



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

**Aporte fotosintético de la espiga al crecimiento de los granos en
Triticum aestivum L**

MEMORIA DE TÍTULO

SKARLETH FRANCISCA GALVEZ FLORES

**Talca – Chile
2020**

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, 2020

Aprobación:



Profesor Guía: Biol. Mg. PhD. Alejandro del Pozo Profesor asociado
Escuela de Agronomía
Facultad de Ciencias Agraria



Profesor informante: Ing. Agr. MS. PhD. Abdelhalim Khaled Elazab
Escuela de Agronomía
Facultad de Ciencias Agrarias

Fecha de presentación de memoria: 29 de mayo del 2020

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a Dios por permitirme tener y disfrutar a mi familia, en especial a mis padres Juan Gálvez y Yovanna Flores que me apoyaron incondicionalmente en el transcurso de mis estudios. Papá gracias por ser mi ejemplo a seguir “el mejor agricultor del mundo”, por todos esos consejos y por siempre demostrarme que te enorgullece que este siguiendo tus pasos. Mamá gracias por ser tan positiva, por tu preocupación, por tenerme tanta fe y apoyarme en cada una de mis decisiones, los amo y este logro es dedicado a ustedes.

A mis hermanos Kathalina, Vicente, Lukas y Antonia, quienes cada viernes por la tarde durante estos cinco años universitarios salían corriendo a buscarme con los brazos abiertos luego de una semana sin vernos, a mi mamá y familia en general que siempre tuvieron una palabra de aliento, un consejo o simplemente una cábala en cada prueba “rómpete una pata flan”. También quiero reconocer a una persona muy especial, mi novio Héctor, gracias por tu apoyo permanente, por estar para mí en las buenas y en las malas, te amo.

Pero no siempre solo la familia es fundamental en un proceso como este, quiero también agradecer a lindas personas que fueron parte de mi estadía universitaria, en especial a mis amigos y cercanos: Barbara Salamanca, Francisca Ávila, Lourdes Ubilla, Natalia Bustamante, Felipe Encina, Mario Mosqueira, Ignacio Muñoz, Sergio Vivanco, Bryan Arancibia, al grupo de huasos, compañeras de casa, compañeros en general, gracias por cada momento vivido, mañanas de conversas, días de estudios, tardes de aniversarios y noches de carretes, les deseo el mayor de los éxitos.

Además mis sinceros agradecimientos a el cuerpo docente de la universidad quienes con su conocimiento contribuyeron en mi formación académica. Finalmente quiero agradecer al centro de mejoramiento genético y fenómica vegetal, en especial a mi profesor informante Abdelhalim Khaled Elazab, quien desde el primer día que comencé mi tesis fue un apoyo fundamental hasta la culminación de este trabajo de investigación, por su gran entrega con este proyecto y pasión hacia la investigación. Además a mi profesor guía Alejandro del Pozo por su buena disposición y simpatía en cada momento.

ABSTRACT

The structural organs of the bread wheat (*Triticum aestivum* L) ear, such as awns and lemma are important sources of assimilates during the grain filling. Despite of their importance, the contribution of the wheat ear to grain filling is less studied than the other contributing organs, such as the flag leaf and the retranslocation of the stems. Compared to other organs the wheat ears have: high efficiency in the water use, re-fixing capacity of the respired CO₂ by the grains through the lemma and the paleas, osmotic adjustment capacity, xeromorphic features, delay senescence compared to the flag leaf. For all the previously mentioned characteristics, it is interesting to study the photosynthetic contribution of the ear to the grain filling. The main objective of this is comparing the photosynthetic contribution of different parts of the wheat plant to the grain filling and to remark the importance of the ear has to this process. Thus, a field experiment was carried out at the Agricultural Research Institute (INIA) in Santa Rosa, Chillan. Eight winter wheat genotypes were grown and seven days after anthesis the manipulation of sources / reserves treatments were conducts. The treatments were: control, ear shading and flag leaf defoliation. At maturity, yield parameters were measured in all treatments to analyze the contribution of organs to grain filling. The most interesting results that could be seen in the study were: that the ear contribution to the grain filling was about 25%. The treatment that sharply decreased grain yield per stem was treatment 1 "shaded ear". The control and the flag leaf defoliation treatments affected to a greater extent the number of grains per spike, while the weight of the grains was the most affected in the shaded ear treatment.

RESUMEN

Las estructuras que componen la espiga como barbas y lemas son fuentes importantes de asimilados para el llenado de grano en el trigo del pan (*Triticum aestivum* L). A pesar de su importancia, la contribución de la espiga al llenado de grano ha sido menos estudiada que los demás órganos contribuyentes, como la hoja bandera y retranslocación de los tallos. La espiga del trigo comparada con las demás estructuras tiene: alta eficiencia del uso del agua, capacidad de refijación del CO₂ respirado por los granos a través de los lemas y las paleas, capacidad de ajuste osmótico, rasgos xeromórficos, retardo de la senescencia respecto a la hoja bandera, entre otras características. Por todas estas cualidades es interesante estudiar el aporte fotosintético que genera la espiga al llenado de granos. El objetivo principal de este trabajo se centró en la comparación del aporte fotosintético de diferentes partes de la planta de trigo de pan al llenado de los granos, para cuantificar la contribución que tiene la espiga a este proceso. Para esto se realizó un ensayo de campo en el Instituto de investigación agropecuario (INIA) perteneciente a la localidad de Santa Rosa, Chillan. Se utilizaron ocho genotipos de trigo de invierno, a los cuales siete días después de anthesis se le realizaron tratamiento de manipulación de fuentes de reservas. Los tratamientos fueron: control, cubrimiento de la espiga y defoliación de la hoja bandera. A madurez se midieron parámetros de rendimiento en cada tratamiento, para analizar la contribución de los órganos al llenado de grano. Los resultados más interesantes que se pudieron apreciar en el estudio fueron: que la espiga presenta una contribución al llenado de granos de aproximadamente un 25%. El tratamiento que afectó en mayor medida el rendimiento por tallo fue el tratamiento 1 "espiga cubierta". Los tratamientos control y defoliación de la hoja bandera afectaron en mayor medida el número de granos por espiga y en el tratamiento de espiga cubierta se vio afectado el peso de los granos.

ÍNDICE

1. INTRODUCCION	1
1.1 Hipótesis	3
1.2 Objetivo general.....	3
1.3 Objetivo específico.....	3
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	4
2.1 Generalidades del cultivo del trigo.....	4
2.1.1 El trigo en el mundo.....	4
2.1.2 Importancia del trigo en Chile	4
2.2 El trigo	5
2.2.1 taxonomía del trigo.....	5
2.2.2 Características del trigo	5
2.3 Fotosíntesis en el trigo	6
2.4 Relación fuente- sumidero en la planta de trigo	7
3. MATERIALES Y METODOS.....	9
3.1 Detalles experimentales.....	9
3.1.1 Ubicación del estudio	9
3.1.2 Genotipos utilizados en el estudio.....	9
3.1.3 Características del manejo agronómico del ensayo	9
3.1.4 Diseño del ensayo	10
3.2 Medidas agronómicas y fisiológicas	11
3.2.1 Tratamientos de manipulación de fuentes / reservas.....	11
3.2.2 Componentes agronómicos.....	12
3.3 Análisis estadístico.....	12
3.3.1 Análisis de los resultados.....	12
4. RESULTADOS	13
4.1 Tratamiento control “sin manipulación en sus fuentes de reserva”	15
4.2 Tratamiento 1 “espiga cubierta”	17
4.3 Tratamiento 2 “defoliación de la hoja bandera”	19
5. DISCUSIÓN.....	21
6. CONCLUSIONES	24
7. BIBLIOGRAFIA	25

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Taxonomía del trigo harinero.....	5
Cuadro 3.1. Cultivares evaluados, año de liberación del cultivar, días hasta antesis y la presencia o ausencia de aristas en la espiga.....	9
Cuadro 4.1. Biomasa del tallo, rendimiento y componentes del rendimiento de ocho cultivares de trigo, para el tratamiento control “sin manipulación en sus fuentes de reserva”.	15
Cuadro 4.2. Biomasa del tallo, rendimiento y componentes del rendimiento de los ocho cultivares en el tratamiento 1 con cubrimiento de la espiga.....	17
Cuadro 4.3. Biomasa del tallo, rendimiento y componentes del rendimiento de los ocho cultivares en el tratamiento 2 con defoliación de la hoja bandera.....	19

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 3.1. Diseño experimental (a) y fotografía aérea del ensayo (b) ubicado en la localidad de Santa Rosa, Chillan, Chile. La imagen corresponde al momento de la aplicación de los tratamientos de manipulación de fuentes de reserva.....	10
Figura 3.2. Diagramas que muestran la configuración experimental para cada tratamiento del ensayo: control, espiga cubierta y la defoliación de la hoja bandera.....	11
Figura 4.1. Rendimiento del grano por tallo en cada uno de los tratamientos, cada valor representa la media de los genotipos utilizados para cada tratamiento.....	13
Figura 4.2. Efecto del tallo, espiga y hoja bandera al llenado de grano.....	14
Figura 4.3. Contribución de la espiga al llenado de grano en los diferentes cultivares	14
Figura 4.4. Relación entre el rendimiento por tallo y N°granos por espiga en el tratamiento control	16
Figura 4.5. Relación entre el rendimiento por tallo y el peso del mil granos en el tratamiento control.....	16
Figura 4.6. Relación entre el rendimiento por tallo y N°de granos por espiga en el tratamiento T1.	18
Figura 4.7. Relación entre el rendimiento por tallo y el peso del mil granos en el tratamiento T1.....	18
Figura 4.8. Relación entre el rendimiento por tallo y N°gran os por espiga en el tratamiento T2.....	20
Figura 4.9. Relación entre el rendimiento por tallo y el peso del mil granos en el tratamiento T2.....	20

1. INTRODUCCION

Alrededor del mundo el trigo (genero *Triticum*) es el cereal más cultivado ya que sus productos son esenciales para la nutrición humana. Debido a su importancia, en los lugares donde no es posible producirlo, este se importa. Con los años este cereal se está transformando en una parte esencial en la dieta, sobre todo para los habitantes de zonas urbanas (Latham, 2002).

