	7486,28	7565,98	0,99	0,3224
ANO*CULT	4,48	2165,40	531,51	4,07	0,0001
Residual	1,00	483,71	325,86	1,48	0,1377

Test para Efectos Fijos

Variable: DIFCIC

F de V	NDF	DDF	F	Pr > F
CULT	133	75	7,17	0,0001

Variable: DIFCGD

F de V	NDF	DDF	F	Pr > F
CULT	133	75	7,06	0,0001

APENDICE 4**MEDIAS CORREGIDAS por REML****3 AÑOS**

CULTIVAR	CIC1	CIC3	CGD1	CGD3	DIFCIC	DIFCGD
23rdIBON 6563	97	48	1134	695	49	431
23rdIBON 6580	110	54	1299	813	56	477
23rdIBON 6597	100	63	1173	959	37	206
23rdIBON 6647	94	53	1093	798	41	288
2ndIntFacBON 641	106	52	1246	772	55	466
2ndIntFacBON 655	111	52	1312	778	59	526
58 Western Austr	104	51	1218	763	53	448
Alexis	112	65	1332	1009	47	315
Ana	103	48	1201	720	55	475
Andes 39-85	106	52	1249	779	53	464
Andes 58-85	107	53	1253	786	53	461
Andes 73-85	106	54	1242	795	52	441
Aphrodite	109	61	1290	936	48	347
Argyle	101	64	1162	992	36	164
Atlas	108	57	1276	871	50	396
B Caupin	107	58	1257	873	48	374
Ballerina	103	57	1196	864	45	325
Beka	109	55	1292	865	53	422
Bonanza	98	58	1141	885	40	248
Bonita	113	56	1335	855	56	459
Bord. 801	107	53	1253	777	53	470
Bord. 806	107	52	1253	776	54	472
Bowman	98	54	1127	817	43	304
Buck Charrua	137	71	1661	1116	65	536
Cebada Capa 6193	133	60	1631	921	73	701
Cheri	109	60	1289	914	49	378
CI 5064	130	65	1568	1012	64	547
CI 5195	108	55	1282	822	53	453
CI 6682	105	45	1229	658	61	577
CI 7452	115	62	1370	950	49	352
CI 8044	119	54	1421	822	64	589
CLE 164	102	52	1167	767	49	395
CLE 169	115	54	1358	822	60	522
CLE 170	102	49	1203	731	53	464
CLE 173	106	51	1246	766	55	473
CLE 174	107	53	1266	791	55	467
CLE 175	98	45	1153	669	54	476
CLE 176	104	60	1222	919	44	295
CLE 177	99	49	1165	731	50	426
CLE 178	109	60	1286	927	48	352
CLE 180	100	57	1173	869	43	296
CLE 182	99	54	1157	826	44	323

APENDICE 4 (cont.)

