

**TESIS DOCTORAL**

**“Determinación del periodo crítico  
y requerimientos de fotoperiodo y  
vernalización en Avena”**

**Ing. Agr. (MSc.) Juan Ignacio Dietz**

**Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales**

**Universidad Nacional de La Plata**

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Facultad de  
Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad Nacional de  
La Plata*

**Tesista: Ing. Agr. (MSc.) Juan Ignacio Dietz**

**Directora de tesis: PhD. MSc. Ing. Agr. María Rosa Simón**

**Jurado de Tesis:**

**PhD. Ing. Agr. Gabriela Abeledo**

**PhD. Lc. Eduardo Alberto Tambussi**

**PhD. Ing. Agr. Fernanda González**

**Fecha defensa de tesis: 30 de marzo de 2021.**

## *Dedicatorias*

*Esta tesis es dedicada a **Laura**, mi amor; compañera durante los años de ensayos y apoyo durante la escritura de este trabajo final.*

*A mis padres **Carlos** y **Claudia** por su amor.*

*A mis hermanos **Martin** y **Cecilia** por las vivencias durante estos años.*

*A mis **amigos** de la facu, de la vida y a todos aquellos que me acompañaron en este camino.*

*Al **Chango**, que con su música fue siempre compañía e inspiración*

*A **Luna**, **León** y **Noah**.*

## *Agradecimientos*

*Un especial agradecimiento a la **Dra. María Rosa Simón** por su constante dedicación, predisposición y apoyo a lo largo del desarrollo de este trabajo, y por su empuje para que culmine con la escritura de esta tesis.*

*A mis compañeros y amigos de la Cátedra de Cerealicultura, con quienes compartí horas entrañables a lo largo de este camino de formación profesional y personal.*

*Al **Dr. Matías Schierenbeck**, con quien he trabajado en los ensayos de campo y laboratorio, y por sus sugerencias en la escritura de la tesis.*

*Al **Dr. Juan Pablo Uranga**, por su colaboración en los ensayos a campo y por ayudarme a resolver dudas informáticas.*

*Al **Ing. Agr Martín Pardi** y **personal no-docente de la Estación Experimental J. Hirschhorn** por sus aportes en la conducción de los ensayos a campo.*

*A los tesisistas de grado que codirigí, **el Ing. Agr. Nicolás Martínez, el Ing. Agr. Hernán Bozzani, la Ing. Agr. Laura Da Silva** y **el Ing. Agr. Tomás Disavia**, y la pasante **Ing. Agr. Paula Spontón**, que colaboraron en las tareas de campo y laboratorio.*

# ÍNDICE GENERAL

## **Capítulo 1: Introducción general**

1.1-Importancia, situación mundial y nacional	Página 17
1.2- Factores que determinan la duración del ciclo en cereales de invierno	Página 19
1.3-Generación del rendimiento en Avena	Página 22
1.4- Mejoramiento genético de Avena	Página 25
A-Hipótesis	Página 26
B-Objetivos	Página 27
C-Diagrama de la tesis	Página 27

## **Capítulo 2: Determinación de requerimientos de fotoperiodo y vernalización en Avena.**

1-Introducción	Página 30
Temperatura	Página 30
Vernalización y fotoperiodo	Página 31
Hipótesis	Página 37
Objetivos	Página 37
2- Materiales y métodos	Página 38
2.1-Siembra y evaluaciones	Página 40
2.2- Datos climáticos	Página 42
3. Resultados	Página 43
3.1- Respuesta de Avena a la vernalización y fotoperiodo	Página 43
3.1.1- Sensibilidad, umbral fotoperiodico y precocidad intrínseca en Avena	Página 51
3.2- Respuesta de Trigo a la vernalización y fotoperiodo	Página 52
3.2.1- Sensibilidad, umbral fotoperiodico y precocidad intrínseca en Trigo	Página 61
3.3- Respuesta de Cebada a la vernalización y fotoperiodo	Página 63
3.3.1- Sensibilidad, umbral fotoperiódico y precocidad intrínseca en Cebada	Página 66
4- Discusión	Página 67
4.1- Respuesta de Avena, Trigo y Cebada a la vernalización	Página 67
4.2- Respuesta de Avena, Trigo y Cebada al fotoperiodo	Página 73
4.3- Interacción vernalización x fotoperiodo en Avena, Trigo y Cebada	Página 77
4.4- Precocidad intrínseca en Avena, Trigo y Cebada	Página 80

## **Capítulo 3: Determinación del periodo crítico para la generación del rendimiento en Avena**

1-Introducción	Página 83
Hipótesis	Página 87
Objetivos	Página 87
2- Materiales y métodos	Página 88
2.1- Ubicación y diseño del ensayo	Página 88
2.2- Evaluaciones	Página 88
2.3- Datos climáticos	Página 90
2.4- Análisis de suelo	Página 91
3- Resultados	Página 91
3.1- Biomasa y peso de la panoja a floración	Página 91

3.2- Rendimiento y sus componentes	Página 95
3.3- Asociación entre variables estudiadas	Página 101
4- Discusión	Página 103
4.1- Periodo crítico para la generación del rendimiento en Avena y sus componentes	Página 104
4.2- Biomasa y peso de las panoja en floración	Página 111
<b><u>Capítulo 4: Discusión general</u></b>	
4.1-Aspectos generales	Página 115
4.2-Factores que regulan el desarrollo en cereales de invierno	Página 116
4.3- Determinación del periodo crítico en Avena	Página 120
4.4-Conclusiones	Página 125
4.5- Consideraciones finales	Página 125
<b><i>Bibliografía</i></b>	Página 128
<b><i>Anexos</i></b>	Página 139

## ÍNDICE DE TABLAS

**Tabla 2.1:** Nombre y origen de los genotipos de avena, trigo y cebada utilizados en el ensayo. **Página 39.**

**Tabla 2.2:** Cuadrados medios y valor de  $p$  (ANVA) de Tiempo térmico para la etapa emergencia-floración, en dos años de ensayo, con seis fechas de siembra, tres tratamientos de vernalización, nueve genotipos de avena, diez de trigo y ocho de cebada. **Página 43.**

**Tabla 2.3:** Rectas de regresión entre duración de la etapa emergencia-floración y fotoperiodo promedio de la etapa, para el tratamiento de vernalización V40, en un ensayo con nueve genotipos de avena **Página 51.**

**Tabla 2.4:** Rectas de regresión entre duración de la etapa emergencia-floración y fotoperiodo promedio de la etapa, para el tratamiento de vernalización V40, en un ensayo con diez genotipos de trigo. **Página 62**

**Tabla 2.5:** Medias de tiempo térmico (TT) de un ensayo con ocho genotipos de cebada en seis fechas de siembra. **Página 63.**

**Tabla 2.6:** Rectas de regresión entre duración de la etapa emergencia-floración y fotoperiodo promedio de la etapa para el tratamiento de vernalización V0, en un ensayo con ocho genotipos de cebada. **Página 66.**

**Tabla 3.1:** Fechas de los tratamientos de sombreo en cada genotipo en 2015 y 2016. **Página 89**

**Tabla 3.2:** Temperatura media ( $^{\circ}\text{C}$ ); Radiación solar incidente ( $\text{Watt.m}^{-2}$ ) y precipitaciones (mm) mensuales durante el periodo de cultivo en 2015 y 2016 en Los Hornos, Buenos Aires, Argentina. **Página 90.**

**Tabla 3.3:** Tabla de análisis de suelo en un ensayo con tratamientos de sombreo y cuatro genotipos de avena. **Página 91.**

**Tabla 3.4:** Cuadrados medios y valor de  $p$  (ANVA) de Biomasa en floración (BioFl), y peso panoja a floración (PPF), en un ensayo con cuatro genotipos de avena y 6 tratamientos de sombreo. **Página 92.**

**Tabla 3.5:** Cuadrados medios y valor de  $p$  (ANVA) de número de panojas (NP), número de granos por panoja (NGP), número de granos por metro cuadrado ( $\text{NGM}^{-2}$ ), peso de mil granos (PMG) y rendimiento, en un ensayo con cuatro genotipos de avena y 6 tratamientos de sombreo. **Página 95.**

**Tabla 3.6:** Medias de biomasa acumulada a floración (BioFl), peso de panojas a floración (PPF), número de panojas por  $\text{m}^2$  (NP), número de granos por panoja (NGP), número de granos por  $\text{m}^2$  ( $\text{NGM}^{-2}$ ), peso de mil granos (PMG) y rendimiento, para el tratamiento genotipos, en un ensayo con cuatro genotipos de avena y seis momentos de sombreo. **Página 96**

**Tabla anexo 1:** Temperatura media ( $T_m$   $^{\circ}\text{C}$ ) y Horas de Frio diarias menores a  $12^{\circ}\text{C}$  ( $\text{HF}<12^{\circ}\text{C}$ ) en junio, julio y agosto de 2014 y 2015. **Página 139.**

**Tabla anexo 2:** Temperatura media ( $T_m$   $^{\circ}\text{C}$ ) y Horas de Frio diarias menores a  $12^{\circ}\text{C}$  ( $\text{HF}<12^{\circ}\text{C}$ ) en septiembre, octubre y noviembre de 2014 y 2015. **Página 140.**

**Tabla anexo 3:** Temperatura media ( $T_m$   $^{\circ}\text{C}$ ) y Horas de Frio diarias menores a  $12^{\circ}\text{C}$  ( $\text{HF}<12^{\circ}\text{C}$ ) en diciembre de 2014 y 2015, enero y febrero de 2015 y 2016. **Página 141.**

## ÍNDICE DE FIGURAS

**Figura 1.1:** Principales países productores (USDA, 2018). **Página 18.**

**Figura 2.1** Respuesta general al fotoperiodo. Longitud del periodo de desarrollo ( $^{\circ}\text{C}\text{día}$ ) en función de la duración del día (fotoperiodo en horas). Adaptado de Miralles et al. (2014). **Página 34.**

**Figura 2.2.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico ( $^{\circ}\text{C}\text{día}$ ) para Línea 1 (a) y La Plata FA (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos de FS, ya que no hubo diferencias para Vernalización ( $\text{LSD} < 0,05$ ). **Página 44.**

**Figura 2.3.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico ( $^{\circ}\text{C}\text{día}$ ) para Los Hornos FA (a) y Línea 6 (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Vernalización ( $\text{LSD} < 0,05$ ). **Página 45.**

**Figura 2.4** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico ( $^{\circ}\text{C}\text{día}$ ) para Calén (a) y Carlota (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Vernalización ( $\text{LSD} < 0,05$ ). **Página 47.**

**Figura 2.5** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico ( $^{\circ}\text{C}\text{día}$ ) para Graciela (a) y Maja (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Vernalización ( $\text{LSD} < 0,05$ ). **Página 48.**

**Figura 2.6.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico ( $^{\circ}\text{C}\text{día}$ ) para Maná. Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Ver ( $\text{LSD} < 0,05$ ). **Página 49.**

**Figura 2.7:** Duración de la etapa emergencia a floración en tiempo térmico (TT) en la primera fecha de siembra (FS1) con un grupo de 9 genotipos de avena y dos tratamientos de vernalización (V0 y V20). Letras distintas muestran diferencias significativas entre los genotipos y tratamientos de vernalización ( $\text{LSD} < 0,05$ ). **Página 50.**

**Figura 2.8:** Duración del periodo emergencia a floración en tiempo térmico (TT) en la segunda fecha de siembra (FS2) con un grupo de 9 genotipos de avena y dos tratamientos de vernalización (0 día y 20 días). Letras distintas muestran diferencias significativas entre los genotipos y tratamientos de vernalización ( $\text{LSD} < 0,05$ ). **Página 51.**

**Figura 2.9:** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico ( $^{\circ}\text{C}\text{día}$ ) para Klein Gladiador (a) y BioINTA 3005 (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6 (los números entre paréntesis corresponden a la duración, en horas, de luz solar diaria en cada FS). Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras

diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Ver (LSD <0,05). **Página 53.**

