



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE CIENCIAS

TESIS PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS-
ORIENTACIÓN BIOTECNOLOGÍA

**VARIABILIDAD EN LA DURACIÓN DE LOS CICLOS Y SUB
FASES DENTRO DEL GERMOPLASMA DE CEBADA
CERVECERA (*Hordeum vulgare* L.) UTILIZADO EN URUGUAY**

Nicolás Francisco MASTANDREA CONDENZA

Orientador: Ing. Agr. (MSc) Luis Viega

Co-orientador: Ing. Agr. (PhD) Ariel Castro

MONTEVIDEO, URUGUAY
2015

Tesis de Investigación aprobada por el siguiente tribunal:

Ing. Agr. (MSc) Luis Viega

Ing. Agr. (PhD) Ariel Castro

Ing. Agr. (MSc) Andrés Locatelli

Autor:

Nicolás Francisco Mastandrea Condenanza

Orientador:

Ing. Agr. (MSc) Luis Viega

Co-orientador:

Ing. Agr. (PhD) Ariel Castro

Carrera:

Licenciatura en Ciencias Biológicas

2015

AGRADECIMIENTOS

- Al Ing. Agr. Luis Viega por su apoyo, paciencia y dedicación a lo largo de todo el trabajo y al Ing. Agr. Ariel Castro por sus aportes y sugerencias en la realización del mismo.
- A los compañeros del Laboratorio de Fisiología Vegetal de la Facultad de Agronomía con quienes compartí todo este tiempo, en particular al Lic. Nicolás Glison, por darme la oportunidad de dar los primeros pasos.
- A mis hermanos, amigos y familiares que me acompañaron en este camino.
- Muy especialmente a mis padres, por su estímulo, confianza y apoyo incondicional.

TABLA DE CONTENIDOS

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
RESUMEN.....	v
I INTRODUCCIÓN.....	1
I.1 Importancia de la cebada en Uruguay.....	3
I.2 Adaptación al ambiente.....	4
I.3 Partición del ciclo.....	7
I.4 El filocrón como determinante del ciclo.....	9
I.5 Relación entre duración de fases y filocrón.....	10
I.6 Ciclo como determinante de la adaptación: estructura del ciclo deseable para nuestro país.....	11
I.7 Determinantes genéticas y ambientales de la duración del ciclo y sub fases.....	12
I.8 Variabilidad y características existentes en el germoplasma usado a nivel nacional.....	14
I.9 Objetivos.....	18
II. MATERIALES Y MÉTODOS.....	19
III.RESULTADOS.....	24
III.1 Factores ambientales.....	24
III.2 Duración del ciclo.....	25
III.3 Relación entre la duración del ciclo y la duración de cada sub fase del desarrollo.....	27
III.4 Diferencias entre épocas en la duración de las sub fases y del ciclo.....	30
III.5 Relación en la duración del ciclo S-A con las sub fases.....	31
III.6 Efecto del fotoperíodo sobre la duración de las distintas sub fases.....	37
III.7 Incidencia del valor del filocrón en la duración del ciclo S-A.....	40
III.8 Duración del ciclo a antesis a través de los años de liberación de los cultivares.....	49
IV. DISCUSIÓN.....	51
V. CONCLUSIONES.....	61
VI. BIBLIOGRAFÍA.....	63
	iv

RESUMEN

La adaptación de un cultivar a un ambiente determinado se basa en lograr una adecuada combinación de las duraciones de las distintas sub fases del desarrollo. Como forma de conocer la variabilidad existente dentro del germoplasma utilizado en Uruguay 79 genotipos constituidos por variedades históricas, materiales comerciales y líneas avanzadas del programa de mejoramiento fueron evaluados en épocas de siembra contrastantes, en dos años de ensayos. Estos ensayos fueron instalados en el predio experimental de la Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay (34°51'S, 56°12'W). Con los datos obtenidos del primer año se evaluó la partición del ciclo de los cultivares y con los de segundo año se analizó la relación del ciclo a antesis con el valor del filocrón. Los materiales se agruparon de acuerdo a su origen (Norteamérica, Europa, Australia, Argentina-Brasil y Uruguay). Con la medición de los momentos inicio de macollaje (Z2.1), inicio de encañado (Z3.0), antesis (A) y madurez fisiológica (MF), se determinó la duración de las sub fases: Z2.1-Z3.0, Z3.0-A y A-MF. El periodo Z2.1-Z3.0 es el que se muestra más sensible al fotoperíodo y explica la mayor parte de las diferencias en el largo del ciclo. En general los cultivares con mayor duración del ciclo a antesis mostraron periodos de llenado de grano cortos. Se encontraron valores de filocrón mayores durante la primera época de siembra, y existieron además diferencias en la relación duración de ciclo a antesis-valor de filocrón entre los materiales de mayor y menor respuesta al fotoperíodo. Estas variaciones indicarían que es posible lograr vía mejoramiento una partición apropiada del ciclo para cada ambiente de producción.

Palabras clave: cebada cervecera; ciclos; sub fases; fotoperíodo; filocrón

I. INTRODUCCIÓN

La cebada (*Hordeum vulgare* L.) se encuentra entre los principales cultivos de invierno en Uruguay, su permanencia en el sistema productivo requiere el permanente desarrollo de cultivares adaptados a nuestro ambiente, que potencien su rendimiento así como también la calidad maltera.

Esta adaptación se logra cuando se combina la ocurrencia de las fases más sensibles del desarrollo de un cultivar con las condiciones más favorables en un ambiente determinado (Castro et al., 2008). La base genética de los caracteres agronómicos que determinan esa adaptación a condiciones específicas de producción son claves en el desarrollo y mejora de los cultivos (Locatelli et al., 2013).

El ciclo siembra-anteses (S-A) puede ser dividido en las sub fases emergencia-inicio de macollaje (Z2.1) (Zadoks et al., 1974), Z2.1-inicio de encañado (Z3.0) y Z3.0-A. En cada una de ellas ocurren diferentes eventos fisiológicos determinantes del rendimiento. La duración de estas sub fases dependen del genotipo y de su respuesta al fotoperíodo y a la temperatura (Viega et al., 2005).

La adaptación de un cultivar a un ambiente determinado se basará en lograr una adecuada combinación de la duración de las sub fases del desarrollo y los eventos fisiológicos que ocurren en cada una de ellas, lo que repercute en el potencial de rendimiento en grano. La concreción del rendimiento potencial durante el llenado de grano puede ser condicionada por la duración del periodo antesis-madurez fisiológica (A-MF) y su momento de ocurrencia.

Con el fin de conocer la variabilidad existente en la duración de los ciclos y sus sub fases dentro del germoplasma utilizado en Uruguay, 79 genotipos fueron evaluados durante los años 2009 y 2010, en épocas de siembra contrastantes.

El conjunto de genotipos analizados incluye variedades históricas, materiales comerciales y líneas avanzadas que representan el germoplasma utilizado en Uruguay a través de casi 100 años y que constituyen la base de los materiales desarrollados por los distintos programas de mejoramiento en la actualidad.

I.1 Importancia de la cebada en Uruguay

La cebada cervecera (*Hordeum vulgare* L.) es una planta herbácea anual y hermafrodita, de fecundación autógama cuyo cultivo se extiende en las zonas templadas (Molina Cano, 1989). Es una especie diploide $2n=14$, con 7 cromosomas citológicamente diferenciados.

Es el quinto cultivo en cuanto a superficie cosechada en el mundo, después del trigo (*Triticum aestivum* L.), el maíz (*Zea mays* L.), el arroz (*Oryza sativa* L.) y la soja (*Glycine max* L.) (FAOSTAT). En nuestro país ocupa el segundo lugar en importancia dentro de los cultivos de invierno, siendo superada por el trigo. El área de siembra para el año agrícola 2012/13 fue de 117 mil hectáreas con una producción total de 220 mil toneladas (MGAP-DIEA. Anuario 2014).

El mejoramiento genético de cebada cervecera en Uruguay, empieza en 1914 con la selección de materiales introducidos y con materiales heterogéneos sembrados por los productores (Castro, 2007).

Actualmente y con la creación de la Mesa de Entidades Nacionales de Cerveza (MNC) en 1991-92, se sigue trabajando en cuanto al mejoramiento genético a nivel nacional integrando a entidades como MOSA, MUSA, la Facultad de Agronomía, INIA y LATU.

Si bien materiales como Estanduela Quebracho, de los primeros cultivares liberados por INIA, lograron ocupar un espacio destacado dentro de la producción, la enorme mayoría de los cultivares corresponden a germoplasma introducido de diferentes orígenes, tales como Argentina, Europa, Australia y más recientemente Brasil y Dakota del Norte (USA) (Castro, 2007).

I.2 Adaptación al ambiente

El cultivo de cebada cervecera ha mostrado incrementos en cuanto a su rendimiento y producción en los últimos años, pasando de aproximadamente 2000 Kg/ha y 180.000 ton/año en 1995 (Romero, 2001) a cifras de rendimiento de 3389 Kg/ha en el año agrícola 2006/07 y producciones de 464 mil toneladas para el año agrícola 2009/10 (MGAP-DIEA. Anuario 2014).

Este incremento de productividad durante los últimos 20 años se ha dado tanto por un aumento de la producción por unidad de superficie y tiempo en la superficie ya afectada, como por una expansión de la frontera agrícola (Ernst, 2011).

De todas formas, cambios en los ambientes de producción de trigo y cebada hacen que haya años con buenos rendimientos, como los

mencionados anteriormente, y otros con rendimientos deficitarios, por ejemplo los años 2001 y 2002 (Ernst, 2011).

La comprensión de la fenología puede ser clave en la adaptación de los cultivos al ambiente y a las prácticas de manejo (Castro et al., 2008), por eso se hace necesario ajustar los ciclos, para que tanto el periodo hasta la floración y la posterior madurez se den en momentos oportunos, esto es bajo las condiciones más favorables posibles dentro de nuestros esquemas de manejo.

Worland (1996) destaca que el desarrollo de primordios florales en trigo debe darse en periodos donde el daño causado por condiciones adversas como sequías o heladas sea poco probable, y que la floración debería ocurrir en un periodo que ofreciera condiciones favorables para permitir un buen desarrollo y llenado de grano.

La mejora genética y la selección han llevado a que las plantas de trigo se desarrollen en una amplia gama de condiciones agroclimáticas convirtiéndolo en el más cultivado y productivo de los cereales (Worland et al., 1998). También la cebada ha desarrollado una enorme cantidad de grupos varietales con morfologías y fisiologías muy diferentes (Molina Cano, 1989).

Las condiciones ambientales influyen fuertemente sobre el crecimiento y desarrollo de los cereales, y es sabido que la temperatura y el fotoperíodo afectan la tasa de desarrollo de los mismos (Dwyer y Stewart, 1987). Las respuestas a la vernalización, al fotoperíodo y a la temperatura varían enormemente entre los genotipos y entre sus fases, influyendo en el desarrollo de los cultivos (Borras et al., 2009; Cuesta Marcos 2007 y Ellis et al., 1989).

Teniendo en cuenta las condiciones climáticas, del suelo y las técnicas de laboreo utilizadas, solo un número reducido de grupos varietales nos dará los mejores resultados en cuanto a rendimientos (Molina Cano, 1989). El hecho de encontrar un cultivar que se adapte a las condiciones locales y que por lo tanto muestre menor interacción genotipo ambiente nos estaría acercando a un ideotipo de cultivar (Cuesta Marcos, 2007).

En nuestro caso, el desarrollo de cultivares de buena adaptación local, con potencial de rendimiento creciente y una alta calidad maltera se vuelven fundamentales a la hora de obtener una mayor viabilidad (Castro, 2005), sobre todo si se tiene en cuenta que la exportación de cebada maltera es hacia donde se dirige la mayoría de la producción.

I.3 Partición del ciclo

Si bien el desarrollo de una planta de cebada, como cualquier fenómeno biológico, es un proceso continuo en el tiempo, pueden distinguirse diversas fases (González y Xavier, 2000). Según Evans (1993) no solo la duración del ciclo, sino también el óptimo balance entre las fases varía de un ambiente a otro.

A pesar de conocerse la duración del ciclo a floración de la mayoría de los cultivares, se sabe muy poco acerca de la duración de las diferentes sub fases de desarrollo, en especial aquellas que ocurren antes de la floración (González y Xavier, 2000). De acuerdo a Ellis et al., (1989) el ciclo a floración se puede dividir en tres sub fases: iniciación de hojas (IH), iniciación de espiguillas (IE) y crecimiento de espiguillas (CE). La cebada es una especie de respuesta cuantitativa a días largos (Ellis et al., 1989), la duración y ocurrencia de cada una de las sub fases esta controlada por la interacción entre el fotoperiodo y la temperatura.