MEDIAS CORREGIDAS por REML
3 AÑOS

CULTIVAR	CIC1	CIC3	CGD1	CGD3	DIFCIC	DIFCGD
CLE 183	104	47	1224	700	57	517
CLE 184	104	48	1218	719	56	492
CLE 185	98	55	1153	836	44	309
CLE 186	92	52	1067	779	40	281
CLE 187	96	56	1124	862	39	254
CLE 191	99	56	1157	854	43	293
CLE 192	96	51	1119	762	44	348
CLI 3	95	52	1084	777	42	301
Clipper	107	52	1258	778	54	472
Cree	102	57	1167	854	44	308
Defra	117	63	1388	962	57	445
DEFRA/C.CAPA	130	60	1556	929	69	617
Dickson	101	60	1175	914	40	253
E Acacia	105	52	1212	767	52	440
E Federal	138	69	1704	1075	71	634
Excel	94	54	1092	823	40	262
F5 92 9425	108	53	1273	791	56	475
F5 93 3687	98	55	1153	836	44	309
F5 93 3731	115	63	1360	963	53	388
F5 94 1174	100	55	1178	843	45	327
F5 94 1181	100	56	1174	860	44	307
F5 94 1183	93	52	1083	772	42	303
F5 94 1185	94	54	1098	811	41	279
F5 94 1203	98	55	1143	830	43	306
F5 94 1256	98	57	1143	868	41	268
F5 94 2081	102	46	1205	687	57	511
F592-8809	109	49	1292	737	59	549
F592-8810	108	63	1273	966	44	301
Femina	118	66	1390	1013	52	368
FNC 1	105	48	1229	724	56	497
FNC 6-1	109	52	1281	779	56	494
FNC 6-1/C.CAPA22	118	54	1390	832	63	548
FNC 6-1/C.CAPA24	122	54	1439	822	68	608
FNC 6-1/C.CAPA25	112	53	1320	812	58	499
FNC 6-1/C.CAPA26	119	68	1402	1059	50	333
FNC I 22	107	52	1247	775	54	466
Forrest	102	51	1167	761	50	401
Harrington	109	65	1292	1003	76	284
Hermine	110	63	1312	972	46	334
Ilka	118	67	1405	1039	50	359
INIA Boyero	104	62	1219	956	41	254
INIA Mirlo	98	56	1147	863	41	276

APENDICE 4 (cont.)

MEDIAS CORREGIDAS por REML
3 AÑOS

CULTIVAR	CIC1	CIC3	CGD1	CGD3	DIFCIC	DIFCGD
K Impacto	134	69	1635	1070	65	558
LEC 2034	103	53	1188	786	49	396
M 79	91	54	1045	810	37	227
Magda	107	59	1253	900	47	348
Magnif 102	109	47	1283	708	61	567
Magnif 128	102	48	1198	716	54	474
Magnif 131	110	50	1294	750	59	536
Magnif 13806	104	50	1199	744	53	449
Magnif 151	106	47	1241	707	58	526
Maltine	104	61	1210	936	42	268
Marcos Juarez	94	53	1089	798	40	271
Minn M59	101	53	1153	785	47	363
MN 599	108	52	1279	774	56	499
MN 607	101	49	1173	732	51	434
MN-656	102	58	1200	893	44	299
MN-693	115	55	1350	832	60	511
MN-697	106	49	1250	720	57	521
Moondyne	110	54	1299	818	55	474
Morex	98	53	1133	793	44	332
Natasha	105	55	1224	815	50	403
ND1055	91	52	1056	772	40	276
ND13300	96	55	1115	843	41	264
NE 004	112	64	1326	981	47	338
Norteña Cangue	101	60	1187	924	41	253
PD 71-444	102	58	1186	878	43	301
Perun NE 167	114	59	1343	915	54	419
PFC 81136	100	55	1139	815	44	319
PFC 81186	97	54	1134	816	43	310
PFC 86101	106	50	1231	743	55	482
PFC 86140	103	57	1181	854	45	321
PFC 9205	97	54	1138	817	44	314
PFC 9212	102	58	1203	893	45	303
PFC 9215	104	60	1225	890	45	327
Prior	102	51	1167	761	50	401
Quebracho	103	52	1200	778	50	414
Quilmes Palomar	112	53	1317	802	58	508
Quilmes Sur	108	51	1269	771	56	490
Raisa	108	61	1276	936	47	332
Robust	95	54	1110	814	41	290
Royal	97	55	1128	831	41	289
Sebeco 8858	107	60	1265	925	48	333
Seijou 17	90	47	1037	705	43	324

APENDICE 4 (cont.)**MEDIAS CORREGIDAS por REML****3 AÑOS**

CULTIVAR	CIC1	CIC3	CGD1	CGD3	DIFCIC	DIFCGD
Stander	95	54	1105	823	41	275
Stirling	102	47	1185	694	55	483
Vaughn	106	51	1241	765	54	471
WDEF 94-17	100	51	1175	755	50	413
WDEF 94-6	99	51	1160	766	48	387
Windich	114	68	1375	1067	45	302
Yercil 147	110	63	1312	966	46	340
ZDM 8307	91	47	1052	704	44	341
PROMEDIO	106	55	1239	836	50	395
MAXIMO	138	71	1704	1116	76	701
MINIMO	90	45	1037	658	36	164