**Figura 2.10** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para Klein Guerrero (a) y Klein Yarará (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Vernalización (LSD <0,05). **Página 55.**

**Figura 2.11:** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para Baguette 601 (a) y Klein Liebre (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización 0, 20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Ver (LSD <0,05). **Página 56.**

**Figura 2.12:** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para Klein Tauro (a) y Klein Roble (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, 20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Ver (LSD <0,05). **Página 57.**

**Figura 2.13:** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para Klein Rayo (a) y SY300 (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4 y FS5. Tratamientos de vernalización 0, 20 y 40 días. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Ver (LSD <0,05). **Página 59.**

**Figura 2.14:** Duración de la etapa emergencia-floración en tiempo térmico (TT) en la primera fecha de siembra (FS1) en diez genotipos de trigo y tres tratamientos de vernalización (V0, V20 y V40). Letras distintas muestran diferencias significativas entre los genotipos y tratamientos de vernalización (LSD <0,05). **Página 60.**

**Figura 2.15:** Duración de la etapa emergencia-floración en tiempo térmico (TT) en la segunda fecha de siembra (FS2) en diez genotipos de trigo y tres tratamientos de vernalización (V0, V20 y V40). Letras distintas muestran diferencias significativas entre los genotipos y tratamientos de vernalización (LSD <0,05). **Página 61.**

**Figura 2.16.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico para Andreia (a), Carisma (b), Danielle (c) y Explorer (d). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos de FS (LSD <0,05). **Página 65.**

**Figura 2.17.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico para MP1012 (a), Scarlett (b), Scrabble (c) y Shakira (d). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos de FS (LSD <0,05). **Página 66.**

**Figura 3.1:** Biomasa en floración (g.m-2) en los tratamientos de Sombreo (T=testigo, S1=sombreo EC31 Zadoks et al. (1974); S2=sombreo EC32; S3= sombreo EC33 y S4= sombreo EC40; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución de BioFl de cada sombreo en relación al testigo, de un ensayo con cuatro genotipos de avena. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre los tratamientos (sombreos). LSD  $p < 0,05$ . **Página 93.**

**Figura 3.2:** Peso de las panojas en floración en los tratamientos de Sombreo (T=testigo, S1=sombreo EC31 Zadoks et al. (1974); S2=sombreo EC32; S3= sombreo

EC33 y S4= sombreeo EC40; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución del peso de la panoja (PP) de cada sombreeo en relación al testigo, de los genotipos a) Calén; b) Maná; c) La Plata FA y d) Los Hornos FA. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre todos los tratamientos (genotipos y sombreeo). LSD  $p < 0,05$ . **Página 94.**

**Figura 3.3:** Número de panojas. $m^{-2}$  (NP) en los tratamientos de Sombreeo (T=testigo, S1=sombreeo EC31 Zadoks et al. (1974); S2=sombreeo EC32; S3= sombreeo EC33, S4= sombreeo EC40 y S5= sombreeo EC60; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución del NP de cada sombreeo en relación al testigo, de un ensayo con cuatro genotipos de avena. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre los tratamientos (sombreeo). LSD  $p < 0,05$ . **Página 96.**

**Figura 3.4:** Número de granos por panoja (NGP) en los tratamientos de Sombreeo (T=testigo, S1=sombreeo EC31 Zadoks et al. (1974); S2=sombreeo EC32; S3= sombreeo EC33, S4= sombreeo EC40 y S5= sombreeo EC60; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución del NGP de cada sombreeo en relación al testigo, de a) Calén; b) Maná; c) La Plata FA y d) Los Hornos FA. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre todos los tratamientos (genotipos y sombreeos). LSD  $p < 0,05$ . **Página 97.**

**Figura 3.5:** Número de granos por  $m^2$  (NGm-2) en los tratamientos de Sombreeo (T=testigo, S1=sombreeo EC31 Zadoks et al. (1974); S2=sombreeo EC32; S3= sombreeo EC33, S4= sombreeo EC40 y S5= sombreeo EC60; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución del NGm-2 de cada sombreeo en relación al testigo, de un ensayo con cuatro genotipos de avena. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre los tratamientos (sombreeos). LSD  $p < 0,05$ . **Página 98.**

**Figura 3.6:** Peso de mil granos (PMG) en los tratamientos de Sombreeo (T=testigo, S1=sombreeo EC31 Zadoks et al. (1974); S2=sombreeo EC32; S3= sombreeo EC33, S4= sombreeo EC40 y S5= sombreeo EC60; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución del PMG de cada sombreeo en relación al testigo, de un ensayo con cuatro genotipos de avena. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre los tratamientos (sombreeos). LSD  $p < 0,05$ . **Página 99.**

**Figura 3.7:** Rendimiento de grano (g. $m^{-2}$ ) en los tratamientos de Sombreeo (T=testigo, S1=sombreeo 1; S2=sombreeo 2, S3= sombreeo 3, S4= sombreeo 4 y S5=sombreeo 5) y porcentaje de disminución de cada sombreeo en relación al testigo, de los genotipos a) Calén; b) Maná; c) La Plata FA y d) Los Hornos FA. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre todos los tratamientos (genotipos y sombreeo). LSD  $p < 0,05$ . **Página 100.**

**Figura 3.8:** Regresión entre (a) Biomasa acumulada a floración (BioFl) y peso de la panoja a floración (PPF); (b) BioFl y número de granos (NGm<sup>-2</sup>); en un ensayo con 4 genotipos de avena y 6 tratamientos de sombreeo. Los datos corresponden a dos años de ensayo (2015 y 2016). **Página 102.**

**Figura 3.9:** Regresión entre (a) número de granos por panoja (NGP) y peso de la panoja a floración (PPF) (mg); (b) número de granos ( $m^{-2}$ ) y PPF (mg) en un ensayo con 4 genotipos de avena y 6 tratamientos de sombreeo. Los datos corresponden a dos años de ensayo (2015 y 2016). **Página 102.**

**Figura 3.10:** Regresión entre (a) rendimiento en grano (gramos. $m^{-2}$ ) y numero de granos ( $m^{-2}$ ); (b) rendimiento en grano y peso de mil granos (PMG) en un ensayo con 4 genotipos de avena y 6 tratamientos de sombreeo. Los datos corresponden a dos años de

*ensayo (2015 y 2016). **Página 103.***

**Figura anexo 1:** *Ensayo periodo crítico A) Emergencia del ensayo B) Armado de estructura para sombreo. C-D) Tratamientos de sombreo. E) Control en la etapa de llenado de grano. **Página 142.***

**Figura anexo 2:** *Ensayo periodo crítico F) Cosecha de las parcelas. G) Evaluación peso verde de las panojas. H) Trilla I) evaluación peso seco de las panojas. **Página 143.***

**Figura anexo 3:** *Ensayo de fotoperiodo y vernalización: A) Siembra de los genotipos de avena, cebada y trigo en FS3. B-C-E) Evaluación de estadios. **Página 144.***

## Abreviaturas

ANVA: Análisis de la varianza  
BioFl: Biomasa acumulada a floración  
°C: grados centígrados  
°Cdía: grados día  
DEF: Duración etapa emergencia a floración  
Ea=Eficiencia en la absorción de la radiación (%)  
EC: Estadio de crecimiento  
Ei=Eficiencia en la intercepción de la radiación (%)  
Em: emergencia  
EUR: Eficiencia de uso de la radiación  
FS: Fecha de siembra  
Ge: genotipos  
HR: Humedad relativa  
IC: Índice de cosecha  
k: Coeficiente de extinción lumínica  
N: Nitrógeno  
NE: número de espigas por área (N° espigas m<sup>-2</sup>)  
NGE: número de granos por espiga  
NGm<sup>-2</sup>: número de granos por metro cuadrado  
NGP: número de granos panoja<sup>-1</sup>  
NP: número de panojas por área (N° panojas m<sup>-2</sup>)  
m<sup>2</sup>: metro cuadrado  
mg: miligramos  
PMG: peso de mil granos (g)  
PPF: peso de la panoja a floración  
RFA: Radiación fotosintéticamente activa interceptada (MJ.m<sup>2</sup>.dia<sup>-1</sup>)  
R<sub>inc</sub>: Radiación incidente  
S<sub>n</sub>: tratamiento de sombreado en el periodo n  
t: tonelada  
T: tratamiento testigo  
TT: Tiempo térmico  
V40: tratamiento de vernalización 40 días  
V20: tratamiento de vernalización 20 días  
V0: tratamiento de vernalización 0 días

## Resumen

En Argentina, el área sembrada con avena se extiende desde los 30° a 42° de latitud Sur, determinando que el cultivo sea afectado por diferentes condiciones ambientales, aunque hasta el momento, no hay estudios realizados sobre la respuesta a la vernalización y al fotoperiodo de diferentes genotipos argentinos. Por ello, conocer los requerimientos de vernalización y fotoperiodo que poseen los genotipos argentinos (en comparación con los de trigo y cebada), permitirá la selección de los cultivares más adecuados para una zona y fecha de siembra determinada, con el fin de ubicar las diferentes etapas del desarrollo bajo las mejores condiciones ambientales. Se condujeron ensayos en la Estación Experimental Julio Hirschhörn, FCAyF-UNLP en 2014-2015 utilizando nueve genotipos (*Ge*) de avena, ocho de cebada y diez de trigo en seis fechas de siembra (FS) [desde junio a diciembre, +/-10 horas (h) hasta +/- 15 h] y tres tratamientos de vernalización [40 días (V40), 20 días (V20) y 0 días (V0) en cámara de crecimiento a 4°C, más vernalización natural y posible devernalización en siembras tardías]. Los genotipos de avena incluyeron líneas del Criadero UNLP, dos de ellas recientemente liberadas como cultivares (La Plata FA y Los Hornos FA), y cultivares comerciales. Los cultivares de trigo y cebada fueron elegidos por sus diferencias en el ciclo de cultivo. El diseño experimental fue en parcelas divididas, siendo la parcela principal las FS, la sub-parcela los tratamientos de vernalización y la sub-sub-parcela los *Ge* con tres repeticiones. Se registraron las fechas de emergencia (Em) y floración (Fl), y se evaluaron las sumas térmicas (TT) del periodo Em-Flor (DEF). Los datos se analizaron mediante un análisis de varianza (ANVA) para parcelas divididas y las medias se compararon mediante test de LSD (P=0.05). Los genotipos de avena y trigo presentaron diferencias en los requerimientos de vernalización, mientras que los de cebada se comportaron como insensibles. La mayoría de los genotipos de avena mostró bajos requerimientos de vernalización (< a 480 h de frío a 4°C), mientras que otros demostraron ser insensibles. En trigo, los requerimientos de vernalización fueron bajos (< a 480 h de frío a 4°C; < 20 días) a excepción de BioINTA 3005 que presentó altos requerimientos (< a 960 h a 4°C; <40 días). Las tres especies mostraron variabilidad para la respuesta al fotoperiodo, aunque no se detectaron genotipos insensibles. Las regresiones entre DEF y fotoperiodo promedio de la etapa fueron significativas para todos los genotipos de avena, de cebada y para la mayoría de trigo. La mayoría de los genotipos de avena mostró alta sensibilidad fotoperiódica [pendientes entre -257 a -189,5 °C día.h<sup>-1</sup>]. La sensibilidad fotoperiódica fue responsable de los cambios en la DEF en la mayoría de los genotipos, siendo de mayor significancia que el umbral, el cual mostró un estrecho rango de variabilidad. La respuesta de los genotipos al fotoperiodo fue influenciada por los requerimientos de vernalización, y la interacción más común fue una mayor respuesta (menor DEF) cuando los requerimientos de vernalización han sido cumplidos. Además, se halló variabilidad para la precocidad intrínseca en los genotipos de avena, trigo y cebada. Otro de los objetivos de este trabajo fue determinar el periodo crítico para la generación de rendimiento en avena. Para ello se realizó un segundo ensayo en la EE Julio Hirschhörn, durante 2015 y 2016 utilizando cuatro genotipos de avena, incluyendo dos variedades del Criadero de la UNLP [La Plata FA y Los Hornos FA; de ciclo largo] y dos cultivares comerciales de alto rendimiento en grano [Bonaerense INTA Calén (Calén) y Bonaerense INTA Maná (Maná), de ciclo corto]. El diseño experimental fue en parcelas divididas, con tres repeticiones, siendo la parcela principal los *Ge* y las sub-parcelas seis tratamientos de sombreado que consistieron en un testigo sin sombrear (T) y cinco tratamientos sombreados (Sn) durante 25 días, a partir de diferentes momentos del desarrollo [EC31 (primer nudo visible; Zadoks *et al.*, 1974), EC32 (segundo nudo visible), EC33 (tercer