El número potencial de tallos a partir del número de hojas en el tallo principal se determina en la etapa IH, que va hasta aproximadamente Z2.1. Durante la fase IE se determina el número potencial de espiguillas por espiga y esta etapa culmina cercana a Z3.0, donde se alcanza el

número máximo de primordios de espiguillas, se diferencian (iniciación) las aristas y coincide en general con la finalización del macollaje (González y Xavier, 2000; Appleyard et al., 1982).

En la sub fase CE se determina la sobrevivencia de tallos y primordios de espiguilla, quienes determinan el número de granos por unidad de superficie (Appleyard et al., 1982), esta etapa dura hasta llegar a la antesis.

González y Xavier (2000) encontraron variaciones en la duración de las fases pre-antesis con el atraso de las fechas de siembra. En ocho variedades de cebada utilizadas se observó un acortamiento del periodo S-A entre épocas de siembra y fue la sub fase IE la de mayor variación en su duración debido al efecto producido por el fotoperíodo.

Estos antecedentes hacen necesario profundizar en la investigación sobre las variaciones existentes en el resto del germoplasma utilizado en nuestro país como forma de superar las limitaciones existentes apuntando a un incremento en el potencial de rendimiento.

I.4 El filocrón como determinante del ciclo

El filocrón se define como el tiempo transcurrido entre la aparición de dos hojas sucesivas en el mismo tallo y se usa para describir y entender el desarrollo de las gramíneas (Wilhelm y McMaster, 1995). El intervalo de tiempo en general es medido en grados días y el desarrollo de las hojas se cuantifica usando la escala de Haun (1973) (Dofing S. 1999).

Factores ambientales como temperatura, agua y fotoperíodo junto con factores genéticos afectan la duración del filocrón (Wilhelm y McMaster, 1995). Tanto para trigo como para cebada el filocrón varía según la fecha de siembra, algunos autores sugieren que la tasa de aparición foliar en términos de unidades térmicas acumuladas se establece enseguida de la emergencia y permanece constante a lo largo del desarrollo; sin embargo, hay otros que proponen un momento de ajuste del filocrón coincidente con el estado de doble arruga en el ápice del tallo (Skinner y Nelson, 1995).

Según Slafer y Rawson (1997) el incremento de las temperaturas decrece significativamente el filocrón, pero el grado de ese efecto varía entre cultivares. También se ha observado que el filocrón decrece con fotoperíodos largos y con el estrés causado por las sequías (Dofing, 1999).

I.5 Relación entre duración de fases y filocrón

Tanto la tasa de aparición de hojas como el número final de hojas diferenciadas determinan la longitud de los ciclos (Abeledo et al., 2004), en ese sentido existe una importante variación en la duración de la etapa iniciación de espigas y en la duración del ciclo siembra-antesis en los cereales de invierno, y esto está relacionado con las diferencias en el número de hojas (Appleyard et al., 1982).

Riggs et al. (1981) (citado por Abeledo et al., 2004) menciona que tras un siglo de mejora en cebada solo se redujo el tiempo a antesis en 7 días en el Reino Unido, asociado con una leve baja en el número final de hojas en el tallo principal y una reducción en la tasa de aparición de hojas.

En cebada el desarrollo foliar muestra una relación lineal con el tiempo térmico acumulado desde la siembra (González y Xavier, 2000). Estos autores reportan tasas de aparición de hojas diferentes, un comportamiento bifásico, en donde las hojas formadas tempranamente aparecen a tasas mayores que las formadas tardíamente, esta discontinuidad se da al momento de la formación de la doble arruga en el meristemo apical. Además la tasa de aparición de hojas en cebada puede cambiar con los momentos de siembra y esa variación se puede

relacionar con la longitud y la tasa de cambio del fotoperíodo al momento de emerger la planta (Kernich et al., 1995).

El uso de genotipos con filocrones de corta duración puede ser ventajoso para la producción de granos en áreas con estaciones cortas, como forma de acelerar el tiempo a madurez, pero solo si el rendimiento en grano no se ve afectado (Dofing, 1999).

I.6 Ciclo como determinante de la adaptación: estructura del ciclo deseable para nuestro país

El desarrollo fenológico de los vegetales responde a estímulos ambientales que les permiten controlar el momento de la floración, permitiendo que la etapa reproductiva ocurra en una época adecuada (Romero y Germán, 2001).

Uruguay es considerado una región sin frío invernal para los cultivos de invierno, estos no requieren vernalización aunque si son sensibles al fotoperíodo. En estos casos el control de la floración y el número de hojas dependerá de una combinación entre el tiempo térmico acumulado y el fotoperíodo (Romero y Germán, 2001).

La obtención de cultivares con duraciones del ciclo a floración que no hipotequen el rendimiento potencial y que tengan un periodo largo de

llenado de grano serían de interés para la selección del material genético a utilizar (Castro et al., 1997). Siendo la fase de encañado crítica para la concreción de un mayor número de granos por espiga y para incrementar el porcentaje de fertilidad de los tallos (Viega et al., 2005), el ajuste del ciclo a floración debería ocurrir modificando otras sub fases del desarrollo, como ser el período de macollaje (Z2.1- Z3.0).

Parece necesario ubicar una fecha para el periodo A-MF que no se vea afectada por posibles heladas tardías o por las elevadas temperaturas, pero dentro de temperaturas apropiadas que permitan una mayor duración del periodo de llenado de grano (Romero y Germán, 2001; Germán et al., 2000). En general siembras en Junio y hasta mediados de Julio permiten ubicar el periodo de llenado de grano en un buen momento, siembras posteriores implican un mayor riesgo de que las altas temperaturas lo afecten, condicionando así la concreción del potencial de rendimiento y afectando la calidad del grano (Hoffman, 2000).

I.7 Determinantes genéticas y ambientales de la duración del ciclo y sub fases

En términos de mejora en cebada, la interacción genotipo ambiente tiene consecuencias importantes, esto dejaría de ser un problema si se logra un

mejor entendimiento de los factores tanto genéticos como ambientales, responsables de la interacción y por ende de la adaptación de los materiales (Voltas et al., 2002).

En nuestro país el conocimiento sobre la base genética de las variables que determinan la adaptación y rendimiento del cultivo de cebada es muy pobre, lo que limita el desarrollo de nuevos genotipos (Castro, 2007).

La optimización del tiempo a floración en ambientes templados implica una compleja y aún no entendida interacción entre precocidad intrínseca, respuesta a la vernalización y sensibilidad a la longitud del día (Evans, 1993; Voltas et al., 2002).

Se conocen tres tipos de genes que controlan el tiempo a floración en cereales influyendo sobre la inducción floral y por tanto en el momento en que el ápice cambia de vegetativo a reproductivo y el posterior desarrollo de las estructuras florales. Los genes *Ppd-H1* y *Ppd-H2* han sido identificados como los principales genes de respuesta al fotoperíodo. Tres loci principales fueron identificados en cebada controlando la respuesta a la vernalización, *Vrn-H1*, *Vrn-H2* y *Vrn-H3*. Otros genes que afectan el tiempo a floración y no parecen estar relacionados con la respuesta al fotoperíodo o a la vernalización, son los llamados genes de earliness per se (*eps*) como el gen *eps2S*, *eps3L*, *eps4L* entre otros (Laurie et al., 1995;

Laurie et al., 2004). El gen *denso* (cromosoma 3H) incide también sobre la fecha a antesis, afectando el período Z2.0-Z3.0.

El fotoperíodo además de ser regular y predecible, tiene una fuerte influencia en el control de los momentos de los ciclos de vida de las plantas, modificaciones en la respuesta a la longitud del día han sido el principal factor en la dispersión y adaptación de muchos cultivos (Evans, 1993).

De manera general se puede decir que los principales mecanismos que influyen en el desarrollo de los cultivos en nuestro país son el fotoperíodo y la temperatura; esta juega un rol importante durante todo el ciclo mientras que el fotoperíodo tiene influencia directa en algunas sub fases del desarrollo.

I.8 Variabilidad y características existentes en el germoplasma usado a nivel nacional

La escasa variabilidad genética disponible a nivel nacional e internacional impone grandes limitaciones a los trabajos de mejoramiento (Luizzi y Castro, 1992). Las limitaciones impuestas por requerimientos de malteos aceptables y de calidad en los nuevos cultivares y el uso de germoplasma reducido ha afectado la variabilidad (Wych y Rasmusson, 1983).

En el caso de Uruguay ha existido un aumento de la diversidad varietal, aunque este aumento no se traduce estrictamente en una mayor diversificación de la base genética, sino que sería solo un aumento del número de materiales introducidos (Luizzi y Castro, 1992).

En nuestro país, el material introducido de alto potencial presenta en general ciclos largos que dificultan su utilización en nuestras épocas de siembra normales, siendo su aporte más importante en aspectos relacionados a la calidad maltera, aunque esto no significa buena adaptación agronómica (Castro et al., 1997).

Realizando análisis de coancestría Castro (2002) observó que los materiales de programas uruguayos no se agrupan entre sí, sino que lo hacen con genotipos del mismo origen que sus progenitores o con ellos. Ese grado relativamente bajo de emparentamiento de los genotipos utilizados en Uruguay se relacionaría más con la historia reciente del mejoramiento de cebada en el país que con una preocupación por la ampliación de la diversidad genética (Castro, 2002).

Locatelli et al., (2013) con germoplasma usado en mejoramiento en nuestra región muestra una estructura poblacional que se explica básicamente por ancestros claves y lugares de origen del germoplasma. Identificaron cinco grupos basados en datos de genealogía: un grupo

incluye la variedad Quebracho y al cultivar Ymer con su descendencia, otro grupo muestra juntos a algunos materiales de Europa con su descendencia sudamericana, un tercer grupo contiene otras variedades europeas y su descendencia, y un cuarto grupo con las variedades de Dakota del Norte y sus descendientes, el grupo restante incluye genotipos semi enanos europeos y su descendencia.

Diversas entidades se han ocupado de la mejora y liberación de materiales nacionales a lo largo de los últimos años, algunos de esos cultivares lograron ocupar parte importante de la producción y su incorporación a la industria (Castro, 2005).

La mayor parte de los materiales utilizados en nuestro país fueron introducidos desde Argentina y Europa a mediados del siglo XX, así como también desde Australia. Los materiales brasileros y los de EE.UU. se fueron incorporando más recientemente (Castro, 2007).

En general, los materiales de origen europeo tienen problemas de adaptación debido a que sus ciclos vegetativos son muy largos, repercutiendo esto en la calidad del grano. En cambio, materiales australianos como Clipper y Quebracho tienen ciclos más cortos (Castro y Siri, 1994). Este último, liberado en la década de los 90 representó un cambio en términos de rendimiento y adaptabilidad en Uruguay (Locatelli et al., 2013).

Materiales como Prior y su descendencia fueron los primeros cultivares de cebada cervecera en Argentina y Uruguay, muchos genotipos europeos, por ejemplo Hanna ó Union, fueron importantes en la mejora de la calidad maltera y cultivares de Dakota del Norte se han adaptado muy bien a las condiciones del norte del Uruguay (Locatelli et al., 2013).

I.9 OBJETIVOS

Objetivo general:

Conocer la variabilidad en el germoplasma de cebada cervecera existente en Uruguay con respecto a la duración de los ciclos y sus respectivas sub fases.

Objetivos específicos:

- Evaluar las diferencias existentes entre cultivares de diferentes orígenes en la duración del ciclo S-A y de las distintas sub fases, épocas de siembra contrastantes.
- Analizar la relación existente entre la duración del ciclo siembra-antesis y la duración de cada una de las sub fases, en cada época de siembra.
- Analizar la relación existente entre el valor del filocrón y la duración de los ciclos a floración.
- Evaluar si existieron cambios en la duración del ciclo de los cultivares a través de los años de liberación.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una evaluación y análisis de diferentes genotipos de cebada cervecera, a partir de los resultados obtenidos de los ensayos de campo llevados a cabo durante dos años, en épocas de siembras contrastantes. Los trabajos se enmarcaron dentro del proyecto CSIC I+D 2008-Análisis de los determinantes genéticos de la fenología del germoplasma de cebada en Uruguay.

Los ensayos de primera época fueron sembrados el 12 de junio del 2009 y el 24 de junio del 2010, la segunda época se sembró el 11 de agosto de los años 2009 y 2010. Estos fueron instalados en el predio experimental de la Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay (34°51'S, 56°12'W). Los ensayos se realizaron de acuerdo a un diseño aumentado de bloques al azar. El mismo consistió de 4 bloques divididos en 26 parcelas, utilizándose como bordes y testigos los cultivares Clipper y Norteña Daymán. Los datos de temperaturas máximas y mínimas, y de precipitaciones fueron obtenidos de la estación meteorológica ubicada en el predio donde se realizaron los ensayos.

Para los dos años de trabajo, y para las dos épocas de siembra, se realizaron los análisis de duración del ciclo a floración. En los ensayos del

primer año se evaluó la partición del ciclo de los cultivares y para el segundo año la relación del ciclo S-A con el filocrón.