En la economía agrícola chilena el comercio del trigo tiene una enorme relevancia, esto por dos razones, la superficie que representa en el ámbito agrícola y la gran cantidad de agricultores que se desempeñan en el rubo, ya sea a alta, mediana o baja escala. Por otra parte, al ser este cereal cultivado en gran parte de las zonas productoras, lo hacen ser uno de los sectores agrícolas más dispersos dentro del país, aun cuando la producción triguera se centra entre la octava y novena región de Chile (COTRISA, 2020).

Se sabe que con el aumento de la población en el mundo la demanda de cereales en general va creciendo en gran medida. Es por esta razón que en trigo pan, uno de los cereales más cultivado en el mundo, es necesario estudiar sus componentes de rendimiento, para un posible aumento de este. La fase de llenado de granos se relaciona con dos de los componentes del rendimiento, que son el número de granos por espiga y el peso de los granos. El llenado de grano en trigo se realiza con aportes de asimilados que se realizan en los diferentes órganos de la planta, ya sea hoja bandera, retranslocados del tallo y espiga (Maydup, 2013). Los trigos genéticamente han cambiado con el tiempo; genotipos antiguos tenían una mayor altura y mayores estructuras fotosintéticas, en cambio, los genotipos modernos tienen menor altura y estructuras fotosintéticas más acotadas, por lo que se cree que los genotipos antiguos no tendrían limitación para generar asimilados. Sin embargo, estudios han demostrado que genotipos modernos si pueden estar limitados por la disponibilidad de asimilados bajo condiciones óptimas (Slafer et al., 1996).

La espiga cuenta con partes que realizan fotosíntesis que podrían llegar a ser fuentes de asimilados para el trigo, pero el aporte que realiza la espiga en el trigo de pan es poco conocido en comparación a otros órganos de la planta, como por ejemplo, fotosíntesis de la hoja bandera y retranslocados del tallo. La espiga en su estructura posee órganos fotosintéticos como las brácteas, las barbas y el pericarpio de los granos. A su vez las brácteas están conformadas por glumas, lemmas y paleas. Todas estas partes verdes de la espiga pueden llegar a generar un importante aporte al rendimiento del grano en trigo (Blum, 1985). A pesar de que se sabe que estas partes podrían llegar a ser parte importante de la fotosíntesis, la contribución que realiza cada una de estas partes es desconocida. El estudio del desempeño de otras partes que generan asimilados para el llegando de granos, se dice

que podría variar la contribución que podrían tener las fuentes con el ambiente y el cultivar (Tambussi et al., 2007).

Existen estructuras verdes en las espigas que podrían tener un importante papel en la producción de fotoasimilados. Según Martínez et al. (2003) la producción de asimilados en estas estructuras (barbas, lemas) tiene un periodo más alargado en comparación con la hoja bandera, es decir, tienen senescencia más retardada. Las barbas, estructuras que le genera beneficios a la espiga, debido al aumento de área fotosintética y mayor asimilación neta de CO₂ en la espiga. Una alta asimilación de CO₂ podría resultar en un incremento de la actividad de la enzima Rubisco (Watanabe et al., 1994). Esta enzima está estrechamente relacionada con el proceso de fotosíntesis, ya que existe evidencia que difiere la actividad de esta enzima entre genotipos de trigo con alta o baja tasa de fotosíntesis (Evans y Austin, 1986).

Para dimensionar el aporte que podría llegar a tener se puede hacer la comparación de la cebada con el trigo duro. El primero es un cereal que tiene hoja bandera pequeña y barbas grandes y podrían contribuir al 90% de la espiga en condiciones óptimas, por el contrario el trigo posee barbas más pequeñas y su contribución a la espiga podría ser de 50% o más en ciertos casos (Blum, 1985).

En este ensayo se estudiará el comportamiento de la espiga en trigo de pan, el que presenta barbas más cortas que el trigo duro. Por ende, aumentar el tamaño de las barbas podría ser relevante para aumentar la contribución de asimilados al llenado de grano. A pesar de esto, no se ha estudiado en profundidad su contribución a la fotosíntesis de la espiga, debido a su compleja estructura, lo que la hace ser complicada de medir (Maydup et al., 2014).

1.1 Hipótesis

Las partes verdes de la espiga son fuentes importantes de fotosíntesis en comparación con otras fuentes, por ejemplo, hoja bandera, retranslocación de asimilados de los tallos, entre otras, y prolongan la contribución de asimilados durante el período de llenado del grano, en condiciones óptimas.

1.2 Objetivo general

- Comparación del aporte fotosintético de diferentes órganos de planta *Triticum aestivum* L al llenado de grano.

1.3 Objetivo específico

- Comparar el aporte fotosintético de diferentes órganos al llenado de grano, mediante la técnica de manipulación de las fuentes de reserva.
- Identificar el componente de rendimiento más afectado por los tratamientos aplicado.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 Generalidades del cultivo del trigo

2.1.1 El trigo en el mundo

En la temporada 2019 la producción mundial de cereales presentó un crecimiento de 1,2 millones de toneladas, lo que representa un alza de 2,4% sobre lo alcanzado en la temporada 2018, alcanzándose las 2.721 millones de toneladas, (FAO, 2020).

En relación con la producción mundial de trigo, se estima que este no ha presentado grandes variaciones con un total de 763 millones de toneladas en la temporada 2019, solo aumentó en 30,9 millones de toneladas en relación con la temporada 2018, muy cerca del récord registrado en 2016 de 765 millones de toneladas (FAO, 2020).

Según datos de la FAO, se calcula que para el año 2050 la demanda de maíz, trigo y arroz va a llegar a unos 3.300 millones de toneladas anualmente. Ya que es poco probable que el aumento de producción de estos cereales sea a través de un incremento en superficie, es muy importante estudiar la forma de acrecentar los rendimientos sobre las superficies agrícolas ya existentes para dichos cereales, y esto a través del mejoramiento genético o mejores prácticas de manejo del cultivo.

2.1.2 Importancia del trigo en Chile

El comercio del trigo a Chile se desarrolló alrededor del siglo XVII con el virreinato peruano, en paralelo a la apertura del mercado de trigo en Australia y California. Inicialmente se desarrolló una industria molinera en Concepción y entre los años 1865 y 1880 se consolidó en el Maule, cuando las exportaciones se dirigían principalmente a Inglaterra. Durante un tiempo, a costa del comercio del trigo el país generó grandes fortunas, aunque con la importancia que lograron países exportadores del cereal como Argentina, Canadá y Estados Unidos este mercado comenzó a decaer (BND, 2020).

Chile en la temporada 2018/2019 contaba con una superficie de aproximadamente 576 mil hectáreas de cereales, de las cuales un 48% corresponden a trigo. Cabe señalar que de este cultivo el 75 % de las producciones nacionales se concentran en las regiones de Ñuble, Biobío y Araucanía (ODEPA, 2020). Es decir, es de gran importancia económica para el país, lo cual conlleva a que tenga tanta relevancia estudiar sus componentes de rendimiento, para que así se mantengan y posiblemente aumentes sus producciones en el país.

2.2 El trigo

2.2.1 taxonomía del trigo

Cuadro 2.1. Taxonomía del trigo harinero

Reino:	<i>Plantae</i>
División:	<i>Magnoliophyta</i>
Clase:	<i>Liliopsida</i>
Orden:	<i>Poales</i>
Familia:	<i>Poaceae</i>
Género:	<i>Triticum</i>
Especie:	<i>Aestivum</i>
Nombre científico:	<i>Triticum aestivum L.</i>

(Elaboración propia fuente; CIMMYT, 2010)

2.2.2 Características del trigo

El trigo principalmente está representado por la especie *Triticum aestivum L.*, monocotiledónea, de habito anual y perteneciente a la familia Poaceae. Esta especie corresponde al trigo harinero, donde su principal uso comprende la producción de pan, galletas y repostería (Faiguenbaum, 1988).

Las plántulas de trigo poseen un crecimiento erecto. La altura de la planta adulta varía entre 90 y 95 cm. El grano es de tamaño intermedio a grande, color café oscuro, aspecto vítreo, y forma ovada. La espiga es de densidad media, aproximadamente de 10 a 11 cm de largo, color blanco, forma piramidal, y barbas largas distribuidas en toda su extensión. Las glumas de las espiguillas de la parte media de la espiga tienen abundante vellosoidad (Mellado y Madariaga, 2002).

El trigo según su hábito de desarrollo y exigencias de temperaturas se puede clasificar en tres variedades: invernales, de habito alternativo y primaverales (Matus y Vega, 2004). Las variedades invernales, habitualmente son de crecimiento primeramente rastrero, un periodo vegetativo extenso en comparación a las otras variedades y necesita de vernalización para pasar de estado vegetativo a reproductivo. Estos se pueden clasificar a su vez en trigos invernales tardíos o precoces, según la cantidad de días entre siembra y espigadura. (Matus y Vega, 2004).

Gracias a los avances de la biotecnología, ha sido posible un incremento en el desarrollo del mejoramiento genético del trigo, el cual primeramente analiza variabilidad genética estable con caracteres buscados, después seleccionar individuos de esas variedades que contengan los caracteres deseados, luego estos caracteres son incorporarlos a un material agronómico apropiado, seguido de una serie de pruebas de la nueva variedad en diversos ambientes y finalmente liberar la nueva variedad (Barriga, 1988). A través del mejoramiento genético se pudo identificar genes enanizantes Rht1 y Rht2, estos han permitido conseguir variedades semienanas y enanas (portadoras de un solo gen y portadoras de ambos genes, respectivamente) (Peña et al., 2002).

2.3 Fotosíntesis en el trigo

La fotosíntesis puede verse limitada tanto por factores externos como internos al proceso. Dentro de los primeros podemos mencionar las condiciones climáticas, por ejemplo, la radiación solar, humedad relativa, temperaturas, precipitaciones, entre otros. En cuanto a los factores internos podemos mencionar la acción de la Rubisco, contenido de clorofila y su duración activa. Además de estos factores existen otras relaciones que influyen sobre la fotosíntesis, como la interacción del medio externo con el metabolismo de las plantas (Gutiérrez et al., 2005).