nudo visible, EC40 (panoja embuchada) y EC60 (floración)]. Se evaluó la biomasa acumulada a floración (BioFl) y el peso de las panojas en ese mismo estadio (PPF). Se determinó el rendimiento de grano a cosecha y los componentes [(número de panojas por m<sup>2</sup> (NP), número de granos por panoja (NGP), número de granos por m<sup>2</sup> (NGm<sup>-2</sup>) y peso de mil granos (PMG)]. Los datos se analizaron mediante programa estadístico para parcelas divididas y las medias se compararon mediante test de LSD (P=0,05). La variación en el rendimiento de grano en todos los genotipos fue mayormente explicada por el NGM<sup>-2</sup> (80%) que por el PMG (22%). Asimismo, se encontró que el rendimiento de grano de avena fue sensible a limitaciones de la radiación, mostrando caídas de 20 a 70% respecto al T, variando según los momentos de sombreado y genotipos. El sombreado afectó mayormente el rendimiento entre EC32 y unos días posteriores a la floración en los genotipos de ciclo corto, mientras que en los de mayor largo de ciclo fue desde EC33. Por lo tanto, el periodo localizado 33 días antes de floración a unos 6 días posteriores a la misma según longitud de ciclo puede definirse como el periodo crítico para la generación del rendimiento. El NGm<sup>-2</sup> fue el componente de rendimiento más afectado. El NGP fue más sensible al estrés y estuvo más estrechamente relacionado con el NGM<sup>-2</sup> que el NP. Asimismo, la limitación de la radiación provocó caídas en la BioFL y en el PPF. En este trabajo la asociación entre BioFl y PPF; y entre BioFL y NGM<sup>-2</sup>, fueron significativas indicando que aumentos en la BioFl ocasionan incrementos en el PPF y el NGm<sup>-2</sup>, dejando en claro la importancia de las etapas pre-floración en la acumulación de biomasa y la determinación del rendimiento.

***Palabras claves:* avena; fotoperiodo; vernalización; precocidad intrínseca: rendimiento; periodo crítico.**

## Abstract

In Argentina, the area sown with oats extends from 30 to 42° South Latitude, determining that the crop is affected by different environmental conditions, although so far there are no studies carried out to determine the response to vernalization and photoperiod of different genotypes. Therefore, knowing the vernalization and photoperiod requirements that Argentine genotypes have (in comparison with those of wheat and barley), will allow the selection of the most suitable for a given area and sowing date, in order to locate the different stages of development under the best environmental conditions. A trial was conducted at the Julio Hirschhörn Experimental Station, FCAYF-UNLP, where nine genotypes (*Ge*) of oats, eight of barley and ten of wheat were sown on six sowing dates (FS) [from June to December, +/-10 hours (h) to +/- 15 h] and three vernalization treatments [40 days (V40), 20 days (V20) and 0 days (V0) in a growth chamber at 4 °C, plus natural vernalization and possible devernialization]. The oat genotypes included lines from the UNLP, two of them recently released (La Plata FA and Los Hornos FA), and commercial cultivars. Wheat and barley cultivars were chosen for their differences in the duration of the growing cycle. The trial was sown under a split-split plot design being the main plots the FS, the sub-plots the vernalization treatments and the sub-sub-plots the *Ge* with three replications. The dates of emergence (Em) and flowering (Fl) were taken, and the thermal sums (TT) of the Em-Flor period (DEF) were calculated. Data were analyzed using an analysis of variance (ANOVA) for split-split plot design plots and the means were compared using LSD (P= 0.05). The oat and wheat genotypes presented differences in the vernalization requirements, while those of barley behaved as insensitive. Most oat genotypes showed low vernalization requirements (<480 h cold at 4°C), while others proved to be insensitive. In wheat, the vernalization requirements were low (<480 h cold at 4°C; <20 days) with the exception of BioINTA 3005 which presented high requirements (<960 h at 4°C; < 40 days). The three species showed variability in the response to the photoperiod, although insensitive genotypes were not detected. The regressions between DEF and average photoperiod were significant for all genotypes of oats, barley and for the majority of wheat. Most oat genotypes showed high photoperiodic sensitivity [slopes between -257 to -189.5 °Cday.h<sup>-1</sup>]. Photoperiod sensitivity was responsible for the changes in DEF in most genotypes, being of greater significance than the threshold, which showed a narrow range of variability. Genotypes response to the photoperiod was influenced by the vernalization requirements, and the most common interaction was a higher response (lower DEF) when vernalization requirements had been met. In addition, variability for earliness *per se* was found in the genotypes of oat, wheat and barley. Another objective of this work was to determine the critical period for oat yield generation. For this, a second trial was carried out at the Julio Hirschhörn EE, during 2015 and 2016, using four genotypes of oat, including two varieties from the UNLP [La Plata FA and Los Hornos FA; long cycle) and two commercial cultivars of high grain yield potential [Bonaerense INTA Calén (Calén) and Bonaerense INTA Maná (Maná), short cycle]. The experimental design was a split-split plot, with three replications, being the *Ge* the main plots and the sub-plots six shading treatments, including an unshaded control (T) and five shaded treatments (Sn) for 25 days, at different times of development [(GS (growth stage) 31 (first node visible; Zadoks *et al.*, 1974), GS32 (second node visible), GS33 (third node visible), GS40 (boot) and GS60 (anthesis)]. The biomass accumulated at flowering (BioFl) and the weight of the panicles at the same stage (PPF), were evaluated. The grain yield and the yield components [number of panicles per m<sup>2</sup> (NP), number of grains per panicle

(NGP), number of grains per  $m^{-2}$  ( $NGm^{-2}$ ) and thousand kernel weight (TKW)] were determined. The data were analyzed using a statistical program for split-split plots and the means were compared with LSD test ( $P = 0.05$ ). The variation in grain yield in all genotypes was mainly explained by  $NGM^{-2}$  (80%) than by TKW (22%). Likewise, it was found that the oat grain yield was particularly sensitive to radiation limitations, showing drops of 20 to 70% with respect to T, varying according to shading times and genotypes. Shading mainly affected the yield between GS32 and a few days after flowering in the short cycle genotypes, while in those with the longest cycle it was from GS33. Therefore, the period from 33 days before flowering to about 6 days after it, according to cycle length can be defined as the critical period for yield generation.  $NGm^{-2}$  was yield component most affected. NGP was more sensitive to stress and more closely related to  $NGm^{-2}$  than NP. Likewise, radiation limitation caused falls in BioFL and PPF. In this work associations between BioFl and PPF; and between BioFL and  $NGm^{-2}$  were significant, indicating that increases in BioFl cause increases in PPF and  $NGm^{-2}$ , making clear the importance of the pre-flowering stages in biomass accumulation and grain yield.

***Keywords:*** oat; vernalization; photoperiod; earliness per se; yield; critical period

# Capítulo 1

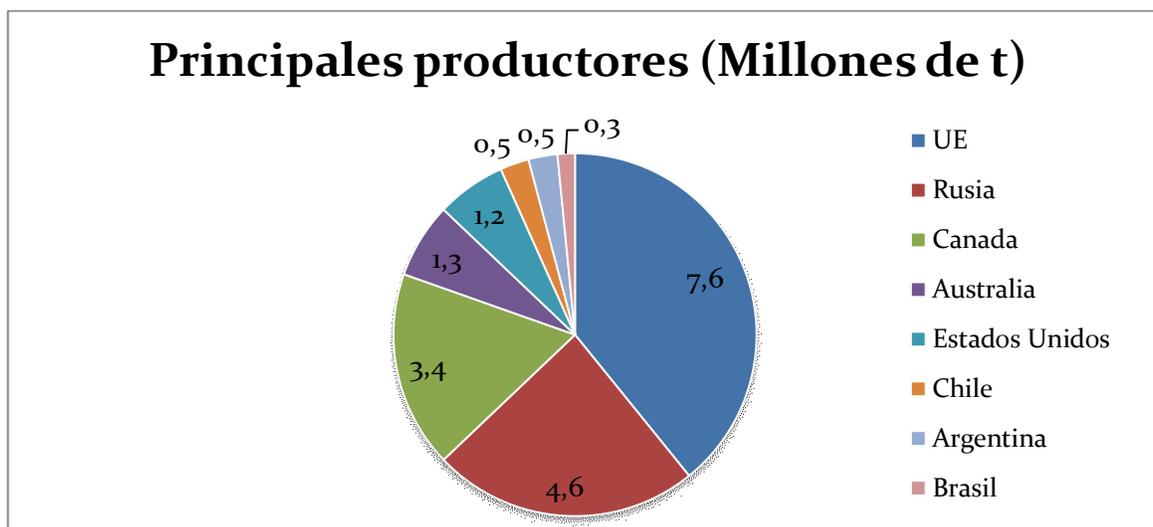
---

## Introducción general

## 1.1- Importancia, situación mundial y nacional del cultivo de Avena

La avena (*Avena sativa* L.) es el sexto cereal más importante en producción mundial de granos, ocupando una superficie de alrededor de 10 millones de ha, de las que se obtienen aproximadamente 26 millones de toneladas (t) de grano (FAOSTAT, 2020). La alimentación animal es el principal uso de este cereal a nivel mundial, representando en promedio un 72% de la utilización total. En menor escala, el grano de avena se emplea como alimento para consumo humano (25%) en productos como cereales, harinas, panificados, productos dietéticos, etc. El volumen restante se destina a la industria cosmética (USDA, 2020). Se estima que la utilización total de cereales considerados secundarios (entre ellos la avena) en 2020/21, alcanzará el máximo histórico de 1471 millones de t (aumento de un 2,7 %) respecto del nivel de 2019/2020 (FAO, 2020).

Las zonas productoras se encuentran ubicadas en regiones donde predominan climas fríos, concentrándose entre las latitudes 35 y 50° N, y 30 y 50° S. Los principales productores son: la Unión Europea (7,6 millones t, dentro de los cuales los principales países son Polonia, Finlandia, Reino Unido, Suecia, etc.), Rusia (4,6 millones t), Canadá (3,4 millones t), Australia (1,3 millones t), Estados Unidos (1,2 millones t), Chile (0,5 millones t), Argentina (0,3 millones t) y Brasil (0,3 millones t) (Figura 1.1).



**Figura 1.1:** Principales países productores de avena (USDA, 2018).

En los últimos años, su uso en la alimentación humana ha sido revalorizado (Anderson *et al.*, 2009), como consecuencia de los avances en el conocimiento de la calidad nutricional del grano de avena (Squella & Ormeño, 2007; Head *et al.*, 2010) y los beneficios de su consumo sobre la salud (Anderson & Bridges, 1993; Gallaher, 2000; Rasane *et al.*, 2015), Esto ha ocasionado un aumento en la demanda de productos con avena e impulsado su cultivo para grano (Ahmad *et al.*, 2010). Según datos de USDA (2020), el incremento del consumo para alimentación humana fue de 24,6% en el periodo 2013-2018 (promedio 4,8% anual).