APENDICE 5
MEDIAS POR EXPERIMENTO

CULTIVAR	1994				1997				1998			
	CIC1	CGD1	CIC3	CGD3	CIC1	CGD1	CIC3	CGD3	CIC1	CGD3	CIC3	CGD3
23rdIBON 6563	—	—	—	—	98	1201	49	705	—	—	—	—
23rdIBON 6580	—	—	—	—	114	1405	55	820	108	1255	53	786
23rdIBON 6597	—	—	—	—	100	1240	64	968	—	—	—	—
23rdIBON 6647	—	—	—	—	95	1161	54	808	—	—	—	—
2ndIntFacBON 641	—	—	—	—	107	1314	53	782	—	—	—	—
2ndIntFacBON 655	—	—	—	—	113	1395	53	789	110	1291	51	746
58 Western Austr	—	—	—	—	104	1285	53	774	—	—	—	—
Alexis	109	1256	68	1096	111	1370	65	989	117	1367	64	963
Ana	102	1124	49	772	104	1280	49	718	—	—	—	—
Andes 39-85	105	1189	52	807	106	1312	54	800	—	—	—	—
Andes 58-85	105	1189	54	826	—	—	—	—	—	—	—	—
Andes 73-85	105	1178	54	835	—	—	—	—	—	—	—	—
Aphrodite	—	—	—	—	110	1356	61	933	110	1285	61	918
Argyle	100	1098	65	1032	—	—	—	—	—	—	—	—
Atlas	107	1228	64	1021	106	1307	55	826	110	1291	53	791
B Caupin	105	1194	58	913	—	—	—	—	—	—	—	—
Ballerina	103	1145	58	913	100	1231	57	866	104	1210	56	834
Beka	107	1228	55	905	—	—	—	—	—	—	—	—
Bonanza	100	1103	62	976	98	1206	57	866	96	1112	56	834
Bonita	—	—	58	904	—	—	56	840	114	1328	56	840
Bord, 801	105	1189	53	817	—	—	—	—	—	—	—	—
Bord, 806	105	1189	53	816	—	—	—	—	—	—	—	—
Bowman	98	1075	55	844	96	1182	56	840	—	—	—	—
Buck Charrua	—	—	—	—	139	1768	74	1155	135	1614	69	1056
Cebada CAPA 6193	125	1496	49	765	136	1726	67	1020	138	1659	65	894
Cheri	—	—	62	978	108	1336	61	891	111	1302	59	731
CI 5064	122	1448	66	1064	132	1645	64	974	135	1604	67	1018
CI 5195	107	1228	56	874	109	1340	55	821	—	—	—	—
CI 6682	103	1138	—	—	107	1318	46	678	106	1227	44	616
CI 7452	121	1434	—	—	110	1352	69	1064	114	1326	54	810
CI 8044	109	1262	55	844	129	1612	57	859	118	1369	52	779
CLE 164	100	1103	52	807	—	—	—	—	—	—	—	—
CLE 169	—	—	—	—	—	—	55	826	116	1351	53	796
CLE 170	—	—	—	—	103	1270	51	741	—	—	—	—
CLE 173	—	—	—	—	107	1314	53	776	—	—	—	—
CLE 174	—	—	—	—	108	1333	54	801	—	—	—	—
CLE 175	—	—	—	—	99	1220	46	679	—	—	—	—
CLE 176	—	—	—	—	103	1268	60	909	106	1236	60	908
CLE 177	—	—	—	—	100	1232	51	741	—	—	—	—
CLE 178	—	—	—	—	109	1342	61	924	110	1291	60	908
CLE 180	—	—	—	—	100	1240	58	879	—	—	—	—
CLE 182	—	—	—	—	99	1225	55	820	100	1150	54	857