Tradicionalmente se consideró a la hoja bandera como al principal contribuyente de asimilados para el llenado de los granos, dada su posición superior en la planta, (recibiendo mayor radiación) y a que se encuentra ubicada más cerca de los granos que el resto de las hojas (Evans et al., 1975). En la actualidad se distingue otros contribuyentes: como fotosíntesis de la espiga y la retranslocación de asimilados no estructurales almacenados en el tallo en preanthesis (Álvaro et al., 2008; Blum, 1998). Se ha estimado que la espiga podría tener un aporte de entre 10 a 76% esto dependiendo de algunos factores como; genotipo, la metodología usada y las condiciones de crecimiento (Abbad et al. 2004). Se sabe que las espigas en los cereales C₃, presentan órganos fotosintéticos adicionales a sus partes reproductivas, como son las brácteas, las aristas y el pericarpio de los granos. Todas estas partes verdes podrían aportar al llenado de grano e incrementar rendimientos (Blum, 1985). Dentro de las características que posee la espiga y que la hacen ser interesante respecto a otros órganos perteneciente a la planta de trigo son: capacidad de refijación del CO₂ respirado por los granos, alta eficiencia del uso del agua, capacidad de ajuste osmótico, rasgos xeromórficos, retardo de la senescencia respecto a la hoja bandera (Araus et al., 1993), mayor capacidad de transporte de asimilados y reciclaje del CO₂ respirado (a través de lemas y paleas) (Morgan, 1980; Bort et al., 1996; Tambussi et al., 2007). Adicionalmente a todas estas cualidades la espiga es beneficiada respecto de otros órganos en su ubicación cercana a los

destinos; la posición erecta sobre el cultivo y la ganancia de presentar órganos fotosintéticos de características distintas (Maydup, 2013).

Respecto a la fotosíntesis en la hoja bandera se dice que posee gran relevancia en el rendimiento de los granos de cereales como el trigo, debido a la importante contribución de asimilados que genera en antesis (Gutiérrez y Reynolds, 2000) y en la etapa del llenado de los granos (Blum, 1985). La tasa fotosintética de la hoja bandera varía entre genotipos de trigo, lo que es algo muy llamativo para los fisiólogos y fitomejoradores, ya que creen que esto podría ser un componente de alta productividad en relación con el rendimiento de granos (Blum, 1990). Bhagsari y Brown, (1986) sostienen que puede haber genotipos con alta o baja tasa de intercambio de CO₂ en la hoja bandera de las plantas de trigo; esto se relaciona con la actividad de la enzima Rubisco, donde a mayor tasa de intercambio de CO₂, mayor será la actividad de esta enzima (Watanabe et al., 1994). Se ha evidenciado que la actividad de esta enzima posee un papel clave en la fotosíntesis, ya que en genotipos con alta o baja tasa de fotosíntesis la actividad de la Rubisco es diferente (Evans y Austin, 1986).

En relación con la fotosíntesis en los tallos de trigo, varios autores concuerdan que los asimilados que se encuentran depositados en este órgano, son remobilizados en la etapa de pre-antesis y presentan una gran contribución al llenado de granos (Álvaro et al. 2008, Blum 1998). Esta contribución podría significar un aporte entre el 10 y el 50% del peso de los granos, según el genotipo utilizado y las condiciones hídricas (Blum 1998; Ehdaie et al. 2006; Ehdaie et al. 2008), además fotoasimilados como el fructanos depositados en este órgano podría significar entre un 5 y 20% del rendimiento en la etapa de llenado de los granos (Borrel et al., 1993). En trigo duro existe evidencia que esta última contribución es mayor en cultivares modernos que los cultivares de inicios del siglo XX, es decir se ha mejorado la eficacia de la translocación de materia seca con los años (Álvaro et al., 2008). Una forma de estimar la contribución de este órgano al llenado de granos es a través de la diferencia de peso del tallo entre antesis y madurez, de esta forma se podría calcular la porción de carbohidratos que se movilizan del tallo al grano (Ehdaie et al. 2008).

2.4 Relación fuente- sumidero en la planta de trigo

El concepto fuente-sumidero surge de la relación que existe entre la capacidad fotosintética potencial de la planta y la capacidad potencial que posee para utilizar estos productos, fuente y sumidero respectivamente. Las espigas, granos, tallos en crecimiento son ejemplos de lo que denominamos sumidero o destino (ya que poseen actividad meristemática, de diferenciación o de almacenamiento). Estos órganos extraen asimilados perteneciente a las fuentes como órganos fotosintéticos y/o de almacenamiento (Maydup,

2013). La biomasa que presente el grano puede deberse a una limitación tanto de la fuente como del sumidero (Alam et al., 2008).

En trigo harinero se ha evaluado a través de tratamientos de modificación de fuente-sumidero, las que generan cambios en el peso del grano, sin embargo, los resultados han sido contrastantes respecto al genotipo utilizado y las condiciones medioambientales (Fischer y HilleRisLambers, 1978; Slafer y Savin, 1994; Cruz-Aguado et al., 1999). Para interpretar los efectos de diferentes proporciones fuente-sumidero sobre el grano se debe tener en cuenta las condiciones ambientales en las que la capacidad de respuesta a los tratamientos es evaluada (Borrás et al., 2004). Dichas condiciones pueden presentar resultados conflictivos, aunque en gran cantidad de los estudios realizados, concluyen que el llenado de grano se ve colimitado por la disponibilidad de asimilados, como la capacidad del destino para utilizarlos (Borrás et al., 2004). También se sabe que en cultivares modernos de trigo harinero se ha generado una limitación de la fuente, ya que se ha incrementado con el tiempo el tamaño del sumidero (Fischer y HilleRisLambers, 1978; Koshkin y Tararina, 1989), por ejemplo, tallos más cortos (fuente) y mayor número de granos (destino) (Álvaro et al. 2008).

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Detalles experimentales

3.1.1 Ubicación del estudio

Los ensayos se llevaron a cabo bajo condiciones óptimas de crecimiento (riego suplementario) en el Campo de Santa Rosa del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA), Chillan, Chile (36° 32' S, 71° 55' W; 220 m.a.s.l). La localidad de Santa Rosa posee un ambiente de alto rendimiento, el promedio de las temperaturas es de 13,4°C, donde la temperatura mínima es de 5,7°C (julio) y la temperatura máxima es de 21,1°C (enero). En cuanto a las precipitaciones anuales fue de 631,5 mm, en 2019 (INIA, 2020). El suelo es del tipo Andisol.

3.1.2 Genotipos utilizados en el estudio

Durante la temporada 2019/2020 se evaluaron ocho cultivos comerciales del INIA de trigo de pan (*Triticum aestivum*) invernales modernos posrevolución verde (ver cuadro 3.1).

Cuadro 3.1. Cultivares evaluados, año de liberación del cultivar, días hasta antesis y la presencia o ausencia de aristas en la espiga.

Cultivar	Año de liberación	Días hasta antesis	Aristas
Melifen	1974	190	con
Manquefen	1977	193	sin
Laurel	1987	186	con
Tukan	1993	181	con
Kumpa	2002	187	sin
Bicentenario	2010	187	sin
Pionero	2013	177	sin
Kiron	2017	187	con

3.1.3 Características del manejo agronómico del ensayo

Los ensayos fueron evaluados en parcelas de 7 surcos de 2,0 m de longitud con 0,20 m entre surcos y con una densidad de 200 kg ha⁻¹ y con 4 repeticiones. La fecha de siembra fue el 15 de mayo 2019 y la cosecha se realizó en el estado de madurez fisiológico (Z9) el 20 de enero 2020. Las parcelas recibieron una fertilización completa que constaba de: 260 kg /ha de fosfato de amonio (46% P₂O₅ and 18% N), 90 kg/ ha de cloruro de potasio (60% K₂O), 200 kg/ ha de sul-po-mag (22% K₂O, 18% MgO and 22% S), 10 kg/ ha de boronatrocalcita

(11% B) y 3 kg/ ha de sulfato de zinc (35% Zn). Durante el macollamiento se aplicaron 153 kg ha⁻¹ adicionales de N. Las malezas se controlaron con los herbicidas recomendados y no se necesitaron fungicidas. En relación con el riego este se realizó por surco en 4 estados fenológico de cultivo; final de macollamiento (Z21, Zadoks et al. 1974) hoja bandera completamente expandida (Z37, Zadoks et al. 1974) inicio de espigado (Z50, Zadoks et al. 1974) e inicio del llenado de grano (Z70, Zadoks et al. 1974) riego suplementario.

3.1.4 Diseño del ensayo

Siete días después de anthesis los tratamientos de manejo de fuentes de reserva fueron aplicados en 30 cm del segundo surco de las parcelas, esto para evitar el efecto borde. El diseño experimental fue de parcelas divididas (i.e. los 30 cm) con cuatro repeticiones; los genotipos fueron asignados a las parcelas principales y los tratamientos como parcelas divididas, con un número total de 96 unidades experimentales (8 genotipos x 3 tratamientos x 4 repeticiones = 96).

a)

REP 1	REP 2			REP 3	REP 4
BICENTENARIO	T2	C	T1		
KIRON	T2	T1	C		
KUMPA	C	T1	T2		
LAUREL	T1	C	T2		
MANQUEFEN	T1	T2	C		
MELIFEN	T1	T2	C		
PIONERO	C	T2	T1		
TUKAN	C	T2	T1		

b)



Figura 3.1. Diseño experimental (a) y fotografía aérea del ensayo (b) ubicado en la localidad de Santa Rosa, Chillan, Chile. La imagen corresponde al momento de la aplicación de los tratamientos de manipulación de fuentes de reserva.