En nuestro país, el cultivo de avena ha sido técnica y económicamente una alternativa viable, principalmente en sistemas de producción animal, debido a sus múltiples usos: grano, forraje verde, forraje conservado (heno y ensilaje), doble propósito (verde-grano) y uso del rastrojo (Dietz, 2018), abarcando una superficie aproximadamente de 1,48 millones de ha, la gran mayoría para uso forrajero (pagina web del Ministerio de Agroindustria, 2020). Las provincias que dedican mayor superficie a la siembra son Buenos Aires, La Pampa y Córdoba. En la campaña 2019/2020 del total de la superficie sembrada se cosecharon 322.328 ha, con un rendimiento promedio de 1.860 kg.ha<sup>-1</sup>, y una producción total de 600.105 mil t, aunque lo destinado a la industria es algo inferior a 50 mil t (Ministerio de Agroindustria, 2020).

La avena, es una de las principales fuentes de forraje verde durante el invierno en la región pampeana (tanto para la producción de carne como de leche), conservando un alto valor nutritivo durante la mayor parte de su ciclo, distinguiéndose por ello del resto de los cereales forrajeros. En lo que se refiere a la siembra para grano, la avena compite por la superficie con cultivos de mayor trascendencia como trigo y cebada. El cultivo de avena forma parte de las rotaciones, especialmente en la región sur de la Provincia de Buenos Aires, ya que se adapta perfectamente a la zona. Su inclusión en la rotación mejora las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, reduce enfermedades y plagas de otros cultivos, provee de biomasa que mantiene la cobertura del suelo, disminuye la erosión del suelo y reduce las malezas. En algunas de las últimas campañas se observó un aumento en

el área destinada a avena para grano en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Forjan & Manso, 2015).

## **1.2- Factores que determinan la duración del ciclo en cereales de invierno**

El desarrollo vegetal puede definirse como la secuencia de acontecimientos fenológicos (controlados por factores genéticos y ambientales) que determinan los cambios morfológicos y funcionales de la planta y que conducen a la acumulación de biomasa, pasaje al estado reproductivo y a la formación de los componentes de rendimiento. Las plantas son organismos que ante situaciones adversas no pueden trasladarse ni refugiarse, por lo tanto, necesitan mecanismos que les permitan adaptarse y tolerar las variaciones ambientales. Uno de los principales mecanismos que disponen es la posibilidad de modificar su patrón de desarrollo en respuesta a los estímulos ambientales y con ello asegurar que la floración ocurra en el momento que existe la mayor probabilidad de éxito para la polinización, el desarrollo y la dispersión de la semilla. De este modo, el ajuste entre la fenología de un cultivo y el ambiente es uno de los principales aspectos que determinan la adaptación de los cultivos a las diferentes zonas de producción, condicionando el rendimiento logrado en cada una de ellas (Richards, 1996; Passioura, 2002; Slafer, 2003). Dado que los cultivos de invierno son cultivados en un amplio rango de condiciones ambientales, su adaptación a diferentes condiciones de cultivo requiere la adecuación de su patrón de desarrollo a cada ambiente. El estudio de los factores ambientales que regulan el desarrollo en cada fase fenológica y las características genotípicas que condicionan el mismo, resulta indispensable para predecir el comportamiento agronómico de los genotipos y el rendimiento en áreas de condiciones climáticas conocidas.

En el análisis de procesos complejos como el desarrollo del cultivo resulta clave simplificar y categorizar las posibles respuestas de los mismos a factores genéticos y ambientales. Diferentes factores ambientales han sido reportados como capaces de modificar la duración de las etapas en cereales de invierno; entre ellos nivel de fertilidad del suelo, disponibilidad hídrica, radiación, concentración de CO<sub>2</sub> y otros (Angus & Moncur, 1977; Evans, 1987; Rawson, 1993; Longnecker *et al.*, 1993; Slafer, 1995;

Arisnabarreta & Miralles, 2004; Salvagiotti & Miralles, 2007); aunque sus efectos han sido poco consistentes y en todos los casos la magnitud fue marcadamente reducida. De este modo, y al menos en términos prácticos es posible concluir que la duración del ciclo de cultivo, al menos de la etapa emergencia a floración, es independiente de esos factores (Slafer *et al.*, 2003). La mayor parte de la información disponible sobre los procesos que regulan el desarrollo se ha profundizado en trigo y cebada. Diversos autores (Fischer, 1984; Slafer & Rawson, 1994) indican que los principales factores ambientales que intervienen son: la temperatura, la vernalización y el fotoperiodo pudiendo generalizarse dicha afirmación para todos los cereales de invierno, entre ellos la avena, de la que se dispone de escasa información.

En primer lugar, se describirá el efecto de estos factores sobre el tiempo a floración, sin embargo es evidente que la sensibilidad al fotoperiodo y la vernalización es diferente en las distintas etapas fenológicas (Slafer & Rawson, 1994; González *et al.*, 2002). El desarrollo fenológico en plantas tiene una respuesta universal a la temperatura (Wallace, 1985), es decir no existe insensibilidad a este factor, por lo que todos los genotipos en todos sus estados de desarrollo son sensibles a la temperatura. Dicha respuesta es responsable de la aceleración del desarrollo cuando las plantas son expuestas a temperaturas más elevadas (Angus *et al.*, 1981; Slafer & Rawson, 1994; Slafer & Rawson, 1995).

A diferencia de lo que ocurre con la temperatura, la respuesta a la vernalización y al fotoperiodo ocurre en periodos particulares dentro del ciclo del cultivo y en determinados genotipos. La vernalización puede ser definida como la respuesta a un tratamiento prolongado de frío ('termoinducción') que se requiere para que ciertas plantas se vuelvan competentes para florecer y, por lo general, funciona iniciando la expresión de activadores florales después de temperaturas frías y/o suprimiendo la actividad de los represores florales (Dixon *et al.*, 2019). La relación entre la duración del periodo de frío y la disminución del tiempo para el inicio de la floración es directa. No todos los genotipos de trigo, cebada y avena poseen los mismos requerimientos, ni responden de igual manera a la vernalización, los genotipos de invierno suelen responder más marcadamente y requerir tiempos de exposición más prolongados que los de primavera para alcanzar la máxima tasa

de desarrollo hacia la iniciación floral. Slafer & Rawson (1994) mencionan que los genotipos de trigo varían desde aquellos con altos requerimientos de vernalización hasta genotipos insensibles. Diferentes trabajos en trigo (Miralles, 2004; Appendino *et al.*, 2003; Vanzetti *et al.*, 2013; Gomez *et al.*, 2014) señalan que mayoría de los cultivares argentinos se comportan como primaverales; *i.e.*: muestran bajos o nulos requerimientos de vernalización. Asimismo, estudios realizados en cebadas argentinas (Whiterchurch *et al.*, 2007; Alzueta *et al.*, 2014) mencionan que los genotipos disponibles en el mercado argentino, no presentan requerimientos de vernalización, en tanto que no existen trabajos en avena que documenten la respuesta de genotipos argentinos a dicho factor.

El fotoperiodo se define como la duración (horas) de los ciclos de luz y oscuridad diaria a los que se expone un ser vivo. La respuesta de las plantas a los cambios en el número de horas de luz es uno de los principales factores determinantes de la duración de las diferentes fases de desarrollo y, por tanto, de adaptación al ambiente (Evans, 1996). La respuesta en cereales de invierno es generalmente de tipo cuantitativa, acortándose las etapas progresivamente al aumentar el largo del día en la medida que se acerca al fotoperiodo umbral u óptimo; o cualitativa, hasta no alcanzar el umbral, no hay desarrollo (Slafer *et al.*, 2003). El rango de sensibilidad varía ampliamente entre los distintos cultivares de trigo (Major, 1980), cebada (Whiterchurch *et al.*, 2007) y avena (Sorrels & Simons, 1992, Loskutov, 2001), siendo la respuesta generalmente cuantitativa, existiendo también cultivares insensibles.

El fotoperiodo y la vernalización son considerados como los mayores responsables de las diferencias entre genotipos respecto a la duración del ciclo en cereales de invierno (Hay & Kirby, 1991; Slafer *et al.*, 2001). Sin embargo, existen variaciones relativamente menores en el tiempo a floración una vez que los requisitos de vernalización y fotoperiodo han sido satisfechos. Estas diferencias están reguladas por genes de precocidad *per se* (*Eps*) (Slafer, 1996; Snape *et al.*, 2001), cuyos efectos suelen ser pequeños y críticos para el ajuste fino de los patrones de desarrollo de los genotipos (Griffiths *et al.*, 2009; Zikhali *et al.*, 2014). Existe un alto grado de variación en los genes *Eps* en el germoplasma adaptado a

diferentes regiones en trigo (Wordland *et al.*, 1994; Appendino *et al.*, 2003) y cebada (Alzueta *et al.*, 2014), aunque no existen antecedentes para el cultivo de avena.

Aunque la información sobre los factores ambientales que condicionan el pasaje al estado reproductivo en avena es escasa, la influencia de días largos y el efecto de la vernalización durante el desarrollo ha sido observada por algunos investigadores (Loskutov, 2001; Holland *et al.*, 2002; Locatelli *et al.*, 2008). En este sentido, estudios realizados por Locatelli *et al.* (2008) indicaron que los genotipos de avena responden en forma diferencial al fotoperiodo y vernalización. Por su parte, Loskutov (2001) estudiando especies silvestres de avena, encontró que la mayoría de éstas eran más sensibles a temperaturas vernalizantes, que a la duración del día, para llegar a floración.

Si bien la respuesta de trigo y cebada a los factores ambientales que regulan su desarrollo ha sido ampliamente estudiada, en avena no existen antecedentes que describan el comportamiento del cultivo ante dichos factores a nivel local y son escasos los trabajos a nivel mundial. Su estudio es fundamental para la comprensión de las relaciones entre la fenología y el rendimiento del cultivo, así como para el conocimiento de las bases genéticas que controlan algunas de estas respuestas. Por ello, uno de los objetivos que se plantea el presente trabajo es conocer los requerimientos de vernalización y fotoperiodo que poseen los genotipos argentinos en comparación con los de trigo y cebada.

### **1.3- Generación del rendimiento en Avena**

El rendimiento en los cereales suele ser expresado mediante algunos modelos simples, uno de ellos contempla la generación de biomasa y su partición, y otro los componentes numéricos, siendo estos modelos complementarios y no excluyentes. Respecto al primero de los modelos, éste puede ser expresado a través de la cantidad de biomasa acumulada durante el ciclo del cultivo y qué proporción de ésta es particionada hacia los órganos reproductivos, es decir el índice de cosecha (IC) (Van der Werf, 1996). De esta manera, la producción de biomasa para un amplio rango de cultivos está determinada por la cantidad de radiación incidente durante el periodo de crecimiento (Rinc), la eficiencia en la intercepción de radiación (Ei), la cual es función del índice de

área foliar (IAF) y de la arquitectura del canopeo (Monteith, 1977; Evans *et al.*, 1978 ); y la eficiencia de uso de la radiación (EUR), que expresa la capacidad del cultivo de transformar la energía lumínica interceptada o absorbida en biomasa (Evans *et al.*, 1978; Gifford *et al.*, 1984).