En cada ensayo del año 2009, se registraron las fechas de emergencia (E), inicio de macollaje (Z2.1), inicio de encañado (Z3.0), antesis (A) y madurez fisiológica (MF) de acuerdo a la escala de Zadoks (Zadoks et al., 1974).

El criterio para determinar la ocurrencia de cada uno de los momentos fue cuando aproximadamente la mitad de las plantas presento el mismo estado de desarrollo en cada parcela. El momento de antesis se tomó cuando las aristas estaban emergidas entre 1 y 2 cm por encima de la vaina de la hoja bandera.

Para los ensayos del segundo año solamente se registraron los ciclos a antesis, y se realizó el seguimiento periódico de cinco plantas, elegidas al azar dentro de cada parcela, como forma de medir la tasa de aparición foliar. Para ello se registró (después de que las plantas habían superado el estado Z2.1) el número y el largo de las hojas en el tallo principal dos veces a la semana de acuerdo a la escala de Haun (Haun 1973).

A partir de la información obtenida de los trabajos de fenotipado durante los dos años de ensayos, se realizó una evaluación de los cultivares utilizados.

En total se evaluaron 79 genotipos, entre los que se encuentran variedades históricas, materiales comerciales y líneas avanzadas de los programas de mejoramiento (Cuadro 1). Para dicha evaluación se tuvo en cuenta el origen de los cultivares y los mismos se agruparon en: norteamericanos (NA), europeos (E), australianos (A), uruguayos (U), argentinos y brasileros (AB). Estos grupos contienen 12, 28, 4, 25 y 11 materiales respectivamente.

Para analizar la duración del ciclo, y sub fases de los cultivares, se calcularon los grados días ($^{\circ}\text{Cd}$) acumulados desde la fecha de siembra hasta la fecha en que alcanzaron la madurez fisiológica. También se calculó el tiempo térmico acumulado de cada una de las sub fases: E-Z2.1, Z2.1-Z3.0, Z3.0-A y A-MF. En todos los casos los cálculos se efectuaron a través de la siguiente ecuación: $^{\circ}\text{Cd} = [(T_{\text{max}} + T_{\text{min}})/2] - T_b$. Donde T_{max} y T_{min} son las temperaturas máximas y mínimas diarias, y T_b es la temperatura base (Cao y Moss 1989). De acuerdo a Cao y Moss (1989) y Kernich et al., (1995) se utilizó una $T_b = 0^{\circ}\text{C}$.

Para la determinación del filocrón se utilizó la escala de Haun que mide el desarrollo de las plantas teniendo en cuenta el número de hojas completamente elongadas y una fracción decimal que se corresponde con la hoja que le sigue inmediatamente (Dofing, 1999). El filocrón, para los ensayos del año 2010 se calculó como la inversa de la pendiente de la regresión lineal (que representa la tasa de aparición foliar) entre el

número de hojas y el tiempo térmico en cada fecha de muestreo (Cao y Moss 1994 y Kernich et al., 1995).

Los resultados fueron analizados con el programa estadístico InfoStat con el cual se efectuó el estudio de las correlaciones entre las distintas variables analizadas y las regresiones para el cálculo del valor de filocrón.

Cuadro 1. Cultivares utilizados, su lugar de origen y año de liberación.

Cultivar	Origen	Año	Cultivar	Origen	Año
Ambev 488	Uruguay	2003	FNC I-22	Argentina	1982
Ana	Argentina	1978	Gull	Suecia	1913
Atlas 57	USA	1959	Haisa	Alemania	1939
Aurore	Francia	1943	Hanna	Alemania	1895
Baronesse	Alemania	1989	Harrington	Canada	1981
BCD47	USA	2000	Isaria	Alemania	1924
Beka	Francia	1954	Karat	Rep. Checa	1981
Berolina	Alemania	1984	Karl	USA	1974
Bianca	G.Bretaña	1984	Kenia	Dinamarca	1931
Bido	Alemania	1960	LCI 544	USA	1993
Bonita	Argentina	1973	LCI 628	USA	1994
Bowman	USA	1984	Lisa	Alemania	1969
Br2	Brasil	1999	Logan	USA	1994
C8730	Uruguay	1999	Magnific 102	Argentina	1969
C8806	Uruguay	1999	Magnific 104	Argentina	1969
C8828	Uruguay	1999	Malteria Heda	Argentina	1943
C9035	Uruguay	2002	MN 599	Brasil	1988
C9172	Uruguay	2003	MN 610	Brasil	1990
C9173	Uruguay	2003	ND 10277	USA	1994
C9205	Uruguay	2003	ND 14016	USA	1994
C9315	Uruguay	2004	Perún	Rep. Checa	1987
C9528	Uruguay	2006	Piroline	Alemania	1957
C9616	Uruguay	2007	PlumageArcher	G.Bretaña	1914
Norteña Carumbé	Uruguay	1998	Prior	Australia	1903
Cheri	Alemania	1987	Quilmes Ayelén	Argentina	1996
CLE 176	Uruguay	1999	Quilmes Pampa	Argentina	1982
CLE 178	Uruguay	1999	Est. Quebracho	Australia	1990
INIA Ceibo	Uruguay	2001	Scarlett	Alemania	1995
INIA Aromo	Uruguay	2001	Stirling	Australia	1982
INIA Viraro	Uruguay	2005	Trumpf	Alemania	1973
CLE 232	Uruguay	2005	Union	Alemania	1955
INIA Arrayán	Uruguay	2005	Villa	Alemania	1965
Clipper	Australia	1968	Volla	Alemania	1957
Clivia	Alemania	1985	WMR I	Alemania	1930
Danuta	Alemania	2000	Ymer	Suecia	1945
Norteña Daymán	USA	1999	C9201	Uruguay	2003
Defra	Alemania	1984	C9038	Uruguay	2002
Diamant	Rep. Checa	1965	C9046	Uruguay	2002
FNC 1	Uruguay	1981	C9053	Uruguay	2002
FNC 6-1	Uruguay	1987			

III. RESULTADOS

III.1 Factores ambientales

En la figura 1 se describen los escenarios de temperaturas y precipitaciones ocurridos durante los años en que se realizaron los ensayos. Existieron algunas diferencias en lo que respecta a las lluvias, en el año 2009 se concentraron mayormente en el período setiembre-noviembre, mientras que el año 2010 fue más lluvioso durante el período julio-setiembre.

Comparando las dos épocas de siembra, durante la primera época del año 2009 se registraron 740 mm aproximadamente y durante la misma época del año 2010 unos 530 mm. Para la segunda época de siembra las precipitaciones mostraron también mayor acumulación en el año 2009 (550 mm) que en el 2010 (320 mm).

Sin embargo las temperaturas medias no variaron, se registraron valores idénticos para los dos años. Para la época 1 existió una media de 13.3 °C en los dos años y durante la segunda época la media estuvo en los 16.1°C, también para los dos años (Figura 1).

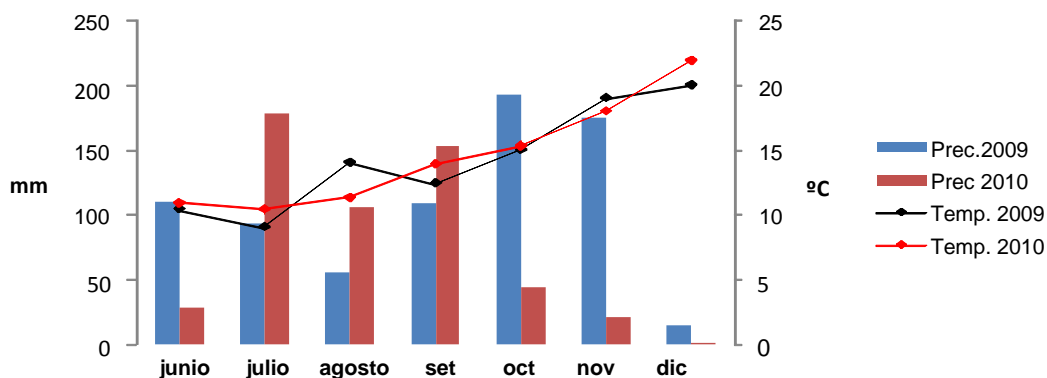


Figura 1. Condiciones Meteorológicas. Variación en las precipitaciones (mm) y temperatura (°C) para el periodo siembra-madurez fisiológica en las dos épocas de siembra durante los dos años de ensayo.

III.2 Duración del ciclo

Los ciclos a antesis de todos los materiales son de mayor duración durante la época de siembra temprana (Cuadro 2). La sub fase Z2.1-Z3.0 presenta mayor duración que la sub fase Z3.0-A en la mayoría de los grupos de origen para esta época. En general, la sub fase antesis-madurez fisiológica tiene mayor duración en los grupos con S-A más cortos, en las dos épocas de siembra.

Durante la segunda época de siembra todos los ciclos S-A se acortan, y en particular, la sub fase Z21-Z3.0 muestra una reducción promedio de

42% para todos los grupos. En esta época la sub fase Z3.0-A tiene mayor duración, en todos los grupos, que la sub fase Z2.1-Z3.0.

Cuadro 2. Medias y Desvío Estándar de la duración de las sub fases y el ciclo a antesis (°Cd) para las dos épocas de siembra, durante el año 2009, con los materiales agrupados de acuerdo a su origen. (NA) norteamericanos, (E) europeos, (A) australianos, (U) uruguayos, (AB) argentinos-brasileños. Los números junto al grupo de origen corresponden a la cantidad de materiales.

Época 1		Promedios/Desvío Estándar			
Origen	E-Z2.1	Z2.1-Z3.0	Z3.0-A	A-MF	S-A
NA(12)	267±17.01	514±60.95	417±51.63	902±74.02	1324±56.95
E(28)	288±22.96	550±59.47	517±56.92	817±47.46	1476±63.48
A(4)	282±22.70	451±50.02	481±45.43	873±38.16	1336±41.72
U(25)	264±16.69	544±51.95	422±33.71	882±59.07	1357±73.07
AB(11)	279±25.16	525±45.70	439±60.90	854±47.70	1361±44.24

Época 2		Promedios/Desvío Estándar			
Origen	E-Z2.1	Z2.1-Z3.0	Z3.0-A	A-MF	S-A
NA(12)	280±26.39	319±58.63	409±43.01	841±51.02	1198±59.89
E(28)	291±17.70	333±66.08	489±73.57	783±61.18	1287±65.88
A(4)	285±7.59	252±25.44	371±44.46	864±54.09	1093±55.56
U(25)	289±11.23	323±56.13	359±56.50	852±46.43	1153±73.33
AB(11)	286±10.40	281±45.82	386±55.88	818±93.73	1136±56.47

III.3 Relación entre la duración del ciclo y la duración de cada sub fase del desarrollo

Se realizaron correlaciones de Pearson para cada una de las sub fases con el ciclo siembra-antesis, como forma de estimar la magnitud de la asociación entre las diferentes sub fases y el ciclo S-A, para el total de genotipos, en cada época de siembra, durante el año 2009 (Cuadro 3).

Cuadro 3. Correlaciones de Pearson para la duración de las diferentes sub fases con la duración del ciclo S-A (°Cd) en las dos épocas de siembra durante el año 2009 para todos los materiales. ** p < 0,01; * p < 0,05; - no significativo.

Sub fases	S-A	
	Época 1	Época 2
E-Z2.1	0,41**	-
Z2.1-Z3.0	0,56**	0,53**
Z3.0-A	0,71**	0,76**
A-MF	-0,63**	-0,50**

El ciclo S-A mostró correlaciones positivas altas con la sub fase Z2.1-Z3.0 y sobre todo con la sub fase Z3.0-A para las dos épocas de siembra, mientras que la correlación entre el ciclo a floración y la sub fase A-MF,

también fue significativa pero negativa. La sub fase E-Z2.1, solo se asoció positivamente al ciclo en la primera época de siembra.

Los análisis de correlación entre el ciclo S-A y las distintas sub fases, teniendo en cuenta los grupos de origen de los materiales, mostró algunas diferencias en relación a las épocas de siembra (Cuadro 4).

El año 2009 no mostró asociación entre la duración del ciclo S-A y la sub fase E- Z2.1 para ningún grupo de origen en ninguna de las dos épocas de siembra. El único grupo que no mostró asociación alguna entre la duración de las distintas sub fases y el ciclo a antesis, en las dos épocas de siembra, fue el de los materiales australianos, debido probablemente al número de materiales utilizados

En la primera época del año 2009 existió una fuerte correlación entre el ciclo S-A y la sub fase Z2.1-Z3.0 para los materiales de origen europeo y uruguayo, y un poco más débil con los cultivares del grupo NA (Cuadro 4). También para los materiales europeos y uruguayos, la sub fase Z3.0-A, se asoció de manera positiva y muy significativa con la duración del ciclo S-A. El período de llenado de grano solo mostró asociación con el ciclo S-A para los materiales uruguayos, siendo esta correlación negativa.