3.2 Medidas agronómicas y fisiológicas

3.2.1 Tratamientos de manipulación de fuentes/reservas

Siete días después de la antesis se establecieron tres tratamientos de manipulación a las plantas de la parcela. Los tratamientos del ensayo fueron; planta control sin manipulación, espiga cubierta y defoliación de la hoja bandera. La defoliación de las hojas bandera se realizó con una tijera y el cubrimiento de la espiga se realizó mediante un encapuchado con papel de aluminio, al cual se le realizó perforaciones para permitir el flujo de aire y evitar la acumulación de gases y el aumento de la temperatura (Maydup et al., 2010). Los tratamientos de manipulación se realizaron en tres filas centrales de cada parcela, en veinte tallos principales de cada genotipo.

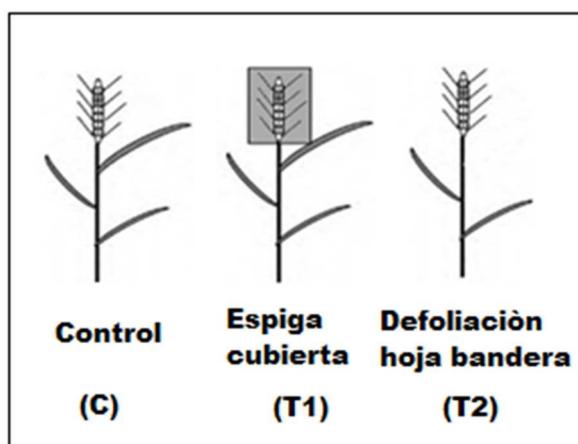


Figura 3.2. Diagramas que muestran la configuración experimental para cada tratamiento del ensayo: control, espiga cubierta y la defoliación de la hoja bandera.

La contribución de las diferentes partes de la planta al relleno del grano se calculó mediante las siguientes ecuaciones (Adaptado de Maydup et al., 2010, 2012, 2014):

$$\text{Contribución de la espiga al llenado del grano (\%)} = \frac{C-T1}{C} \times 100$$

$$\text{Contribución de la hoja bandera al llenado del grano (\%)} = \frac{C-T2}{C} \times 100$$

La translocación de la materia seca del tallo (MST) se calculó como la disminución del peso seco del tallo (con vainas de las hojas) entre siete días después de la antesis hasta la

cosecha (madurez), como una estimación de la movilización de carbohidratos de los tallos a los granos. Para ello se colectaron 20 tallos en antesis y en madurez, y la contribución del tallo al llenado del grano se calculó como en Álvaro et al. (2008):

$$\text{Contribución del tallo al llenado del grano (\%)} = \frac{\text{MST}}{\text{PGE}} \times 100$$

$$\text{MST} = \text{MS}_{\text{madurez}} - \text{MS}_{\text{Antesis}}$$

PGE es el peso de granos por espiga

3.2.2 Componentes agronómicos

Los parámetros de crecimiento se determinaron mediante muestreo destructivo en la cosecha (madurez): biomasa por tallo, rendimiento de grano por tallo, número de grano por espiga, peso de mil granos y índice de cosecha.

3.3 Análisis estadístico

3.3.1 Análisis de los resultados

Los efectos de los genotipos (8 genotipos) en cada tratamiento de manipulación (control, T1 y T2) se analizaron por tratamiento mediante análisis de varianza de una vía (ANOVA), (con el programa SPSS, además la separación de media será realizada con la prueba post hoc de Tukey b, donde las medias señaladas por la misma letra significan que no son significativamente diferentes según el test Tukey b ($p < 0,05$). Para el análisis de la contribución de la hoja bandera y de la espiga al crecimiento del grano se realizó una comparación del rendimiento del tratamiento control versus los tratamientos con manipulación en sus fuentes de reserva.

4. RESULTADOS

El peso de granos por tallo promedio de los ocho genotipos fue significativamente menor en el tratamiento T1 (plantas con espigas cubiertas) con respecto al control y tratamiento T2 (Fig. 4.1). En cuanto al tratamiento T2 (defoliación de la hoja bandera), este no difirió estadísticamente del tratamiento control.

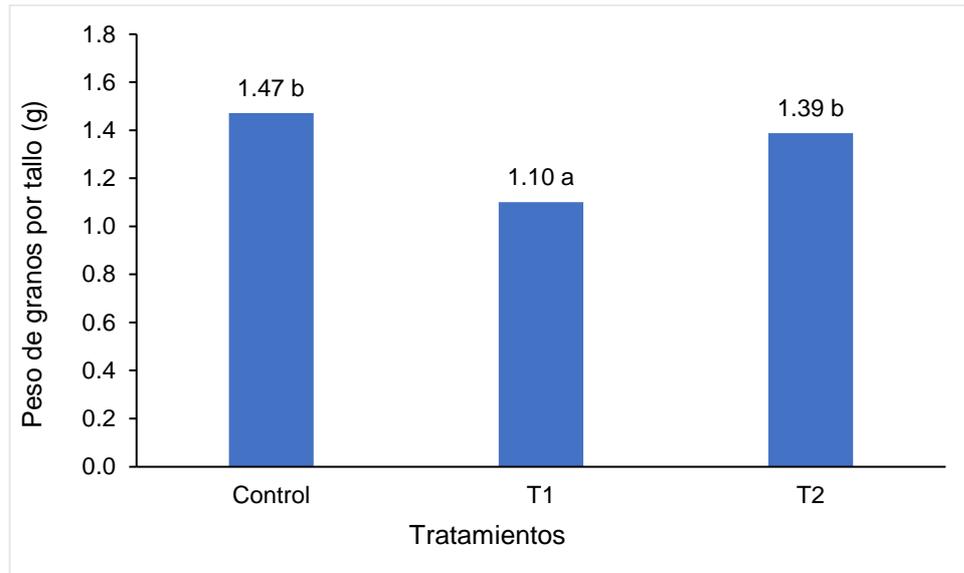


Figura 4.1. Rendimiento del grano por tallo en cada uno de los tratamientos. Cada valor representa la media de los genotipos utilizados para cada tratamiento (ocho genotipos para C, T1 y T2). Las medias señaladas por la misma letra significan que no son significativamente diferentes según el test Tukey b ($p \leq 0,05$). Para más detalles de los tratamientos figura 3.2.

En la figura 4.2. se muestra el efecto de los diferentes órganos de la planta de trigo pan sobre el rendimiento del grano, mediante los tratamientos realizados en este ensayo; espiga cubierta, la defoliación de la hoja bandera: Adicionalmente se muestra la translocación de materia seca desde el tallo. Los resultados indican que la espiga fue el órgano que mayor contribución hizo al llenado de grano, con una incidencia de un 25,55%, seguido por el tallo que presentó un 23,71% y finalmente la hoja bandera con un 7,37% de contribución al llenado de grano.

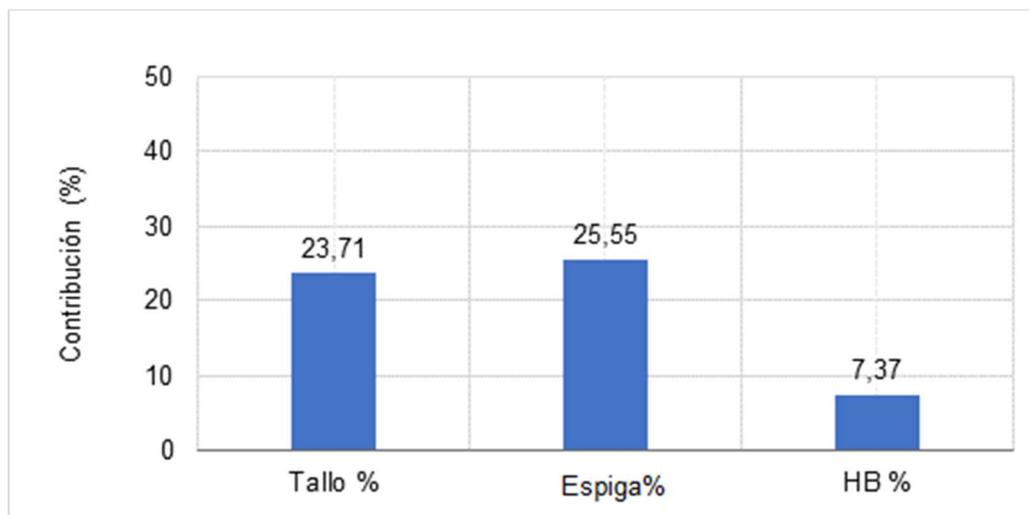


Figura 4.2. Efecto del tallo, espiga y hoja bandera al llenado de grano.

En la figura 4.3. se muestra la contribución de la espiga al llenado de granos, en los diferentes cultivares. El cvs. Melifen fue en el que la espiga tuvo un mayor aporte al llenado de grano, seguido por los cvs. Manquefen, Laurel y Kumpa. Los cvs. Tukan, Bicentenario, Pionero y Kiron no difieren estadísticamente y presentaron la menor contribución de las espigas al llenado de granos.

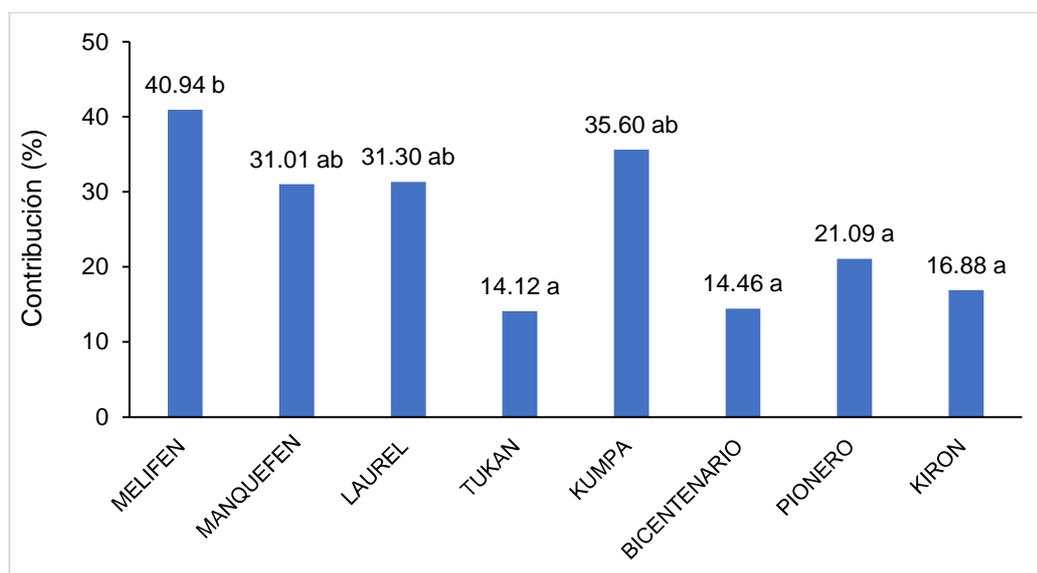


Figura 4.3. Contribución de la espiga al llenado de grano en los diferentes cultivares. Las medias señaladas por la misma letra significan que no son significativamente diferentes según el test Tukey b ($p \leq 0,05$).