En el segundo modelo citado, el rendimiento es definido por sus dos principales componentes numéricos, el número de granos.m<sup>-2</sup> (NGM<sup>-2</sup>) y el peso promedio de los mismos (Slafer & Rawson, 1994). De los dos componentes, el primero es el que mejor explica las variaciones en el rendimiento final (Slafer *et al.*, 2003; Peltonen-Sainio *et al.*, 2007; Fischer, 2008). La determinación de los componentes del rendimiento ocurre de manera secuencial, donde algunos de ellos se originan y son fijados antes que otros, ocurriendo un cierto grado de superposición en la definición de un componente y otro. Aunque el número de granos.m<sup>-2</sup> se forma durante todo el ciclo, es posible identificar un momento más breve (*i.e.* una ventana) en el cual mermas en la disponibilidad o captación de recursos (radiación, agua, nitrógeno) provocan las mayores reducciones en el rendimiento. Dado que el número de granos es el principal componente que explica las variaciones en rendimiento, dicho período crítico se asocia a caídas en el NG. Por lo tanto, aunque las condiciones ambientales mejoren a continuación de dicho período crítico, el número de granos no podrá ser reestablecido. El periodo crítico para la generación del número de granos.m<sup>-2</sup> ha sido determinado en otros cereales de invierno como trigo (Fischer, 1985; Slafer *et al.*, 1990) y cebada (Arisnabarreta & Miralles, 2008), y dicha información ha sido extrapolada a avena en muchos casos. En avena, existe un antecedente reciente en la literatura (Mahadevan *et al.*, 2016) que establece el periodo desde inicio de encañazón (EC31) hasta el estado de grano lechoso como crítico para la generación de dicho componente. Sin embargo, la gran amplitud del periodo determinado en dicho trabajo, así como la escasa información disponible del cultivo, hacen necesarias nuevas investigaciones con el objetivo de aportar conocimiento a la ecofisiología del cultivo que resulte útil para el manejo tanto a nivel nacional como mundial.

Las condiciones ambientales que se presentan durante el periodo crítico incidirán de manera importante en el número final de granos establecidos. En un cultivo sin limitantes de agua, nutrientes y libre de adversidades, el crecimiento depende de la cantidad de

radiación solar que intercepta y de la temperatura, que actúa acortando la duración de las etapas. Se ha definido un índice cociente fototermal (Q), que relaciona el efecto positivo del incremento de la radiación, determinando una mayor tasa de crecimiento y el negativo del incremento de la temperatura acortando las fases, sobre el número de granos.m<sup>-2</sup> (Fischer, 1985). De esta manera, si la radiación solar afecta al número de granos a través de su relación lineal positiva con la tasa de crecimiento del cultivo, y la temperatura lo afecta negativamente, acelerando el desarrollo, es posible pensar que el NGm<sup>-2</sup> depende de estos dos factores ambientales durante el periodo crítico definido alrededor de la antesis (Slafer *et al.*, 2003). La determinación del periodo crítico en avena permitirá caracterizar el momento en que los genotipos necesitan los valores más adecuados de cociente fototermal (Q) como así también evitar adversidades bióticas y abióticas en ese período con el objetivo de obtener altos rendimientos de granos.

#### **1.4- Mejoramiento genético de Avena**

El mejoramiento genético de avena se ha llevado a cabo desde épocas tempranas en América del Sur. La mayoría de los cultivares desarrollados se han originado de un programa internacional que comenzó en 1974, mediante una donación de la Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional (USAID). Dicho programa se denominó “*Breeding Oat Cultivars Suitable for Production in Developing Countries*” y fue organizado por H.L. Shands, referente en el cultivo. Desde 1997 la compañía de avena Quaker ha promovido y financiado la llamada “*Quaker International Oat Nursery*” (QION), donde expertos de las Universidades de Minnesota y Florida asisten este programa, el cual está compuesto por alrededor de 100 líneas puras y 200 poblaciones de cruzamientos F2 o F3, incluyendo variedades de diversos programas en el mundo. Esto ha contribuido a generar una fuente de gran diversidad genética para distintos programas en todo el mundo (Forsberg & Shands, 1989; McDaniel, 1997).

En nuestro país, la Estación Experimental Agropecuaria INTA Bordenave (EEA INTA Bordenave), la Chacra Experimental Integrada Barrow y el Criadero de la UNLP (Criadero UNLP) son las instituciones que cuentan con programas de mejoramiento. Además, en los últimos años el sector privado ha introducido variedades provenientes de

programas de mejoramiento del exterior, y en algunos casos también ha comenzado planes de mejoramiento propios.

El Criadero de la UNLP ha trabajado en mejoramiento durante más de 70 años obteniendo además de cultivares de otros cultivos, cinco cultivares de avena: Tambara FA, Boyera FA, Pionera FA; y las recientemente liberadas La Plata FA y Los Hornos FA. Actualmente, con la intención de estudiar la adaptabilidad de líneas en filiales avanzadas y cultivares recientemente liberados del Criadero UNLP, se realizaron ensayos para conocer los requerimientos de vernalización y fotoperiodo que presentan dichos materiales, como así también de cultivares comerciales.

En base a los antecedentes mencionados, se han planteado las correspondientes **hipótesis y objetivos**.

#### **A- Hipótesis**

---

- ✓ *Los genotipos argentinos de avena se comportan como primaverales, siendo los requerimientos de vernalización similares a los de trigo, pero superiores a los de cebada cervecera que no los posee.*
- ✓ *Existe variabilidad para los requerimientos de fotoperiodo en genotipos argentinos de avena, al igual que sucede en trigo y cebada.*
- ✓ *En genotipos sensibles al fotoperiodo y la vernalización, la interacción más común es una mayor respuesta al fotoperiodo (una menor duración de la etapa emergencia floración) una vez que los requerimientos de vernalización han sido cumplidos.*
- ✓ *Los genotipos argentinos de avena se diferencian en su precocidad intrínseca al igual que los genotipos de trigo y cebada.*
- ✓ *El periodo crítico en la generación de rendimiento de avena se encuentra alrededor de floración.*

✓ *El número de granos por panoja es de mayor importancia para la generación del rendimiento en avena que el número de panojas por  $m^{-2}$*

✓ *La biomasa acumulada a floración se asocia positivamente con el peso de la panoja en ese mismo estadio y el número de granos. $m^{-2}$*

## **B- Objetivos**

---

✓ *Determinar la variabilidad en los requerimientos de fotoperiodo y vernalización de los genotipos argentinos de avena en comparación con cultivares de trigo y cebada sembrados en Argentina*

✓ *Determinar requerimientos de vernalización, la sensibilidad y umbral fotoperiodico en genotipos argentinos de avena*

✓ *Explicar la interacción entre fotoperiodo y vernalización en aquellos genotipos que responden a ambos factores*

✓ *Conocer la variabilidad para precocidad intrínseca de los genotipos argentinos de avena en comparación con trigo y cebada*

✓ *Determinar la ubicación del periodo crítico en la generación de rendimiento en avena*

✓ *Establecer la relación entre biomasa a floración, peso de la panoja a floración y el número de granos. $m^{-2}$*

✓ *Determinar la importancia del número de granos por panoja y el número de panojas. $m^{-2}$  en la generación del rendimiento en avena*

## **C- Diagrama de la tesis**

---

Para cumplir con los objetivos planteados la tesis ha sido organizada en capítulos; en este **Capítulo 1 “Introducción general”** se presenta el tema de estudio y los antecedentes, así como el marco teórico-conceptual de la tesis. Se enuncian las

hipótesis y se plantean el objetivo general y los objetivos específicos. En el **Capítulo 2** “*Determinación de Requerimientos de Fotoperiodo y Vernalización en Avena*”; y en el **Capítulo 3** “*Determinación del periodo crítico para la generación del rendimiento*”, se ha realizado una revisión bibliográfica de cada tema, que da sustento a la formulación de las hipótesis y objetivos, se presentan los materiales y métodos específicos, los resultados experimentales y discusión correspondientes a cada una de las temáticas. Por último, el **Capítulo 4** aborda la “*Discusión general*”, contraste de las hipótesis y las implicancias y aplicaciones para futuras investigaciones.

# Capítulo 2

---

## **“Determinación de requerimientos de fotoperiodo y vernalización en Avena”**

## 1-INTRODUCCIÓN

Los cereales de invierno, entre ellos la avena, son cultivados en todo el mundo, desde el Ecuador hasta altas latitudes (60° latitud Norte y 40°Sur) y desde el nivel del mar hasta por encima de los 2000 m de altitud. La adaptación a tan diferentes condiciones de cultivo requiere la adecuación de su patrón de desarrollo a cada ambiente. Por ello, es fundamental sincronizar las etapas más importantes de la generación del rendimiento con posterioridad a los meses de menor temperatura y mayor riesgo de heladas. El estudio de los factores ambientales que regulan el desarrollo en cada fase fenológica y las características genotípicas que condicionan el mismo resulta indispensable para predecir el comportamiento agronómico de los genotipos y el rendimiento en áreas de condiciones climáticas conocidas.

La mayor parte de la información disponible sobre los procesos que regulan el desarrollo en cereales de invierno se ha profundizado en trigo. Diferentes trabajos (Fischer, 1984; Slafer & Rawson, 1994) indican que los principales factores ambientales que intervienen sobre el desarrollo son: la temperatura, la vernalización y el fotoperiodo pudiendo generalizarse dicha afirmación para todos los cereales de invierno, entre ellos la avena, de la que se dispone de escasa información.

### Temperatura

De los tres factores mencionados, la temperatura es el factor universal que afecta la duración de todas las etapas ontogénicas de los cereales de invierno, desde la emergencia hasta la madurez fisiológica (Miralles, 2004). Esto significa que no existe insensibilidad a este factor, por lo que todos los genotipos y todos los estadios de desarrollo son sensibles a la temperatura. La temperatura afecta la tasa de desarrollo (velocidad en que transcurren eventos de desarrollo por unidad de tiempo calendario) y como consecuencia la duración de la etapa es alterada (Miralles *et al.*, 2003). Esta respuesta es la responsable de la aceleración del desarrollo cuando las plantas son expuestas a temperaturas más elevadas (Slafer & Rawson, 1994), por lo que la duración de cualquier etapa de desarrollo transcurre más rápidamente. Asimismo, la respuesta lineal de la tasa de desarrollo a la temperatura permite

la utilización del tiempo térmico (TT) para medir la duración de cualquier etapa de desarrollo (al menos dentro de un rango de temperaturas- base y crítica), permitiendo que la duración de cualquier etapa resulte independiente de la temperatura explorada. Cabe remarcar el concepto de TT o suma térmica, que consiste en la suma de los valores de temperatura media diaria restando la temperatura base. Este criterio puede utilizarse para la totalidad del ciclo o por etapas, según la siguiente ecuación:

$$\diamond \text{ TT}_{\text{A-B}} = \Sigma (\text{Tmi} - \text{Tb})$$

Donde  $\text{TT}_{\text{A-B}}$  es el tiempo térmico comprendido entre los estadios fenológicos A y B expresado en grados-día ( $^{\circ}\text{C}\text{día}$ ),  $\text{Tmi}$  es la temperatura media de cada día  $i$  ( $^{\circ}\text{C}$ ), y  $\text{Tb}$  es la temperatura base del cultivo. La temperatura base generalmente se toma como  $0^{\circ}\text{C}$  en cereales de invierno en los primeros estadios (Bauer *et al.*, 1984; Cao & Moss, 1989; Slafer & Rawson, 1994).

## Vernalización y fotoperiodo

La respuesta a la vernalización y al fotoperiodo ocurre en periodos particulares dentro del ciclo del cultivo, a diferencia de lo que ocurre con la temperatura acumulada (grados día). La vernalización consiste en la necesidad de exponer a la planta a un período determinado de bajas temperaturas para que adquiera la capacidad (*i.e.* volverse competente) de realizar la transición del estado vegetativo al estado reproductivo en el meristema apical (evocación floral) y de florecer (Igartua *et al.*, 2008). En este mismo sentido, Dixon *et al.* (2019) definen la vernalización como la respuesta a un tratamiento prolongado de frío (“termoinducción”) que se requiere para que ciertas plantas se vuelvan competentes para florecer y, por lo general, funciona iniciando la expresión de activadores florales después de temperaturas frías y/o suprimiendo la actividad de los represores florales. La respuesta a la vernalización puede representarse mediante un modelo cuantitativo en el cual, a partir de una determinada duración del tratamiento vernalizante, se alcanza una mínima duración de la etapa de desarrollo, debido a que el cultivo se encuentra en la máxima tasa de desarrollo (Miralles *et al.*, 2003). Es ampliamente aceptado que en trigo y genotipos sensibles de cebada la vernalización puede ocurrir desde la imbibición de

la semilla, hasta que el ápice cambia de vegetativo a reproductivo. Asimismo, algunas evidencias (Rawson *et al.*, 1998; Slafer & Rawson, 1994; González *et al.*, 2002) indican que también afectaría la etapa de producción de espiguillas, al menos en genotipos con altos requerimientos. En los últimos años numerosos autores (Amasino, 2005; Trevaskis *et al.*, 2007; Trevaskis, 2010; Dixon *et al.*, 2019; Sharma *et al.*, 2020) han estudiado los mecanismos moleculares por los cuales cereales de invierno responden a la vernalización. En trigo, se ha demostrado que la vernalización está controlado por al menos cuatro genes designados *Vrn-1*, *Vrn-2*, *Vrn-3* y *Vrn-4* (Yan *et al.*, 2003; Distelfeld *et al.*, 2009) siendo *Vrn-1* el principal determinante del requisito de vernalización en trigo y cebada (Trevaskis, 2010).