Cuadro 4. Correlaciones para las duraciones de las diferentes sub fases con la duración del ciclo siembra-antesis ($^{\circ}\text{Cd}$) para las dos épocas de siembra y para todos los grupos durante el año 2009. Norteamericanos (NA), europeos (E), australianos (A), uruguayos (U) y argentino-brasileros (AB). ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; - no significativo. Los números junto al grupo de origen corresponden a la cantidad de materiales.

Época 1		S-A		
Origen	E-Z2.1	Z2.1-Z3.0	Z3.0-A	A-MF
NA(12)	-	0,65*	-	-
E(28)	-	0,48**	0,51**	-
A(4)	-	-	-	-
U(25)	-	0,87**	0,73**	-0,58**
AB(11)	-	-	-	-

Época 2		S-A		
Origen	E-Z2.1	Z2.1-Z3.0	Z3.0-A	A-MF
NA(12)	-	0,70**	-	-
E(28)	-	0,45*	0,48**	-0,57**
A(4)	-	-	-	-
U(25)	-	0,64**	0,66**	-
AB(11)	-	-	0,66*	-

Para la segunda época de siembra las asociaciones significativas por grupo de origen, entre ciclo a antesis y la sub fase Z2.1-Z3.0, coinciden en parte, con lo ocurrido durante la primera época de siembra. Además, para el período Z3.0-A, a los grupos que presentaron una asociación significativa en la primera época se agregan ahora los materiales del grupo de origen AB.

La sub fase A-MF solo evidenció una asociación negativa y significativa para los cultivares del grupo E en esta época de siembra.

III.4 Diferencias entre épocas en la duración de las sub fases y del ciclo

El ciclo a antesis muestra claras diferencias en cuanto a la duración del mismo en las dos épocas de siembra. Las mayores diferencias entre épocas, en todos los grupos, se ven en la sub fase Z2.1-Z3.0, y están en el entorno de los 200 °Cd (Figura 2).

En cambio, las diferencias en la duración de la sub fase Z3.0-A son menores. Los materiales australianos muestran la mayor diferencia, esta es de unos 100 °Cd. El resto de los grupos no mostró mayores variaciones entre las dos épocas de siembra y las diferencias estuvieron en un máximo de 63 °Cd, valor que corresponde al grupo U

La sub fase A-MF muestra muy pocas diferencias, con materiales comportándose de forma muy similar en cuanto a su duración durante las dos épocas de siembra, esto se ve sobre todo en los materiales de los grupos A, U, E y AB.

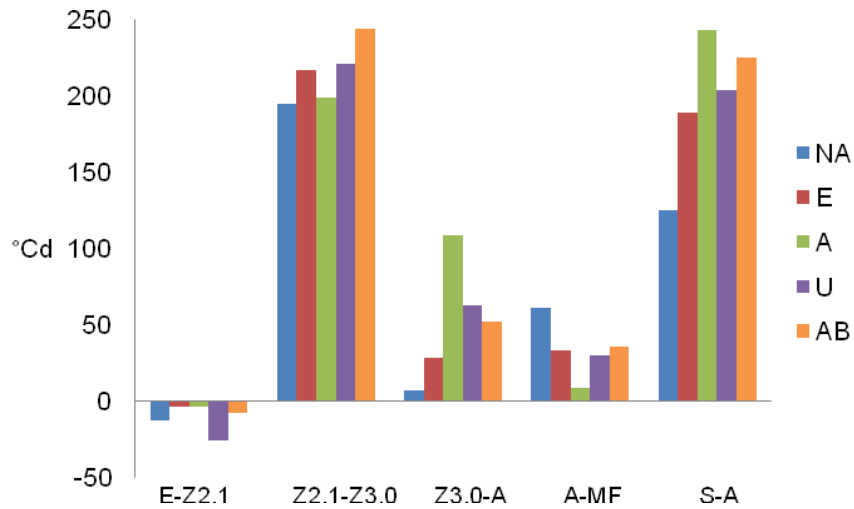


Figura 2. Diferencias en la duración de las sub fases y del ciclo S-A entre las épocas de siembra 1 y 2 para el año 2009 expresado en grados días (°Cd).

III.5 Relación en la duración del ciclo S-A con las sub fases

Durante la primera época de siembra del año 2009 la sub fase Z2.1-Z3.0 tuvo una duración de entre 450 y 600 °Cd para la mayoría de los materiales (Figura 3a). Los genotipos del grupo A son los que tiene menor duración promedio. Los materiales europeos en su mayoría superan los 500 °Cd de duración y son los genotipos uruguayos los que muestran mayor relación lineal con el ciclo S-A ($R^2 = 0,730$).

En la fecha de siembra temprana la sub fase Z3.0-A tuvo una duración que osciló entre los 400 y 550 °Cd en la mayoría de los materiales. Los

genotipos del grupo E fueron los que mostraron mayor duración, en general estuvieron por encima de los 500 °Cd, muy parecido a lo ocurrido en la sub fase anterior. Ningún material de los grupos U y NA supero los 500 °Cd en esta sub fase (Figura 3b). Los materiales de Australia son los únicos en los cuales la sub fase Z3.0-A tiene mayor duración que la sub fase Z2.1-Z3.0.

En general, existió una tendencia bastante clara en que cuanto mayor fue la duración del ciclo S-A, más corta fue la duración de la sub fase A-MF (Figura 3c). Los genotipos europeos son los que muestran menor duración promedio mientras que los materiales norteamericanos aparecen como los de mayor promedio en la duración de la sub fase.

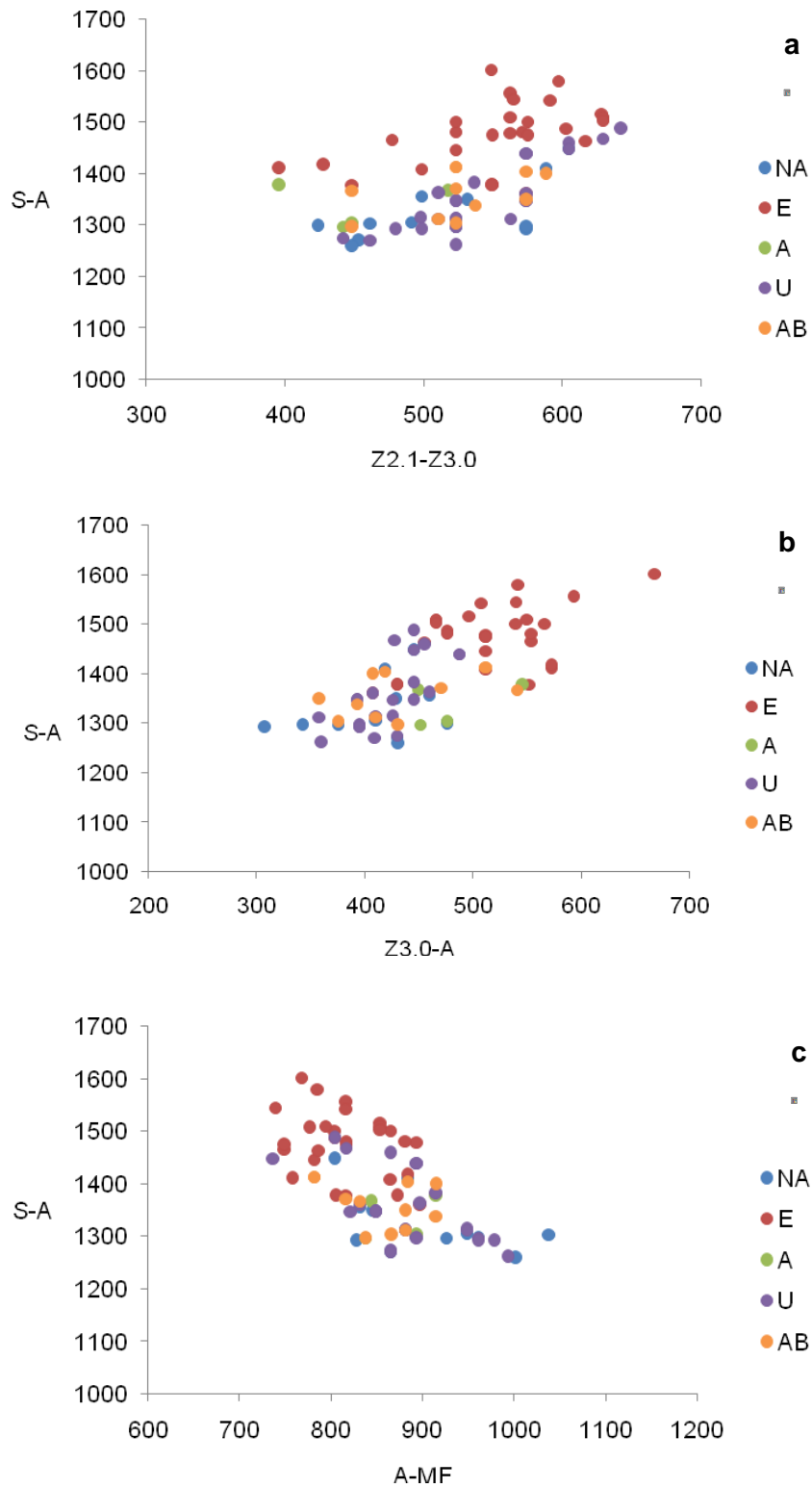


Figura 3. Relación de la duración S-A con las sub fases Z2.1-Z3.0 (a), Z3.0-A (b), A-MF (c) para la primera época de siembra del año 2009.

Durante la segunda época de siembra se reduce la duración del ciclo para todos los grupos. El promedio de Z2.1-Z3.0 está en el entorno de los 300 °Cd y muy pocos genotipos exceden los 400 °Cd. Aparecen dos grupos bien diferenciados, uno con los materiales que superan los 300 °Cd de duración y otro en el que la sub fase dura menos de 300 °Cd. En este grupo se encuentran todos los materiales australianos, gran parte de los genotipos del grupo AB y algunos materiales de los tres grupos restantes. (Figura 4a).

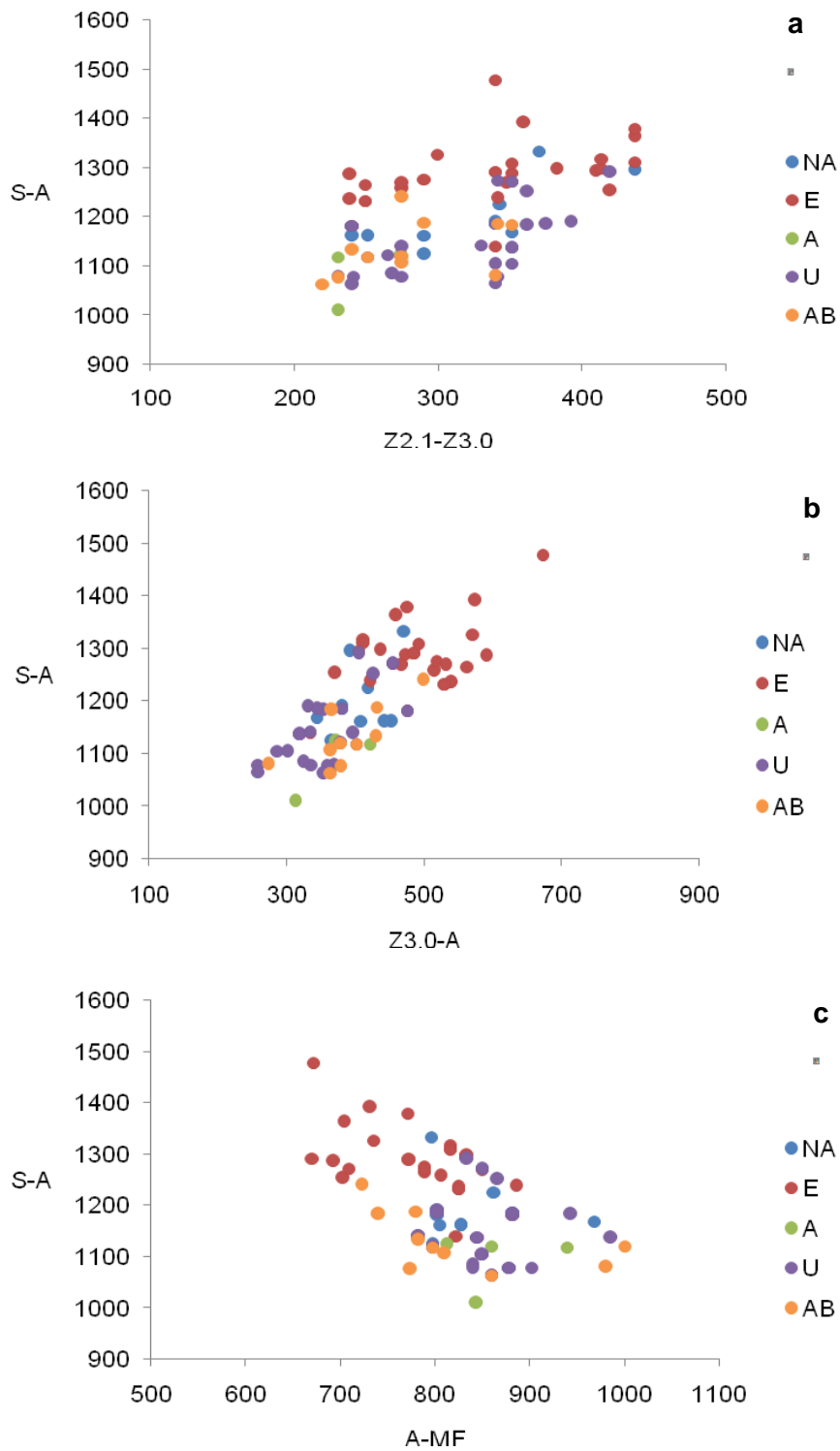


Figura 4. Relación de la duración S-A con las sub fases Z2.1-Z3.0 (a), Z3.0-A (b), A-MF (c) para la segunda época de siembra del año 2009.