4.1 Tratamiento control “sin manipulación en sus fuentes de reserva”

Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los ocho genotipos en el rendimiento de granos por tallo, los componentes del rendimiento e índice de cosecha, pero no en la biomasa de tallo (Cuadro 4.1). El cv. Kumpa liberado el año 2002 fue el que mostró los valores más altos, mientras el cv. Laurel liberado el año 1987, fue el que presentó valores más bajos.

Cuadro 4.1. Biomasa del tallo, rendimiento y componentes del rendimiento de ocho cultivares de trigo, para el tratamiento control “sin manipulación en sus fuentes de reserva”. Las medias señaladas por la misma letra significan que no son significativamente diferentes según el test Tukey b ($p < 0,05$).

Genotipo	Biomasa por tallo	Rdto de granos por tallo (g)	N° granos por espiga	Peso mil granos (g)	Índice de cosecha%
MELIFEN	3,82 a	1,49 ab	45,70 ab	32,53 ab	0,39 abc
MANQUEFEN	4,07 a	1,58 ab	45,22 ab	34,87 ab	0,39 abc
LAUREL	3,32 a	1,15 a	33,53 a	34,211 ab	0,35 a
TUKAN	4,15 a	1,70 ab	38,49 ab	43,80 c	0,41 bc
KUMPA	4,31 a	1,91 b	51,15 b	37,26 b	0,44 c
BICENTENARIO	3,89 a	1,66 ab	45,08 ab	36,69 b	0,43 bc
PIONERO	3,53 a	1,47 ab	49,03 b	30,06 a	0,41 bc
KIRON	4,20 a	1,54 ab	42,97 ab	35,74 ab	0,37 ab
Anova (p-valor) Genotipo	0,203	0,048	0,012	0,000	0,001

En el tratamiento control, el peso de granos por tallo tuvo una relación lineal y positiva con el número de granos por espigas (Fig. 4.4) y el peso de mil granos (Fig. 4.5).

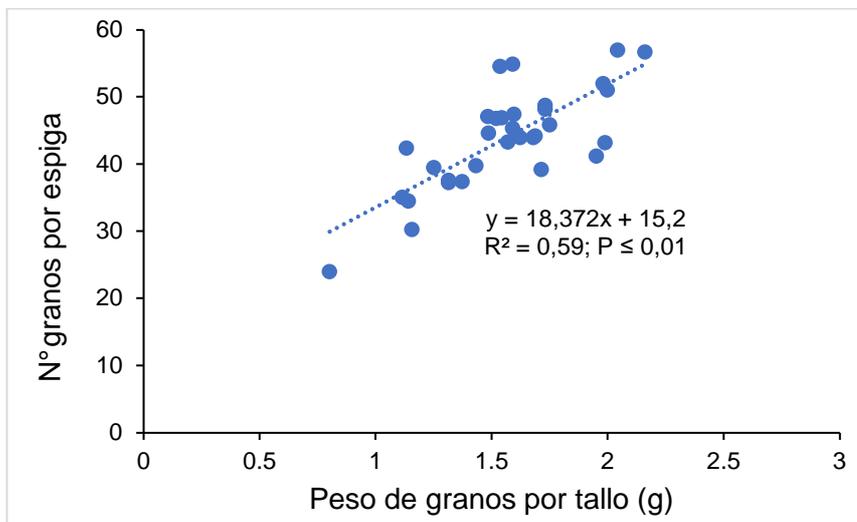


Figura 4.4. Relación entre el rendimiento por tallo y N° granos por espiga en el tratamiento control. Los símbolos representan el valor de la unidad experimental (n = 32, 4 réplicas x 8 genotipos).

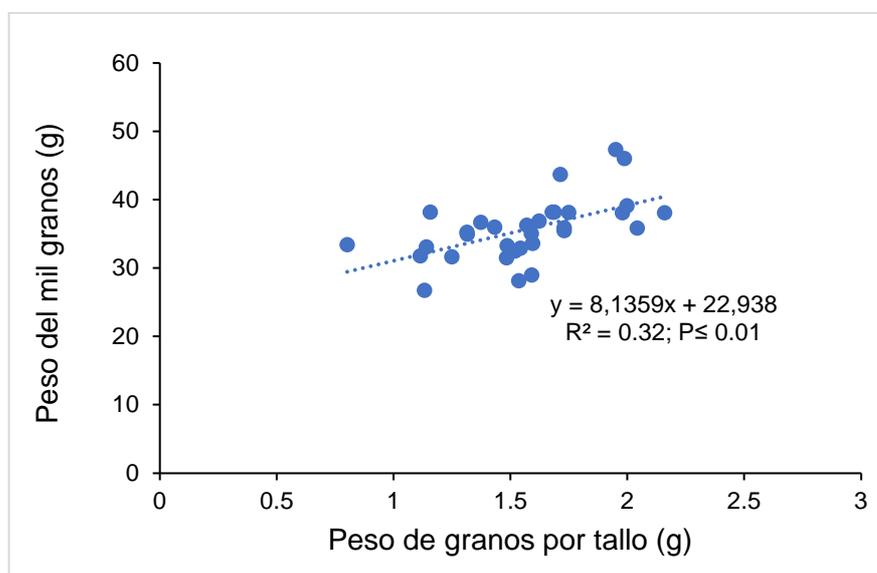


Figura 4.5. Relación entre el rendimiento por tallo y el peso del mil granos en el tratamiento control. Los símbolos representan el valor de la unidad experimental (n = 32, 4 réplicas x 8 genotipos).

4.2 Tratamiento 1 “espiga cubierta”

Según los resultados del cuadro 4.2. se observan diferencias estadísticamente significativas entre los ocho genotipos estudiados en el ensayo, donde el cv. Tukán fue el que presentó mayor rendimiento de granos y peso de mil granos, mientras que cv. Luarel fue el de más bajo rendimiento.

Cuadro 4.2. Biomasa del tallo, rendimiento y componentes del rendimiento de los ocho cultivares en el tratamiento 1 con cubrimiento de la espiga. Las medias señaladas por la misma letra significan que no son significativamente diferentes según el test Tukey b ($p < 0,05$).

Genotipo	Biomasa por tallo	Rdto de granos por tallo (g)	No. granos por espiga	Peso mil granos (g)	Índice de cosecha%
MELIFEN	2,74 ab	0,88 ab	35,37 b	24,87 a	0,32 a
MANQUEFEN	3,02 bc	1,09 abc	37,34 bc	29,35 abc	0,36 ab
LAUREL	2,28 a	0,79 a	26,12 a	29,96 abc	0,34 a
TUKAN	3,22 bc	1,46 d	35,65 b	40,84 d	0,45 cd
KUMPA	2,89 bc	1,23 cd	36,48 bc	33,70 c	0,42 bcd
BICENTENARIO	2,97 bc	1,42 cd	40,70 bc	34,86 c	0,48 d
PIONERO	2,69 ab	1,16 bcd	43,55 c	26,54 ab	0,43 bcd
KIRON	3,39 c	1,28 cd	39,85 bc	32,07 bc	0,38 abc
Anova (p-valor) Genotipo	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

Según las figuras 4.6. y 4.7. el tratamiento 1 “espiga cubierta” afectó mayormente el peso de los granos que el N° de granos por tallo, ya que posee una mayor correlación con el rendimiento de granos por tallo.

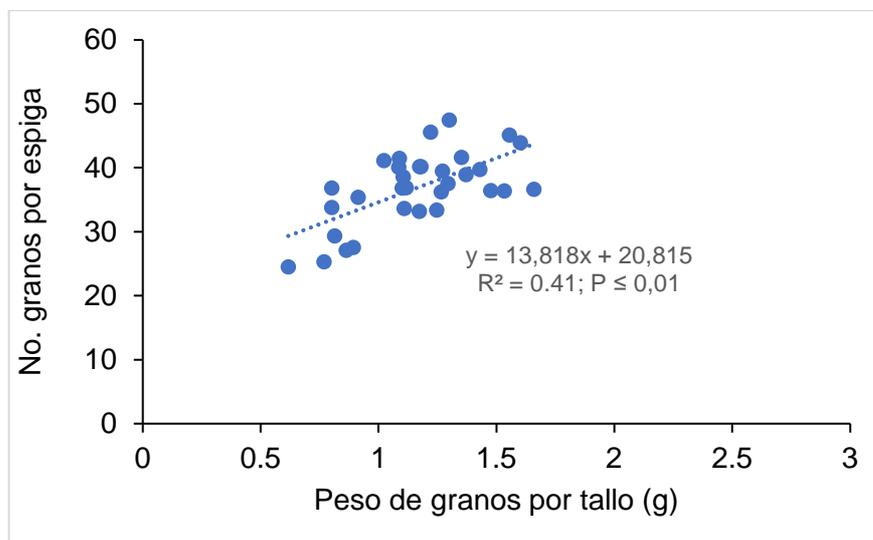


Figura 4.6. Relación entre el rendimiento por tallo y N° de granos por espiga en el tratamiento T1. Los símbolos representan el valor de la unidad experimental (n = 32, 4 réplicas x 8 genotipos).

