



**UNIVERSIDAD DE TALCA**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS**  
**ESCUELA DE AGRONOMÍA**

Caracterización morfo-anatómica de la hoja bandera de distintos genotipos de trigo  
(*Triticum aestivum* L.).

MEMORIA DE TÍTULO

Marcelo Joaquín Cabello Cornejo

TALCA, CHILE

2019



**UNIVERSIDAD DE TALCA**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS**  
**ESCUELA DE AGRONOMÍA**

Caracterización morfo-anatómica de la hoja bandera de distintos genotipos de trigo  
(*Triticum aestivum* L.).

Por

Marcelo Joaquín Cabello Cornejo

MEMORIA DE TÍTULO

Presentada a la  
Universidad de Talca como  
parte de los requisitos para optar al título de  
**INGENIERO AGRÓNOMO**

TALCA, CHILE

2019

## CONSTANCIA

La Dirección del Sistema de Bibliotecas a través de su unidad de procesos técnicos certifica que el autor del siguiente trabajo de titulación ha firmado su autorización para la reproducción en forma total o parcial e ilimitada del mismo.



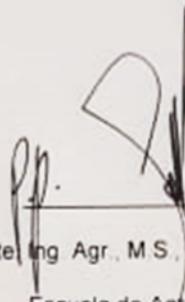
Talca, 2019

**APROBACIÓN**



---

Profesor guía: Ing. Agr. Dr. Gustavo Adolfo Lobos Prats  
Profesor de Escuela de Agronomía  
Facultad de Ciencias Agrarias  
Universidad de Talca



---

Profesor informante: Ing. Agr. M.S. Félix Rodolfo Estrada Bravo  
Escuela de Agronomía  
Facultad de Ciencias Agrarias  
Universidad de Talca

Fecha de presentación de defensa de la memoria: 08/ 05/ 2019

## AGRADECIMIENTOS

*Quiero agradecer en primer lugar a mi familia por su incondicional apoyo, a mi Papá por su esfuerzo día a día para darme la oportunidad de estudiar. A mi Mamá por su incondicional apoyo y comprensión en todo momento. A mi hermano por su apoyo y consejos en momentos de dificultad, a ellos muchas gracias.*

*También agradecer a mi profesor guía Gustavo Lobos por la confianza, ayuda y disposición en cada momento. A mi profesor informante Félix Estrada también por la confianza y ayuda en este proceso.*

*También a todo el equipo del laboratorio de Fenómica por la disposición y ayuda en la realización de mis mediciones, en especial a la profesora Anita y Miguel, muchas gracias.*

*A mis amigos, por todos los buenos momentos de distensión y el apoyo en los momentos difíciles.*

## RESUMEN

El trigo es uno de los cultivos más importantes a nivel mundial y el principal cereal sembrado en Chile, debido a su importante aporte nutricional a la dieta humana y a su adaptabilidad a diferentes ambientes. Dada la problemática mundial contingente del cambio climático y las implicancias desfavorables que trae consigo para la agricultura, las cuales afectan directamente al rendimiento de los cultivos, es necesario desarrollar genotipos que sean tolerantes a estas condiciones; donde las características anatómicas de las plantas son indicadores claves de la adaptación a las condiciones de estrés ambiental.

El objetivo de este estudio fue reconocer ciertos caracteres morfo-anatómicos y fisiológicos que pudieran estar relacionados con la tolerancia al estrés hídrico, en cinco genotipos de trigo primaveral (*Triticum aestivum* L.). El ensayo se llevó a cabo en la estación experimental INIA Quilamapu, en Santa Rosa, Chillán, Chile (36°32' S, 71°55' O), durante la temporada 2017, en condiciones de riego en campo. Las variables evaluadas en este estudio fueron el área de la hoja bandera, la densidad estomática (DE), largo y ancho de estomas (LE y AE, respectivamente) como también la relación largo/ancho de los mismos (L/A) tanto para el lado adaxial como abaxial de la hoja bandera. También se realizaron cortes histológicos con los cuales se determinó el diámetro ecuatorial y longitudinal de los conductos de protoxilema y metaxilema. En paralelo se realizaron mediciones fisiológicas de contenido relativo de agua, pigmentos, gases y fluorescencia, con los cuales se correlacionaron las variables morfo-anatómicas.

Los resultados muestran que existieron diferencias significativas entre los genotipos en la densidad estomática del lado abaxial, así como también que existe mayor densidad estomática en el lado adaxial en todos los genotipos. A su vez se observó una tendencia de que los genotipos clasificados como tolerantes al estrés hídrico presentaron conductos xilemáticos de menor diámetro. También se observaron correlaciones positivas entre la densidad estomática adaxial con el contenido de clorofilas; entre la relación  $clfa/clfb$  con el tamaño de los conductos xilemáticos y entre la densidad estomática abaxial con el máximo rendimiento de fluorescencia en condiciones de oscuridad (Fm).

## ABSTRACT

Wheat is one of the most important crops worldwide and the main cereal planted in Chile, due to its important nutritional contribution to the human diet and its adaptability to different environments. In the context to the global contingent problems of climate change and the unfavorable implications that agriculture brings, which directly affect the yield of crops, it is necessary to develop genotypes that are tolerant to these conditions; where the anatomical characteristics of plants are key indicators of adaptation to environmental stress conditions.

The objective of this study was to recognize certain morpho-anatomical and physiological characters that could be related to tolerance to water stress, in five genotypes of spring wheat (*Triticum aestivum* L.). The experiment was performed out at the INIA Quilamapu experimental station, in Santa Rosa, Chillán, Chile (36 ° 32 'S, 71 ° 55' W), in the 2017 season, under field irrigation conditions. The variables evaluated in this study were the flag leaf area, stomatal density (SD), stoma length and width (LE and AE, respectively) as well as the length / width ratio (L / A) for both the adaxial side as abaxial of the flag leaf. Histological sections were also made, with which the equatorial and longitudinal diameter of the protoxylema and metaxylema ducts were determined. In parallel, physiological measurements of relative water content, pigments, gases and fluorescence were performed, with which the morpho-anatomical variables were correlated.

The results show that there were significant differences between the genotypes in the stomatal density of the abaxial side, as well as that there is greater stomatal density on the adaxial side in all the genotypes. In turn, there was a tendency for genotypes classified as tolerant to water stress to have xylem elements of smaller diameter. Moreover, positive correlations were observed between the adaxial stomatal density and the chlorophyll content; between the relation  $clfa / clfb$  with the size of the xylem elements and between the abaxial stomatal density with maximum fluorescence performance in dark conditions ( $F_m$ ).



## INDICE

RESUMEN .....	5
ABSTRACT .....	6
INDICE .....	7
INDICE DE CUADROS .....	9
INDICE DE ANEXOS .....	12
1. INTRODUCCIÓN .....	14
1.1. Hipótesis .....	16
1.2. Objetivo general .....	16
1.3. Objetivos específicos .....	16
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA .....	17
2.2. Cambio climático y mejoramiento genético .....	17
2.3. Botánica y características morfo-anatómicas del trigo .....	18
2.4. Estomas .....	20
2.4.1 Densidad y características estomáticas .....	21
2.5. Fluorescencia de clorofila <i>a</i> .....	22
2.6. Intercambio gaseoso .....	22
2.7. Otras variables .....	23
3. MATERIALES Y METODOS .....	24
3.1. Material vegetal y establecimiento del ensayo .....	24
3.2. Mediciones .....	25
3.3.1. Mediciones morfo-anatómicas .....	25
3.3.2. Mediciones fisiológicas .....	28
3.4. Diseño experimental .....	31
3.5. Análisis estadístico .....	31

4. RESULTADOS.....	32
4.1. Área de la hoja bandera y la caracterización estomática .....	32
4.2. Variables histológicas .....	32
4.3. Asociación entre las variables estudiadas y las evaluaciones fisiológicas .....	37
5. DISCUSIÓN .....	39
6. CONCLUSIÓN .....	42
7. BIBLIOGRAFÍA .....	43
8. ANEXOS .....	52

## INDICE DE CUADROS

Cuadro1. Listado de genotipos, procedencia y tolerancia a estrés hídrico (T: tolerante; S: susceptible), de acuerdo a del Pozo et al. (2016).	25
Cuadro 2. Abreviaciones y definiciones de los parámetros obtenidos de las mediciones de fluorescencia.	30

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Análisis de varianza de las variables de caracterización estomática en la cara adaxial y abaxial (AD y AB, respectivamente) (largo de estoma - LE, ancho de estoma - AE, relación largo y ancho de estoma - L/A, densidad estomática - DE y número de estomas por hoja bandera - NEHB) y las características de la hoja bandera (área de la hoja - AHB), de los diferentes genotipos de trigo primaveral ( <i>T. aestivum</i> . L) bajo condiciones de riego en campo.	34
Tabla 2. Análisis de varianza de la comparación entre el lado abaxial y adaxial de la caracterización estomática (largo de estoma - LE, ancho de estoma - AE, relación largo y ancho de estoma - L/A y densidad estomática - DE y número de estomas por hoja bandera - NEHB) de distintos genotipos de trigo primaveral ( <i>T. aestivum</i> . L) bajo condiciones de riego en campo.	35
Tabla 3. Análisis de varianza de las variables histológicas y de características de la hoja bandera de los distintos genotipos de trigo primaveral ( <i>T. aestivum</i> . L) bajo condiciones de riego en campo. Diámetro longitudinal y ecuatorial del protoxilema (DL-PX y DEC-PX, respectivamente), diámetro longitudinal y ecuatorial del metaxilema 1 y 2 (DL-MX1, DEC-MX1, DL-MX2, DEC-MX2), ancho de vena adaxial y abaxial (AV-AD y AV-AB, respectivamente) y distancia entre venas de lado adaxial (DEV-AD).	36
Tabla 4. Matriz de correlación de coeficientes de Pearson's, de todas las variables evaluadas sobre los distintos genotipos de trigo primaveral ( <i>T. aestivum</i> . L) bajo condiciones de riego en campo.	38

## INDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Comparación imagen de la epidermis de caña de azúcar, extraída de libro “Anatomía vegetal” de Katherine Esau (1997), con imagen capturada con microscopio con un objetivo de 10X, sobre la epidermis adaxial del genotipo Fontagro 98. A) Vena, B) espacio entre vena, C) célula silicosa, D) célula suberosa. 20
- Figura 2. Imagen capturada con microscopio con un objetivo de 10X, sobre la epidermis adaxial del genotipo Fontagro 98, y analizada con Motic Images Plus 2.0. A) Estoma, B) medición largo de estoma, C) medición ancho de estoma, D) medición ancho de vena, E) medición ancho entre-vena. 26
- Figura 3. Imagen capturada con un objetivo de 10X en donde se puede observar la estructura interna de la hoja bandera del genotipo Fontagro 98. A) Protoxilema (PX), B) metaxilema 1 (MX1), C) metaxilema 2 (MX2), D) floema, E) células de la epidermis, F) mesófilo, G) células del parénquima. 27

## INDICE DE ANEXOS

Tabla suplementaria 1. Análisis de varianza para las evaluaciones de contenido de clorofilas (espectrometría: clorofila a - Clfa, clorofila b – Clfb, relación clorofila a/b - Clfa/b y clorofilas totales - Clf Total), contenido de pigmentos (Dualex: contenido de clorofilas - Chl, flavonoides - Flav, antocianinas – Anth y contenido de nitrógeno relativo - NBI) y contenido relativo de agua (CRA), en la hoja bandera de distintos genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*. L) bajo condiciones de riego en campo. 52

Tabla suplementaria 2. Análisis de varianza para las variables fisiológicas de fluorescencia, en los distintos genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*.L) bajo condiciones de riego en campo. Las variables evaluadas: mínimo rendimiento de fluorescencia en oscuridad ( $F_0$ ), máximo rendimiento fluorescencia bajo oscuridad ( $F_m$ ), máximo rendimiento cuántico fotoquímico del PSII ( $F_v/F_m$ ), fluorescencia actual medida en cualquier momento ( $F$ ), máximo rendimiento fluorescencia en muestra adaptada a la luz ( $F_m'$ ), mínimo rendimiento de fluorescencia bajo condiciones de luz ( $\sim F_0$ ), Rendimiento cuántico fotoquímico efectivo del PSII [ $Y(II)$ ], Rendimiento cuántico de conversión de energía no fotoquímica en el PSII debido a la regulación negativa de la función de captación de luz. [ $Y(NPQ)$ ], Rendimiento cuántico de conversión de energía no fotoquímica en el PSII diferente al causado por la regulación negativa de la función de captación de luz [ $Y(NO)$ ], extinción no-fotoquímica (NPQ), coeficiente de extinción no-fotoquímica ( $q_N$ ), coeficiente de extinción fotoquímica ( $q_P$ ), coeficiente de extinción fotoquímica asumiendo que todos los centros de reacción comparten una antena de captación de luz en común ( $q_L$ ), tasa de transporte de electrones (ETR). 53

Tabla suplementaria 3. Análisis de varianza para las variables fisiológicas de intercambio gaseoso, en los distintos genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*.L) bajo condiciones de riego en campo. Las variables evaluadas: tasa transpiratoria (E), conductancia estomática (gs), tasa de asimilación de  $CO_2$  ( $A_n$ ), concentración interna de  $CO_2$  ( $C_i$ ), tasa de transporte de electrones (ETR). 54

Tabla suplementaria 4. Matriz de correlación de coeficientes de Pearson's, de las variables morfo-anatómicas evaluadas sobre los distintos genotipos de trigo primaveral ( <i>T. aestivum</i> . L) bajo condiciones de riego en campo	55
Tabla suplementaria 5.1. Matriz de correlación de coeficientes de Pearson's, de las variables fisiológicas evaluadas sobre los distintos genotipos de trigo primaveral ( <i>T. aestivum</i> . L) bajo condiciones de riego en campo.	56
Tabla suplementaria 5.2. Matriz de correlación de coeficientes de Pearson's, de las variables fisiológicas evaluadas sobre los distintos genotipos de trigo primaveral ( <i>T. aestivum</i> . L) bajo condiciones de riego en campo.	57

## 1. INTRODUCCIÓN

Debido a su alto aporte nutricional, los cereales forman parte importante de la alimentación humana; el arroz, maíz y el trigo en su conjunto aportan el 37% de la proteína total y el 44% de las calorías total del consumo en la dieta humana (Reynolds et al., 2013). En particular, el trigo es el cultivo más sembrado a nivel global, alcanzando las 220 millones de hectáreas, con un rendimiento promedio de 3 ton ha<sup>-1</sup> (Trethowa et al., 2005; Reynolds et al., 2013). Según cifras del Instituto Nacional de Estadísticas (INE, 2017), durante la temporada 2016-17 en Chile se sembró una superficie de 225.042 ha de trigo, obteniendo un rendimiento promedio aproximado de 6 ton ha<sup>-1</sup>.