En la etapa Z3.0-A los cultivares del grupo E son los de mayor duración promedio y para la gran mayoría la sub fase estuvo encima de los 450 °Cd (Figura 4b). La mayoría de los materiales del grupo U se ubican entre los 250 y los 380 °Cd siendo en promedio los de menor duración para esta sub fase (Cuadro 2). Los materiales de los grupos A, AB y NA tuvieron un comportamiento similar y su duración promedio oscilo entre los 370 y los 410 °Cd aproximadamente.

Los materiales del grupo E son los de menor duración en la sub fase A-MF, unos 780 °Cd en promedio (Cuadro 2). Para la enorme mayoría de los materiales de los grupos NA, AB y U la sub fase se prolonga por encima de los 800 °Cd. Todos los materiales del grupo A están por encima de los 800 °Cd y son al mismo tiempo los de menor duración S-A en promedio (Figura 4c). Además, este grupo no mostró diferencias en la duración de la sub fase con respecto a la primera época.

III.6 Efecto del fotoperíodo sobre la duración de las distintas sub fases

Como manera de observar la incidencia del fotoperíodo en los diferentes grupos se cotejaron las duraciones de las sub fases en las dos épocas de siembra (Figura 5). Los materiales que están alejados de la línea 1:1 muestran mayor grado de sensibilidad al fotoperíodo, mientras que los que se mantienen cercanos o sobre la línea presentaron poca o ninguna respuesta al fotoperíodo.

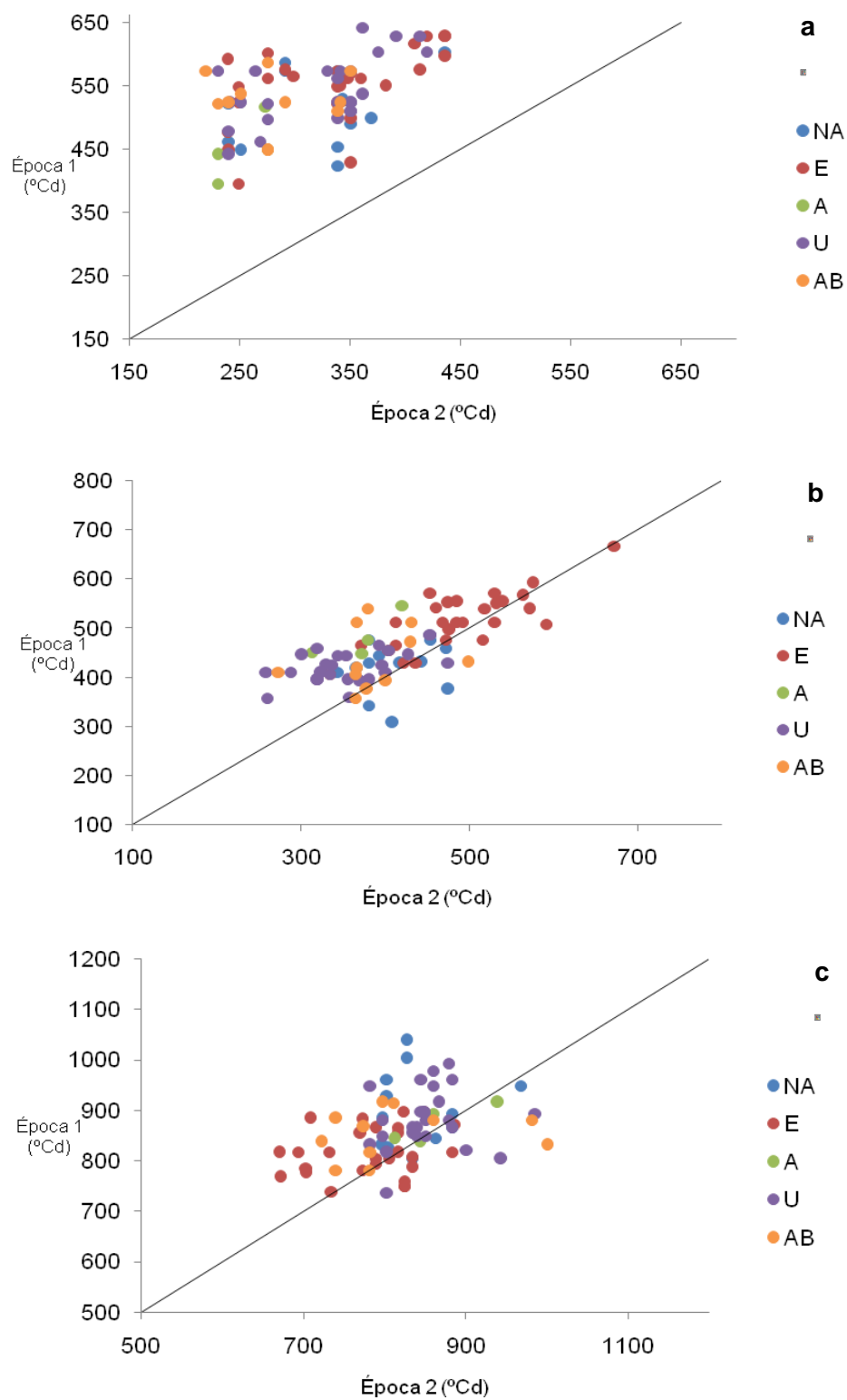


Figura 5. Para las sub fases Z2.1-Z3.0 (a), Z3.0-A (b) y A-MF (c) se grafica época 1 vs época 2 para el año 2009.

Durante el año 2009, en la sub fase Z2.1-Z3.0 es donde se ve una mayor incidencia del fotoperíodo sobre muchos de los materiales, aunque no existe un patrón de asociación que permita diferenciar entre grupos de origen (Figura 5a). Sin embargo, es claro que en la primera época de siembra casi todos los genotipos superan los 450 °Cd, en cambio durante la segunda época ninguno de los materiales alcanza tal duración. Algunos materiales muestran diferencias de hasta 300 °Cd para la sub fase. Una vez más aparecen dos grupos, a los que están asociados los materiales que se mencionan en la Figura 4a.

Para la sub fase Z3.0-A, mientras todos los cultivares australianos muestran cierto grado de sensibilidad, una parte de los materiales de los grupos U, E, AB y sobre todo muchos cultivares del grupo NA no muestran diferencias significativas entre épocas, llegando incluso algunos materiales a tener mayor duración en la época de siembra tardía (Figura 5b).

En la sub fase A-MF muchos cultivares de los grupos E, U, NA y AB muestran diferencias muy claras entre épocas, en algunos casos superiores a los 150 °Cd. No obstante, todos los grupos tienen materiales con mayor duración en la segunda época y también muchos aparecen cercanos a la línea 1:1, es el caso de todo el grupo A (Figura 5c).

III.7 Incidencia del valor del filocrón en la duración del ciclo S-A

Los ciclos a antesis durante el año 2010 también mostraron diferencias en su duración para las dos épocas de siembra. Los materiales europeos fueron los de ciclo más largo en las dos fechas de siembra y los norteamericanos fueron los que mostraron menores diferencias entre épocas (57 °Cd).

Dentro del grupo A fue donde se dio una mayor reducción del ciclo, son además estos cultivares los que mostraron duraciones del ciclo a antesis más cortas para las dos épocas de siembra. Los grupos AB, U y E presentaron diferencias similares entre las dos épocas de siembra, en el entorno de los 140 °Cd (Cuadro 5).

Origen	S-A	
	Época 1	Época 2
NA(12)	1262±52.30	1205±63.12
E(27)	1388±93.12	1253±76.86
A(4)	1258±79.67	1074±57.46
U(25)	1283±59.87	1150±72.86
AB(11)	1270±49.48	1123±73.36

Cuadro 5. Medias y Desvío Estándar de la duración del ciclo a antesis (°Cd) para las dos épocas de siembra, durante el año 2010, con los materiales agrupados de acuerdo a su origen. (NA) norteamericanos, (E) europeos, (A) australianos, (U) uruguayos, (AB) argentinos-brasileños. Los números junto al grupo de origen corresponden a la cantidad de materiales.

Los valores de filocrón fueron en general mayores durante la primera época de siembra en todos los grupos y para casi todos los materiales (Cuadro 6). El promedio general fue de 102 °Cd para la primera fecha de siembra y de 92 °Cd para la época de siembra tardía.

Dentro de los grupos de origen, los genotipos norteamericanos se comportaron de diferente manera durante las dos épocas, mostrando en algunos casos valores de filocrón mayores en la primera época de siembra y en otros casos duraciones mayores en la época 2. El promedio del grupo para las dos épocas de siembra es de 95 °Cd.

Dentro del grupo AB cultivares como MN 610, MN599 y Q.Ayelen no muestran diferencias entre las dos fechas de siembra, aunque para el grupo, el valor del filocrón fue mayor en la primera época de siembra.

Cuadro 6. Variación del valor del filocrón en las dos épocas de siembra para los materiales de origen norteamericano (NA), europeos (E), australianos (A), uruguayos (U) y argentinos-brasileros (AB) para el año 2010.

AB	Epoca 1	Epoca 2	E	Epoca 1	Epoca 2
Malt.Heda	85,75	79,17	Union	118,20	113,74
Magnific102	91,29	84,26	Isaria	115,84	98,00
Magnific104	82,02	87,02	Hausa	120,54	102,54
MN610	94,21	94,96	Diamant	107,40	97,59
Br2	104,77	88,34	Ymer	118,86	101,04
FNCI22	110,37	90,56	Hanna	98,89	88,53
Q.Ayelen	93,45	95,89	Beka	118,48	92,29
Ana	116,34	83,09	Villa	108,88	101,37
MN599	96,57	96,70	Volla	110,65	95,02
Bonita	125,84	101,88	Bido	103,67	102,92
Q.Pampa	118,65	91,05	Lisa	97,91	93,47
			Aurore	112,82	96,59
U	Epoca 1	Epoca 2	WMR1	113,75	102,01
Ambev488	86,43	88,71	Kenia	94,75	110,51
CLE226	82,07	92,16	Gull	97,73	109,43
CLE233	81,38	94,44	Pl. Archer	98,20	102,94
CLE232	81,22	90,60	Trumpf	108,27	96,12
CLE178	87,44	81,61	Defra	93,47	93,44
CLE176	75,32	98,21	Perún	113,62	100,64
FNC6-1	111,36	83,80	Karat	91,93	100,82
FNC1	100,66	86,10	Piroline	89,74	99,37
C9172	129,63	88,23	Bianca	110,96	85,22
C9173	104,77	87,73	Clivia	105,88	90,13
C9201	93,02	84,22	Berolina	131,99	84,74
C9616	100,44	88,14	Baronesse	107,14	96,39
C9035	97,98	92,62	Scarlett	91,20	83,05
C9038	88,95	87,91	Danuta	117,99	87,62
C9046	100,32	82,87			
C9053	83,57	81,83	NA	Epoca 1	Epoca 2
C8730	99,26	82,79	Karl	84,95	101,34
C9205	120,95	77,34	Atlas57	68,14	79,51
C8806	92,72	79,04	Logan	91,54	115,76
C8828	101,88	77,92	ND14016	89,08	90,45
C9315	119,18	79,53	ND10277	93,15	101,07
C9528	115,43	81,74	LCI628	110,70	97,05
CLE203	106,10	87,80	LCI543	102,43	93,02
Carumbe	97,78	93,92	LCI544	101,88	98,15
CLE202	120,49	86,00	BCD47	87,75	84,21
A	Epoca 1	Epoca 2	Harrington	97,04	83,30
Prior	84,13	94,63	Bowman	112,56	102,58
Stirling	89,20	82,36	Daymán	107,65	94,57
Quebracho	107,66	78,04			
Clipper	99,30	89,59			

Los materiales de los grupos U, E y A muestran, en general, una respuesta disímil entre épocas, ocurriendo los valores de filocrón más grandes en la primera época de siembra. Igualmente, dentro de estos tres grupos, aproximadamente un 20 % de los cultivares presenta valores de filocrón mayores durante la época de siembra tardía (Cuadro 6).