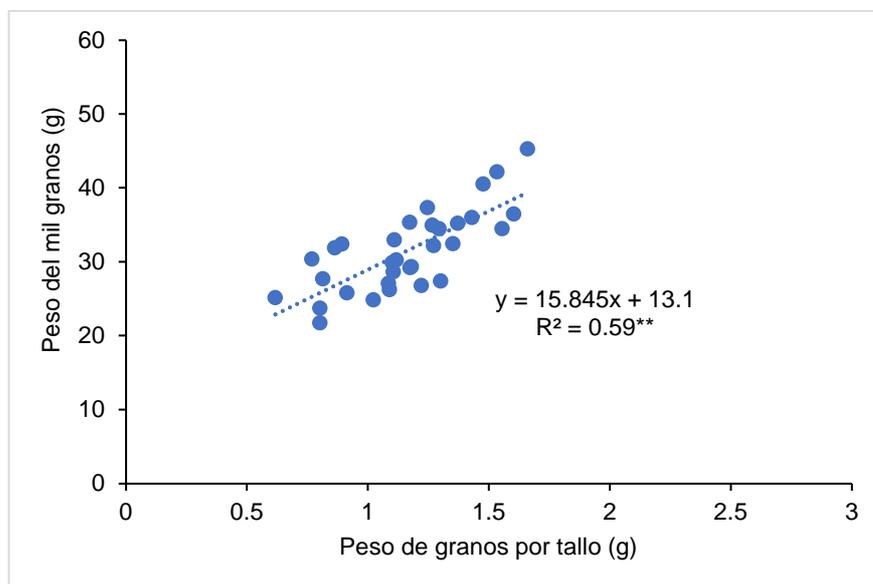


Figura 4.7. Relación entre el rendimiento por tallo y el peso del mil granos en el tratamiento T1. Los símbolos representan el valor de la unidad experimental (n = 32, 4 réplicas x 8 genotipos).

4.3 Tratamiento 2 “defoliación de la hoja bandera”

Según los resultados del cuadro 4.3. se observan diferencias estadísticamente significativas entre los ocho genotipos estudiados en el ensayo, donde, el genotipo que mostró mayor valor en los parámetros fue el genotipo Kumpa liberado el año 2002 y el que mostró menor valor en los parámetros fue el genotipo Luarel liberado el año 1987.

Cuadro 4.3. Biomasa del tallo, rendimiento y componentes del rendimiento de los ocho cultivares en el tratamiento 2 con defoliación de la hoja bandera. Las medias señaladas por la misma letra significan que no son significativamente diferentes según el test Tukey b ($p < 0,05$).

Genotipo	Biomasa por tallo	Rdto de granos por tallo (g)	No. granos por espiga	Peso mil granos (g)	Índice de cosecha%
MELIFEN	2,73 ab	1,25 ab	39,08 b	32,15 ab	0,46 ab
MANQUEFEN	3.03 abc	1,44 abc	39,55 b	36,18 b	0,47 ab
LAUREL	2,39 a	1,07 a	29,23 a	36,48 b	0,45 a
TUKAN	3,14 abc	1,59 bc	37,27 b	42,54 c	0,51 ab
KUMPA	3,26 bc	1,67 c	48,40 c	34,62 ab	0,51 ab
BICENTENARIO	2,90 abc	1,49 bc	42,53 bc	35,11 b	0,52 b
PIONERO	2,81 abc	1,42 abc	48,38 c	29,21 a	0,50 ab
KIRON	3,55 c	1,65 bc	44,21 bc	37,31 b	0,47 ab
Anova (p-valor) Genotipo	0,003	0,001	0,000	0,007	0,000

Según las figuras 4.8. y 4.9. el tratamiento 2 “defoliación de la hoja bandera” afectó mayormente el N° de granos por tallo que el peso de los granos, ya que posee una mayor correlación con el rendimiento de granos por tallo.

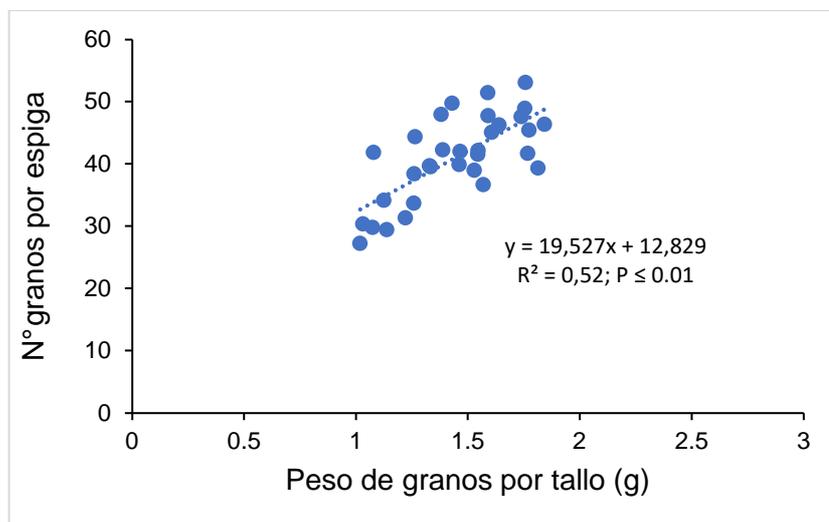


Figura 4.8. Relación entre el rendimiento por tallo y N° granos por espiga en el tratamiento T2. Los puntos azules representan el valor de la unidad experimental (n = 32, 4 réplicas x 8 genotipos).

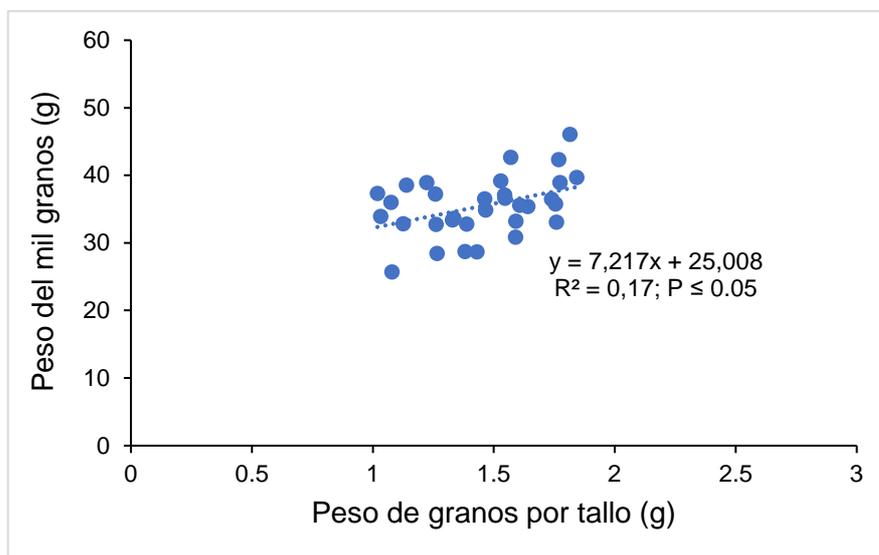


Figura 4.9. Relación entre el rendimiento por tallo y el peso del mil granos en el tratamiento T2. Los puntos azules representan el valor de la unidad experimental (n = 32, 4 réplicas x 8 genotipos).

5. DISCUSIÓN

La introducción de los alelos de enanismo (i.e. Rht) durante la revolución verde ha reducido la biomasa de tallos, al momento de anthesis (Álvarez et al, 2008). Así, se redujeron las pérdidas de rendimiento al disminuir el encamado de las plantas (Berry et al, 2007) y se incrementó el rendimiento potencial, principalmente debido al aumento del número de granos por unidad de área (Miralles y Slafer, 1996; Royo et al, 2007). Sin embargo, esta reducción en biomasa de tallo y aumento en el número de granos podría tener penalidades, especialmente en condiciones de estrés (e.g. estreses hídrico y térmico). Además, estudios recientes confirman que alguna limitación por fuente podría aparecer en cultivos modernos bajo condiciones óptimas (Borrel et al, 1993; Álvarez et al, 2008). Borrel et al (1993) reportó que la reducción del 21% de la altura del tallo redujo en un 35% la cantidad de carbohidratos almacenado en tallos.

Generalmente, el llenado de grano se realiza con asimilados derivados de la hoja bandera, de reservas del tallo y de la fotosíntesis desde partes de la espiga (Blum, 1998; Ehdai et al, 2006; Foulkes et al, 2007; Tambussi et al, 2007, Álvarez et al, 2008). Los resultados del estudio mostraron una contribución de los tallos al llenado del grano de alrededor de 24% (Figura 4.2). El estudio previo de Borrel et al (1993) en condiciones óptimas mostró que los carbohidratos (principalmente fructanos) almacenados en el tallo pueden contribuir entre un 5 y un 20% al rendimiento durante el llenado de granos.

El resultado más interesante del estudio es la contribución de la fotosíntesis de espiga (T1) al llenado del grano, que fue un poco más alta que la remobilización de los tallos y casi el triple de la contribución fotosintética de la hoja bandera (Figura 4.1 y 4.2). Además, el rendimiento de grano por tallo de este tratamiento mostró una correlación más alta con el peso de mil granos en comparación con los tratamientos control (C) y supresión de la fotosíntesis de la hoja bandera (T2) (Figuras 4.5, 4.7 y 4.9).

Según varios autores (Kriedemann, 1966; Morgan, 1980; Knoppik et al, 1986; Araus et al, 1993; Bort et al, 1996; Martínez et al, 2003; Tambussi et al, 2005; Carretero et al, 2011; Serrago et al, 2011) las espigas son una fuente importante de asimilados para los granos y tienen características que aumentan su eficiencia en el llenado de los granos en comparación con el resto de las fuentes, estas características incluyen:

- 1) capacidad de re-fijación del CO₂ respirado por los granos (usando las paleas, lemmas, glumas y el pericarpio que fijan el CO₂ respirado por los granos que presenta 44% de la fotosíntesis neta). La espiga es el órgano más expuesto a la radiación solar (por su posición apical) y posiblemente el que más se calienta, por lo que la re-fijación de CO₂ respirado por los granos es una ventaja para reducir las pérdidas del CO₂ por fotorrespiración (especialmente en condiciones de altas temperaturas).