APENDICE 5 (cont.)
MEDIAS POR EXPERIMENTO

CULTIVAR	1994				1997				1998			
	CIC1	CGD1	CIC3	CGD3	CIC1	CGD1	CIC3	CGD3	CIC1	CGD3	CIC3	CGD3
CLE 183	---	---	---	---	105	1291	48	710	---	---	---	---
CLE 184	---	---	---	---	104	1285	50	729	---	---	---	---
CLE 185	---	---	---	---	99	1220	56	846	---	---	---	---
CLE 186	---	---	---	---	93	1135	53	789	---	---	---	---
CLE 187	---	---	---	---	97	1197	56	846	96	1112	57	824
CLE 191	---	---	---	---	---	---	---	---	100	1150	55	731
CLE 192	---	---	---	---	---	---	---	---	96	1112	50	977
CLI 3	95	1036	53	816	93	1135	53	788	---	---	---	---
Clipper	105	1189	54	835	108	1327	53	789	108	1255	50	898
Cree	100	1103	57	894	---	---	---	---	---	---	---	---
Defra	109	1267	---	---	119	1458	65	990	123	1433	61	913
Defra/C.CAPA	---	---	---	---	---	---	---	---	131	1549	60	812
Dickson	102	1129	59	922	100	1234	65	985	100	1159	57	857
E Acacia	103	1148	52	807	---	---	---	---	---	---	---	---
E Federal	131	1610	---	---	143	1823	69	1062	139	1672	70	1067
Excel	---	---	---	---	95	1159	56	833	---	---	---	---
F5 92 9425	---	---	---	---	109	1341	54	801	---	---	---	---
F5 93 3687	---	---	---	---	99	1220	56	846	---	---	---	---
F5 93 3731	---	---	---	---	116	1428	64	973	---	---	---	---
F5 94 1174	---	---	---	---	101	1245	57	853	---	---	---	---
F5 94 1181	---	---	---	---	100	1241	58	871	---	---	---	---
F5 94 1183	---	---	---	---	94	1150	53	782	---	---	---	---
F5 94 1185	---	---	---	---	95	1165	55	821	---	---	---	---
F5 94 1203	---	---	---	---	98	1211	56	840	---	---	---	---
F5 94 1256	---	---	---	---	98	1211	58	878	---	---	---	---
F5 94 2081	---	---	---	---	103	1273	47	697	---	---	---	---
F592-8809	107	1228	50	777	---	---	---	---	---	---	---	---
F592-8810	106	1209	63	1006	---	---	---	---	---	---	---	---
Femina	---	---	---	---	119	1458	67	1023	---	---	---	---
FNC 1	103	1146	49	772	106	1305	49	714	106	1231	49	705
FNC 6-1	105	1189	53	816	111	1373	53	789	109	1276	51	753
FNC 6-1/C.CAPA22	---	---	---	---	---	---	---	---	119	1383	54	801
FNC 6-1/C.CAPA24	---	---	---	---	---	---	---	---	123	1432	53	791
FNC 6-1/C.CAPA25	---	---	---	---	---	---	---	---	112	1313	52	781
FNC 6-1/C.CAPA26	---	---	---	---	---	---	---	---	120	1395	68	1029
FNC I 22	104	1160	51	790	108	1336	54	808	---	---	---	---
Forrest	100	1103	52	801	---	---	---	---	---	---	---	---
Harrington	107	1228	65	1043	---	---	---	---	---	---	---	---
Hermine	108	1248	64	1012	---	---	---	---	---	---	---	---
Iika	113	1324	67	1085	121	1490	68	1044	---	---	---	---
INIA Boyero	---	---	---	---	100	1240	64	969	108	1258	61	923
INIA Mirlo	---	---	---	---	97	1187	57	866	101	1168	56	840