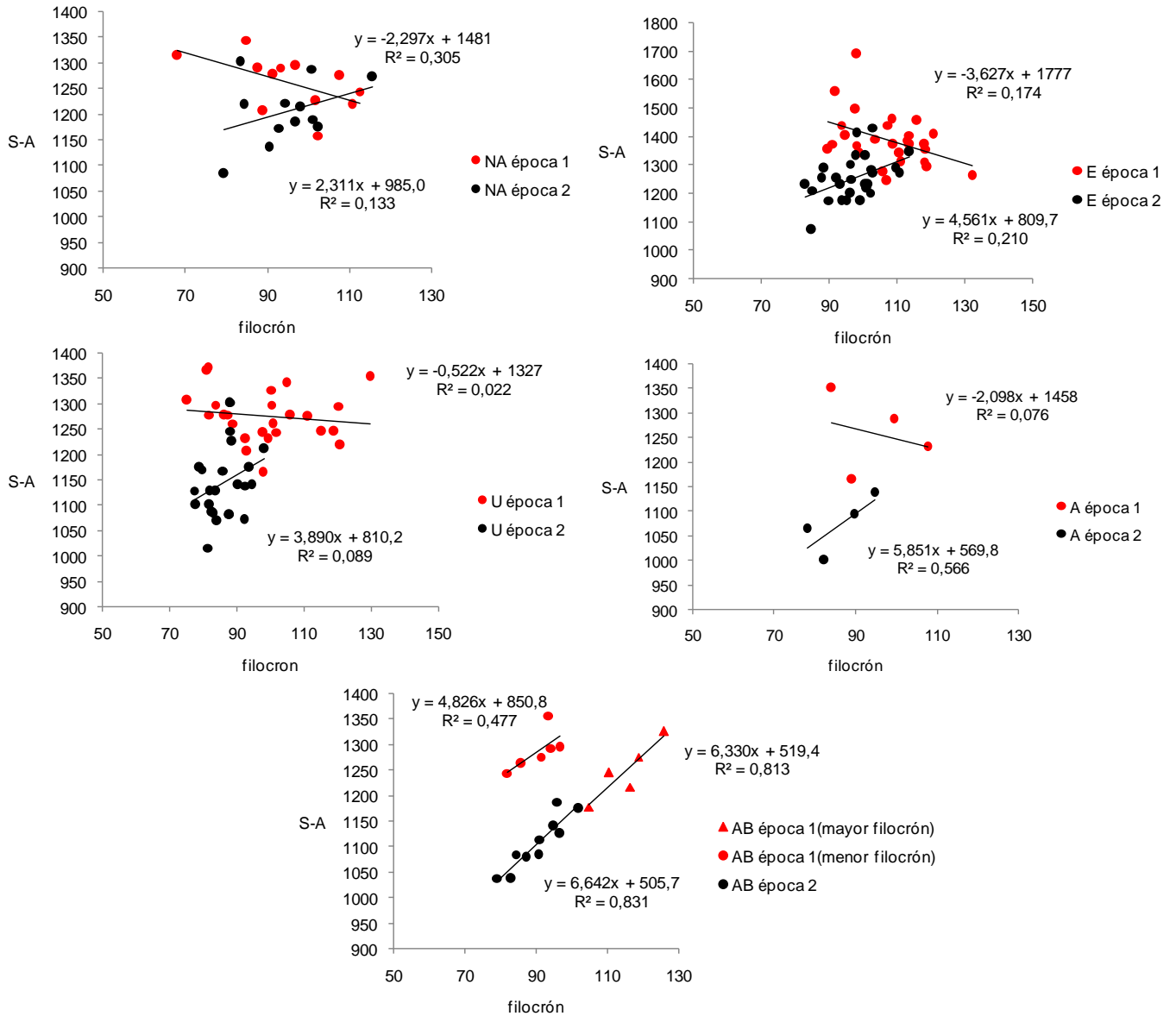


Figura 6. Relación de los valores de filocrón con la duración del ciclo a antesis durante las dos épocas de siembra para los materiales agrupados de acuerdo a su origen. Norteamericanos (NA), europeos (E), australianos (A), uruguayos (U) y argentinos-brasileros (AB).

Para los grupos NA, E y U no aparece una asociación significativa entre la duración del ciclo a antesis y el valor del filocrón en ninguna época de siembra (Figura 6).

El grupo A presenta una asociación entre duración de ciclo y valor del filocrón pero solo durante la segunda época de siembra. De todas formas estos cuatro grupos de origen muestran un cambio de tendencia entre las dos épocas de siembra.

En la época temprana se observa una correlación negativa mientras que en la época tardía existe una correlación positiva.

Dentro de los materiales AB se pueden discriminar tres subgrupos, dos pertenecientes a la época de siembra temprana, con aproximadamente la misma duración S-A, pero con valores de filocrón diferentes. En un subgrupo los valores de filocrón van desde los 105 °Cd hasta los 126 °Cd y en el otro el promedio es de 90 °Cd (AB época 1, mayor y menor filocrón). El subgrupo restante pertenece a la segunda época de siembra y tiene valores de filocrón que promedian los 90°Cd.

La ecuación y valor de R^2 que se muestran para este subgrupo (Figura 6) no contienen al cultivar Br2 quien presentó un ciclo S-A muy largo (1288 °Cd) para la época. Las diferencias en la duración S-A es de unos 180 °Cd aproximadamente entre los subgrupos que promedian 90°Cd.

Tomando en cuenta la media (126 °Cd) surgida de las diferencias entre las dos épocas de siembra, para los valores de la duración S-A, en el ensayo del año 2010, se separaron dos grupos de cultivares: por encima de la media y por debajo de la media.

Ambos grupos mostraron comportamientos diferentes en cuanto a las relaciones entre la duración S-A y el valor de filocrón (Figura 7 a y b), esa respuesta cambia también con la época de siembra considerada.

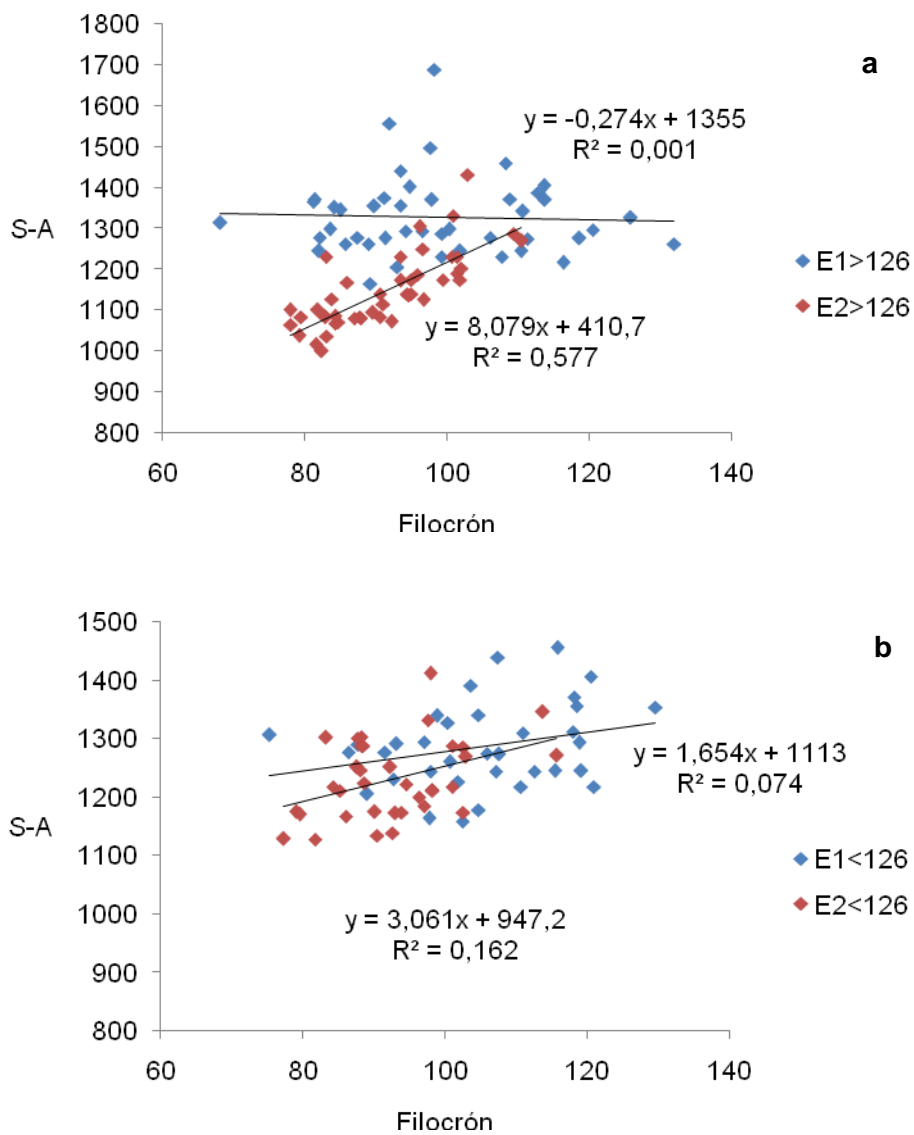


Figura 7. Relación entre los valores del filocrón y la duración del ciclo S-A para las dos épocas de siembra, con los materiales agrupados de acuerdo a las diferencias mostradas en el ciclo a antesis entre épocas. Materiales con diferencias mayores a 126 °Cd en (a) y materiales con diferencias menores a 126 °Cd en (b).

Los materiales con mayores diferencias muestran durante la fecha de siembra temprana una dispersión de los valores muy similar a lo mostrado por el conjunto de los cultivares (datos no mostrados). En cambio, durante la segunda época de siembra, aumenta la duración del ciclo a antesis al aumentar el valor del filocrón (Figura 7a). Los genotipos con medias menores a 126 °Cd (Figura 7b) muestran cierta independencia de los ciclos con el valor del filocrón y se comportan de manera similar durante las dos épocas de siembra.

La Figura 8 muestra la relación para los dos grupos (por encima y debajo de la media) de las diferencias entre épocas de siembra de los valores del filocrón y del ciclo a floración. No se aprecia una asociación entre las modificaciones del valor S-A y el filocrón en ninguno de los grupos, mostrando independencia entre las dos variables.

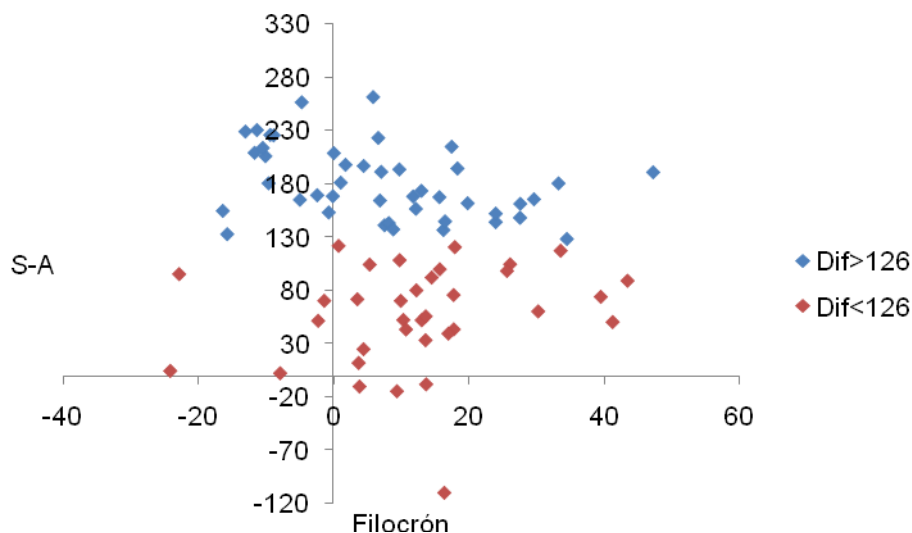


Figura 8. Relación entre las diferencias en la duración del valor de filocrón y del ciclo S-A, entre las dos épocas de siembra, para los materiales agrupados por encima y debajo de la media (126 °Cd) de las diferencias del ciclo a antesis.

III.8 Duración del ciclo a antesis a través de los años de liberación de los cultivares

Analizando los cambios en la duración del ciclo según los años de liberación de los distintos materiales se aprecia que en general existió una tendencia hacia la reducción del ciclo siembra-antesis a medida que transcurre el tiempo.

Los materiales más viejos, en su mayoría europeos, muestran ciclos a antesis más largos. Tanto para la primera época de siembra como para la

segunda, en los dos años de ensayo, se vio una tendencia gradual hacia el acortamiento del ciclo con el transcurso de las décadas (Figura 9).