2) alta eficiencia instantánea en el uso del agua (i.e. fotosíntesis/transpiración mediante mediadas del intercambio de gases),

3) retardo de la senescencia respecto al resto de órganos verdes durante la etapa final del ciclo del cultivo (i.e. la llamada carácter stay green). Los resultados de estudios usando las técnicas de intercambio de gases y fluorescencia confirman que las espigas muestran un retraso en la degradación de componentes fotosintéticos (e.g. Rubisco, la actividad del fotosistema II, y clorofila). Así, la espiga forma parte de los órganos que continúan aportando al llenado de granos y su aporte podría incrementarse cuando los cultivos son afectados por bajada de asimilados de las hojas o enfermedades foliares.

4) la cercanía a los destinos (i.e. granos), por lo que el camino que los asimilados deben pasar es más corto que desde otras fuentes (e.g. hoja bandera);

5) su posición superior de la planta le da más ventajas que los otros órganos en la absorción de la radiación y del CO₂.

6) la presencia de ceras epicuticulares aumenta la reflectancia de la espiga y por eso ayuda en evitar la absorción de la energía excesiva. El exceso de energía puede causar la fotoinhibición de la fotosíntesis y senescencia prematura.

7) capacidad de ajuste osmótico y alto contenido relativo del agua.

Aunque la importancia de la fotosíntesis de la espiga en el llenado de granos ha sido demostrada, el rango de la variabilidad genética en la fotosíntesis de espiga no ha sido muy estudiada (Maydup, 2013). Los resultados del estudio presentan variaciones genéticas en la fotosíntesis de la espiga donde el cv. Melifen mostró mayores aportes de la espiga al llenado de grano (40, 9%); los cvs. Tukan, Pionero, Bicentenario y Kiron mostraron menores aportes (entre 14.12 y 21.09 %; Figura 4.3).

Las estrategias usadas para aumentar el rendimiento confirman a un aumento en alguno de estos dos componentes: el número de granos por espiga o el peso de granos (Maydup, 2013). Fischer (1985) reportó una fase crítica en la determinación del número de granos por espiga entre 20 y 30 días antes de antesis (desde la iniciación de la espiguilla terminal a antesis). Mientras que el establecimiento del peso de granos está determinado en dos fases: 1) entre antesis y madurez (i.e. la etapa de llenado de los granos); y 2) la etapa previa a antesis (10 días) cuando se ocurre el desarrollo de los carpelos florales que forman luego el pericarpio del grano. Existe una relación positiva entre el peso de granos y el peso de los carpelos al momento de antesis (Calderini et al, 1999). Así, la determinación del número de granos y la determinación del peso de estos se superpondría unos días en el tiempo. Esta superposición en el tiempo produce una compensación por la disponibilidad de asimilados entre el número de granos por espiga y el peso potencial de los mismos (Gambín y Borrás, 2010). En este estudio los tratamientos de supresión fotosintético de la espiga y la hoja bandera fueron aplicados siete días después antesis donde el número total de los granos fue establecido.

Generalmente, el análisis de los componentes del rendimiento muestra que el aumento del rendimiento correlaciona positivamente con el aumento del número de granos por unidad de área. El incremento en el número de granos de los cultivos modernos resultado de la relocalización de asimilados de la parte vegetativa a la reproductiva (Miralles y Slafer ,1995). El mayor número de granos resultado del incremento en el número de espiguillas por espiga, como de aumentos en el número de granos por espiguilla (Álvaro et al, 2008; Royo et al, 2007; Isidro et al, 2011). Existen muchos estudios previos en donde se reporta al número de granos como el principal componente del rendimiento (Savin y Slafer, 1991; González et al, 2003). Los resultados del estudio confirmaron lo mismo en todos los tratamientos aplicados (Figuras 4.4, 4.6 y 4.8) donde el rendimiento de granos por tallo mostró correlaciones positivas (altamente significativas) con el número de granos por espiga. Las bajas correlaciones entre el rendimiento del tallo y el peso del mil granos (excepto en el tratamiento de supresión fotosintética de espiga, figuras 4.5, 4.7 y 4.9) aún no está resuelta y puede deberse a varias razones (Miralles y Slafer, 1996; Slafer et al. 1996; Miralles et al. 1998; Flintham et al. 2000): 1) a la insensibilidad a las giberelinas inducida por los alelos de enanismo; 2) a la competencia por asimilados post-antesis; y 3) a la aparición de granos en posiciones con menor peso potencial (posiciones distales de las espiguillas).

Sinclair y Jamieson (2006) informaron que un incremento en el número de granos, sin un incremento paralelo de los asimilados disponibles, no producirá mejoras en los rendimientos. Ellos mostraron que cuando se reduce la fuente de asimilados post-antesis (i.e. tratamientos de desfoliado o sombreado), un mayor número de granos fijado no se corresponde con mayores rendimientos y se observa que las bajadas de fuente producen una disminución del peso de estos. Estos argumentos de Sinclair y Jamieson (2006) no son válidos para este estudio porque en los tratamientos de supresión de fotosíntesis de la espiga y la hoja bandera el rendimiento de los granos por tallo mostró correlaciones muy altas con el número de granos por espiga y correlaciones más bajas con el peso del mil granos (Figuras 4.6, 4.7, 4.8 y 4.9). Generalmente, en la explicación de los resultados de los tratamientos de supresión de fuente se debe tener en cuenta los mecanismos compensatorios que se pueden dar en los tejidos remanentes (Chanishvili et al, 2005). Dado que la remobilización del tallo, la fotosíntesis de espiga y la tasa fotosintética puede incrementarse compensando la reducción del área fotosintética suprimida (por desfoliado o sombreado).

6. CONCLUSIONES

Basados en las condiciones establecidas en el presente estudio se permiten concluir que:

- La contribución de la fotosíntesis de la espiga al llenado de granos fue el más alto respecto a las otras fuentes de carbohidratos.
- Existe una correlación positiva en todos los tratamientos entre el rendimiento de granos por tallo con el número de granos por espiga, destacando que el número de grano por espiga es el factor que más aporta en el rendimiento de granos, excepto en el caso del tratamiento de supresión de la fotosíntesis de la espiga donde el peso de mil granos fue el factor que más aporta en el rendimiento de granos.
- En la interpretación de los tratamientos de manipulación de fuente se debe tener en cuenta los mecanismos compensatorios que se pueden dar en los tejidos remanentes.
- Existen variaciones genéticas en el aporte de la fotosíntesis de espiga, donde el cultivo Melifen presenta el mayor comportamiento y los cultivos Tukan, Pionero, Bicentenario y Kiron presentan el menor comportamiento.
- Existen diferencias significativas entre los cultivos estudiados en todos los tratamientos, donde los genotipos Kumpa y Tukan, mostraron el mayor rendimiento de granos en los tratamientos C, T1 y T2 y el genotipo Laurel mostró lo contrario.

7. BIBLIOGRAFIA

Abbad, H., Jaafarib, S., Bortc, J., Arausc, L. 2004. Comparison of flag leaf and ear photosynthesis with biomass and grain yield of durum wheat under various water conditions and genotypes EDP Sciences, 24. p 19–28.

Alam, M.S. et al., 2008. Effect of Source and / or Sink Restriction on the Grain Yield in Wheat. Journal of Applied Sciences Research, 4(3), p. 258–261.

Álvaro, F., Royo, C., García del Moral, * L., y Villegas D. 2008. Relleno de grano y respuestas de translocación de materia seca a las modificaciones de fuente-sumidero en una serie histórica de trigo duro. Cosecha ciencia, 48. p. 1523-1531.

Araus, J. L., Brown, H.R., Febrero, A., Bort, J., Serret, M.D. 1993. La fotosíntesis de la espiga, la discriminación por isótopos de carbono y la contribución del CO₂ respiratorio a las diferencias en la masa de grano del trigo duro. Planta y Célula 16: p 383-392.

Barriga, P. 1988. Mejoramiento genético y biotecnología en trigo. Agrosur. 17: p.72- 79.

Biblioteca Nacional Digital (BND). 2020. Producción de trigo. Santiago, Chile. [En línea] Recuperado en: < <http://www.memoriachilena.gob.cl/602/w3-article-93721.html>> consultado el 19 de marzo del 2020.

Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT). 2010. Análisis de riesgo para el trigo genéticamente modificado. México. [En línea] Recuperado en: <http://start.iminent.com/StartWeb/3082/homepage/#q=clasificacion%20trigos> consultado el 07 de abril del 2020.

Berry, P.M., and Berry, S. 2007. Ideotype design for lodging-resistant wheat. Euphytica, 3(1). p.165–179.

Bhagsari, A.S. y Brown, R.H. 1986. “Leaf Photosynthesis and Its Correlation with Leaf Area”, Crop Sci. 26: p.127-131.

Blum, A. 1985. The Effect of Heat Stress on Wheat Leaf and Ear Photosynthesis. Journal of Experimental Botany. 37. p 111-118.

Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. Euphytica, 100, p.77–83.

Blum, A. 1990. "Variation among Wheat Cultivars in the Response of Leaf Gas Exchange to Light", *The Journal of Agricultural Science*.115: p.305-311.

Borrel, A.K., Incoll, D.L., and Dalling, M.J. 1993. The influence of the Rht1 and Rht2 on the deposition and use of stem reserves in wheat. p.317–326.

Borrás, L., Slafer, G.A., y Otegui, M.E. 2004. Respuesta del peso seco de la semilla al sumidero fuente manipulaciones en trigo, maíz y soja: una reevaluación cuantitativa. *Cultivos de campo Res.* 86, p. 131-146.

Bort, J., Brown, R.H., and Aurus, J.L. 1996. Refixation of respiratory CO₂ in the ears of C₃ cereals., *Journal of Experimental Botany*.47(303), p.1567–1575.

Calderini, D.F., Reynolds, M.P., y Slafer, G.A. 1999. "Genetic Gains in Wheat Yield and Associated Physiological Changes during the Twentieth Century", en Satorre, E. H. y G. A. Slafer (eds.). *Wheat Ecology and Physiology of Yield Determination*. Food Products Press, Nueva York.