APENDICE 5 (cont.)
MEDIAS POR EXPERIMENTO

CULTIVAR	1994				1997				1998			
	CIC1	CGD1	CIC3	CGD3	CIC1	CGD1	CIC3	CGD3	CIC1	CGD3	CIC3	CGD3
K Impacto	130	1582	68	1107	137	1728	70	1083	134	1594	68	1039
LEC 2034	102	1124	54	826	—	—	—	—	—	—	—	—
M 79	—	—	—	—	91	1112	55	820	—	—	—	—
Magda	105	1189	60	940	—	—	—	—	—	—	—	—
Magnif 102	105	1189	47	736	112	1386	48	709	109	1268	48	697
Magnif 128	104	1166	49	764	101	1245	49	714	102	1180	48	690
Magnif 131	106	1209	50	783	111	1374	53	782	111	1295	49	704
Magnif 13806	102	1135	50	784	—	—	—	—	—	—	—	—
Magnif 151	105	1178	49	772	107	1324	47	698	105	1218	47	671
Maltine	103	1146	62	976	—	—	—	—	—	—	—	—
Marcos Juarez	—	—	53	811	92	1120	55	814	97	1118	53	786
Minn M59	99	1089	53	825	—	—	—	—	—	—	—	—
MN 599	106	1209	51	796	110	1353	54	802	—	—	—	—
MN 607	100	1103	49	770	101	1245	51	743	—	—	—	—
MN-656	—	—	—	—	103	1267	59	903	—	—	—	—
MN-693	—	—	—	—	116	1425	56	847	114	1336	53	796
MN-697	—	—	—	—	108	1325	50	735	106	1235	48	684
Moondyne	107	1228	55	855	111	1365	55	826	111	1301	53	791
Morex	100	1103	55	846	97	1197	54	807	95	1096	51	746
Natasha	104	1160	55	855	—	—	—	—	—	—	—	—
ND1055	—	—	—	—	92	1123	53	782	—	—	—	—
ND13300	—	—	—	—	96	1182	57	853	—	—	—	—
NE 004	110	1283	65	1042	110	1359	65	979	114	1333	63	945
Nortefa Cangué	—	—	—	—	—	—	—	—	102	1180	59	893
PD 71-444	104	1156	59	931	99	1221	60	876	—	—	—	—
Perun NE 167	—	—	—	—	—	—	—	—	114	1336	59	884
PFC 81136	98	1075	55	855	—	—	—	—	—	—	—	—
PFC 81186	—	—	—	—	98	1201	55	826	—	—	—	—
PFC 86101	104	1167	50	783	—	—	—	—	—	—	—	—
PFC 86140	101	1117	57	894	—	—	—	—	—	—	—	—
PFC 9205	—	—	—	—	98	1206	55	827	—	—	—	—
PFC 9212	—	—	—	—	103	1270	59	903	—	—	—	—
PFC 9215	—	—	—	—	105	1292	61	900	—	—	—	—
Prior	100	1103	52	801	—	—	—	—	—	—	—	—
Quebracho	101	1110	54	835	103	1271	54	795	105	1214	50	723
Quilmes Paloma	—	—	—	—	112	1379	55	821	112	1315	51	761
Quilmes Sur	—	—	—	—	109	1351	53	781	107	1248	50	739
Raisa	—	—	—	—	108	1337	61	924	109	1275	62	927
Robust	105	1189	55	844	92	1116	55	826	88	1025	53	791
Royal	—	—	—	—	97	1196	56	839	97	1119	54	801
Sebeco 8858	—	—	—	—	108	1332	62	935	—	—	—	—
Seijou 17	—	—	—	—	91	1104	49	715	—	—	—	—