El “Informe sobre el Desarrollo Humano 2007-2008” (Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo Humano, 2007), enfocado en la problemática contingente del cambio climático (aumento de las temperaturas ambientales, disminución de las precipitaciones y aumento de eventos anormales), resalta las peligrosas consecuencias para la seguridad alimentaria de la humanidad. Según lo recogido del informe de FAO “El Estado de la Seguridad Alimentaria y la Nutrición en el Mundo 2017”, la cifra de personas en desnutrición crónica aumentó de 777 millones en 2015 a 815 millones en 2016 (FAO, 2017). Las proyecciones indican que, para satisfacer la creciente demanda de alimentos, ya para el año 2050, será necesario aumentar el actual rendimiento del trigo entre un 60 y 110% (Tilma et al., 2011; Ray et al., 2013).

El rendimiento de granos del cultivo de trigo, es función de los procesos bioquímicos como fisiológicos propios de la planta, lo que se traduce en la acumulación de carbohidratos que, dependiendo del índice de cosecha, se asocian al rendimiento de cada genotipo (Biswal et al., 2013; Tian et al., 2015; Yang et al., 2016).

Debido a que mucho de los procesos antes mencionados ocurren en las hojas, las características morfológicas/anatómicas de éstas pueden tener implicancias importantes para el comportamiento frente a condiciones adversas, tales como el estrés hídrico o térmico. Por ejemplo, la densidad estomática es un carácter anatómico importante que influye directamente en el intercambio gaseoso por unidad de superficie foliar (Liao et al., 2005); como señalan Miskin et al. (1972), genotipos de cebada con una menor densidad estomática poseen una mayor resistencia estomática y menor transpiración, sin embargo, no fue posible establecer diferencias a nivel de la asimilación neta del CO<sub>2</sub>. En trigo, Liao et al. (2005) concluyen que las habilidades de una planta para sobrevivir a un fuerte estrés hídrico, dependen de su capacidad de restringir

la pérdida de agua a través de los estomas de la hoja, como de otras características morfo-anatómicas (contenido de ceras, forma y tamaño de los estomas, etc.).

En este trabajo se busca caracterizar morfo-anatómicamente la hoja bandera de cinco genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.), determinando: la densidad estomática (número por mm<sup>2</sup>), el largo y ancho de los estomas (μm), área foliar (cm<sup>2</sup>), ancho y separación entre venas y el diámetro de protoxilema (PX) y del metaxilema (MX). Además, como una forma de estudiar la relación de estas variables con otras fisiológicas, se realizó una matriz de correlaciones con el contenido de pigmentos [clorofila, antocianinas, flavonoides e índice de contenido relativo de nitrógeno (NBI)], contenido relativo de agua (CRA), conductancia estomática (gs), asimilación neta de CO<sub>2</sub> (An), contenido de carbono interno (C<sub>i</sub>) y parámetros de fluorescencia de la clorofila *a*. La determinación de estos caracteres que sobresalen en un genotipo, previamente caracterizado como tolerante o susceptible al estrés hídrico, serán claves para ser incorporados en programas de mejoramiento orientados a la generación de material adaptado a las condiciones ambientales proyectadas para las siguientes décadas.

### **1.1. Hipótesis**

En la hoja bandera de diferentes genotipos de trigo (*T. aestivum* L.) existen diferencias morfo-anatómicas que se podrían relacionar al comportamiento de ciertas variables fisiológicas medidas en los mismos genotipos.

### **1.2. Objetivo general**

Caracterizar y reconocer aquellos caracteres morfo-anatómicos que pudieran estar relacionados con la tolerancia, previamente establecidos, al déficit hídrico en genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum* L.).

### **1.3. Objetivos específicos**

- Caracterizar morfo-anatómicamente hojas banderas de diferentes genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum* L.), bajo una condición de rendimiento potencial.
- Estudiar la relación de dichos caracteres con las mediciones del desempeño fotosintético de la hoja bandera (intercambio de gases y fluorescencia de la clorofila a) y otras variables fisiológicas (pigmentos y CRA) de genotipos de trigo primaveral.

## 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 2.1. Antecedentes generales

A nivel mundial, el trigo, entre harinero (*Triticum aestivum*. L) y candeal (*Triticum durum*. L) es el cultivo más sembrado, con 220 millones de hectáreas (Reynolds et al., 2013). El trigo es una especie monocotiledónea anual que pertenece a la familia *Poaceae* y al género *Triticum*, el cual se clasifica dentro de la tribu *Triticeae* que contiene también a los generos *Hordeum* y *Secale*, donde se encuentra la cebada y el centeno respectivamente (Mellado, 2007). En general, en Chile se cultivan dos especies de trigo, el trigo harinero (*Triticum aestivum* L.) del cual se fabrica harina panadera y el trigo candeal (*Triticum turgidum* L.) cuya producción se destina a la fabricación de pastas (Mellado, 2007).

En Chile el trigo fue introducido en el año 1540, por el conquistador Pedro de Valdivia y, desde entonces, se ha convertido en el cultivo anual con más presencia en el territorio chileno (Mellado, 2007); en la temporada 2017/2018 presentó una superficie sembrada de 208.237 ha (ODEPA, 2018). En la actualidad, el trigo se cultiva desde Coquimbo hasta la Región de los Lagos, concentrando el 69% de la producción en las regiones del Biobío y la Araucanía (ODEPA, 2017).

### 2.2. Cambio climático y mejoramiento genético

El calentamiento global ha generado importantes cambios a nivel climático, los que ponen en riesgo el adecuado crecimiento y desarrollo de los cultivos, influyendo directamente en los rendimientos. Entre los cambios que revisten más peligro para las plantas se encuentran el aumento de la temperatura ambiental, la disminución de las precipitaciones y una mayor probabilidad de eventos climáticos adversos (Hatfield et al., 2011). De acuerdo a FAO (2017), los efectos del cambio climático, no tan sólo pondrán en serio riesgo la meta productiva necesaria para el año 2050, si no que aumentarán las posibilidades de conflictos internacionales, crisis prolongadas e inseguridad alimentaria.

Para aumentar considerablemente los rendimientos es necesario abocarse al manejo agronómico y al mejoramiento genético (Borrás y Slafer, 2008); el primero más inmediato pero con resultados fuertemente influenciados por el cambio climático (Lesk et al., 2016), mientras que el segundo es de más largo aliento, pero aborda directamente la problemática (Camargo y Lobos, 2016). De manera similar, Reynolds et al. (2013) señalan que para mejorar el potencial

genético de nuevos genotipos, es necesaria la introducción de caracteres adaptativos correctos, teniendo en cuenta las condiciones ambientales donde se espera se desarrolle el cultivo y las características claras de un genotipo de alto rendimiento.

La selección de caracteres anatómicos para el desarrollo de genotipos con una mayor capacidad de adaptación a condiciones adversas resulta clave para el mejoramiento genético. Según Reynolds et al. (2013), el mejoramiento genético es más eficiente si este es dirigido a condiciones ambientales específicas en donde se debe desarrollar la especie mejorada. En este sentido se debe tener en cuenta los factores anatómicos que favorecen la eficiencia de los recursos ambientales, como por ejemplo, la densidad estomática (SD), la cual es uno de los principales reguladores del uso eficiente del agua (WUE) (Ahmadi y Adel, 2005).

En la medida que el mejorador cuente con información relevante para la toma de decisiones (selección de genotipos), incluida la de tipo morfo-anatómica y fisiológica, los programas de mejoramiento debieran ser más económicos (descarte temprano de material no apto) y cortos (menos cruzamientos para lograr el cultivar deseado), incrementándose además la probabilidad de éxito al final del proceso (porcentaje de cultivares liberados respecto del número de cruzamientos iniciales).

### **2.3. Botánica y características morfo-anatómicas del trigo**

La hoja de trigo, y de las gramíneas en general, consiste en una lámina angosta con una vaina que rodea el tallo, habitualmente acompañadas de aurículas y una lígula entre la lámina y la vaina (Esau, 1997).

El sistema vascular de las plantas está conformado principalmente por el xilema y floema, el primero es el principal conductor de agua y el floema es el tejido conductor de sustancias alimenticias (Esau, 1997).

En la hoja bandera de trigo, los haces vasculares están conformados por distintos tipos de células, entre las cuales destacan las de la vaina del haz, conductos del xilema (protoxilema y metaxilema) y tejido del floema (Rascio et al., 2014)

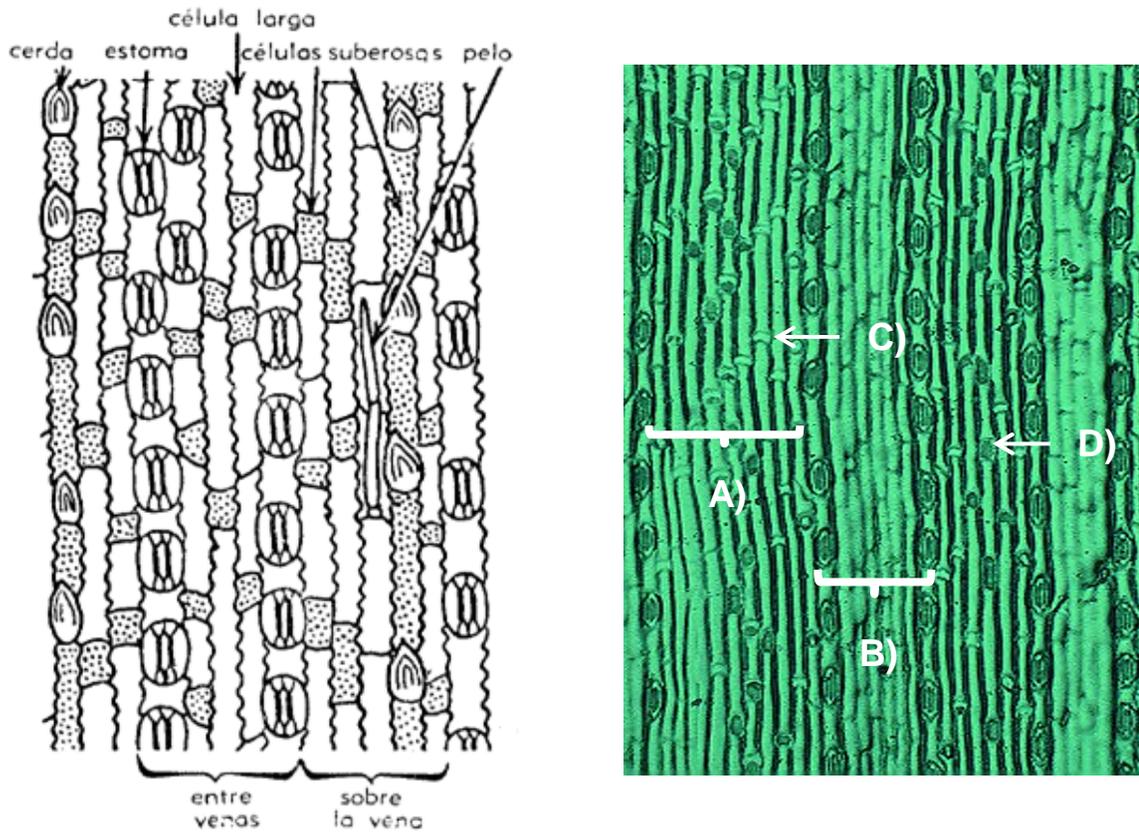
En el xilema, el protoxilema es el primero en aparecer y, por esto, su nombre (del griego *protos*, primero y *meta*, después). Éste aparece al comenzar la diferenciación vascular y cumple su función en los procesos de elongación de los brotes (Esau, 1997). Luego se desarrolla el metaxilema y cumple su función cuando termina el alargamiento de los brotes o tejidos (Esau, 1997).

Diferentes estudios sugieren que la mayor parte del transporte de agua axial (movimiento de agua en forma vertical o a través de células que están ordenadas en este sentido) en la zona de elongación de las plantas ocurre a través de los conductos del protoxilema (Dannenhoffer y Evert, 1994; Fricke y Flowers, 1998; Martre et al., 2001; Tang y Boyer, 2002; Hu et al., 2014). En el caso del metaxilema, según Hu et al. (2014), son conductos de mayor tamaño y de conducción más rápida, que se encuentran sólo en tejidos maduros y más distantes de la zona de elongación. Además observaron una disminución en el tamaño de los conductos del protoxilema y metaxilema de las hojas de trigo, sometidas a estrés salino en conjunto con una disminución del rendimiento de estas plantas en comparación con plantas control.

Como el xilema es el principal conducto por el cual se transporta el agua en las plantas desde la raíz a las hojas (Taiz y Zeiger, 2006), y como la fotosíntesis realizada en las hojas tiene una estrecha relación con la tasa de transpiración (E), el tamaño de los conductos del xilema puede ser un carácter interesante de estudiar y podría estar relacionado con la eficiencia fotosintética.

En cuanto a la epidermis de las gramíneas está formada por distintos tipos de células, entre las que destacan células cortas como las silicosas y suberosas (las primeras pares de células pequeñas que contienen sílice y las últimas tienen membranas suberificadas); células alargadas, células grandes de forma de burbuja llamadas buliformes y, por último, las más especializadas llamadas células oclusivas de los estomas (Esau, 1997) (Fig. 1).

Los estomas se encuentran distribuidos en filas sobre la lámina de la hoja, en ambas caras de esta. Sobre el lado adaxial se encuentran paralelos a la vena; entre la fila de estomas se encuentran las células buliformes, el conjunto de estas conforma el espacio intervenal (Esau, 1997) (Fig. 1).



**Figura 1.** Comparación imagen de la epidermis de caña de azúcar extraída de libro “Anatomía vegetal” de Katherine Esau (1997), con imagen capturada con microscopio con un objetivo de 10X, sobre la epidermis adaxial del genotipo Fontagro 98. A) Vena, B) espacio entre vena, C) célula silicosa, D) célula suberosa.

#### 2.4. Estomas

Los estomas se encuentran presentes en el lado adaxial y abaxial de las hojas de las plantas; en algunas en ambos lados y en otras sobre sólo una cara, ya sea adaxial o abaxial (Esau, 1997). A pesar de que, es más frecuente encontrar estomas en la cara abaxial, en trigo diversos autores han reportado que hay mayor cantidad en la cara adaxial de la hoja (Jäger et al., 2014; Shi, 2014; Bi et al., 2017).

El aparato estomático consta de una apertura en la epidermis llamada ostiolo que está limitada por dos células epidérmicas especializadas o "células oclusivas" (Esau, 1997), las que mediante cambios en el potencial de turgencia interno regulan la apertura y cierre estomático (Taiz y Zeiger, 2006); un aumento en la presión de turgencia en las células guarda genera la

apertura del poro estomático (Taiz y Zeiger, 2006). Entonces, producto del movimiento de agua desde y hacia las células oclusivas, los estomas regulan el intercambio gaseoso de la planta con el medio ambiente y, en conjunto con las células de la epidermis, son los encargados de regular el flujo del agua desde la lámina de la hoja hacia el ambiente (Hetherington y Woodward, 2003; Shahinnia et al., 2016) Esta apertura y cierre, responde de forma rápida a pequeñas variaciones de las condiciones ambientales durante el día, como la intensidad lumínica (principalmente luz azul provoca la apertura estomática), concentración de CO<sub>2</sub> y la humedad relativa (Farquhar y Sharkey, 1982), así como también el cierre estomático está regulado por factores como el estado hídrico de la hoja y la concentración del ácido abscísico (Farquhar y Sharkey, 1982).