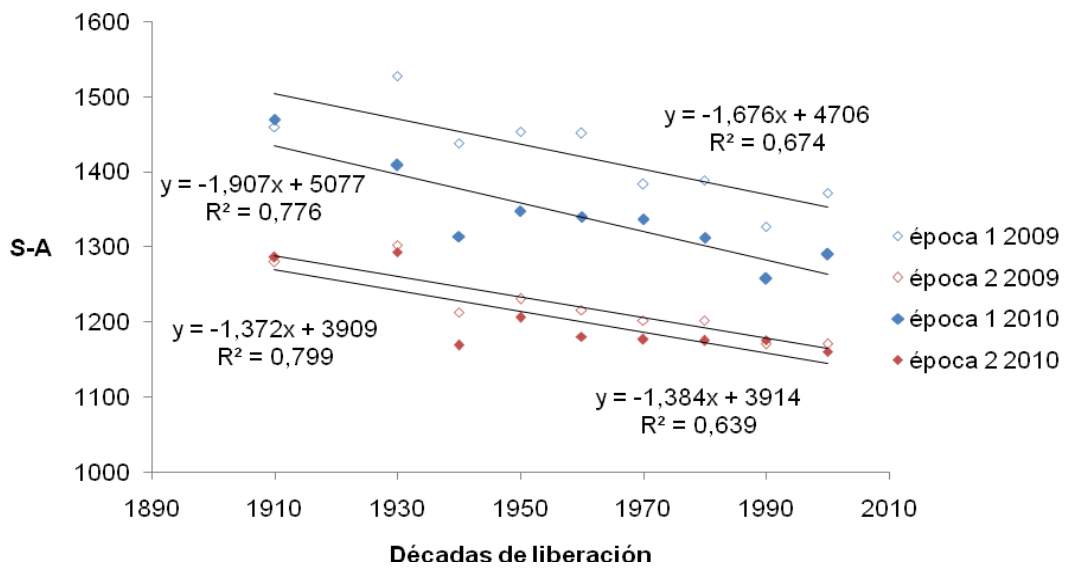


Figura 9. Duración del ciclo siembra-antesis (°Cd) de acuerdo a las décadas de liberación de los cultivares para los dos años de ensayo.

IV. DISCUSIÓN

La partición del ciclo de los cultivos nos permite observar las variaciones en la duración del mismo a través del comportamiento de sus sub fases. Con los materiales agrupados de acuerdo a su origen, y evaluando las diferencias a través de las épocas de siembra, se pueden identificar asociaciones de interés en el comportamiento de los genotipos.

Esas diferencias observadas en la duración de los ciclos a antesis y sus sub fases evidencian el tiempo que en cada época de siembra necesitó el cultivar para pasar de una etapa del desarrollo a la siguiente, la incidencia del fotoperíodo en los distintos momentos del cultivo, la influencia de la temperatura y otros aspectos ambientales afectando las tasas de desarrollo de los cultivares (Dwyer y Stewart, 1987 y Borrás et al., 2009).

Según Hoffman y Baeten (2009) para seguir con los procesos de mejora de los cultivos de invierno en nuestro país es importante tratar de identificar los ambientes y caracterizar los genotipos con mayor profundidad, esto requiere un manejo diferencial de los cultivares, de acuerdo a sus características de adaptación a un ambiente determinado.

Comparando la duración de los ciclos siembra-antesis entre épocas de siembra, en el año 2009, se da un acortamiento del ciclo en todos los grupos de cultivares (Figura 2). Los grupos A y AB presentan las mayores reducciones del ciclo, 243 y 225 °Cd respectivamente, en la siembra tardía, mientras que el grupo NA es el que muestra menores diferencias (125 °Cd). Las variaciones en el ciclo a floración entre épocas de siembra se deben principalmente a una reducción en la duración de la sub fase Z2.1-Z3.0 para todos los grupos analizados, y en menor medida, a un acortamiento de la sub fase Z3.0-A. Estos cambios se explicarían principalmente por una respuesta diferencial de los genotipos al fotoperíodo. Coincide esto con González y Xavier (2000) y Viega et al., (2005) donde la fase de iniciación de espiguillas es la que más se reduce en su duración con el atraso de la época de siembra. De acuerdo a Ellis et al., (1989) la fase inductiva, (entre la iniciación floral y cuando se alcanza el número máximo de primordios) está influenciada por la temperatura y el fotoperíodo, y estaría gobernada por genes de sensibilidad al fotoperíodo. Motzo y Giunta (2007) en trigo, señalan que siembras en otoño retrasan la antesis por un alargamiento de la fase siembra-espiguilla terminal, acompañada de un incremento en el número de hojas, un mayor filocrón y un aumento de la etapa hoja bandera-antesis, cuando se compara con siembras de primavera. La sub fase A-MF, en general, no registró reducciones muy marcadas en su duración y los grupos se comportaron de manera similar durante las dos fechas de siembra.

En la primera época de siembra la sub fase Z2.1-Z3.0 mostró variación en su duración (Figura 3a), mientras que en la siembra tardía se destaca la presencia de dos grupos de materiales, con comportamientos diferentes (Figura 4a). Los grupos E y U muestran los promedios más altos (Cuadro 2) y junto al grupo NA, presentan una correlación significativa con el ciclo S-A para las dos épocas de siembra (Cuadro 4). Los genotipos del grupo A muestran la menor duración promedio en esta sub fase, en las dos fechas de siembra. Todos los grupos contienen genotipos que muestran diferencias relevantes entre épocas (Figura 5a). Se pueden ver todas estas variaciones como materiales con distintos grados de respuesta fotoperiódica para la misma sub fase, mostrando la variabilidad existente. La extensión y el momento de ocurrencia de los diferentes eventos están sujetos mayormente a cambios en la temperatura y el fotoperíodo (Viega et al., 2005 y Cuesta Marcos 2007), esto, junto a factores genéticos (Laurie et al., 1995; Laurie et al., 2004) pueden generar las variaciones mencionadas. Este tipo de efecto podría deberse a la presencia de genes como el *Ppd-H2*. Castro et al., (2011) señalan que el gen *denso*, en el cromosoma 3H tendría efecto sobre la duración de la sub fase Z2.0-Z3.0.

También durante la sub fase Z3.0-A, los cultivares del grupo E aparecen como los de mayor duración en las dos fechas de siembra (Figura 3b y 4b). Ningún material de los grupos NA y U supero los 500 °Cd en la primera fecha de siembra y ambos grupos fueron los de menor duración

promedio en las épocas 1 y 2 respectivamente. Coinciden los grupos E y U en mostrar una fuerte asociación entre la duración de esta sub fase y el ciclo a floración a pesar de ese contraste en la extensión del periodo (Cuadro 4). Existe una relación directa donde la sub fase aumenta junto con el ciclo. El grupo A es el único caso en el que Z3.0-A supera en duración a la sub fase Z2.1-Z3.0 en la primera época de siembra. Sin embargo, durante la época 2, la duración del período encañado-antesis supera a la etapa Z2.1-Z3.0 en todos los grupos (Cuadro 2).

Los cambios en la duración de las distintas sub fases implican nuevas combinaciones (Evans 1993) como forma de lograr un adecuado desarrollo del ciclo. Durante Z3.0-A la incidencia del fotoperíodo no aparece tan clara (Figura 5b). Algunos genotipos mostraron duraciones prolongadas en la primera época de siembra pero otros se muestran indiferentes a la fecha de siembra y en algunos casos presentan mayor duración en la segunda época de siembra. De acuerdo a Castro et al., (2011) la presencia del gen *eps2S* influiría en la duración de la sub fase Z3.0-A.

En general, se da una relación inversa, en la cual ciclos S-A largos se asocian con períodos A-MF cortos durante las dos épocas de siembra (Figuras 3c y 4c). Castro et al., (1997) muestran resultados similares donde aparecen ciclos a antesis largos asociados a períodos de llenado de grano más cortos. Esto podría tener incidencia en la concreción del

potencial de rendimiento para lo cual es preferible periodos de llenado de grano lo más largos posibles. El grupo NA fue el que mostró los valores más altos durante la época 1 y el grupo A durante la época 2, junto a los promedios de ciclo antesis más cortos para las épocas. Para los materiales NA esa duración a antesis se asocia, en general, a la presencia de alelos de precocidad per se, y en el caso de los materiales australianos a la respuesta de algunos genotipos al fotoperíodo. El grupo E tuvo la menor duración promedio para la sub fase A-MF, en las dos épocas de siembra y los mayores valores de S-A (Cuadro 2), ese tiempo a antesis se debe a que son materiales de ciclos largos y en algunos casos con respuesta al fotoperíodo. En esta sub fase ocurre algo parecido a lo mostrado en Z3.0-A, donde podemos ver cierta incidencia del fotoperíodo afectando la duración de la sub fase en algunos genotipos de todos los grupos con excepción del A (Figura 5c).

La reducción del valor promedio del filocrón en la segunda fecha de siembra sería una consecuencia de los efectos ambientales incidiendo sobre el desarrollo de los cultivos. Los mayores valores de filocrón en la fecha temprana de siembra coinciden con los reportados por González y Xavier (2000) para ocho cultivares usados en la década del 90 en nuestro país y pertenecientes a distintos grupos de origen (NA, A, AB, E y U). En el presente trabajo son los grupos U, E y A en los que la mayoría de los genotipos presentan valores de filocrón mayores en la época 1. Algunos

materiales como el australiano Prior, los europeos Kenia, Gull, Pl. Archer y Pirolina y cultivares uruguayos CLE 226, 233, 232 y 176 tuvieron mayor duración en la época 2. Los mayores valores de filocrón en la primera época de siembra (Cuadro 6) coinciden con ciclos en promedio más largos durante dicha época al igual que los reportados por Slafer y Rawson (1997) y Dofing S. (1999). Sin embargo no se evidenció una clara asociación entre el valor del filocrón y la duración del ciclo a antesis. Durante la segunda época de siembra, si bien en promedio el valor de filocrón se redujo para el conjunto de cultivares, los valores mayores de filocrón están asociados a ciclos S-A más largos (datos no mostrados). Algunos autores reportan diferencias en el tiempo a floración según las épocas de siembra asociado a cambios en el filocrón y en el número final de hojas (Kernich et al., 1995; Abeledo et al., 2004). Han sido reportados cambios en el valor de filocrón asociados a incrementos de fotoperíodo de 12 h a 18 h, en trigo (Slafer and Rawson, 1997), sin embargo Kernich et al. (1995) no encontraron efectos significativos del fotoperíodo en dicho valor para cebada.

En este trabajo se evaluó la respuesta de los genotipo al fotoperíodo a través de la diferencia en la duración del ciclo (S-A) entre las dos fechas de siembra del ensayo del año 2010, de acuerdo a Germán et al., (2000). En promedio los cultivares redujeron su ciclo en 126°Cd. Al separar los materiales entre los que mostraron mayor respuesta al fotoperíodo

(reducción del ciclo por encima de la media) y los que presentaron menor respuesta al fotoperíodo (reducción por debajo de la media), se encontraron relaciones diferentes respecto a la duración del ciclo y el valor de filocrón. El grupo de mayor respuesta al fotoperíodo (Figura 7a) mostró incrementos lineales en la duración del ciclo a mayores valores de filocrón en la fecha tardía, mostrando una clara asociación entre la duración del ciclo y el valor del filocrón, mientras que el ciclo a antesis se mostró independiente del valor del filocrón en la fecha temprana. Por su parte, el grupo de cultivares con menor respuesta al fotoperíodo, mostró independencia en la duración del ciclo a antesis respecto al valor de filocrón en ambas fechas de siembra (Figura 7b).

Este contraste entre los dos grupos, dado por las diferencias en la duración del ciclo S-A, no se explicaría solo por cambios en los valores del filocrón, los cuales son promedialmente similares en los dos grupos, para las dos épocas de siembra (99 °Cd vs 91 °Cd y 105 °Cd vs 93 °Cd, para las épocas 1 y 2, en el grupo de mayor y menor respuesta al fotoperíodo, respectivamente). Sin embargo, la duración del ciclo en el grupo con mayor respuesta al fotoperíodo dependería del valor del filocrón. Podría interpretarse que el acortamiento del ciclo como respuesta a mayores horas de luz acelera la tasa de aparición de hojas.

Al relacionar las reducciones de ciclo con las modificaciones en el valor de filocrón entre épocas, para cada uno de los grupos de respuesta al fotoperíodo (Figura 8), se aprecia que en ambos grupos no existió una relación entre la modificación del valor de filocrón y su reducción del ciclo a antesis.

Analizando las relaciones entre ciclo y valor de filocrón por grupo de origen en los grupos NA, E y U, no aparecen asociaciones significativas. El grupo A aumenta la duración del ciclo a medida que se incrementa el valor de filocrón, en la fecha tardía de siembra. El grupo AB es el único que muestra asociación significativa entre dichas variables tanto en siembras tempranas como tardías. Dentro de este grupo se distinguen dos subgrupos en la fecha de siembra temprana, un subgrupo muestra el mismo valor de filocrón promedio que todos los cultivares de la época 2, aunque con mayor duración del ciclo y otro subgrupo con valores mayores de filocrón (Figura 6). En ambos casos al igual que en siembras tardías existieron asociaciones significativas entre ambas variables.