APENDICE 5 (cont.)
MEDIAS POR EXPERIMENTO

CULTIVAR	1994				1997				1998			
	CIC1	CGD1	CIC3	CGD3	CIC1	CGD1	CIC3	CGD3	CIC1	CGD3	CIC3	CGD3
Stander	—	—	—	—	96	1172	56	833	—	—	—	—
Stirling	101	1119	49	764	104	1281	47	698	100	1155	45	642
Vaughn	104	1167	50	784	107	1318	54	795	—	—	—	—
WDEF 94-17	—	—	—	—	101	1243	52	765	—	—	—	—
WDEF 94-6	—	—	—	—	100	1228	53	776	—	—	—	—
Windich	112	1311	68	1107	—	—	—	—	—	—	—	—
Yercil 147	108	1248	63	1006	—	—	—	—	—	—	—	—
ZDM 8307	—	—	—	—	92	1119	49	714	—	—	—	—

APENDICE 6
MEDIAS POR AÑO
PARA DIFERENCIA DE CICLO

CULTIVAR	1994		1997		1998	
	DIFCIC	DIFCGD	DIFCIC	DIFCGD	DIFCIC	DIFCGD
23rdIBON 6563	—	—	48	496	—	—
23rdIBON 6580	—	—	59	585	55	469
23rdIBON 6597	—	—	36	272	—	—
23rdIBON 6647	—	—	40	353	—	—
2ndIntFacBON 641	—	—	54	531	—	—
2ndIntFacBON 655	—	—	60	606	60	545
58 Western Austr	—	—	52	512	—	—
Alexis	41	160	46	380	54	403
Ana	53	352	55	562	—	—
Andes 39-85	53	383	52	513	—	—
Andes 58-85	52	363	—	—	—	—
Andes 73-85	51	343	—	—	—	—
Aphrodite	—	—	49	423	49	367
Argyle	35	66	—	—	—	—
Atlas	43	207	51	481	57	500
B Caupin	47	281	—	—	—	—
Ballerina	45	233	42	365	49	376
Beka	52	324	—	—	—	—
Bonanza	39	127	41	340	41	278
Bonita	—	—	—	—	58	488
Bord, 801	52	372	—	—	—	—
Bord, 806	53	374	—	—	—	—
Bowman	44	231	40	342	—	—
Buck Charrua	—	—	65	613	66	558
Cebada CAPA 6193	76	731	69	706	73	765
Cheri	—	—	48	445	52	570
CI 5064	56	384	67	671	68	586
CI 5195	51	354	54	518	—	—
CI 6682	—	—	61	640	62	611
CI 7452	—	—	40	289	59	516
CI 8044	54	418	72	753	65	591
CLE 164	48	297	—	—	—	—
CLE 169	—	—	—	—	62	555
CLE 170	—	—	52	529	—	—
CLE 173	—	—	54	538	—	—
CLE 174	—	—	54	532	—	—
CLE 175	—	—	53	541	—	—
CLE 176	—	—	43	359	46	328
CLE 177	—	—	49	491	—	—
CLE 178	—	—	48	417	50	383
CLE 180	—	—	42	361	—	—

APENDICE 6 (cont.)
MEDIAS POR AÑO
PARA DIFERENCIA DE CICLO

CULTIVAR	1994		1997		1998	
	DIFCIC	DIFCGD	DIFCIC	DIFCGD	DIFCIC	DIFCGD
CLE 182	—	—	44	405	45	293
CLE 183	—	—	56	582	—	—
CLE 184	—	—	55	557	—	—
CLE 185	—	—	43	374	—	—
CLE 186	—	—	39	346	—	—
CLE 187	—	—	41	351	39	288
CLE 191	—	—	—	—	45	419
CLE 192	—	—	—	—	46	135
CLI 3	43	221	40	347	—	—
Clipper	51	354	54	538	58	357
Cree	43	210	—	—	—	—
Defra	—	—	53	468	62	520
Defra/C.CAPA	—	—	—	—	71	737
Dickson	43	208	35	249	43	302
E Acacia	51	342	—	—	—	—
E Federal	—	—	74	761	69	606
Excel	—	—	39	327	—	—
F5 92 9425	—	—	55	539	—	—
F5 93 3687	—	—	43	374	—	—
F5 93 3731	—	—	52	454	—	—
F5 94 1174	—	—	44	392	—	—
F5 94 1181	—	—	43	370	—	—
F5 94 1183	—	—	41	368	—	—
F5 94 1185	—	—	40	344	—	—
F5 94 1203	—	—	42	371	—	—
F5 94 1256	—	—	40	332	—	—
F5 94 2081	—	—	56	576	—	—
F592-8809	58	451	—	—	—	—
F592-8810	43	203	—	—	—	—
Femina	—	—	51	434	—	—
FNC 1	54	374	57	591	57	526
FNC 6-1	53	374	58	584	58	522
FNC 6-1/C.CAPA22	—	—	—	—	65	581
FNC 6-1/C.CAPA24	—	—	—	—	70	641
FNC 6-1/C.CAPA25	—	—	—	—	60	532
FNC 6-1/C.CAPA26	—	—	—	—	52	366
FNC I 22	53	370	54	528	—	—
Forrest	49	303	—	—	—	—
Harrington	42	185	—	—	—	—
Hermine	45	236	—	—	—	—
Ilka	46	239	53	446	—	—