Aunque el cierre estomático resulta una medida eficiente para mantener el estado hídrico de la planta ante situaciones de estrés, también limita la actividad fotosintética de la hoja, disminuyendo la concentración de carbono interno (C<sub>i</sub>) y con ello la actividad de enzimas fotosintéticas, como como la Rubisco (Taiz y Zeiger, 2006; Reynolds et al., 2013).

#### **2.4.1 Densidad y características estomáticas**

Los estomas varían en tamaño y densidad entre genotipos de una misma especie (Li et al., 2017).

Liao et al. (2005) han reportado que la densidad estomática presenta una relación negativa con el uso eficiente del agua (del inglés water use efficiency, WUE), calculado como el rendimiento del cultivo dividido por el total de agua utilizada y con la eficiencia de transpiración intrínseca (del inglés intrinsic transpiration efficiency ITE), calculado como la tasa de asimilación neta dividida por la transpiración (A<sub>n</sub>/E), en distintos genotipos de trigo bajo estrés hídrico.

Se ha observado que genotipos de trigo tolerantes a la sequía, además de tener una menor densidad estomática, también presentan una mayor área estomática (área ocupada por los estomas en una superficie determinada) y una menor área foliar (Li et al., 2017). En contraste, genotipos susceptibles, no presentarían dichas características, lo que sugiere que una menor densidad estomática regularía de mejor manera el flujo de agua, aumentando el WUE y el rendimiento fotosintético (Jäger et al., 2014; Li et al., 2017).

## **2.5. Fluorescencia de clorofila a**

La fluorescencia de clorofila *a*, es una herramienta no invasiva y cuantitativa que permite determinar cambios en los procesos fotosintéticos de las plantas (Oxborough, 2004), además, por medio de distintos parámetros que se obtienen a partir de esta medición, permite diferenciar genotipos en un mismo ambiente (Estrada et al., 2015).

La medición de la fluorescencia de la clorofila *a*, se basa en el principio de medir la energía disipada como luz (fluorescencia), la cual varía de acuerdo al funcionamiento del aparato fotosintético, principalmente del fotosistema II (PSII) (Genty et al., 1989; Kotnyeyev et al., 2003). La fluorescencia corresponde a la remisión de un fotón de luz, de menor energía que el fotón de luz que absorbió inicialmente la clorofila (color rojo en los 700 nm aproximadamente) (Oxborough y Baker, 1997). Este fenómeno se produce porque la clorofila no es capaz de absorber toda la energía inicial del fotón de luz, por lo cual disipa el exceso de energía como calor y fluorescencia (Zhang et al., 2010). Los tres posibles destinos de la energía proveniente del fotón de luz (transformarse en energía química, ser disipada como calor o remitida como fluorescencia) tienen una relación de competencia, por lo cual si uno aumenta los demás disminuyen, obteniéndose información relevante sobre los cambios de la eficiencia fotoquímica, la disipación del calor a nivel del PSII y la cadena transportadora de electrones (Zhang et al., 2010). Por este motivo, la fluorescencia es una de las técnicas más usadas por ecofisiólogos para estudiar el efecto del estrés abiótico sobre el desempeño fotosintético (Biehler y Fock., 1995; Govindjee, 1995; Barbagallo et al., 2003; Proctor et al., 2003; Zhang et al., 2010).

## **2.6. Intercambio gaseoso**

El proceso de asimilación y fijación del CO<sub>2</sub> consta de una fase lumínica y otra llamada fase oscura. En la primera, la planta, a través de la absorción de fotones de luz, genera energía en forma ATP y NADPH<sup>+</sup>, para luego en la fase oscura, utilizar esos productos y realizar la fijación del CO<sub>2</sub> en el ciclo de Calvin y generar azúcares (Taíz y Zeiger., 2006). Por medio de evaluaciones de intercambio gaseoso, se pueden obtener parámetros como la asimilación neta de CO<sub>2</sub> o fotosíntesis neta (A<sub>n</sub>), conductancia estomática (g<sub>s</sub>), concentración de CO<sub>2</sub> en la cavidad sub-estomática (C<sub>i</sub>) y la tasa transpiratoria (E) (Bishop et al., 2015).

La información entregada por las mediciones de intercambio gaseoso resulta de suma utilidad para estudiar el rendimiento fotosintético de un cultivo, ya sea bajo condiciones de estrés o sin limitaciones ambientales. Diversos autores han reportado una reducción en el rendimiento

fotosintético de genotipos de trigo bajo condiciones de estrés hídrico (Li et al., 2017; Ouyang et al., 2017). La merma en el rendimiento fotosintético bajo estas condiciones de estrés está asociado a limitaciones estomáticas, ya que el cierre estomático como respuesta al estrés limita la conductancia estomática, disminuyendo así la concentración de carbono interno ( $C_i$ ) en la hoja (Reynolds et al., 2013).

## **2.7. Otras variables**

Dentro de otras variables fisiológicas estudiadas se encuentra el contenido de pigmentos, en donde destacan las clorofilas, las cuales son un pigmento fotosintético de color verde, que absorbe la energía solar que impulsa la fotosíntesis, principalmente en las regiones del rojo y el azul del espectro lumínico (Taiz y Zeiger, 2006).

El contenido de clorofilas es un parámetro fisiológico importante a considerar ya que está relacionado de forma positiva con la tasa fotosintética (González et al., 2012), así como también con el rendimiento en grano en trigo (del Pozo et al., 2016).

El contenido relativo de agua (CRA) es otro parámetro interesante utilizado para la selección de cultivares tolerantes al estrés hídrico en trigo (Bayoumi et al., 2008), este parámetro es utilizado para evaluar el estatus hídrico de la planta, y funciona mejor que el potencial hídrico de la hoja en condiciones de déficit hídrico (Lugojan y Ciulca, 2011).

Se ha reportado que una disminución en el CRA conlleva al cierre estomático, lo que produce una disminución de la tasa fotosintética (Ahmad et al., 2018), por lo cual mantener la turgencia de las hojas es un mecanismo importante de adaptación frente a situaciones de déficit hídrico (Lipiec et al., 2013).

### 3. MATERIALES Y METODOS

#### 3.1. Material vegetal y establecimiento del ensayo

Se evaluaron cinco genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*) (Cuadro 1), de los cuales dos de estos provienen del Centro Internacional de Mejoramiento del Maíz y el Trigo (CIMMYT), en México. Los restantes tres genotipos fueron desarrollados en Chile por el Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA). Estos genotipos fueron seleccionados por sus índices de tolerancia del rendimiento (del Pozo et al., 2016), indicador que combina el rendimiento relativo de un genotipo en condiciones de sequía respecto de su rendimiento potencial bajo condiciones de riego (del Pozo et al., 2012). Los genotipos fueron sembrados en la estación experimental INIA Quilamapu, en Santa Rosa Chillán (36°32' S, 71°55' O), durante la temporada 2017.

Previo a la siembra, se fertilizó en base a: 260 kg ha<sup>-1</sup> de fosfato de amonio (46% P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> y 18% N), 90 kg ha<sup>-1</sup> de cloruro de potasio (60% K<sub>2</sub>O), 200 kg ha<sup>-1</sup> de sulfato doble de potasio y magnesio (22% K<sub>2</sub>O, 18% MgO y 22% S), 10 kg ha<sup>-1</sup> de boronatrocalcita (11% B) y 3 kg ha<sup>-1</sup> de sulfato de zinc (35% Zn). En macollaje, se aplicaron 80 kg ha<sup>-1</sup> de N. Las malezas se controlaron con MCPA (750 g a.i. ha<sup>-1</sup>) en combinación con metsulfuron-metil (8 g a.i. ha<sup>-1</sup>). La siembra se realizó en parcelas de 5 hileras de 2 m de largo, con una distancia de 0,2 m entre hileras. La dosis de semilla utilizada fue de 20 g m<sup>-2</sup>. Al momento de realizar la siembra, se efectuó un riego por tendido (5 de agosto, 2017). Adicionalmente, se realizaron cuatro riegos en distintos estados fenológicos: macollaje, emergencia de hoja bandera, espigadura y llenado de grano. Cada riego fue de aproximadamente 50 mm.

**Cuadro1. Listado de genotipos, procedencia y tolerancia a estrés hídrico de acuerdo a del Pozo et al. (2016).**

Genotipo	Procedencia	Tolerancia
Fontagro 92	CIMMYT-México	Tolerante
QUP2418-2007	INIA-Chile	Tolerante
Pandora INIA	INIA-Chile	Tolerante
QUP2569-2009	INIA-Chile	Susceptible
Fontagro 98	CIMMYT-México	Susceptible

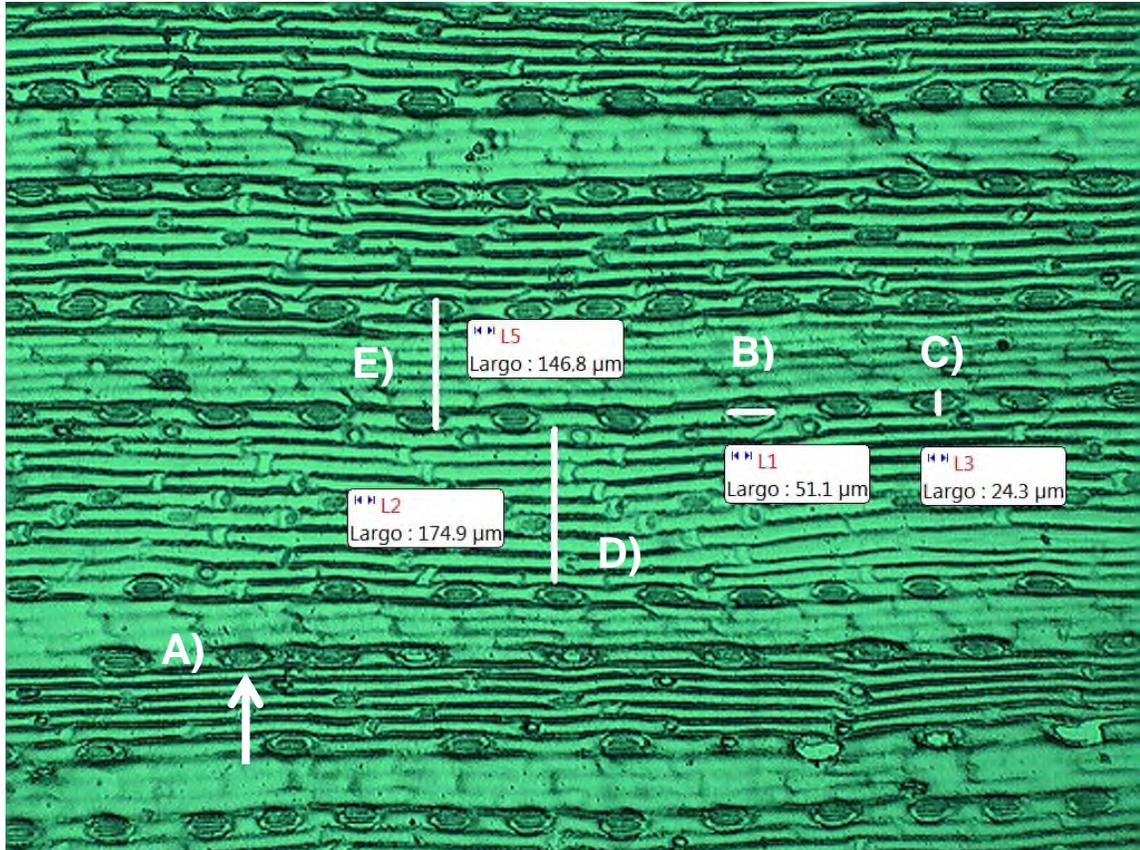
### **3.2. Mediciones**

Las mediciones consideradas se realizaron en inicio del llenado de grano (estado Zadocks 60 – Z60; Zadocks et al., 1974). Para las evaluaciones fisiológicas y morfo-anatómicas, se seleccionaron hojas banderas sanas y representativas, expuestas al sol y de plantas ubicadas al centro de la parcela. A continuación, se describen las evaluaciones realizadas:

#### **3.3.1. Mediciones morfo-anatómicas**

- a) Densidad estomática y tamaño de estomas: se sacaron tres hojas banderas de cada parcela (repetición) para realizar la caracterización estomática. Para obtener la densidad estomática y el tamaño de los estomas, se realizaron impresiones con barniz (Guerfel et al., 2009). Se aplicó una o dos capas de esmalte de uñas, tanto en el lado adaxial y abaxial del tercio medio de la hoja bandera. Una vez seco el barniz, la película sobre la hoja se retiró con cinta adhesiva transparente (Ennajeth et al., 2010). Obtenida la impresión, la muestra se adhirió a un portaobjeto, el que finalmente fue fotografiado bajo un microscopio electrónico (Motic BA-310, Motic, Hong Kong, China). El análisis de las imágenes fue realizado con el software Matlab (MATLAB and Statics Toolbox Release 2014a The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts, USA), con el cual se realizó el conteo de los estomas. En cuanto a las mediciones de largo y ancho de éstos, se realizaron a través del programa Motic

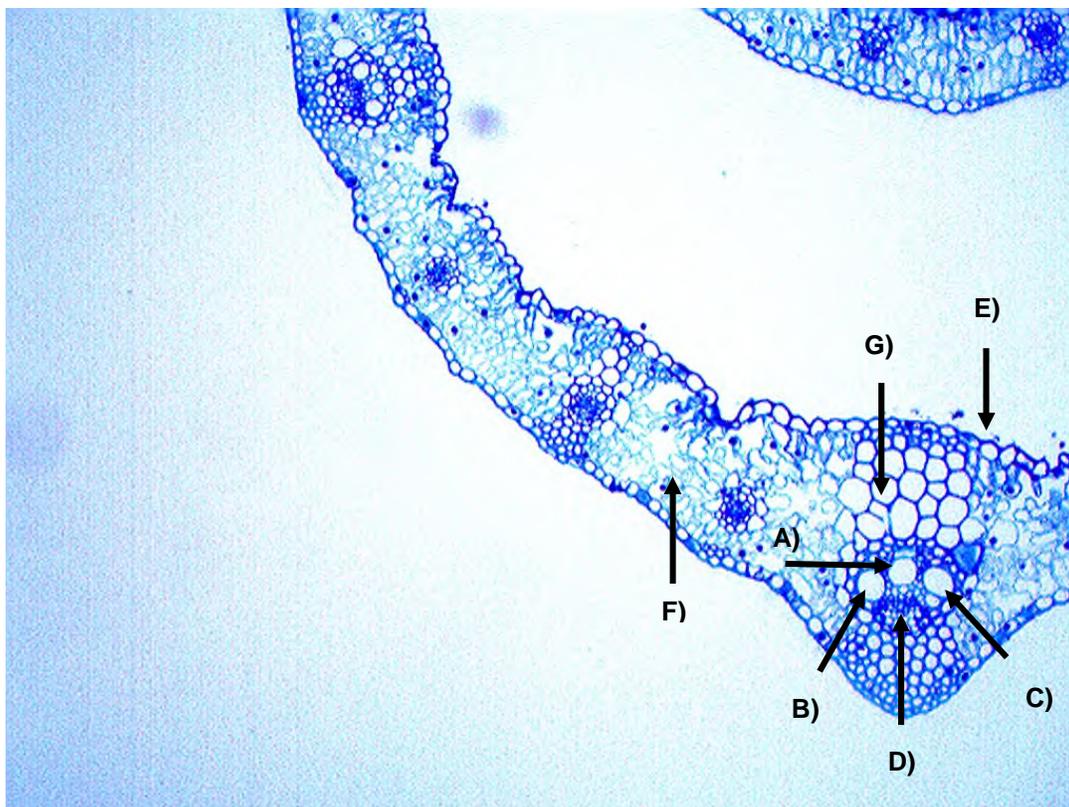
Images Plus 2.0 SigmaScan (SigmaScan Pro, Systat Software Inc., Richmond, CA, USA) (figura 2).