Para el grupo NA el promedio de los valores del filocrón en las dos épocas es el mismo y la duración del ciclo S-A fue casi idéntica en las dos épocas de siembra (Cuadro 5). Cultivares con valores de filocrón menores o con pocas variaciones para distintas fechas de siembra como los mencionados para los grupos AB y NA pueden representar una ventaja (Dofing S. 1999) si logran adaptarse a las condiciones locales.

En este trabajo no se midieron sub fases al trabajar con filocrón, de acuerdo a González y Xavier (2000) existe un cambio en la tasa de aparición de hojas coincidente con el estado doble arruga (aproximadamente cuando la planta muestra 5 hojas y/o cercano a Z2.2). Al comparar los ciclos a antesis de los años 2009 y 2010, en cuanto a diferencias entre épocas de siembra, vemos que los grupos de origen se comportan de manera similar, donde el grupo NA es el que menos reduce y el grupo A el que más reduce su ciclo, parte de esa reducción en el año 2009 se debe sobre todo a un acortamiento de la sub fase Z2.1-Z3.0. Esto podría deberse entre otras cosas a variaciones en el valor del filocrón como las mostradas en el año 2010 para algunos de los grupos de origen.

Profundizando en el análisis de la duración del ciclo a antesis con el transcurso de los años de mejora aparece una clara reducción de los mismos, donde los cultivares de reciente liberación tienden a ser más cortos que los cultivares más antiguos. Motzo y Giunta (2007) agrupando cultivares de trigo de acuerdo a fechas de liberación muestran resultados similares a los que encontramos para cebada, con los materiales más nuevos alcanzando antes la fecha a antesis. En cambio Abeledo et al., (2003) no encontraron modificaciones en el tiempo a antesis en cultivares de cebada cervecera representativos del mejoramiento genético en Argentina en el período 1944-1998 (M. Heda, M. 150, Beka, Unión, Quilmes Alfa, Q. Sur, Q. Palomar, Q. Ayelén y B1215), pero si aparecen pequeñas modificaciones en los tiempos de las etapas del desarrollo

(acortamiento de la etapa siembra-encañado y un alargamiento de la etapa encañado-antesis) con los años de liberación de los cultivares. En el presente trabajo la sub fase Z2.1-Z3.0 se mantiene prácticamente sin cambios y si aparece una reducción de la sub fase Z3.0-A con los años de liberación (datos no mostrados). Esto podría corresponderse con las diferentes respuestas al fotoperíodo que han evidenciado estas dos sub fases. Mientras que la etapa Z2.1-Z3.0 no muestra cambios aparentes con los años, si presenta una respuesta diferencial al fotoperíodo; la sub fase Z3.0-A se muestra menos sensible al fotoperíodo pero acorta su duración a través de los años de mejora. El filocrón también mostró una tendencia a acortarse con el transcurso de los años, aunque solo durante la segunda época de siembra, coincide esto en parte con Abeledo et al. (2004) que hablan de una caída en los valores del filocrón (siembras Junio-Julio) en los cultivares modernos posiblemente atribuida a un aumento del macollaje, mientras que la tasa de aparición de hojas es mayor en los cultivares más viejos.

V. CONCLUSIONES

Todos los grupos de origen mostraron un acortamiento en la duración del ciclo a antesis en la segunda época de siembra, las mayores reducciones se dan en los grupos A y AB mientras que el grupo NA es el que presenta menos variaciones.

La sub fase Z2.1-Z3.0 fue la que mostró mayor reducción en la segunda época de siembra en todos los grupos debido a una mayor sensibilidad al fotoperíodo.

Cultivares con ciclos S-A largos muestran los periodos de llenado de grano más cortos.

Las sub fases mostraron ciertas diferencias entre los distintos grupos de origen con respecto al ciclo a floración, solo los grupos E y U mostraron una correlación significativa de las sub fases Z2.1-Z3.0 y Z3.0-A con el ciclo a antesis durante las dos épocas de siembra.

En general, los cultivares presentaron valores de filocrón mayores durante la época de siembra temprana y una reducción en el valor del filocrón durante la segunda época de siembra.

Existieron diferencias entre los materiales de mayor y menor respuesta al fotoperíodo en lo que refiere a la relación duración de ciclo - valor del filocrón.

Algunos cultivares modificaron el ciclo a floración sin grandes cambios en los valores del filocrón en épocas de siembra contrastantes, mientras que otros mantuvieron aproximadamente los mismos valores de filocrón y duración de ciclo en las dos épocas de siembra.

Para el conjunto de los cultivares usados en este trabajo se observó una reducción de los ciclos siembra-antesis con el transcurso de las décadas de liberación.

VI. BIBLIOGRAFÍA

Abeledo L.G.; Calderini D.F.; Slafer G.A. 2003. Genetic improvement of barley yield potential and its physiological determinants in Argentina (1944–1998). *Euphytica*. 130, 325–334.

Abeledo L. G.; Calderini D. F.; Slafer G. A. 2004. Leaf appearance, tillering and their coordination in old and modern barleys from Argentina. *Field Crops Research*. 86, 23-32.

Appleyard, M.; Kirby, E.J.M.; Fellowes, G. 1982. Relationships between the duration of phases in the pre-anthesis life cycle of spring barley. *Aust. J. Agric. Res.* 33, 917–925

Borras G.; Romagosa I.; van Eeuwijk F.; Slafer A. G. 2009. Genetic variability in duration of pre-heading phases and relationships with leaf appearance and tillering dynamics in a barley population. *Field Crop Research*. 113, 95-104.

Cao W.; Moss D.N. 1989. Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Science*. 29, 1018-1021.

Cao W.; Moss D.N. 1994. Sensitivity of winter wheat phyllochron to environmental changes. *Agronomy Journal*. 86, 63-66.

Castro A. y Siri G. (1994) Caracterización y agrupamiento preliminar de materiales de cebada con dos o más años de evaluación artificial. In: V Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Colonia. Uruguay.

Castro A.; Ernst O.; Hoffman E.; Bentancur O. 1997. Caracterización del germoplasma de cebada en Uruguay, de acuerdo a variables agronómicas y de calidad de grano. *Agrociencia*. Vol I. N°1, 80-87.

Castro A. 2002. Análisis de la coansestría en el germoplasma utilizado en el mejoramiento de cebada en Uruguay. *Agrociencia*. Vol VI. N°1, 27-39.

Castro A. 2005. FPTA. Caracterización genómica del germoplasma de cebada por variables de calidad maltera, agronómicas y sanitarias.

Castro A. 2007. Utilización de herramientas genómicas en el mejoramiento de cebada en Uruguay. In: Reunión de investigación en cebada cervecera. Paysandú, Uruguay, 2007.

Castro A. J.; Hayes P.; Viegas L.; Vales I. 2008. Transgressive segregation for phenological traits in barley explained by two major QTL alleles with additivity. *Plant Breeding*. 127, 561-568.

Castro A.; Hayes P.M.; Locatelli A.; Mastandrea N.; Mosqueira J.; González O.; Silveira M.; Viegas L. 2011. Individual QTLs operative at different periods within the crop growth cycle explain anthesis date QTLs additivity. 20th North American Barley Researchers Workshop. Corvallis, EEUU.

Cuesta Marcos A. 2007. Control genético de la floración en cebada: caracterización de los principales loci y relación de patrones de espigado con el rendimiento. Tesis Doctoral. Zaragoza, España. Universidad de Lleida. 163 p

Dofing S. M. 1999. Inheritance of phyllochron in barley. *Crop Science*. 39, 334-337.

Dwyer L. M.; Stewart D. W. 1987. Influence of photoperiod and water stress on growth, yield and development rate of barley measured in heat units. *Can. J. Plant Sci.* 67, 21-34.

Ellis R. H.; Summerfield R. J.; Roberts E. H.; Cooper J. P. 1989. Environmental control of flowering in barley (*Hordeum vulgare*). 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. 2011. Cambios en la agricultura, situación actual y demandas de investigación. Limitaciones para la productividad de trigo y cebada. 2011, 3-9.

Evans L. T. 1993. Crop evolution, adaptation and yield. Chapter 4. Adaptation and the ecology of field. Cambridge University Press., New York, pp 113-168.

FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Statistics Division. www.faostat3.fao.org

Germán, S.; Arbelbide M.; Abadie T.; Romero R. y Peculio A. 2000: Characterization of photoperiod response of barley genotypes from diverse origin. In: S. Logue (ed.), *Barley Genetics VIII*, 212—214, Vol. III – Contributed Papers. Department of Plant Science, Adelaide University, Glen Osmond.

González S. y Xavier A. 2000. Definición del número de hojas por tallo y del número de granos por espiga en cebada cervecera (*Hordeum vulgare* L.). Tesis de Grado. Uruguay, Montevideo.

Haun J. R. 1973. Visual quantification of wheat development. *Agronomy Journal*. 65, 116-119.

Hoffman E. 2000. La época de siembra en el cultivo de cebada cervecera. Material elaborado como documento base para la elaboración de las cartillas del Programa de Difusión CEBADA SIGLO XXI. Proyecto presentado por CYMPAY SA- BID-MGAP-SA 2000. Consultor. Facultad de Agronomía.

Hoffman E. y Baeten A. 2009. Caracterización de cultivares de cebada cervecera 2008. Facultad de Agronomía-EEMAC.

Kernich G.C.; Slafer G.A. y Halloran G.M. 1995. Barley development as affected by rate of change of photoperiod. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*. 124, 379-388.

Laurie D. A.; Pratchett N.; Bezant J. H. y Snape J. W. 1995. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter x spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross Genome. 38, 575-585.

Laurie D. A.; Griffiths S.; Dunford R.; Christodoulou V.; Taylor S., Cockram J.; Beales J. y Turner A. 2004. Comparative genetic approaches to the identification of flowering time genes in temperate cereals. *Field Crops Research*. 90, 87-99.

Locatelli A.; Cuesta-Marcos A.; Gutierrez L.; Hayes P.M.; Smith K. P. y Castro A. J. 2013. Genome-wide association mapping of agronomic traits in relevant barley germplasm in Uruguay.

<http://link.springer.com.proxy.timbo.org.uy:443/article/10.1007/s11032-012-9820-x/fulltext.html>

Luizzi D. y Castro A. (1992) Variabilidad genética, su aporte al desarrollo del cultivo de cebada cervecera en el Uruguay. In: II Reunión Nacional de Investigadores de cebada cervecera, INIA, La Estanzuela.

MGAP-DIEA. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca-Dirección de Investigaciones Económicas Agropecuarias. Anuario Estadístico Agropecuario 2014.

Molina Cano J. L. 1989. La cebada. Morfología, fisiología, genética, agronomía y usos industriales. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid. 252 p

Motzo R.; Giunta F. 2007. The effect of breeding on the phenology of Italian durum wheat: From landraces to modern cultivars. *European J. Agronomy*. 26, 462-470.

Romero R. 2001. Vulnerabilidad y adaptación de la cebada cervecera al cambio climático en el Uruguay. GRAS INIA La Estanzuela, Colonia, Uruguay.

Romero R.; Germán S. 2001. Consideraciones sobre el clima y el desarrollo fenológico de la cebada cervecera. GRAS INIA La Estanzuela, Colonia, Uruguay.

Skinner R. H.; Nelson C. J. 1995. Elongation of the grass and its relationship to the phyllochron. *Crop Science*. 35, 4-10.

Slafer G. A.; Rawson H. M. 1997. Phyllochron in wheat as affected by photoperiod under two temperature regimes. *Australian Journal of Plant Physiology*. 24, 151-158.

Viega L.; Hoffman E.; González S.; Olivo N. 2005. Potencial de producción de cebada cervecera en Uruguay. Definición del número de granos por espiga. Uruguay, Fac. Agr. Nota Técnica N° 52.

Voltas J.; van Eeuwijk F.; Igartua E.; García del Moral L. F.; Molina-Cano J.L.; Romagosa I. 2002. "Genotype by environment interaction and adaptation in barley breeding: Basic concepts and methods of analysis". In: Slafer G.A.; Molina-Cano J.L.; Savin R.; Araus J.L.; Romagosa I. (Eds.) *Barley Science: Recent Advances from Molecular Biology to Agronomy of Yield and Quality*. The Harworth Press Inc., New York, pp. 205-241.

Wilhelm W. W.; McMaster G. S. 1995. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Science*. 35, 1-3.

Worland A. J. 1996. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*. 89, 49-57.

Worland A. J.; Börner A.; Korzun V.; Li W. M.; Petrović S.; Sayers E. J. 1998. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica*. 100, 385-394.

Wych R.D.; Rasmusson D.C. 1983. Genetic improvement in malting barley since 1920. *Crop Science* 23: 1037-1040.

Zadoks J. C.; Chang T. T.; Konzak C. F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*. 14, 415-421.