APENDICE 6 (cont.)
MEDIAS POR AÑO
PARA DIFERENCIA DE CICLO

CULTIVAR	1994		1997		1998	
	DIFCIC	DIFCGD	DIFCIC	DIFCGD	DIFCIC	DIFCGD
INIA Boyero	---	---	36	271	47	335
INIA Mirlo	---	---	39	322	45	328
K Impacto	62	475	66	644	66	555
LEC 2034	48	298	---	---	---	---
M 79	---	---	36	292	---	---
Magda	46	250	---	---	---	---
Magnif 102	59	453	64	676	60	571
Magnif 128	56	402	52	531	54	489
Magnif 131	56	426	58	591	62	592
Magnif 13806	52	351	---	---	---	---
Magnif 151	56	406	60	626	58	547
Maltine	41	170	---	---	---	---
Marcos Juarez	---	---	37	306	44	332
Minn M59	46	265	---	---	---	---
MN 599	55	413	56	551	---	---
MN 607	51	333	50	502	---	---
MN-656	---	---	43	364	---	---
MN-693	---	---	60	579	61	540
MN-697	---	---	57	590	59	551
Moondyne	52	374	55	538	58	510
Morex	46	258	43	389	44	350
Natasha	49	305	---	---	---	---
ND1055	---	---	39	341	---	---
ND13300	---	---	40	329	---	---
NE 004	45	241	45	380	51	388
Norteña Cangue	---	---	---	---	43	286
PD 71-444	45	225	39	345	---	---
Perun NE 167	---	---	---	---	56	452
PFC 81136	43	221	---	---	---	---
PFC 81186	---	---	42	375	---	---
PFC 86101	54	384	---	---	---	---
PFC 86140	44	223	---	---	---	---
PFC 9205	---	---	43	378	---	---
PFC 9212	---	---	44	367	---	---
PFC 9215	---	---	44	392	---	---
Prior	49	303	---	---	---	---
Quebracho	47	275	49	475	55	490
Quilmes Paloma	---	---	57	558	61	553
Quilmes Sur	---	---	56	571	57	508
Raisa	---	---	48	414	48	347
Robust	51	345	36	289	35	234

APENDICE 6 (cont.)
MEDIAS POR AÑO
PARA DIFERENCIA DE CICLO

CULTIVAR	1994		1997		1998	
	DIFCIC	DIFCGD	DIFCIC	DIFCGD	DIFCIC	DIFCGD
Royal	---	---	41	357	43	317
Sebeco 8858	---	---	46	397	---	---
Seijou 17	---	---	42	389	---	---
Stander	---	---	40	339	---	---
Stirling	53	355	57	583	55	513
Vaughn	54	383	53	524	---	---
WDEF 94-17	---	---	49	478	---	---
WDEF 94-6	---	---	47	452	---	---
Windich	44	204	---	---	---	---
Yercil 147	45	242	---	---	---	---
ZDM 8307	---	---	43	405	---	---