**Figura 2.** Imagen capturada con microscopio con un objetivo de 10X, sobre la epidermis adaxial del genotipo Fontagro 98, y analizada con Motic Images Plus 2.0. A) Estoma, B) medición largo de estoma, C) medición ancho de estoma, D) medición ancho de vena, E) medición ancho entre-vena.

- b) Ancho de vena y espacio entre-venas: para evaluar el ancho de una vena del tercio medio de la hoja y la distancia entre venas, se utilizaron las mismas imágenes y el mismo programa utilizado para el análisis de las características de los estomas (Motic Images Plus 2.0). Para obtener el ancho de las venas, se midió el espacio ocupado por el conjunto de células tubulares y células cortas anteriormente descritas (Fig. 2). Para el ancho entre las venas se midió el conjunto de células largas de la epidermis que se ubican entre las venas (figura 2), estas sólo fueron observadas sobre la cara adaxial, por lo que este parámetro no fue medido sobre la cara abaxial.

- c) Área foliar: se muestrearon tres hojas banderas de cada parcela (replica) y fueron evaluadas en un medidor de área foliar (WinDIAS 3 Leaf Image Analysis System, Delta-T Devises Ltd., Cambridge, Reino Unido).
- d) Mediciones en cortes hitológicos: de cada genotipo, se seleccionó una hoja bandera por parcela. Para cada muestra individual, se seleccionaron secciones transversales de 1 cm de ancho, desde 1 cm de la base de la hoja y se fijaron en una solución compuesta por: 50% de alcohol etílico, 10% de formaldehído, 5% de ácido acético y 35% de agua destilada. Posteriormente las muestras fueron cortadas obteniendo cinco fragmentos dispuestos en un cassette histológico de distinto color para cada genotipo. Las muestras fueron lavadas en alcohol de 50° y deshidratadas en alcohol de distintas graduaciones por medio de un procesador automático Leica TP1020 (Leica, Nussloch, Alemania), en donde las muestras una vez deshidratadas fueron impregnadas en parafina histológica (56-58 °C). Luego se procedió a la realización de tacos de cera en el equipo Leica EG1150 H (Leica, Nussloch, Alemania) mediante la utilización de moldes metálicos junto con parte del cassette histológico. Una vez los tacos listos, se realizaron los cortes de un grosor de 5 µm transversalmente a la nervadura, con un micrótopo de rotación manual Leica RM2235 (Leica, Nussloch, Alemania) y la utilización de navajas desechables para corte de tejido extra duro, Feather N35HR. Se efectuaron 9 cortes por muestra, los cuales fueron adheridos a un portaobjetos. Posteriormente las muestras se dejaron secar en una estufa a 65°C por dos horas y media, para luego ser teñidas con azul de toluidina (Hu et al., 2014). Las muestras fueron fotografiadas en un microscopio (Motic BA-310, Motic, Hong Kong, China) y analizadas con el software Motic Images Plus 2.0ML (SigmaScan Pro, Systat Software Inc., Richmond, CA, USA). Del análisis se reporta el ancho y largo, tanto del protoxilema (PX), como del metaxilema (MX); para el efecto de este estudio los conductos del MX fueron evaluados por separado, distinguiendo el MX del lado izquierdo como MX1 y el derecho como MX2 (Fig. 3)



**Figura 3.** Imagen capturada con un objetivo de 10X en donde se puede observar la estructura interna de la hoja bandera del genotipo Fontagro 98. A) Protoxilema (PX), B) metaxilema 1 (MX1), C) metaxilema 2 (MX2), D) floema, E) células de la epidermis, F) mesófilo, G) células del parénquima.

### 3.3.2. Mediciones fisiológicas

- a) Contenido relativo de agua (CRA): Se colectaron tres hojas banderas por parcela, las cuales fueron trasladadas al laboratorio bajo condiciones de refrigeración. En cada una de las hojas banderas colectadas por parcela, se procedió a pesar la hoja en fresco (PF) en una balanza analítica digital BAS 31 plus, con un error de 0,1 mg (Boeco, Hamburgo, Alemania) para luego determinar el peso a máximo turgor (PFT); las hojas se pusieron dentro de bolsas Ziploc® con agua destilada y en oscuridad por 24 h, procurando que la zona del corte en la hoja quede bien sumergida, tiempo después del cual se les eliminó el exceso de agua libre en la superficie y se pesaron (PFT) (Teulat et al., 2013). Posteriormente, cada muestra fue secada en un horno a 60 °C por 48 h para determinar el peso seco (PS). Finalmente se calculó CRA (%) como  $[(PF-PS) / (PFT-PS)] * 100$ .

- b) Pigmentos: los pigmentos se determinaron de manera directa como indirecta:
- Directa: se muestrearon tres hojas banderas, de las cuales se obtuvieron dos discos de hoja ( $0,632 \text{ cm}^2$ ). Los discos fueron puestos en el solvente orgánico N,N-dimethyl formamide (DMF). Después de reposar los discos en el DMF durante 24 h en oscuridad, se evaluó la absorbancia de los extractos, en las longitudes de onda 664,5 y 647,0 nm, con un espectrofotómetro UV/Vis T80C (PG Instruments, United Kingdom). Con las ecuaciones descritas por Inskeep y Bloom (1985), se calculó el contenido de clorofilas a, b y totales, calculándose además la relación clorofila a/b.
  - Indirecta: mediante el uso del equipo Dualex Scientific (Force-A, Orsay, France) se estimó el contenido relativo de clorofilas (Chl), antocianinas (Anth) y flavonoides (Flav). Además, el equipo estima el contenido de nitrógeno relativo (NBI), el cual es calculado como la relación entre Chl/Anth. Las mediciones se realizaron directamente en las plantas, en el tercio medio expuesto de hojas banderas (tres hojas banderas por cada parcela).
- c) Fluorescencia modulada de la clorofila a: se utilizó un fluorómetro portátil (PAM-2500, Walz, Alemania), con el cual se obtuvieron los parámetros descritos en el Cuadro 2. Las mediciones de los niveles de fluorescencia  $F_0$  y  $F_m$ , se realizaron en hojas previamente adaptadas a la oscuridad ( $\sim 20$  min) mediante la utilización de clips para test adaptado a la oscuridad (Leaf-Clip Holder 2030-B, Walz, Effeltrich, Alemania), en el tercio medio de tres hojas banderas por parcela expuestas a la luz. Con ambos niveles de fluorescencia, se calculó  $F_v/F_m$ . En estas mismas hojas y zona, después de un periodo de adaptación de la hoja a la luz natural ( $\sim 40$  min), se realizaron curvas rápidas de respuesta a la luz "RLC" (del inglés Rapid Light Curves). El equipo fue programado para emitir 10 pulsos de luz fotosintéticamente actínica (del inglés photosynthetic active radiation PAR), que incrementaron desde  $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a los  $1982 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . El tiempo entre cada incremento de PAR fue de 6 s. En cada nivel de PAR se determinó de forma automática los valores de  $F$ ,  $\sim F_0$  y  $F_m'$ . Las RLC se ajustaron mediante las ecuaciones de Eilers y Peeters (1988) y se obtuvieron  $\text{ETR}_{\text{max}}$ ,  $\text{IK}$  y  $\alpha$ . Con los valores de  $F_0$ ,  $F_m$ ,  $F$ ,  $\sim F_0'$  y  $F_m'$ , se calculó la tasa de transporte de electrones (ETR), los quenching fotoquímicos ( $q_L$  y  $q_P$ ) y no-fotoquímicos ( $q_N$  y  $\text{NPQ}$ ) y los rendimientos cuánticos complementarios [ $Y(\text{II})$ ,  $Y(\text{NPQ})$  e  $Y(\text{NO})$ ].

**Cuadro 2. Abreviaciones y definiciones de los parámetros obtenidos de las mediciones de fluorescencia.**

F	Fluorescencia actual, medida en cualquier momento, bajo cualquier condición lumínica, antes de aplicar un pulso de saturación de luz.
F <sub>0</sub>	Mínimo rendimiento de la fluorescencia, bajo condiciones de oscuridad, medido con luz no-actínica (luz roja 630 nm y 0,15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).
F <sub>m</sub>	Máximo rendimiento de la fluorescencia, observado en muestras adaptadas a la oscuridad, tras aplicar un pulso de luz a saturación (luz roja > 5.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).
F <sub>m</sub> '	Máximo rendimiento de la fluorescencia, observado en muestras adaptadas a la luz, tras aplicar un pulso de luz a saturación (luz roja > 5.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).
~F <sub>0</sub>	Mínimo rendimiento de la fluorescencia estimado, bajo condiciones de luz, medido con luz no-actínica (luz roja 630 nm y 0,15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	Máximo rendimiento cuántico fotoquímico del PSII, observado después de un periodo de aclimatación a la oscuridad (de 15 minutos o más).
Y(II)	Rendimiento cuántico fotoquímico efectivo del PSII (F <sub>m</sub> '-F) / F <sub>m</sub> '.
Y(NPQ)	Rendimiento cuántico de conversión de energía no fotoquímica en el PSII debido a la regulación negativa de la función de captación de luz.
Y(NO)	Rendimiento cuántico de conversión de energía no fotoquímica en el PSII diferente al causado por la regulación negativa de la función de captación de luz.
NPQ	Extinción no-fotoquímica o parámetro de Stern-Volmer.
q <sub>N</sub>	Coefficiente de extinción no-fotoquímica, rango desde 0 (en estado de aclimatación a la oscuridad) a 1.
q <sub>P</sub>	Coefficiente de extinción fotoquímica, rango desde 0 (durante la aplicación de un pulso de saturación) a 1 (en estado de aclimatación a la oscuridad).
q <sub>L</sub>	Coefficiente de extinción fotoquímica asumiendo que todos los centros de reacción comparten una antena de captación de luz en común.
ETR	Tasa de transporte de electrones.
ETR <sub>max</sub>	Tasa máxima de transporte de electrones.
Alpha	Pendiente inicial de la curva de respuesta a la luz, relacionado con el máximo rendimiento fotosintético.
IK	PAR a la cual se interceptan ETR <sub>max</sub> y alpha, considerado como el punto en el cual comienza la saturación por luz.

d) Intercambio de gases: las mediciones se realizaron con un analizador de gases infrarrojo (CIRAS® 2, PP Systems, USA), con cubeta de hoja angosta (1,7 cm<sup>2</sup>). Se realizaron mediciones en condiciones estacionarias de CO<sub>2</sub> y luz. La concentración de CO<sub>2</sub> en la cubeta fue de 400 ppm, mientras que la luz fue fijada a 1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Tras poner la hoja en la cubeta, se esperó un tiempo (~3 minutos) en el que se estabilizan las variables de conductancia estomática (gs) y la tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub> (An), posteriormente se realizó la medición. Además, se obtuvo el valor de la concentración interna de CO<sub>2</sub> en la cámara subestomática (C<sub>i</sub>) y la tasa de transpiración (E).

### **3.4. Diseño experimental**

El diseño experimental corresponde a un diseño de bloques al azar, con tres repeticiones para cada genotipo.

### **3.5. Análisis estadístico**

. El análisis estadístico se llevó a cabo con el software Statgraphics centurion XVI (StatPoint Technologies, Inc, USA), con el cual se realizó un análisis de varianza para establecer diferencias significativas entre los genotipos, en cada variable evaluada (valor-p < 0.05). Las diferencias estadísticas entre las medias fueron determinadas por el test LSD (valor-p < 0.05). Para determinar la relación entre las variables evaluadas se realizó una matriz de coeficientes de correlación de Pearson's.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Área de la hoja bandera y la caracterización estomática

En el lado adaxial de la hoja, solo se encontraron diferencias para AE (QUP 2418-2007 distinto de QUP 2569-2009) y L/A (QUP 2418-2007 distinto de QUP 2569-2009), mientras que, en el abaxial, todas las variables evaluadas mostraron variaciones entre los genotipos (Tabla 1). En cuanto al área de la hoja bandera y al número de estomas en ellas, las diferencias entre genotipos fueron más evidentes que para el resto de las variables.

Cuando la comparación de cada variable se efectuó entre el lado adaxial (AD) y abaxial (AB) de la hoja bandera, los resultados dependieron del cultivar estudiado (Tabla 2). LE mostró diferencias en Fontagro 92, Pandora INIA y Fontagro 98, siendo siempre mayor en AD. AE solo se diferenció en Pandora INIA, al igual que en LE, superior en AD. L/A se diferenció en Fontagro 92 y Fontagro 98, el primero con una proporción mayor en la cara abaxial y el segundo en la adaxial. En cuanto a DE, salvo por QUP 2569-2009, todos los genotipos mostraron el mismo comportamiento, una mayor densidad en la cara adaxial. En términos globales, Fontagro 92, Pandora INIA y Fontagro 98 fueron los cultivares con diferencia en el número total de estomas (NEHB) entre la cara AD y AB.

### 4.2. Variables histológicas

El diámetro del protoxilema presentó diferencias estadísticamente significativas entre los genotipos, tanto para el diámetro longitudinal como para el ecuatorial. El diámetro longitudinal del protoxilema fue mayor en el genotipo Fontagro 98, un 40% con respecto al menor que fue Pandora INIA (Tabla 3). En el caso del diámetro ecuatorial, los genotipos QUP 2418-2007 y QUP 2569-2009, presentaron el mayor diámetro, en contraposición a Fontagro 92 que fue el menor.

Los genotipos también presentaron diferencias diámetro longitudinal y ecuatorial de ambos metaxilemas (MX1 y MX2) (Tabla 3). En el caso del MX1, los genotipos que presentaron un menor diámetro longitudinal fueron Pandora INIA y Fontagro 92 (tolerantes), con diferencias aproximadas de un 22% respecto del que registró el mayor diámetro longitudinal QUP 2569-2009, considerado como susceptible. En el caso de diámetro longitudinal del MX2, se diferencian

los genotipos tolerantes (Fontagro 92, QUP 2418-2007 y Pandora INIA) de los considerados como susceptibles (Fontagro 98 y QUP 2569-2009); los genotipos Fontagro 98 y QUP 2569-2009 superaron a Pandora INIA en un 37,33 y 45,67%, respectivamente.