La vernalización se suele medir en “horas de frío”, a los cuales tiene que estar sometida una planta para que pueda florecer de forma adecuada, siendo la respuesta de tipo acumulativa. La mayoría de los trigos y otras plantas anuales de invierno poseen requerimientos cuantitativos, ya que la vernalización no es condición *sine qua non* para que se produzca la floración. Sin embargo, en estudios en trigo (Rahman, 1980; Manupeerapan *et al.*, 1992; Slafer, 1995; González *et al.*, 2002) y en avena (Loskutov, 2001) confirman que las respuestas cualitativas a la vernalización no son una excepción en genotipos con altos requerimientos. Existe una relación directa entre la duración del período de frío y la disminución del tiempo para el inicio de la floración. No todos los genotipos poseen los mismos requerimientos, ni responden de igual manera a la vernalización, los trigos de invierno suelen responder más marcadamente y requerir tiempos de exposición más prolongados que los de primavera para alcanzar la máxima tasa de desarrollo hacia la iniciación floral. Slafer & Rawson (1994) mencionan que los trigos varían desde genotipos con altos requerimientos de vernalización hasta genotipos insensibles. Los trigos primaverales son insensibles o poco sensibles, y suelen saturar su respuesta con un tiempo de exposición de alrededor a dos o tres semanas (Slafer *et al.*, 2003). Por su parte, Trevaskis *et al.* (2007) señalan que en trigo y cebada también existen genotipos que no requieren vernalización para florecer, los cuales pueden ser sembrados en diferentes fechas de siembra y regiones donde las temperaturas de invierno no son adecuadas para la vernalización. En avena, Loskutov (2001) estudiando la respuesta a la vernalización de un

grupo de avenas silvestres (tratamientos con 0 días y 40 días a 2 °C), halló una gran variabilidad en la respuesta, encontrándose genotipos de respuesta muy fuerte (no alcanzaron la floración sin vernalización, *i.e.* se trataría de “genotipos invernales”), fuerte (el retraso en la floración fue mayor a 20 días, observándose también poca uniformidad en la floración, diferente grado de esterilidad de las flores, deterioro en la germinación y calidad de la semilla), débil (retraso en la floración menor a 20 días) y neutros o insensibles.

Diferentes trabajos en trigo (Miralles, 2004; Appendino *et al.*, 2003; Vanzetti *et al.*, 2013; Gomez *et al.*, 2014) y cebada (Whitechurch *et al.*, 2007; Alzueta *et al.*, 2014) han estudiado los requerimientos de vernalización de los cultivares sembrados en Argentina. Appendino *et al.* (2003) evaluando un set de 68 cultivares de trigo argentino, señalan que estos muestran diferente grado de respuesta a la vernalización, aunque la mayoría de los genotipos son de hábito primaveral y por lo tanto tienen bajos requerimientos. De igual manera, Vanzetti *et al.* (2013) en un estudio molecular realizado sobre cultivares de trigo argentinos (Vanzetti *et al.*, 2013), encontraron que mayor parte de los genotipos evaluados presentó hábito primaveral, y solo unos pocos fueron genotipos invernales. Por su parte, estudios en cebada (Whitechurch *et al.*, 2007; Alzueta *et al.*, 2014) afirman que los genotipos argentinos no poseen requerimientos de vernalización, comportándose como insensibles. No existen trabajos en avena que describan la respuesta de nuestros genotipos respecto a la vernalización, por ello este trabajo se plantea como uno de sus objetivos determinar los requerimientos de vernalización de los genotipos utilizados en nuestro país.

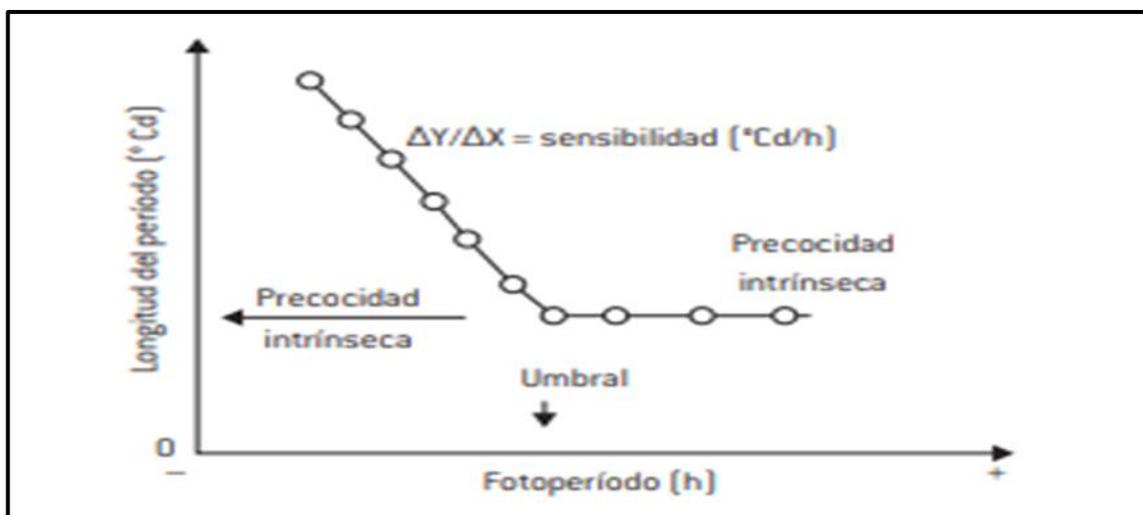
La vernalización es un mecanismo importante para los cultivos de siembra otoñal, ya que los requerimientos de horas de frío previenen el crecimiento prematuro de los primordios florales, retrasando el desarrollo hasta la llegada de la primavera cuando las temperaturas aumentan y los riesgos de daños por fríos son menores. Por el contrario, ante siembras tardías, algunos cultivares no llegan a cubrir su requerimiento de horas de frío y se puede producir no sólo un retraso en la fecha de antesis, sino también una espigazón y antesis desapareja en el lote (Miralles, *et al.*, 2014), por ello el estudio de los genotipos

disponibles en nuestro país en cuanto a sus requerimientos de vernalización resulta importante para los tres cultivos aquí estudiados.

Por su parte, el fotoperiodo se define como la duración (horas) de los ciclos de luz y oscuridad diaria a los que se expone un ser vivo. La respuesta de las plantas a los cambios en el número de horas de luz es uno de los principales factores determinantes de la duración de las diferentes fases de desarrollo y, por tanto, de adaptación al ambiente (Evans, 1993). La respuesta en cereales de invierno es generalmente de tipo cuantitativa, acortándose las etapas progresivamente al aumentar el largo del día en la medida que se acerca al fotoperiodo umbral u óptimo; o cualitativa, hasta no alcanzar el umbral, no hay desarrollo (Slafer *et al.*, 2003).

Los cereales de invierno son generalmente plantas de día largo, es decir, aceleran su floración cuando se cultivan en condiciones de día largo (más de 12 horas de luz por día) (Thomas & Vince, 1997). Si bien mayoría de la bibliografía utiliza el término plantas de día largo para definir la respuesta de los cereales de invierno al fotoperiodo estrictamente hablando son plantas longidiurnas, ya que son inducidas a florecer (o aceleran su floración en el caso de especies cuantitativas) cuando la longitud del periodo oscuro es inferior a cierto límite (12 horas de luz para cereales de invierno).

A mayor duración del día, la tasa de desarrollo aumenta hasta un determinado punto llamado fotoperiodo umbral, donde la respuesta a este factor se satura (Figura 2.1). Por encima de este punto un incremento del fotoperiodo no supone un cambio en la tasa de desarrollo y la duración de las etapas sólo es definida por la temperatura (la duración del ciclo ontogénico es mínima). La sensibilidad al fotoperiodo (pendiente de la recta en la Figura 2.1) indica cuánto se reduce el ciclo por unidad de incremento en la duración del día ( $^{\circ}\text{C}\text{día/h}$ ). El rango de sensibilidad varía ampliamente entre los distintos cultivares de trigo (Major, 1980), siendo la respuesta generalmente cuantitativa, existiendo también cultivares insensibles.



**Figura 2.1** Respuesta general al fotoperíodo. Longitud del período de desarrollo ( $^\circ\text{Cd/a}$ ) en función de la duración del día (fotoperíodo en horas). Adaptado de Miralles et al. (2014).

El estímulo fotoperiódico es percibido por las hojas, por ello, las plantas no pueden responder a la duración del día hasta después de la emergencia (Hay & Kirby, 1991). El fotoperíodo afecta la duración y el número de hojas que puede diferenciarse durante la fase de iniciación foliar. En general los días largos reducen el tiempo hasta diferenciación reproductiva y espigazón, y reducen el número de hojas, ejerciendo un ligero efecto sobre la tasa de aparición de las mismas. Esto implica que, a menor duración de la etapa por fotoperíodos más largos, habrá menor número de espiguillas (aunque generadas a una tasa mayor) y menor será el número final de hojas.

Puede ocurrir, aunque excepcionalmente, que un genotipo no sea sensible ni a la vernalización ni al fotoperíodo. En estos casos y también cuando las respuestas a la vernalización y al fotoperíodo están saturadas, las posibles diferencias en el desarrollo entre los genotipos se deben a la precocidad intrínseca de cada uno de ellos (Flood & Halloran, 1984; Masle et al. 1989; Slafer, 1996). La precocidad intrínseca puede ser definida como el mínimo número de días a floración de un genotipo, una vez que se satisfacen los requerimientos de vernalización y fotoperíodo (Slafer & Rawson, 1995; Van Beem et al., 2005).

La vernalización y el fotoperiodo son generalmente considerados como los responsables de casi todas las diferencias entre cultivares de trigo en la duración del ciclo (Slafer *et al.*, 2001). Se ha demostrado que la respuesta a estas variables ambientales es controlada por varios genes *Ppd-1*, *Vrn-1* (Holland *et al.*, 1997; Laurie, 1997; Trevaskis *et al.*, 2007; Shaw *et al.*, 2012; Gomez *et al.*, 2014). En avena, han sido identificados genes que condicionan sensibilidad al fotoperiodo, usando marcadores moleculares (Wight *et al.*, 1994; Holland *et al.*, 1997) y además un gen de insensibilidad fue descubierto en varios genotipos canadienses (Sampson & Burrows, 1972).

Si bien la información sobre los factores ambientales que condicionan el pasaje al estado reproductivo en avena es escasa, la influencia de días largos y el efecto de bajas temperaturas durante el desarrollo temprano ha sido observado por varios investigadores (Qualset & Peterson, 1978; Shands & Cisar, 1982; Bleken & Skjelvag, 1986; Loskutov, 2001; Locatelli *et al.*, 2008) en cultivares y especies silvestres de avena. Al respecto Loskutov (2001), estudiando especies silvestres recolectadas en diferentes centros de origen, encontró que la mayoría de éstas eran más sensibles a temperaturas vernalizantes, que a la duración del día, para llegar a floración. Por otra parte, Sorrels & Simmons (1992) afirman que para genotipos sensibles a la vernalización, la respuesta al fotoperiodo sólo se produce después de que se cumpla el requisito de la vernalización. Además, estudios realizados por Locatelli *et al.* (2008) indicaron que los genotipos de avena responden en forma diferencial al fotoperiodo y vernalización.