Carretero, R., Bancal, M.O., and Miralles, D.J. 2011. Effect of leaf rust (*Puccinia triticina*) on photosynthesis and related processes of leaves in wheat crops grown at two contrasting sites and with different nitrogen levels. *European Journal of Agronomy*, 35(4), p.237–246.

Chanishvili, S.S., Badridze, G.S., Barblishvili, T.F., and Doledze, M.D. 2005. Defoliation, Photosynthetic Rates, and Assimilate Transport in Grapevine Plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. 52(4). p.507–512.

Comercializadora de trigo s. a (COTRISA). 2020. Datos para el mercado nacional del trigo. Santiago, Chile. [En línea] Recuperado en: <<https://www.cotrisa.cl/mercado/trigo/nacional/>> consultado el 04 de abril del 2020.

Cruz-Aguado, J.A., Reyes, F., Rodes, R., Perez, I., Dorado, M. 1999. Effect of source-sink ratio on partitioning of dry matter and ¹⁴C-photoassimilates in wheat during grain filling. *Annals of Botany*. 83. p.655–665.

Ehdaie, B., Alloush, G.A., Madore, M.A., y Waines, J.G. 2006. Variación genotípica para reservas de tallo y movilización en trigo: I. Cambios post-síntesis en materia seca de entrenudo. *Crops Science*. 46. p.735–746.

Ehdaie, B., Alloush, G.A., y Waines, J.G. 2008. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research*.106. p. 34-43.

Evans, L.T. y Austin, R.B. 1986. "The Specific Activity of Ribulose-1, 5-Biphosphate Carboxilase in Relation to Genotype in Wheat", *Planta*, 167: p. 344-350.

Evans, L.T., Wardlaw, I.F., Fischer, R.A. 1975. Wheat. In: Evans LT, ed. *Crop physiology: some case histories*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, p.101–150.

Faiguenbaum, H. 1988. Producción de cultivos en Chile. Cereales, leguminosas e industriales. Publicitaria Torrelozones, Santiago, Chile. p. 187-212.

Fischer, R.A., HilleRisLambers, D. 1978. Effect of environment and cultivar on source limitation to grain weight in spring wheats. *Australian Journal of Agricultural Research*. 29. p. 443–458.

Fischer, R.A. 1985. Número de granos en cultivos de trigo y el Influencia de la radiación solar y la temperatura *The Journal of Agricultural Science*. 105. p.447–461.

Flintham, J.E. et al., 2000. Optimizing wheat grain yield: effects of Rht (gibberellin-insensitive) dwarfing genes. *Journal of Agricultural Science*, 128(01), pp.11–25.

Foulkes, M.J. et al., 2007. Identifying physiological traits associated with improved drought resistance in winter wheat. *Field Crops Research*, 103(1), p.11–24.

Gambín, B.L., and Borrás, L. 2010. Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: a comparison across crop species. *Annals of Applied Biology*, 156(1), p.91–102.

González, F.G., Slafer, G.A., and Miralles, D.J. 2003. Grain and t₀oret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *Field Crops Research*, 81, p.17–27.

Gutiérrez, M., Reynolds, M., Escalante, J., y Larqué, A. 2005. Algunas consideraciones en la relación entre fotosíntesis y el rendimiento de grano en trigo. *CIENCIA ergo-sum, Revista Científica Multidisciplinaria de Prospectiva*. 2005;12(2). p.149-154.

Instituto de investigaciones agropecuarias (INIA). 2020. Red agrometeorológica. Ministerios de agricultura, Gobierno de Chile. [En línea] Recuperado en: <<http://agromet.inia.cl/>> consultado el 07 de abril del 2020.

Isidro, J. et al., 2011. Changes in duration of developmental phases of durum wheat caused by breeding in Spain and Italy during the 20th century and its impact on yield. *Annals of botany*, 107(8), p.1355–66.

Knoppik, D., Selinger, H., Ziegler-Jöns, A. 1986.differences between the flag leaf and the ear of a spring wheat cultivar (*Triticum aestivum* cv. *Arkas*) with respect to the CO₂ response of assimilation, respiration and stomatal conductance. *Physiologia plantarum*. 68. p. 451-457.

Koshkin, E.I., y Tararina, V.V. 1989. Yield and source/sink relations of spring wheat cultivars. *Field Crops Research*. 22: p.297-306.

Kriedemann, P. 1966. The photosynthetic activity of the wheat ear. *Annals of Botany*. 30. p. 349-363.

Latham, M. 2002. Nutrición Humana en el mundo. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Nueva York, Estados Unidos. C, 26.

Martinez, D.E., Luquez, V.M., Bartoll, C.G., Guiamet, J.J. 2003. Persistence of photosynthetic components and photochemical efficiency in ears of water-stressed wheat (*Triticum aestivum*). *Physios Plantarum*. 119. p. 519-525

Matus y Vega. 2004. Boletín de Trigo 2004 manejo tecnológico. Centro regional de investigación Quilmapu, Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Ministerio de Agricultura. Chile. p.186

Maudup, M. 2013. Fotosíntesis de la espiga de trigo y su papel buffer en el llenado de grano en situaciones adversas. Obtenido de Instituto Nacional de Tecnología. La Plata, Argentina. p.40-82.

Maudup, M., Antonieta, M., Guiamet, J., Graciano, C., López, J., Tambussi, E. 2010. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum*. L). *Field crops research*, 119. p 48-58.

Maudup, M.L., Antonieta, M., Guiamet, J.J., Tambussi, E.A. 2012. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum*. L): evidence for genetic gains over the past century. *Field crops research*, 134. p 208-215.

Maudup, M.L., Antonieta, M., Guiamet, J.J., Graciano, C., Tambussi, E.A. 2014. The contribution of the awns of bread wheat (*Triticum aestivum*. L) to grain filling: responses to water deficit and the effects of awns on ear temperature and hydraulic conductance. Field crops research, 167. p 102-111.

Mellado, M. y Madariaga, R. 2002. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Centro Regional de Investigación Quilamapu, Chillán, Chile. Casilla 426.

Miralles, D.J., Calderini, D.F., Pomar, K.P., y D'Ambrogio, A. 1998. Enanismo de genes y dimensiones celulares en diferentes órganos del trigo. The Journal of experimental botany. 49: p. 1119–1127.

Miralles, D.J., and Slafer, G.A. 1995. Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulations. Field Crops Research, 43(2-3), p.55–6.

Miralles, D.J., and Slafer, G.A. 1996. Grain Weight Reductions in Wheat Associated with Semidwarfism: Analysis of grain Weight at Different Positions Within the Spike of Near-isogenic Lines. J. Agronomy & Crop Science, 16(177), p.9–16.

Morgan, J. 1980. Osmotic Adjustment in the Spikelets and Leaves of Wheat. Journal of experimental botany. 31. p. 655–665.

Oficina de Estudio y Políticas Agrarias (ODEPA). 2019. Boletín de cereales, avance 2019. Ministerios de agricultura, Gobierno de Chile. [En línea] Recuperado en: <<https://www.odepa.gob.cl/rubros/cereales>>. Consultado el 05 de junio del 2019.

Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). 2020. Situación alimentaria mundial. [En línea] Recuperado en: <<http://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/es/>> consultado el 04 de abril 2020.

Peña, R. 2002. Wheat for bread and other foods. In: Bread wheat, Improvement and production. Organización de las naciones Unidas para la agricultura y alimentación (FAO). Roma, Italia.

Reynolds, M.P., Gutiérrez, M. 2000. "Photosynthesis of Wheat in a Warm, Irrigated Environment. I: Genetic Diversity for Photosynthesis and Its Relation to Productivity", Field Crop Res. 66: p.37-50.

Royo, C., Álvaro, F., Martos, V., Ramdani, A., Isidro, J., Villegas, D., y García, L.F. 2007. Cambios genéticos en los componentes de rendimiento de trigo duro y rasgos asociados en variedades italianas y españolas durante el siglo XX. *Euphytica* 155. p. 259–270.

Savin, R., Slafer, G.A. 1991. Shading effect on the yield of Argentinian wheat cultivar. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 116. p. 1-7.

Serrago, R.A., Carretero, R., Bancal, M.O., Miralles, D.J. 2011. Grain weight response to foliar diseases control in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 120(3), pp.352–359.

Sinclair, T.R., and Jamieson, P.D. 2006. Grain number, wheat yield, and bottling beer: An analysis. *Field Crops Research*, 98(1), p.60–67.

Slafer, G.A. 1996. Differences in phasic development rate amongst wheat cultivars independent of responses to photoperiod and vernalization. A viewpoint of the intrinsic earliness hypothesis. *The Journal of agricultural Science*, 126. p.403–419.

Slafer, G.A., and Savin, R. 1994. Relaciones fuente-sumidero y grano masa en diferentes posiciones dentro de la espiga en el trigo. *Cultivos de campo Research*. 37, p.39-49.

Slafer, G.A., Calderini, D.F., and Miralles, D.J. 1996. Rendimiento componentes y compensación en trigo: oportunidades para aumentar aún más el potencial de rendimiento. En: Reynolds, MP, Rajaram, S., McNab, A. (Eds.), *Potencial de rendimiento creciente en trigo: Rompiendo las barreras*. CIMMYT, México DF, p. 101–134.

Tambussi, E., Bort, J., y Araus, J. 2007. Water use efficiency in C 3 cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. *Annals of Applied Biology*, 150. p 307–321.

Tambussi, E.A., Nogués, S., and Araus, J.L. 2005. Ear of durum wheat under water stress: water relations and photosynthetic metabolism. *Planta*, 221(3), p.446–58.

Watanabe, N., Evans, J.R y. Chow, W.S. 1994. “Changes in the Photosynthetic Properties of Australian Wheat Cultivars over the Last Century”. *Australian Journal of Plant Physiology*.21: 169-183.

Zadoks, J.C., Chang, T.T., y Konzak, C.F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed research*, 14. p.415–421.