En cuanto al diámetro ecuatorial, se encontraron diferencias tanto para MX1 como MX2 (Tabla 3). En el caso del MX1, los genotipos considerados tolerantes presentaron menor diámetro ecuatorial que los susceptibles; Fontagro 98 y QUP 2569-2009 fueron, respectivamente, un 20,18 y 23,78% mayores que Pandora INIA. En relación con MX2, Pandora INIA mostró el menor diámetro ecuatorial, aunque sólo se diferenció estadísticamente de QUP 2569-2009, el que fue en un 21,71% mayor.

No se encontraron diferencias para el ancho de vena (AD y AB) y el ancho entre venas (AD).

**Tabla 1.** Análisis de varianza de las variables de caracterización estomática en la cara adaxial y abaxial (AD y AB, respectivamente) (largo de estoma - LE, ancho de estoma - AE, relación largo y ancho de estoma - L/A, densidad estomática - DE y número de estomas por hoja bandera - NEHB) y las características de la hoja bandera (área de la hoja - AHB), de los diferentes genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*. L) bajo condiciones de riego en campo.

Genotipo	LE-AD ( $\mu\text{m}$ )	AE-AD ( $\mu\text{m}$ )	L/A-AD	DE-AD (n $\text{mm}^{-2}$ ) (1)	LE-AB ( $\mu\text{m}$ )	AE-AB ( $\mu\text{m}$ )	L/A-AB	DE-AB (n $\text{mm}^{-2}$ ) (2)	AHB ( $\text{cm}^2$ ) (3)	NEHB-AD (n hoja $^{-1}$ ) (1*3)	NEHB-AB (n hoja $^{-1}$ ) (2*3)
Fontagro 92	53,86	27,01 a	1,99 bc	74,00 a	48,99 ab	25,72 a	1,91 bc	57,89 ab	39,44 a	291.895 a	228.487 a
QUP 2418-2007	51,96	28,96 a	1,80 a	83,89 b	48,55 a	27,54 bc	1,77 a	61,44 b	82,27 c	687.056 c	501.666 c
Pandora INIA	53,72	28,35 a	1,89 ab	87,56 b	51,31 c	26,36 ab	1,95 c	64,78 b	57,09 b	498.758 b	369.344 b
Fontagro 98	53,43	26,81 ab	2,01 bc	79,75 ab	50,6 abc	27,95 c	1,81 ab	50,11 a	49,69 ab	383.777 a	251.191 a
QUP 2569-2009	52,61	25,95 b	2,11 c	77,20 ab	50,81 bc	25,38 a	2,00 c	63,11 b	52,38 ab	407.035 ab	325.197 b
<i>Valor-p</i>	<i>0,709</i>	<i>0,007</i>	<i>0,008</i>	<i>0,056</i>	<i>0,043</i>	<i>0,003</i>	<i>0,000</i>	<i>0,007</i>	<i>0,001</i>	<i>0,001</i>	<i>0,000</i>

Promedios en misma columna seguidos por la misma letra no difieren estadísticamente según prueba de LSD ( $p \leq 0,05$ ).

**Tabla 2.** Análisis de varianza de la comparación entre el lado abaxial y adaxial de la caracterización estomática (largo de estoma - LE, ancho de estoma - AE, relación largo y ancho de estoma - L/A y densidad estomática - DE y número de estomas por hoja bandera - NEHB) de distintos genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*. L) bajo condiciones de riego en campo.

Medición	Lado de la hoja	Fontagro 92	QUP 2418-2007	Pandora INIA	Fontagro 98	QUP 2569-2009
LE ( $\mu\text{m}$ )	AD	53,86 b	51,96 b	53,72 b	53,53 b	52,99
	AB	48,99 a	48,55 a	51,31 a	50,60 a	50,81
	<i>Valor-p</i>	<b>0,002</b>	<b>0,039</b>	<b>0,029</b>	<b>0,000</b>	0,164
AE ( $\mu\text{m}$ )	AD	27,01	28,96	28,36 b	26,71	25,24
	AB	25,72	27,54	26,37 a	27,95	25,38
	<i>Valor-p</i>	<b>0,055</b>	0,217	<b>0,015</b>	0,218	0,835
L/A ( $\mu\text{m}$ )	AD	1,91 a	1,81	1,89	2,01 b	2,11
	AB	1,99 b	1,77	1,95	1,81 a	2,00
	<i>Valor-p</i>	<b>0,021</b>	0,537	0,326	<b>0,010</b>	0,206
DE ( $\text{n mm}^{-2}$ )	AD	74,00 b	83,89 b	87,56 b	78,86 b	77,33
	AB	57,89 a	61,44 a	64,78 a	50,11 a	63,11
	<i>Valor-p</i>	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	0,140
NEHB ( $\text{n hoja}^{-1}$ )	AD	291.895 b	687.056	498.758 b	383.777 b	382.222
	AB	228.487 a	501.666	369.344 a	251.191 a	325.197
	<i>Valor-p</i>	<b>0,005</b>	0,076	<b>0,016</b>	<b>0,006</b>	0,307

Promedios en misma columna seguidos por la misma letra no difieren estadísticamente según prueba de LSD ( $p \leq 0,05$ ).

\*AD: lado adaxial de la hoja; AB: lado abaxial de la hoja bandera.

**Tabla 3.** Análisis de varianza de las variables histológicas y de características de la hoja bandera de los distintos genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*. L) bajo condiciones de riego en campo. Diámetro longitudinal y ecuatorial del protoxilema (DL-PX y DEC-PX, respectivamente), diámetro longitudinal y ecuatorial del metaxilema 1 y 2 (DL-MX1, DEC-MX1, DL-MX2, DEC-MX2), ancho de vena adaxial y abaxial (AV-AD y AV-AB, respectivamente) y distancia entre venas de lado adaxial (DEV-AD).

Genotipo	DL-PX ( $\mu\text{m}$ )	DEC-PX ( $\mu\text{m}$ )	DL-MX1 ( $\mu\text{m}$ )	DEC-MX1 ( $\mu\text{m}$ )	DL-MX2 ( $\mu\text{m}$ )	DEC-MX2 ( $\mu\text{m}$ )	AV-AD ( $\mu\text{m}$ )	AV-AB ( $\mu\text{m}$ )	DEV-AD ( $\mu\text{m}$ )
Fontagro 92	22,18 ab	20,14 a	30,9 ab	30,67 ab	32,58 b	30,57 ab	143,17	127,74	96,46
QUP 2418-2007	25,67 bc	27,22 b	36,31 bc	32,57 bc	32,80 b	32,82 ab	149,31	131,10	88,20
Pandora INIA	21,08 a	21,32 a	31,16 a	28,30 a	26,41 a	28,61 a	144,44	120,28	84,09
Fontagro 98	29,51 d	26,99 b	37,74 c	34,01 c	36,27 bc	33,42 b	153,49	136,91	92,30
QUP 2569-2009	26,97 cd	30,09 b	37,03 c	35,03 c	38,47 c	34,83 b	156,01	133,40	97,06
<i>Valor-p</i>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,004</b>	<b>0,001</b>	<b>0,000</b>	<b>0,044</b>	0,737	0,205	0,091

Promedios en misma columna seguidos por la misma letra no difieren estadísticamente según prueba de LSD ( $p \leq 0,05$ ).

### 4.3. Asociación entre las variables estudiadas y las evaluaciones fisiológicas

Respecto del análisis de correlación de Pearson's entre variables estudiadas y las evaluaciones fisiológicas, parte de los caracteres a nivel de estoma tuvieron algún grado de asociación significativa (Tabla 4).

En la cara adaxial de la hoja bandera se observó una relación positiva entre la densidad estomática (DE-AD) y el contenido de clorofila a, b y total (0,60, 0,68 y 0,69 respectivamente). En cuanto al largo de estomas (LE-AD), éste una asociación inversamente proporcional el contenido de clorofila y el contenido de nitrógeno relativo (Chl y NBI, respectivamente) evaluados mediante SPAD (-0,62 y -0,57, respectivamente). Por su parte, el ancho de estomas (AE-AD) tuvo una relación negativa con  $chl a/b$  y positiva con  $F_m$  (-0,59 y 0,69, respectivamente). Por último, la relación del largo/ancho (L/A-AD) se asoció de forma positiva con  $chl a/b$  y negativa con  $Clfb$  (0,65 y -0,63, respectivamente).

En el lado abaxial, se observó una relación positiva entre la DE-AB la variable de fluorescencia  $F_m$  ( $r = 0.76$ ). En cuanto al largo de los estomas (LE/AB), tuvieron una asociación directamente proporcional con el mínimo rendimiento de fluorescencia bajo luz ( $\sim F_0$ ) e inversamente proporcional con  $Y(NPQ)$  y  $NPQ$  (0,63, -0,59 y -0,65, respectivamente). El ancho de estomas abaxial (AE-AB) se mostró una relación negativa con  $F_m$  (-0,59). Por su parte el Largo/ancho AB (L/A-AB) mostró relaciones positivas con la fluorescencia actual ( $F$ ) y  $\sim F_0$  (0,55 y 0,56; respectivamente) (tabla 4).

El Contenido de clorofila b se relacionó de manera negativa con el diámetro ecuatorial de ambos metaxilema (DEC-MX1 y DEC-MX2) (-0,59 Y -0,55, respectivamente).

Por su parte la relación  $chl a/b$  mostró relaciones positivas con el diámetro longitudinal del protoxilema (DL-PX), DL-MX1, DL-MX2, DEC-MX1 y DEC-MX2 (0,55, 0,68, 0,57, 0,63 y 0,62; respectivamente) (tabla 4).

La variable  $F_0$  se relacionó de forma negativa con las variables anatómicas DL-PX, DEC-PX, DL-MX1, DL-MX2, y el DEC-MX1 (-0,74, -0,64, -0,63, -0,55 y -0,58; respectivamente) (tabla 4).

Por último, el contenido de carbono interno ( $C_i$ ) se relacionó de manera negativa con el DL-MX1 (-0,55) (tabla 4).

**Tabla 4.** Matriz de correlación de coeficientes de Pearson's, de todas las variables evaluadas sobre los distintos genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*. L) bajo condiciones de riego en campo.

Variables	Coeficientes de correlación																	
CRA	0,29	-0,02	-0,36	0,23	-0,39	-0,21	0,22	0,33	-0,43	-0,20	0,10	-0,22	-0,13	0,03	-0,24	-0,27	-0,40	
Clfa	<b>0,60*</b>	0,43	-0,41	-0,33	0,15	-0,25	-0,29	0,02	-0,20	0,00	0,37	-0,02	-0,25	-0,07	-0,18	-0,02	-0,05	
Clfb	<b>0,68**</b>	0,47	-0,30	-0,20	0,50	-0,31	<b>-0,63*</b>	0,15	-0,11	-0,40	0,05	-0,51	<b>-0,59*</b>	-0,48	<b>-0,55*</b>	0,08	0,06	
Clf Total	<b>0,69**</b>	0,48	-0,38	-0,28	0,36	-0,30	-0,50	0,09	-0,17	-0,23	0,22	-0,30	-0,46	-0,30	-0,40	0,03	0,01	
Clfa/b	-0,38	-0,26	0,06	0,00	<b>-0,59*</b>	0,21	<b>0,65*</b>	-0,18	-0,08	<b>0,55*</b>	0,26	<b>0,68**</b>	<b>0,57*</b>	<b>0,63*</b>	<b>0,62*</b>	-0,18	-0,18	
Chl	0,51	-0,23	<b>-0,62*</b>	-0,47	0,00	0,13	-0,24	-0,44	0,16	0,10	0,32	0,10	0,10	0,07	-0,04	0,30	0,06	
Flav	-0,31	0,07	0,28	0,48	-0,32	0,15	0,39	0,18	0,10	0,07	0,05	-0,05	0,21	0,40	0,39	0,01	0,10	
Anth	0,18	-0,19	-0,46	-0,45	0,10	0,40	-0,19	<b>-0,68**</b>	0,30	0,20	0,45	0,35	0,35	0,37	0,34	0,32	0,23	
NBI	0,48	-0,19	<b>-0,57*</b>	<b>-0,55*</b>	0,13	0,03	-0,33	-0,41	0,08	0,05	0,24	0,08	0,01	-0,08	-0,16	0,21	0,01	
E	0,21	0,09	-0,20	0,24	-0,24	0,22	0,14	-0,06	0,2	-0,12	-0,06	0,23	-0,04	-0,01	0,18	0,25	0,20	
gs	0,28	0,24	-0,32	0,29	-0,18	-0,05	-0,01	0,22	0,34	-0,36	-0,12	-0,09	-0,23	-0,29	-0,19	0,40	0,38	
An	0,30	0,30	-0,43	0,19	-0,29	-0,07	0,06	0,19	0,28	-0,26	-0,04	0,07	-0,17	-0,12	-0,10	0,36	0,33	
Ci	0,08	-0,09	0,11	0,20	0,18	-0,02	-0,17	0,14	0,18	-0,29	-0,10	<b>-0,55*</b>	-0,30	-0,47	-0,38	0,17	0,17	
F <sub>0</sub>	0,04	0,21	0,30	0,14	0,40	-0,26	-0,29	0,33	-0,29	<b>-0,74**</b>	<b>-0,64*</b>	<b>-0,63*</b>	<b>-0,55*</b>	<b>-0,58*</b>	-0,40	-0,25	-0,17	
Fm	0,29	<b>0,76**</b>	0,14	-0,30	<b>0,69**</b>	<b>-0,59*</b>	<b>-0,58*</b>	0,37	0,00	-0,18	-0,02	-0,22	-0,08	-0,23	-0,21	0,07	0,28	
Fv/Fm	0,11	0,41	-0,19	-0,44	0,15	-0,33	-0,18	0,05	0,28	0,49	0,50	0,39	0,48	0,42	0,18	0,27	0,38	
F	-0,02	0,05	0,13	0,37	-0,06	-0,35	0,10	<b>0,55*</b>	-0,32	0,2	0,22	-0,19	0,03	-0,01	-0,36	-0,31	-0,27	
Fm'	0,05	0,04	0,12	0,49	-0,02	-0,16	0,03	0,46	-0,08	0,19	0,15	-0,08	0,00	-0,09	-0,35	-0,08	-0,08	
-F <sub>0</sub> '	0,03	-0,04	0,13	<b>0,63*</b>	-0,12	-0,17	0,09	<b>0,56*</b>	-0,10	-0,28	-0,43	-0,26	-0,29	-0,35	-0,48	-0,08	-0,13	
Y(II)	0,17	-0,10	0,00	0,43	0,07	0,40	-0,12	-0,11	0,47	0,03	-0,08	0,16	-0,05	-0,16	-0,06	0,45	0,37	
Y(NPQ)	-0,01	0,25	-0,01	<b>-0,59*</b>	0,25	-0,26	-0,20	-0,13	-0,16	-0,29	-0,19	-0,15	-0,10	-0,03	0,13	-0,13	-0,04	
Y(NO)	-0,17	0,10	0,00	-0,43	-0,07	-0,40	0,12	0,11	-0,47	-0,03	0,08	-0,16	0,05	0,16	0,06	-0,45	-0,37	
NPQ	0,08	0,36	-0,05	<b>-0,65*</b>	0,37	-0,20	-0,33	-0,21	0,05	-0,26	-0,21	0,01	-0,01	-0,04	0,20	0,09	0,18	
qN	0,06	0,26	-0,01	-0,46	0,23	-0,08	-0,21	-0,20	0,06	-0,40	-0,35	-0,07	-0,14	-0,10	0,20	0,09	0,16	
qP	0,18	-0,07	-0,02	0,41	-0,02	0,34	-0,05	-0,05	0,48	-0,14	-0,30	0,13	-0,12	-0,20	-0,04	0,47	0,38	
qL	0,16	-0,08	-0,07	0,39	-0,05	0,29	-0,04	-0,02	0,44	-0,30	-0,43	0,08	-0,17	-0,25	-0,08	0,44	0,34	
ETR	0,18	-0,06	0,00	0,44	0,04	0,38	-0,09	-0,08	0,49	0,09	-0,03	0,20	-0,01	-0,13	-0,03	0,46	0,39	
	DE-AD	DE-AB	LE-AD	LE-AB	AE-AD	AE-AB	L/A-AD	L/A-AB	AFHB	DL-PX	DEC-PX	DL-MX1	DEC-MX1	DL-MX2	DEC-MX2	NEHB-AD	NEHB-AB	

Niveles de significancia: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

## 5. DISCUSIÓN

Debido a su rol en la fotosíntesis y en la síntesis, acumulación y distribución de carbohidratos, la hoja bandera del trigo es de suma importancia para su crecimiento y productividad (Biswal et al., 2013; Shahinnina et al., 2016). Parte de la relevancia está asociada al funcionamiento de los estomas, los que permiten el intercambio gaseoso (los más importantes vapor de agua y CO<sub>2</sub>) entre el interior de la hoja y el ambiente (Hetherington y Woodward, 2003).