En Argentina, el área sembrada con avena se extiende de los 30° a 42° de latitud Sur, abarcando desde Santiago del Estero hasta el norte de la provincia de Chubut (Sinavimo, 2020), determinando que el cultivo sea afectado por diferentes condiciones ambientales, aunque no hay estudios realizados sobre la respuesta a la vernalización y al fotoperiodo de diferentes genotipos. Por ello, conocer los requerimientos de vernalización y fotoperiodo que poseen los genotipos argentinos en comparación con los de trigo y cebada, permitirá la selección de los más adecuados para una zona y fecha de siembra determinada, con el fin de ubicar las etapas reproductivas bajo las mejores condiciones ambientales posibles.

## HIPÓTESIS

- ✓ *Los genotipos argentinos de avena se comportan como primaverales, siendo los requerimientos de vernalización similares a los de trigo, pero superiores a los de cebada cervecera que no los posee.*
- ✓ *Existe variabilidad para los requerimientos de fotoperiodo en genotipos argentinos de avena, al igual que sucede en trigo y cebada.*
- ✓ *En genotipos sensibles al fotoperiodo y la vernalización, la interacción más común es una mayor respuesta al fotoperiodo (una menor duración de la etapa emergencia floración) una vez que los requerimientos de vernalización han sido cumplidos.*
- ✓ *Los genotipos argentinos de avena se diferencian en su precocidad intrínseca al igual que los genotipos de trigo y cebada.*

## OBJETIVOS

- ✓ *Determinar la variabilidad en los requerimientos de fotoperiodo y vernalización de los genotipos argentinos de avena en comparación con cultivares de trigo y cebada sembrados en Argentina.*
- ✓ *Determinar requerimientos de vernalización, sensibilidad y umbral fotoperiodico en genotipos argentinos de avena.*
- ✓ *Explicar la interacción entre fotoperiodo y vernalización en aquellos genotipos que responden a ambos factores.*
- ✓ *Conocer la variabilidad para precocidad intrínseca de los genotipos argentinos de avena en comparación con trigo y cebada.*

## **2-MATERIALES Y MÉTODOS**

El ensayo se llevó a cabo en la Estación Experimental Julio Hirschhörn, perteneciente a la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (FCAyF) de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP) durante los años 2014 y 2015. Se sembraron 9 genotipos de avena, 8 genotipos de cebada y 10 de trigo en seis fechas de siembra (FS) (desde junio hasta diciembre en 2014 y 2015) y tres tratamientos de vernalización, para determinar cómo inciden el fotoperiodo y la vernalización en el pasaje al estado reproductivo comparativamente entre los tres cereales y entre cultivares dentro de cada uno de ellos. Los genotipos de avena incluyeron líneas en filiales avanzadas del criadero de FCAyF-UNLP, dos de ellos recientemente liberados (La Plata FA y Los Hornos FA), y cultivares comerciales. Los genotipos de trigo y cebada correspondieron a los cultivares comerciales más utilizados en ese momento. Todos los genotipos se seleccionaron por poseer distinto ciclo fenológico entre ellos (clasificados según fecha de siembra y fecha a floración). El diseño del ensayo fue en parcelas divididas, siendo la parcela principal las fechas de siembra, la sub-parcela los tratamientos de vernalización y la sub-sub-parcela los genotipos con tres repeticiones.

**Tabla 2.1:** Nombre y origen de los genotipos de avena, trigo y cebada utilizados en el ensayo.

<b>Nombre</b>	<b>Especie</b>	<b>Origen</b>	<b>Criadero</b>
Línea 1	<i>Avena sativa</i> L.	Argentina	Criadero UNLP
La Plata FA	<i>Avena sativa</i> L.	Argentina	Criadero UNLP
Los Hornos FA	<i>Avena sativa</i> L.	Argentina	Criadero UNLP
Línea 6	<i>Avena sativa</i> L.	Argentina	Criadero UNLP
Bonaerense INTA Calén	<i>Avena sativa</i> L.	Argentina	CEI INTA Barrow
Bonaerense INTA Maja	<i>Avena sativa</i> L.	Argentina	CEI INTA Barrow
Bonaerense INTA Maná	<i>Avena sativa</i> L.	Argentina	CEI INTA Barrow
Carlota INTA	<i>Avena sativa</i> L.	Argentina	EEA INTA Bordenave
Graciela INTA	<i>Avena sativa</i> L.	Argentina	EEA INTA Bordenave
Andreaia	<i>Hordeum vulgare</i> L. <i>distichum</i>	Alemania	Cervecería y Maltería Quilmes
Danielle	<i>Hordeum vulgare</i> L. <i>distichum</i>	Alemania	Cervecería y Maltería Quilmes
Explorer	<i>Hordeum vulgare</i> L. <i>distichum</i>	Francia	Nidera S.A.
MP1012	<i>Hordeum vulgare</i> L. <i>distichum</i>	Argentina	Malteria Pampa S.A.
Quilmes Carisma	<i>Hordeum vulgare</i> L. <i>distichum</i>	Argentina	Cervecería y Maltería Quilmes
Scarlett	<i>Hordeum vulgare</i> L. <i>distichum</i>	Alemania	Cargill S.A.
Scrabble	<i>Hordeum vulgare</i> L. <i>distichum</i>	Francia	Malteria Pampa S.A.
Shakira	<i>Hordeum vulgare</i> L. <i>distichum</i>	Alemania	Cervecería y Maltería Quilmes
Baguette 601	<i>Triticum aestivum</i> L.	Francia	Nidera Seeds S.A
Klein Guerrero	<i>Triticum aestivum</i> L.	Argentina	Criadero Klein S.A
Klein Gladiador	<i>Triticum aestivum</i> L.	Argentina	Criadero Klein S.A
BIOINTA 3005	<i>Triticum aestivum</i> L.	Argentina	INTA
Klein Yará	<i>Triticum aestivum</i> L.	Argentina	Criadero Klein S.A
Klein Liebre	<i>Triticum aestivum</i> L.	Argentina	Criadero Klein S.A
Klein Roble	<i>Triticum aestivum</i> L.	Argentina	Criadero Klein S.A
Klein Tauro	<i>Triticum aestivum</i> L.	Argentina	Criadero Klein S.A
Klein Rayo	<i>Triticum aestivum</i> L.	Argentina	Criadero Klein S.A
SY 300	<i>Triticum aestivum</i> L.	Francia	Buck Semillas S.A

**\*Elaboración propia en base al catálogo nacional de cultivares del INASE (INASE, 2020)**

Los tratamientos de fotoperiodo fueron representados por la variación natural de la duración del día (salida y puesta del sol) a través del año (SHN, 2020), utilizando para ello siembras escalonadas en diferentes épocas del año (FS1: 2 junio, FS2: 2 julio, FS3: 12 agosto, FS4: 29 septiembre, FS5: 10 noviembre y FS6: 10 diciembre) durante los años 2014 y 2015. Las siembras comenzaron a principios de junio, para disponer del fotoperiodo más corto (-10 h.), y la última en diciembre, para lograr un fotoperiodo más largo (+/-15 h.). La última siembra se hizo para exceder el umbral que ha sido estimado en 13,4 h para genotipos argentinos de trigo (Miralles *et al.*, 2007), aunque hubiera sido descartada en caso de que el estrés térmico determinara inconvenientes en el desarrollo y crecimiento de las plantas. Se realizaron tres tratamientos de vernalización: 40 Días (V40), 20 Días (V20) y 0 Días (V0) (sólo la vernalización impuesta por el ambiente) en cada fecha de siembra, para permitir la determinación de umbrales de vernalización óptimos.

## 2.1-Siembra y evaluaciones

Las semillas se colocaron en papel absorbente dentro de cajas de Petri para que germinaran, se ajustó el contenido de humedad hasta un 50-55 % de su peso seco. Se colocaron en oscuridad en cámara de crecimiento a 4°C por 20 (V20) o 40 días (V40). El tratamiento V0 se colocó a germinar en el laboratorio (+/- 20°C) 4 días antes del trasplante a campo para minimizar las diferencias en el TT acumulado entre tratamientos de vernalización. Después del tiempo correspondiente a cada tratamiento de vernalización, se seleccionaron las semillas con coleoptiles de entre 10 a 20 mm de longitud (para asegurar que las semillas de diferentes genotipos estuvieran en similar estado de desarrollo) y se las trasplantó al ensayo de campo en surcos de 1 m de largo distanciados a 0,20 m bajo una densidad de 300 plantas.m<sup>-2</sup>. Las plántulas se encontraban en EC0 (germinación; Zadoks *et al.*, 1974). Previo al trasplante se realizó un desmalezado de las parcelas, refinado de los terrones remanentes y nivelado del terreno. En cada fecha de siembra todos los materiales de avena, trigo y cebada se trasplantaron a campo el mismo día.

El ensayo se llevó adelante sin limitación de nutrientes y agua. Para evitar el estrés por agua durante el ciclo se realizó riego suplementario. Se fertilizó a la siembra con 50

kg.ha<sup>-1</sup> de nitrógeno (N) en forma de urea y 50 kg.ha<sup>-1</sup> de fósforo (P) como fosfato tricálcico. Se realizó una segunda fertilización nitrogenada en macollaje (EC23) con 100 kg.ha<sup>-1</sup> de N en forma de urea. Se efectuó el control de insectos y de enfermedades con tratamientos químicos, y de malezas por desmalezado manual, para evitar posibles efectos negativos de los herbicidas hormonales sobre el desarrollo del cultivo. Las parcelas fueron monitoreadas cada 3 días. Como se trasplantaron semillas germinadas, posteriormente se registraron las fechas de emergencia (Em) y floración (Fl) de cada genotipo en cada uno de los tratamientos. Para ello se tuvieron en cuenta las características morfológicas propias de cada uno de los cereales. En avena y cebada se tomó floración como la fecha de inicio de aparición de las panojas y espigas respectivamente, por encima de la hoja bandera (representada por el 50% de las panojas y espigas); y en trigo se consideró anthesis (EC 60, Zadoks *et al.*, 1974) representada por el 50% de las espigas con anteras amarillas visibles.

Se evaluaron las sumas térmicas necesarias del periodo emergencia-floración. En tanto que la precocidad intrínseca, se estimó calculando el promedio de la DEF de los tratamientos FS que no mostraron diferencias significativas entre sí (valores de estabilización), para el tratamiento V40 de vernalización.

Los datos se analizaron mediante un análisis de varianza (ANVA) para parcelas divididas mediante el paquete estadístico GENSTAT 12<sup>o</sup> edición (2009) y las medias se compararon mediante LSD (P=0.05).

Con el objetivo de determinar la sensibilidad y el umbral fotoperiodico en genotipos de avena, cebada y trigo, se realizó la regresión lineal entre DEF (medida en °Cdía) como variable dependiente y fotoperiodo promedio de la etapa como variable independiente. Para evaluar solo el efecto del fotoperiodo y deslindar el de la vernalización, se utilizó la DEF correspondiente al tratamiento V40 (debido a que en dicho tratamiento los requerimientos de vernalización se encuentran saturados para la mayoría de los genotipos), mientras que en el caso del fotoperiodo se consideraron solo las fechas de siembra que mostraron diferencias significativas entre sí para cada genotipo. Se analizó la significancia, el coeficiente de determinación (R<sup>2</sup>) y se obtuvo la recta de regresión de cada genotipo. La sensibilidad fotoperiodica quedó determinada por el valor de la pendiente de la recta de

regresión (medida en °C día.h<sup>-1</sup>). Además, para evaluar si las pendientes mostraron diferencias significativas entre sí, se utilizaron el test de “T” y el test de “F”. El umbral fotoperiodico se calculó a partir del despeje de “x” en la recta de regresión para el valor de “y” correspondiente a la precocidad intrínseca.