Bi et al. (2017) reportaron que existe mayor densidad estomática en el lado adaxial de la hoja bandera de cultivares de trigo tolerantes y susceptibles a la sequía, lo que se condice con los resultados obtenidos en este estudio (tabla 2). Como carácter de selección en la búsqueda de genotipos tolerantes al estrés hídrico, se ha reportado que genotipos tolerantes presentan una menor densidad estomática, estomas más largos y una menor área foliar (Jäger et al., 2014), características que estarían asociadas a un uso más eficiente del agua por parte del cultivo (Li et al., 2017). Sin embargo, también existen otros reportes en donde se sugiere que un aumento de la densidad estomática, en conjunto con una disminución del tamaño de los estomas sería una adaptación a situaciones de estrés (Quarrie y Jones, 1977; Spence et al., 1986; Martinez et al., 2007). Así mismo, Xu y Zhou (2008) observaron que un estrés hídrico moderado durante el desarrollo del cultivo conduce a un aumento en la densidad estomática, mientras que un estrés severo provoca una disminución en este carácter.

En condiciones de estrés hídrico se ha reportado que existe una relación positiva entre la densidad estomática, la conductancia estomática y la fotosíntesis neta (Zhang et al., 2006), así como que la conductancia estomática está relacionada con la densidad estomática para un amplio rango de estatus hídrico (Galmés et al., 2007; Xu y Zhou, 2008).

Se ha reportado que estomas más pequeños y en mayor densidad favorecerían la conductancia estomática en condiciones de estrés (Drake et al., 2013)

En nuestro estudio no se observaron relaciones entre las variables de intercambio gaseoso con las variables estomáticas (tabla 4).

Nuestros resultados también mostraron una correlación positiva entre la densidad estomática del lado abaxial y la variable Fm (tabla 4), esta variable es obtenida aplicando un pulso de luz saturante cuando la hoja esta adaptada a la oscuridad y los centros de reacción se encuentran totalmente cerrados (Maxwell y Johnson, 2000) y entrega información acerca del estado de funcionamiento de los centros de reacción de luz, a mayor valor de Fm indica que la planta se encuentra en buen estado, es decir, se está necesitando mayor cantidad de luz para saturar los centros de reacción, por

ende, y teniendo en cuenta la correlación antes mencionada de la densidad estomática con la conductancia estomática, se explicaría y tendría sentido esta relación, ya que a mayor asimilación CO<sub>2</sub> mayor es la energía necesaria para poder fijar el carbono por medio del ciclo de Calvin.

En el presente estudio, sin restricción hídrica, hubo diferencias genotípicas para todas las variables, salvo por LE-AD. Analizando la densidad estomática del lado abaxial, Pandora INIA (tolerante) mostró una mayor densidad estomática que Fontagro 98 (susceptible) (tabla 1).

En relación al tamaño de los estomas, se ha reportado una relación inversamente proporcional con la densidad estomática (Hetherington y Woodward, 2003; Li et al., 2017). Estomas más grandes se presentan en menores densidades (Dillen et al., 2008; Jäger et al., 2018). Xu y Zhou (2008) observaron que la densidad y el tamaño de los estomas pueden tener una alta plasticidad ante distintos estatus hídricos, relacionando estos parámetros (densidad estomática y tamaño de estomas) con fotosíntesis y uso eficiente del agua. Lo que en este trabajo no fue posible observar, ya que solo se evaluaron los genotipos en una condición de riego en campo y no se observaron las correlaciones anteriormente descritas. En el presente trabajo también se observó una relación negativa entre DE-AD y L/A-AD ( $r = -0,59$ ) como también una relación negativa entre la densidad estomática abaxial y el ancho de estomas del mismo lado ( $r = -0,59$ ) lo que se condice con lo descrito por Doheny-Adams et al. (2012) (Tabla suplementaria 4).

La aclimatación de la hoja de trigo ante la sequía es un proceso coordinado de forma estructural como funcional, con el fin de compensar la escasez hídrica. Esta red de funciones que regula la transición de modo de crecimiento “normal” a modo de “protección” incluye dos puntos importantes, la eficiencia de conducción del xilema (entrada de agua) y la función estomática (salida de agua) (Bresta et al., 2011).

La estructura de un xilema eficiente se caracteriza por vasos largos y anchos, con baja resistencia en las membranas, este tipo de xilema ha sido desarrollado a través de la evolución en plantas que crecen bajo abundante agua en el suelo y baja demanda atmosférica. Por su parte xilemas con conductos más cortos y estrechos dominan en especies que se han desarrollado en ambientes con limitado suministro hídrico y alta demanda atmosférica (Bresta et al., 2011). Del mismo modo se ha reportado que genotipos tolerantes al estrés hídrico presentan un menor tamaño de los conductos del metaxilema (Shoppach et al., 2014) junto con una mayor densidad estomática, manteniendo la fijación de CO<sub>2</sub> en las hojas y reduciendo la demanda de agua desde el suelo, conservando el estatus hídrico en la etapa de llenado de granos (Shahinnia et al., 2016). Así mismo se ha observado una disminución en el diámetro del metaxilema bajo condiciones de estrés hídrico (El-Afry et al., 2012). En el presente estudio, los genotipos considerados tolerantes al estrés hídrico (según su índice de estrés) presentaron diámetros del metaxilema más pequeños (Tabla 3).

En cuanto al contenido de clorofilas estas juegan un rol de suma importancia en el desarrollo de las plantas, ya que se ha reportado una relación positiva entre el contenido de estas y la fotosíntesis (González et al, 2012; Hernández et al., 2014). En nuestro estudio no se observó esta relación, sin embargo, se relacionó de forma positiva la variable  $c/a/b$  con los rasgos anatómicos del xilema (DL-PX, DL-MX1, DL-MX2, DECMX1 y DEC-MX2) (tabla 4). Esta relación se podría explicar teniendo en cuenta la relación anteriormente descrita, entre contenido de clorofilas y la tasa fotosintética ( $A_n$ ), además considerando la relación directa de esta última variable ( $A_n$ ) con la tasa transpiratoria ( $E$ ), también observada en este trabajo (tabla suplementaria 5). Teniendo en cuenta esto, y considerando que la relación clorofila  $a/b$  es un buen indicador de estrés en las plantas, disminuyendo cuando las plantas se encuentran en situaciones de estrés (Cambrón et al. 2011), se desprende que a mayor relación clorofila  $a/b$  mayor  $A_n$ , mayor  $E$  y por ende mayor flujo de agua a través de los conductos xilemáticos, lo que explicaría el mayor tamaño de estos y la relación directa con la relación clorofila  $a/b$ . Se ha descrito que sin limitaciones hídricas conductos del xilema de mayor diámetro resultan un carácter beneficioso para el desarrollo de las plantas (Bresta et al. 2011).

También se observaron correlaciones negativas entre las variables de la mínima fluorescencia ( $F_0$ ) y los diámetros de los conductos xilemáticos (DL-PX, DEC-PX, DL-MX1, DEC-MX1, DL-MX2), esto se explicaría teniendo en cuenta que un valor pequeño de mínima fluorescencia es un indicador de un buen estado de funcionamiento del PSII en las plantas, en contraste valores altos de mínima fluorescencia han sido observados en plantas bajo estrés hídrico (Neto et al., 2011). Por ende, se desprende que como valores bajos de  $F_0$  se asocian a un buen funcionamiento del aparato fotosintético, de obtener valores bajos, los conductos xilemáticos tenderían a ser de mayor tamaño.

## 6. CONCLUSIÓN

Se observó una mayor densidad estomática en el lado adaxial en todos los genotipos evaluados. Sin embargo, sólo se observaron diferencias estadísticas entre los genotipos sobre el lado abaxial.

Los genotipos tolerantes al estrés hídrico mostraron menor diámetro en los conductos del metaxilema, lo que podría ser una ventaja adaptativa ante situaciones de estrés.

No se observaron diferencias estadísticas entre los genotipos en el ancho de venas, CRA, ni contenido de pigmentos.

No obstante, se observó una relación positiva entre el contenido de clorofilas (clfa, clfb y clf total) con la densidad estomática adaxial; del mismo modo la relación clfa/b se relacionó con los conductos xilemáticos (DL-PX, DL-MX1, DL-MX2, DEC-MX1 y DEC-MX2).

Las mediciones de intercambio gaseoso no mostraron diferencias significativas entre los genotipos.

Tampoco se observó relación entre la densidad estomática y la conductancia estomática.

En cuanto a los parámetros de fluorescencia la variable  $F_v/F_m$  si presento diferencias, en donde el genotipo susceptible QUP 2569-2009 mostró el mayor rendimiento en contraparte Fontagro 92 (tolerante) el menor.

Además, se observó una correlación positiva entre  $F_m$  y DE-AD, como también, pero de forma negativa se correlacionó  $F_0$  y los diámetros de los conductos xilemáticos (DL-PX, DEC-PX, DL-MX1, DEC-MX1, DL-MX2).

## 7. BIBLIOGRAFÍA

- Abd El-Gawad, A.A., Abd El-Gawad, M.A., Edris, S.A., Abo-Shetaia, A.M. 1985. Positional productivity of wheat in Egypt V. Conductive canals of flag leaf and peduncle of certain wheat cultivars. *Annals Agric. Sci., Fac. Agric., Ain Shams Univ., Cairo, Egypt.* 30: 883-892.
- Ahmad, Z., Waraich, E., Akhtar, S., Anjum, S., Ahmad, T., Mahboob, W., Abdul Hafeez, O., Tapera, T., Labuschagne, M., Rizwan, M. 2018. Physiological responses of wheat to drought stress and its mitigation approaches. *Physiologiae Plantarum.* 40:80.
- Aldesuqui, H.S., Abo-Hamed, S.A., Abbas, M.A., Elhakem. 2012. Effect of glycine betaine and salicylic acid on growth and productivity of droughted wheat cultivars: image analysis for measuring the anatomical features in flag leaf and peduncle of the main shoot. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry.* 9:35-63.
- Almeselmani, M., Abdullah, F., Hareri, F., Naaesan, M., Adel Ammar, M., ZuherKanbar, O., Alrzak Saud, A. (2011). Effect of drought on different physiological characters and yield component in different varieties of Syrian durum wheat. *J Agric Sci.* 4:478-482.
- Argentel, L., Garatuza, J., Armendáriz, M., Yépez, E., Arredondo, J., González, J. Revisión Bibliográfica, Estrés térmico en cultivo del trigo. Implicaciones fisiológicas, bioquímicas y agronómicas. *Cultivos Tropicales*, 2017, vol. 38, no. 1, pp. 57-67.
- Azcon-Bieto, J., Talón, M. 2008. *Fundamentos de fisiología Vegetal. Segunda Edición.* Universidad de Barcelona. 651p.
- Baker, N.R. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59:89–113.
- Barbagallo, R.P., Oxborough, K., Pallett, K.E., Baker, N.R. 2003. Rapid, noninvasive screening for perturbations of metabolism and plant growth using chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiol.* 132:485-493.
- Barnabás, B., Jäger, K., Fehér, A. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environ.* 31, 11-38.

- Bayounmi, T.Y., Eid, M.H., Metwali, E.M. 2008. Application of physiological and biochemical indices as a screening technique for drought tolerance in wheat genotypes. *J Biotechnol.* 7:2341-2352.
- Beaulieu, J.M., Leitch, I.J., Patel, S., Pendharkar, A., Knight, C.A. 2008. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms. *New Phytol.* 179:975–86.
- Bi H., Kovalchuk N., Langridge P., Tricker P.J., Lopato S., Borisjuk N. 2017. The impact of drought on wheat leaf cuticle properties. *BMC Plant Biology.* 17:85.
- Biehler, K., Fock, H. 1995. Estimation of non-cyclic electron transport in vivo of Tritium using chlorophyll fluorescence and mass spectrometric evolution. *J Plant Physiol.* 145:422–426.
- Bishop, K. A., Betzelberger, A. M., Long, S. P., Ainsworth, E. A. 2015. Is there potential to adapt soybean (*Glycine max* Merr.) to future [CO<sub>2</sub>] An analysis of the yield response of 18 genotypes in free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant Cell Environ.* 38:1765–1774.
- Biswal AK, Kohli A. 2013. Cereal flag leaf adaptations for grain yield under drought: knowledge status and gaps. *MolBreeding.* 31:749–66.
- Borrás, L., Slafer, G.A. 2008. Agronomy and plant breeding are key to combating food crisis. *Nature* 453, 1177.
- Bresta, P., Nikolopoulos, D., Economou, G., Vahamidis, P., Lyra, D., Karamanos, A., Kabourniotis, G. 2011. Modification of water entry (xylem vessels) and water exit (stomata) orchestrates long term drought acclimation of wheat leaves. *Plant Soil.* 347:179–193.
- Camargo, A.V., Lobos, G.A. 2016. Latin america: a development pole for phenomics. *front. Plant Sci.* 7.
- Cambrón, V., Herrerías, Y., España, M., Sáenz, C., Sánchez, N., Vargas, J. 2011. Producción de clorofila en *Pinus pseudostrobus* en etapas juveniles bajo diferentes ambientes de desarrollo. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente,* 17: 253-260.

- Carmo-Silva, A.E., Keys, A.J., Andralojc, P.J., Powers, S.J., Arrabaca, M.C., Parry, M.A. 2010. Rubisco activities, properties, and regulation in three different C4 grasses under drought. *J Environ Bot.* 61:2355-2366.
- Dannenhoffer, J.M., Evert, R.F. 1994. Development of the vascular system in the leaf of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Int J Plant Sei.* 155:143-157.
- Del Pozo, A., Castillo, D., Inostroza, L., Matus, I., Méndez, A.M., y Morcuende, R. 2012. Physiological and yield responses of recombinant chromosome substitution lines of barley to terminal drought in a mediterranean-type environment. *Annals of Applied Biology*, 160(2), 157-167.
- Del Pozo, A., Yáñez, A., Matus, I. A., Tapia, G., Castillo, D., Sanchez-Jardón, L., Araus, J.L. 2016. Physiological traits associated with wheat yield potential and performance under water stress in a Mediterranean environment. *Front.Plant Sci.* 987:1–13.
- Dillen, S.Y., Marron, N., Koch, B., Ceulemans, R. 2008. Genetic variation of stomatal traits and carbon isotope discrimination in two hybrid poplar families (*Populus deltoids* 'S9-2' x *P. nigra* 'Ghoy' and *P. deltoids* 'S9-2' x *P. trichocarpa* 'V24'). *Annals of botany.* 102(3):399-407.
- Doheny-Adams. T., Hunt, L., Franks, P. J., Beerling, D. J., Gray, J. E. 2012. Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. *Philos Trans R Soc Lond B; Biol Sci.* 367: 547-555.
- Drake, P., Froend, R., Franks, P. 2013. Estomas más pequeños y rápidos: Escala de tamaño de estomas, índice de respuesta y conductancia estomática. *J. Exp. Bot.* 64:495-505.
- Duursma, R.A., Medlyn, B.E. 2012. MAESPA: a model to study interactions between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to [CO<sub>2</sub>] x drought interactions. *Geosci. Model Dev.* 5:919–940.
- El-Afry, M.M., El-Nady, M.M., Abdelmonteleb, E.B., Metwaly, M.M.S. 2012. Anatomical studies on drought-stressed wheat plants (*Triticum aestivum* L.) treated with some bacterial strains. *Acta Biologica Szegediensis.* 56(2): 163-174.

- Estrada, F., Escobar, A., Romero, S., González, J., Poblete, C., Caligari, P. D. S., Lobos, G., A. 2015. Fluorescence phenotyping in blueberry breeding for genotype selection under drought conditions, with or without heat stress. *Sci. Hortic.* 181: 147–161.
- FAO, FIDA, OMS, PMA y UNICEF. 2017. El estado de la seguridad alimentaria y la nutrición en el mundo 2017. Fomentando la resiliencia en aras de la paz y la seguridad alimentaria. Roma, FAO.
- Farquhar, G., Sharkey, T. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Plant physiology*.
- Farooq, M., Bramley, H., Palta, J.A., Siddique, K.H. 2011. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Crit. Rev. Plant Sci.* 30:491-507.
- Fotovat, R., Valizadeh, M., Toorchi, M. 2007. Association between water-use efficiency components and total chlorophyll content (SPAD) in wheat (*Triticum aestivum* L.) under well-watered and drought stress conditions. *J Food Agric Environ.* 5:225-227.
- Fricke, W., Flowers, T.J. 1998. Control of leaf cell elongation in barley. Generation rates of osmotic pressure and turgor, and growth-associated water potential gradients. *Planta.* 206:53-65.
- Galmés, J., Flexas, J., Savé, R., Medrano, H., 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant and Soil.* 290:139-155.
- Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Bio phys. Acta* 990:87–92.
- González, A., Chumillas, V., del Carmen Lobo, M. 2012. Effect of Zn, Cd and Cr on growth, water status and chlorophyll content of barley plants (*H. vulgare* L.).
- Govindjee. 1995. Sixty–three years since Kautsky: chlorophylla fluorescence. *Aust J Plant Physiol.* 22:131-160.

- Guan, X.K., Song, L., Wang, T.C., Turner, N.C., Li, F.M. 2015. Effect of drought on the gas exchange, chlorophyll fluorescence and yield of six different-era spring wheat cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science*.201:253-266.
- Hatfield, J., Boote, K., Kimball, B., Ziska, L., Izaurralde, R., Ort, D., Thomson, A., Wolfe, D. 2011. *Climate Impacts on Agriculture: Implications for Crop Production*. Nebraska, EE.UU.
- Hernández Acosta, E., García Gallegos, E., Ramírez Téllez, J.L. 2014. Caracterización de suelos cultivados con amaranto y algunos aspectos agronómicos de la planta. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*. 5(3):421-431.
- Hetherington, AM., Woodward, FI. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*. 424:901–8.
- Hu, Y., Fromm, J., Schmidhalter, U. 2014. Effect of salinity on tissue architecture in expanding wheat leaves. *Planta*. 220:838-848.
- Hura, T., Hura, K., Grzesiak, M., Rzepka, A. 2007. Effect of long-term drought stress on leaf gas exchange and fluorescence parameters in C3 and C4 plants. *Acta Physiol. Plant*. 29:103–113.
- Instituto Nacional de Estadísticas (INE), 2017. Encuesta de Cosecha de Cultivos Anuales 2016/2017.INE. Chile. Recuperado en: <http://www.ine.cl/docs/default-source/econ/estadísticas-agropecuarias/estadísticas-agricolas/cultivos-anuales-escenciales/01-cosecha-2017---cuadros-de-resultados.xls?sfvrsn=4>. Visitado el 20 de octubre de 2018.
- Islam, A., Abd, El-Daim., Sarosh,Bejai., Johan, Meijer. 2014. Improved heat stress tolerance of wheat seedlings by bacterial seed treatment.Switzerland. *Plant Soil* 379:337-350.
- Izanloo, A., Condon, A.G., Langridge, P., Tester, M., Schnurbusch, T. 2008. Different mechanisms of adaptation to cyclic water stress in two South Australian bread wheat cultivars. *J. Exp. Bot*. 59:3327–3346.

- Jäger, K., Fábrián, A., Eitel, G., Szabó, L., Deák, C., Barnabás, B., Papp, I. 2014. A morpho-physiological approach differentiates bread wheat cultivars of contrasting tolerance under cyclic water stress. *Journal of Plant Physiology*, 171(14), 1256-6.
- Javelle M, Vernoud V, Rogowsky PM, Ingram GC. 2011. Epidermis: the formation and functions of a fundamental plant tissue. *New Phytol*, 189:17-39.
- Joshi M.A, Faridullah S, Kumar A. 2016. Effect of heat stress on crop phenology, yield and seed quality attributes of wheat (*Triticum aestivum* L.). Division of Seed Science & Technology, ICAR-IARI, New Delhi, India.
- Katherine Esau. 1997. Anatomía de las plantas con semilla. Santa bárbara, California, E.U.A: hemisferio sur.
- Kilic, H., Tacettin, Y. 2010. The effect of drought stress on grain yield, yield components and some quality traits of durum wheat (*triticum turgidum* spp. durum). *Not Bot Horti Agrobot Cluj-Napoca*. 38:164-170.
- Klughammer, C., Schreiber, U., 2008. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the saturation pulse method. *PAM Appl. Notes Electron. J.* 1:27–35.
- Kornyejev, D., Holaday, S., Logan, B. 2003. Predicting the extent of photosystem II photoinactivation using chlorophyll a fluorescence parameters measured during illumination. *Plant Cell Physiol.* 44:1064 -1070.
- Lesk, C., Rowhani, P., Ramankutty, N. 2016. Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*. 529: 84–87
- Li, Y., Li, H., Li, Y., Zhang, S. 2017. Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. *The Crop Journals*. 231-239.
- Liao, J., Chang, J., Wang, G. 2005. Stomatal density and gas exchange in six wheat cultivars. China. *Cereal Research Communications*. 33:4.
- Lugojan, C., Ciula, S. 2011. Evaluation of relative water content in winter wheat. *J*

- Martinez J.P., Silva, H., Ledent, J.F., Pinto, M. 2007. Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). European Journal of Agronomy. 26:30-38.
- Martre, P., Cochard, H., Durand, J.L. 2001. Hydraulic architecture and water flow in growing grass tillers (*Festuca arundinacea* Schreb.). Plant Cell Environ. 24:6.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence a practical guide. J. Exp. Bot. 51:659–668.
- Mellado, Z, Mario. 2007. El Trigo en Chile. Colección Libros INIA N° 21 de Investigaciones Agropecuarias, Centro Regional de Investigación Quilamapu, Chillan, Chile.684p.
- Miskin, K.E., Rasmusson, D. C., Moss, D.N.1972. Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in barley. CropSci. 12: 780-783.
- Neto, A.D.d.A., P., Amorim, D., Conceição, A. 2011. Fluorescência da clorofila como uma ferramenta possível para seleção de tolerância à salinidade em girasol. Rev. Cienc. Agron. 42 893-897.
- ODEPA (Oficina de Estudios y Políticas Agrarias).2018. Boletín de cereales, Octubre 2018. Recuperado en: <https://www.odepa.gob.cl/estadisticas-del-sector/estadisticas-productivas> . Consultado el 20 de noviembre de 2018.
- Oxborough, K., Baker, N.R. 1997. Resolving chlorophyll fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non –photochemical components – calculation of  $q_p$  and  $F_v / F_m$  without measuring  $F_0$  Photosynth Res. 54:135-142.
- Prasad, P.V.V., Pisipati, S.R., Momčilović, I., Ristic, Z. 2011. Independent and combined effects of high temperature and drought stress during grain filling on plant yield and chloroplast EF-Tu expression in spring wheat. J Agron Crop Sci. 197:430-441.
- Proctor, M.C.F. 2003. Comparative ecophysiological measurements on the light responses, water relations and desiccation tolerance of the filmy ferns *Hymenophyllum wilsonii* Hook and *H. tunbrigense* (L.) Smith. Ann Botany. 91:717-727.

- Programa de la Naciones Unidas para el Desarrollo. 2007. Informe sobre Desarrollo Humano 2007-2008 La lucha contra el cambio climático: Solidaridad frente a un mundo dividido. Informe sobre el Desarrollo Humano, 1, 31.
- Quarrie, S.A., Jones, H.G., 1997. Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat. *Journal of Experimental Botany*. 28:192-203.
- Rascio, A., Rascio, N., Rinaldi, M., Valentini, M. 2014. Functional, histological and biomechanical characterization of wheat water-mutant leaves. *Physiologia Plantarum*.154:210–222.
- Rawson, H., Clarke, J. 1988. Nocturnal transpiration in wheat. *Funct Plant Biol*.15:397–406.
- Ray, D.K., Mueller, N.D., West, P.C., Foley, J.A., 2013. Yield Trends Are Insufficient to Double Global Crop Production by 2050. *PLoS ONE* 8.
- Reynolds, M.P., Pask, A.J.D., Mullan, D.M., Chávez-Dulanto, P.N. 2013. Fitomejoramiento fisiológico I: enfoques interdisciplinarios para mejorar la adaptación del cultivo. México, D.F.: CIMMYT
- Schoppach, R., Wauthélet, D., Jeanguenin, L., Sadok, W. 2014. Conservative water use under high evaporative demand associated with smaller root metaxylem and limited transmembrane water transport in wheat. *Funct Plant Biol*. 41:257–69.
- Siddique, M., Hamid, A., Islam, M.S. 2000. Drought stress effects on water relations of wheat. *Bot Bull Acad Sin*. 41:35-39.
- Shahinnia, F., Le Roy, J., Laborde, B., Sznajder, B., Kalambettur, P., Mahjourimajd, S., Tilbrook, J., Fleury, D.2016. Genetic association of stomatal traits and yield in wheat grown in low rainfall environments. *BMC PlantBiology*.16:150, 14.
- Spence, R.D., Wu, H., Sharpe, P.J.H., Clark, K.G. 1986. Water stress effects on guard cell anatomy and the mechanical advantage of the epidermal cells. *Plant, Cell and Environment*. 9:197-202.
- Taiz, L., Zeiger, E. 2006. Fisiología vegetal. Volumen 2. Tercera edición. Sinauer associates, Sunderland, MA.

- Tang, A.C., Boyer, J.S. 2002. Growth induced water potentials and the growth of maize leaves. *J Exp Bot.* 53:489-503
- Tian, Y., Zhang, H., Xu, P., Chen, X., Liao, Y., Han, B. 2015. Genetic mapping of a QTL controlling leaf width and grain number in rice. *Euphytica.* 202(1):1–11.
- Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., Befort, B.L. 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:20260–20264
- Trethowan, R.M., Hodson, D., Braun, H-J., Pfeiffer, W.H. 2005. Wheat breeding environments. In: Dubin, J., Lantican, M.A. y Morris, M.L. (Eds.) *Impacts of International Wheat Breeding Research in the Developing World, 1988–2002.* Mexico, D.F.: CIMMYT. p 4–11.
- Xie, C., Li, X., Shao, Y., He, Y. 2014. Color Measurement of Tea Leaves at Different Drying Periods Using Hyperspectral Imaging Technique.
- Xu, Z., Zhou, G. 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany.* 59:3317-3325.
- Yang, D., Liu, Y., Cheng, H., Chang, L., Chen, J., Chai, S., Li, M. 2016. Genetic dissection of flag leaf morphology in wheat (*Triticum aestivum* L.) under diverse water regimes. China. *BMC Genetics.* 17:94.

## 8. ANEXOS

**Tabla suplementaria 1.** Análisis de varianza para las evaluaciones de contenido de clorofilas (espectrometría: clorofila a - Clfa, clorofila b – Clfb, relación clorofila a/b - Clfa/Clfb y clorofilas totales - Clf Total), contenido de pigmentos (Dualex: contenido de clorofilas - Chl, flavonoides - Flav, antocianinas – Anth y contenido de nitrógeno relativo - NBI) y contenido relativo de agua (CRA), en la hoja bandera de distintos genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*. L) bajo condiciones de riego en campo.

Genotipo	Clfa ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	Clfb ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	Clf Total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	Clfa/Clfb ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	Chl	Flav	Anth	NBI	CRA (%)
Fontagro 92	30,52	22,39	52,89	1,42	36,77	1,65	0,21	22,66	83,74
QUP 2418-2007	31,07	23,01	54,06	1,35	40,89	1,66	0,33	24,95	77,63
Pandora INIA	32,84	25,55	58,38	1,28	34,52	1,69	0,23	20,77	87,17
Fontagro 98	31,00	20,41	51,39	1,76	38,52	1,66	0,28	23,16	86,02
QUP 2569-2009	30,97	21,18	52,13	1,61	36,52	1,66	0,25	22,12	85,31
Valor p	0,961	0,568	0,823	0,147	0,640	0,970	0,071	0,639	0,264

Promedios en misma columna seguidos por la misma letra no difieren estadísticamente según prueba de LSD ( $p \leq 0,05$ ).

**Tabla suplementaria 2.** Análisis de varianza para las variables fisiológicas de fluorescencia, en los distintos genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*.L) bajo condiciones de riego en campo. Las variables evaluadas: mínimo rendimiento de fluorescencia en oscuridad ( $F_0$ ), máximo rendimiento fluorescencia bajo oscuridad ( $F_m$ ), máximo rendimiento cuántico fotoquímico del PSII ( $F_v/F_m$ ), fluorescencia actual medida en cualquier momento ( $F$ ), máximo rendimiento fluorescencia en muestra adaptada a la luz ( $F_m'$ ), mínimo rendimiento de fluorescencia bajo condiciones de luz ( $\sim F_0$ ), Rendimiento cuántico fotoquímico efectivo del PSII [ $Y(II)$ ], Rendimiento cuántico de conversión de energía no fotoquímica en el PSII debido a la regulación negativa de la función de captación de luz. [ $Y(NPQ)$ ], Rendimiento cuántico de conversión de energía no fotoquímica en el PSII diferente al causado por la regulación negativa de la función de captación de luz [ $Y(NO)$ ], extinción no-fotoquímica (NPQ), coeficiente de extinción no-fotoquímica (qN), coeficiente de extinción fotoquímica (qP), coeficiente de extinción fotoquímica asumiendo que todos los centros de reacción comparten una antena de captación de luz en común (qL), tasa de transporte de electrones (ETR).

Genotipo	$F_0$	$F_m$	$F_v/F_m$	$F$	$F_m'$	$\sim F_0$	$Y(II)$	$Y(NPQ)$	$Y(NO)$	NPQ	qN	qP	qL	ETR
Fontagro 92	1,00 <b>bc</b>	4,53	0,78 <b>a</b>	1,53	1,91	0,91 <b>ab</b>	0,19	0,47	0,81	1,41	0,72	0,37	0,22	113,55
QUP 2418-2007	0,95 <b>ab</b>	4,63	0,79 <b>bc</b>	1,50	1,96	0,87 <b>a</b>	0,24	0,44	0,76	1,38	0,70	0,43	0,26	138,58
Pandora INIA	1,02 <b>c</b>	4,66	0,78 <b>ab</b>	1,61	2,11	0,98 <b>b</b>	0,24	0,42	0,76	1,23	0,69	0,45	0,28	138,22
Fontagro 98	0,94 <b>a</b>	4,35	0,78 <b>ab</b>	1,64	2,16	0,94 <b>ab</b>	0,24	0,38	0,76	1,05	0,64	0,42	0,24	139,83
QUP 2569-2009	0,95 <b>ab</b>	4,73	0,80 <b>c</b>	1,69	2,22	0,98 <b>b</b>	0,24	0,40	0,76	1,16	0,67	0,45	0,28	140,67
<i>Valor p</i>	<b>0,026</b>	0,219	<b>0,011</b>	0,368	0,155	<b>0,036</b>	0,233	0,188	0,233	0,291	0,361	0,645	0,823	0,225

Promedios en misma columna seguidos por la misma letra no difieren estadísticamente según prueba de LSD ( $p \leq 0,05$ ).

**Tabla suplementaria 3.** Análisis de varianza para las variables fisiológicas de intercambio gaseoso, en los distintos genotipos de trigo primavera (*T. aestivum*.L) bajo condiciones de riego en campo. Las variables evaluadas: tasa transpiratoria (E), conductancia estomática (gs), tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (An), concentración interna de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>), tasa de transporte de electrones (ETR).

Tratamiento	Medición							
Genotipo	E (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	gs (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	An (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	C <sub>i</sub> (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	An/gs	An/E	An/C <sub>i</sub>	ETR/An
Fontagro 92	4,08	274,83	11,43	302,67	0,0438	2,770	0,038	10,520
QUP 2418-2007	4,11	282,33	11,37	305,67	0,0420	2,606	0,037	15,690
Pandora INIA	5,46	357,00	13,48	303,00	0,0417	2,553	0,045	11,693
Fontagro 98	4,48	246,83	10,53	298,33	0,0458	2,237	0,036	20,403
QUP 2569-2009	4,24	269,67	13,23	294,50	0,0480	3,147	0,045	11,210
<i>Valor p</i>	1,363	0,356	0,443	0,881	0,839	0,064	0,510	0,316

Promedios en misma columna seguidos por la misma letra no difieren estadísticamente según prueba de LSD ( $p \leq 0,05$ ).

**Tabla suplementaria 4.** Matriz de correlación de coeficientes de Pearson's, de las variables morfo-anatómicas evaluadas sobre los distintos genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*.L) bajo condiciones de riego en campo.

Variable	Coeficientes de correlación																			
DE-AB	0,42																			
LE-AD	-0,49	0,05																		
LE-AB	-0,17	-0,17	0,41																	
AE-AD	0,40	0,42	0,07	-0,44																
AE-AB	-0,07	<b>-0,59*</b>	-0,01	0,27	-0,12															
L/A-AD	<b>-0,59*</b>	-0,38	0,33	<b>0,53*</b>	<b>-0,91***</b>	0,11														
L/A-AB	-0,04	0,47	0,29	0,39	-0,17	<b>-0,78**</b>	0,25													
AFHB	0,32	0,11	-0,32	0,03	0,18	0,46	-0,31	-0,41												
DL-PX	-0,24	-0,09	0,27	0,03	-0,31	0,21	0,45	-0,17	0,02											
DE-PX	0,16	0,09	-0,25	-0,10	-0,20	0,21	0,14	-0,26	0,18	<b>0,72**</b>										
DL-MX1	-0,19	0,01	0,03	0,02	-0,34	0,20	0,38	-0,16	0,31	<b>0,69**</b>	0,40									
DEC-MX1	-0,41	-0,12	0,15	-0,04	-0,42	0,10	0,50	-0,12	0,05	<b>0,76**</b>	0,49	<b>0,78**</b>								
DL-MX2	-0,38	-0,22	-0,05	-0,24	-0,45	0,16	0,46	-0,30	-0,18	<b>0,62*</b>	0,52	0,40	<b>0,70**</b>							
DEC-MX2	-0,32	-0,10	0,33	-0,03	-0,30	0,43	0,46	-0,41	0,09	<b>0,67**</b>	0,40	0,56*	<b>0,72**</b>	<b>0,74**</b>						
NEHB-AD	<b>0,55*</b>	0,19	-0,45	-0,05	0,25	0,38	-0,43	-0,39	<b>0,96***</b>	-0,07	0,19	0,21	-0,07	-0,23	-0,01					
NEHB-AB	0,44	0,42	-0,26	-0,03	0,33	0,24	-0,43	-0,23	<b>0,94***</b>	-0,02	0,20	0,26	-0,02	-0,25	0,04	<b>0,94***</b>				
AV-AD	-0,34	-0,36	0,08	0,47	-0,46	0,30	0,47	0,02	0,17	0,35	0,36	0,35	0,31	0,00	0,00	0,02	0,03			
DEV-AD	<b>-0,70**</b>	-0,41	0,44	0,03	-0,40	0,35	<b>0,61*</b>	-0,31	-0,37	<b>0,53*</b>	0,21	0,36	<b>0,56*</b>	<b>0,72**</b>	<b>0,75**</b>	-0,52	-0,48	0,21		
AV-AB	-0,10	-0,50	-0,50	0,01	<b>-0,66*</b>	0,48	0,42	-0,46	0,18	0,34	0,45	0,43	0,43	0,52	0,38	0,16	-0,03	0,22	0,27	
DE-AD		DE-AB	LE-AD	LE-AB	AE-AD	AE-AB	L/A-AD	L/A-AB	AFHB	DL-PX	PX	DE-MX1	DL-MX1	DEC-MX1	DL-MX2	DEC-MX2	NEHB-AD	NEHB-AB	AV-AD	DEV-AD

Niveles de significancia: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001

**Tabla suplementaria 5.** Matriz de correlación de coeficientes de Pearson's, de las variables fisiologicas evaluadas sobre los distintos genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*. L) bajo condiciones de riego en campo.

Variable	Coeficientes de correlación																
Clfa	0,31																
Clfb	0,25	<b>0,73**</b>															
Clf Total	0,3	<b>0,93***</b>	<b>0,93***</b>														
Clfa/Clfb	0,00	-0,01	<b>-0,69**</b>	-0,39													
E	0,49	-0,02	-0,20	-0,12	0,30												
GS	0,47	-0,18	0,00	-0,09	-0,20	<b>0,76**</b>											
PN	0,47	0,01	0,03	0,02	-0,04	<b>0,78**</b>	<b>0,92***</b>										
CI	-0,06	-0,38	0,14	-0,12	<b>-0,62*</b>	-0,31	0,19	-0,14									
ChI	0,13	0,45	0,35	0,43	-0,08	-0,15	-0,12	-0,06	-0,01								
Flav	0,01	-0,30	-0,28	-0,31	0,14	0,05	0,05	-0,01	0,02	-0,50							
Anth	0,04	0,16	-0,16	-0,01	0,39	0,21	-0,13	-0,15	-0,20	0,39	-0,13						
NBI	0,09	0,46	0,38	0,45	-0,11	-0,15	-0,13	-0,07	0,00	<b>0,95***</b>	<b>-0,75**</b>	0,37					
An/gs	-0,23	0,26	-0,17	0,05	<b>0,53*</b>	-0,04	-0,49	-0,18	<b>-0,91***</b>	-0,05	0,12	0,16	-0,09				
An/E	0,09	0,08	0,29	0,20	-0,37	-0,02	0,43	<b>0,57*</b>	-0,02	-0,11	0,11	<b>-0,57*</b>	-0,13	0,00			
An/Ci	0,48	0,08	0,08	0,08	-0,04	<b>0,77**</b>	<b>0,88***</b>	<b>0,98***</b>	-0,21	0,07	-0,03	-0,04	0,04	-0,10	<b>0,55*</b>		
ETR/An	-0,46	-0,08	-0,46	-0,29	<b>0,62*</b>	-0,14	<b>-0,65**</b>	<b>-0,55*</b>	-0,43	-0,08	0,19	0,39	-0,13	<b>0,59*</b>	<b>-0,60*</b>	-0,49	
F <sub>0</sub>	0,18	-0,12	0,27	0,09	-0,46	0,09	0,18	-0,03	0,39	-0,43	0,03	-0,20	-0,33	-0,39	-0,10	-0,11	-0,25
F <sub>m</sub>	-0,10	0,00	0,31	0,17	-0,47	-0,14	0,08	-0,01	0,23	-0,27	-0,10	-0,04	-0,15	-0,17	0,25	-0,05	-0,34
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	-0,27	-0,05	-0,13	-0,10	0,08	-0,21	-0,06	0,03	-0,13	0,07	-0,07	0,15	0,08	0,2	0,35	0,05	-0,08
F	0,36	-0,08	0,12	0,02	-0,25	-0,24	-0,02	-0,11	0,26	-0,23	0,17	-0,30	-0,24	-0,24	0,14	-0,16	-0,37
F <sub>m</sub> '	0,20	-0,17	0,11	-0,03	-0,33	-0,19	0,05	0,02	0,14	-0,23	0,14	-0,41	-0,25	-0,11	0,29	0,00	-0,29
~F <sub>0</sub>	0,23	-0,34	0,03	-0,16	-0,39	0,09	0,36	0,37	0,10	-0,31	0,04	<b>-0,66**</b>	-0,29	-0,14	0,49	0,32	-0,38
Y(II)	-0,22	-0,25	-0,01	-0,13	-0,25	0,02	0,12	0,21	-0,11	-0,05	0,03	-0,28	-0,09	0,16	0,31	0,26	0,09
Y(NPQ)	-0,09	0,23	0,08	0,16	0,12	0,06	-0,06	-0,12	0,03	0,06	-0,16	0,32	0,14	-0,05	-0,24	-0,14	0,03
Y(NO)	0,22	0,25	0,01	0,13	0,25	-0,02	-0,12	-0,21	0,11	0,05	-0,03	0,28	0,09	-0,16	-0,31	-0,26	-0,09
NPQ	-0,24	0,16	0,06	0,12	0,07	0,13	0,02	0,01	-0,08	0,10	-0,24	0,34	0,20	0,05	-0,11	0,02	0,05
qN	-0,20	0,06	0,01	0,04	0,06	0,23	0,13	0,15	-0,08	0,00	-0,19	0,19	0,09	0,04	-0,01	0,15	0,09
qP	-0,17	-0,32	-0,09	-0,22	-0,19	0,18	0,28	0,4	-0,13	-0,10	-0,02	-0,35	-0,11	0,12	0,41	0,42	0,02
qL	-0,11	-0,33	-0,10	-0,23	-0,18	0,24	0,35	0,45	-0,12	-0,11	-0,08	-0,32	-0,09	0,08	0,42	0,47	-0,02
ETR	-0,22	-0,24	-0,02	-0,14	-0,22	0,03	0,13	0,23	-0,13	-0,06	0,04	-0,29	-0,10	0,17	0,34	0,28	0,09
	CRA	Clfa	Clfb	Clf Total	Clfa/Clfb	E	GS	An	CI	ChI	Flav	Anth	NBI	An/gs	An/E	An/Ci	ETR/An

Niveles de significancia: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.

**Tabla suplementaria 6.** Matriz de correlación de coeficientes de Pearson´s, las variables fisiologicas evaluadas sobre los distintos genotipos de trigo primaveral (*T. aestivum*. L) bajo condiciones de riego en campo.

Variable	Coeficiente de correlación													
Fm	0,42													
Fv/Fm	-0,5	<b>0,52*</b>												
F	-0	0,25	0,25											
Fm´	-0,1	0,22	0,31	<b>0,88***</b>										
~F <sub>0</sub>	0,13	0,12	0,05	0,49	<b>0,75**</b>									
Y(II)	-0,3	-0,02	0,21	0,11	<b>0,56*</b>	<b>0,71**</b>								
Y(NPQ)	0,41	0,17	-0,21	<b>-0,59*</b>	<b>-0,86***</b>	<b>-0,74**</b>	<b>-0,80**</b>							
Y(NO)	0,26	0,02	-0,21	-0,11	<b>-0,56*</b>	<b>-0,71**</b>	<b>-1,00***</b>	<b>0,80**</b>						
NPQ	0,34	0,32	-0,01	<b>-0,72**</b>	<b>-0,84**</b>	<b>-0,63*</b>	<b>-0,53*</b>	<b>0,92***</b>	<b>0,53*</b>					
qN	0,41	0,21	-0,15	<b>-0,83**</b>	<b>-0,84**</b>	-0,43	-0,35	<b>0,82**</b>	0,35	<b>0,93***</b>				
qP	-0,2	0	0,18	-0,08	0,37	0,73	0,94	<b>-0,63*</b>	<b>-0,94***</b>	-0,34	-0,1			
qL	-0,1	0,03	0,14	-0,15	0,28	0,72	0,86	<b>-0,52*</b>	<b>-0,86***</b>	-0,23	0,05	0,98***		
ETR	-0,3	0	0,26	0,12	<b>0,57*</b>	<b>0,70**</b>	<b>1,00***</b>	<b>-0,81**</b>	<b>-1,00***</b>	<b>-0,54*</b>	-0,4	<b>0,94***</b>	<b>0,86***</b>	
	F <sub>0</sub>	Fm	Fv/Fm	F	Fm´	~F <sub>0</sub>	Y(II)	Y(NPQ)	Y(NO)	NPQ	qN	qP	qL	

Niveles de significancia: \* p < 0,05; \*\* p < 0,01; \*\*\* p < 0,001.