## 2.2- Datos climáticos

Durante el ensayo se registraron diariamente la temperatura media y las horas de frío por debajo de 12°C (valor estimado como rango superior de temperaturas vernalizantes, Brooking, 1996), en la estación meteorológica situada a 200 m de los ensayos (Tabla anexo 1). En el primer año de ensayo, se registraron dichas variables desde el mes de junio de 2014 a febrero de 2015. En tanto que, en el segundo año, las variables se registraron desde junio de 2015 a febrero de 2016.

Durante el primer año de ensayo, Además, en los meses de diciembre, enero y febrero hubo días con temperaturas medias por encima de los 25 °C (4, 5 y 2 días respectivamente), la cual suele ser considerada como el umbral superior de temperaturas óptimas para crecimiento y desarrollo de cereales de invierno (Slafer & Rawson, 1992; Slafer *et al.*, 2003). Con respecto a las horas de frío menores a 12°C, estas fueron mayores en junio (501 h) y julio (490 h), disminuyendo en agosto (398 h), septiembre (235 h) y octubre (85 h), mientras que en noviembre (43 h), diciembre (19 h), enero (6 h) y febrero (9 h) fueron muy bajas.

En el segundo año de ensayo, al igual que en el primer año de ensayo, en los meses de diciembre, enero y febrero hubo días con temperaturas medias por encima de 25 °C (7, 8 y 13 días respectivamente). Con respecto a las horas de frío menores a 12°C, estas fueron mayores en junio (401 h) y julio (542 h), disminuyendo en agosto (280 h), septiembre (305 h) y octubre (186 h). En los meses de noviembre (28 h) y diciembre (8 h) las horas de frío brindadas por el ambiente fueron muy bajas, y no hubo en los meses de enero y febrero.

### 3- RESULTADOS

#### 3.1- Respuestas de Avena a la vernalización y fotoperiodo

Los resultados del ANVA para la variable TT muestra diferencias significativas en los tratamientos *FS*, *Vernalización* y *Genotipos*; y para las interacciones *FS* × *Vernalización*, *FS* × *Genotipo*, *Vernalización* × *Genotipo* y *FS* × *Vernalización* × *Genotipo* (Tabla 2.2).

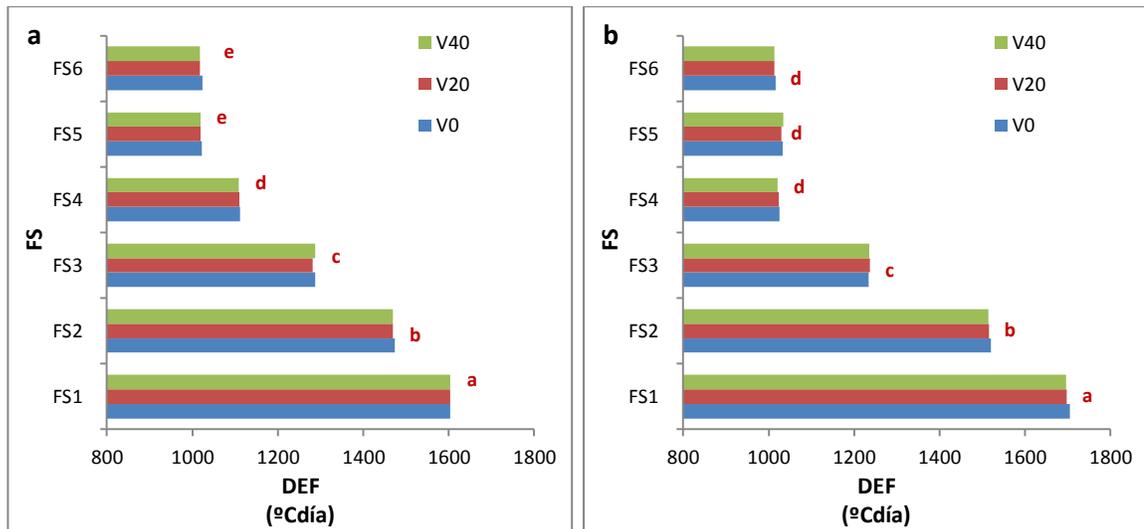
La interacción *FS* × *Vernalización* × *Genotipo* significa que la duración del periodo emergencia-floración (DEF) de los genotipos de avena evaluados no puede explicarse por el efecto individual de los factores vernalización y fotoperiodo, sino por la interacción entre ellos, y que varían según genotipo. Por ello, se explicarán para cada genotipo las diferencias entre los tratamientos de vernalización en las distintas FS, y luego las diferencias entre las FS para los distintos tratamientos de vernalización. Además, en caso de que para un genotipo no haya diferencia entre los tratamientos de vernalización, se simplificará el análisis usando los valores del tratamiento V0; y cuando no haya diferencias entre los tratamientos V40 y V20 se usará el V20.

**Tabla 2.2:** Cuadrados medios y valor de *p* (ANVA) de Tiempo térmico para la etapa emergencia-floración, en dos años de ensayo, con seis fechas de siembra, tres tratamientos de vernalización, nueve genotipos de avena, diez de trigo y ocho de cebada.

Fuente de variación	G.L	Avena	G.L	Trigo	G.L	Cebada
<i>Año (Y)</i>	1	1718,1 (0,089)	1	4,6 E+3 (0,026)	1	21,3 (0,711)
<i>Error A</i>	2	175,5	2	1,24 E+2	2	116,6
<i>Fecha de siembra(FS)</i>	5	8,76 E+6 (<0,001)	5	8,22 E+5 (<0,001)	5	3,27 E+6 (<0,001)
<i>A×FS</i>	5	689,8 (0,047)	5	2,1 E+5 (<0,001)	5	142,6 (0,757)
<i>Error B</i>	20	250,5	20	5,65 E+3	10	272,9
<i>Vernalización (Ver)</i>	2	2,8 E+6 (<0,001)	2	6,6 E+6 (<0,001)	2	0 (1,000)
<i>A×Ver</i>	2	21,9 (0,847)	2	2,6 E+2 (0,290)	2	0 (1,000)
<i>FS×Ver</i>	10	3,7 E+5 (<0,001)	10	1,1 E+6 (<0,001)	10	0 (1,000)
<i>A×FS×Ver</i>	10	52,9 (0,939)	10	5,47 E+2 (0,867)	10	0 (1,000)
<i>Error C</i>	48	6316,2	48	5,0 E+3	48	0
<i>Genotipos (Ge)</i>	8	1,35 E+6 (<0,001)	9	6,99 E+6 (<0,001)	7	4,79 E+5 (0,001)
<i>A×Ge</i>	8	221,6 (0,116)	9	3,02 E+2 (0,176)	7	109 (0,395)
<i>FS×Ge</i>	40	6,73 E+4 (<0,001)	45	6,31 E+5 (<0,001)	35	1,17 E+5 (<0,001)
<i>Ver×Ge</i>	16	1,81 E+5 (<0,001)	18	1,39 E+5 (<0,001)	14	0 (1,000)

<i>A</i> × <i>FS</i> × <i>Ge</i>	40	124,4 (0,631)	45	3,24 E+2 (0,017)	35	47,5 (0,997)
<i>A</i> × <i>Ver</i> × <i>Ge</i>	16	67,1 (0,952)	18	1,34 E+2 (0,877)	14	0 (1,000)
<i>FS</i> × <i>Ver</i> × <i>Ge</i>	80	6,95 E+4 (<0,001)	90	6,01 E+4 (<0,001)	70	0 (1,000)
<i>A</i> × <i>FS</i> × <i>Ver</i> × <i>Ge</i>	80	61,6 (1,000)	90	1,278 E+2 (0,999)	70	0 (1,000)
<i>Error D</i>	576	136,7	648	2,13 E+2	504	103,7
<i>Total</i>	971		1079		863	

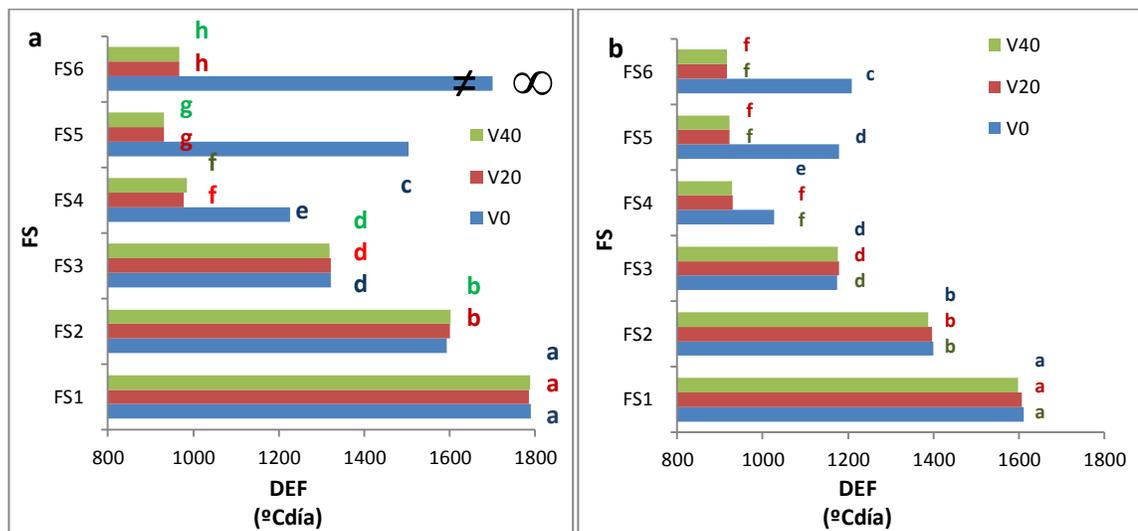
La línea L1 no presentó diferencias significativas para el tratamiento ‘Vernalización’, ya que el TT acumulado entre los tratamientos V0, V20 y V40 no varió en ninguna de las FS, aunque sí se observaron diferencias significativas entre las FS, indicando diferencias en requerimientos de fotoperiodo (Figura 2.2.a). El TT acumulado desde Em-Flor disminuyó significativamente a través de las FS, desde FS1 (1603,8 °Cdía) hasta FS5 (1021,9 °Cdía), no observándose diferencias significativas entre FS5 y FS6 (1023,8 °Cdía) (Figura 2.2.a).



**Figura 2.2.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para Línea 1 (a) y La Plata FA (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos de FS, ya que no hubo diferencias para Vernalización (LSD <0,05).

La variedad La Plata FA al igual que L1 no manifestó diferencias significativas para el tratamiento Vernalización, ya que el TT acumulado entre los tratamientos V0, V20 y V40 no varió en ninguna de las FS, aunque sí presentó diferencias entre las FS (Figura 2.2.b). El TT acumulado desde Em-Flor disminuyó significativamente por influencia de la FS, desde FS1 (1705,3 °Cdía) hasta FS4 (1024,8 °Cdía), no observándose diferencias significativas en las FS posteriores ( FS5-1031,9 °Cdía; FS6-1023,8 °Cdía).

En la variedad Los Hornos FA no hubo diferencias significativas en TT acumulado del período Em-Flor entre los tratamientos de vernalización en las FS1, FS2 y FS3. No obstante, a partir de FS4 el tratamiento V0 (1226 °Cdía) acumuló mayor TT que los tratamientos V40 (985 °Cdía) y V20 (978 °Cdía), los cuales no se diferenciaron entre sí (Figura 2.3.a). Las diferencias en el TT entre V0-V20 fueron de 248 °Cdía para FS4, incrementándose en FS5 (571 °Cdía) y FS6 (1580 °Cdía). En respuesta a la FS, los tratamientos de vernalización V20 y V40 tuvieron una disminución significativa de TT acumulado desde FS1 a FS5 (1785 a 931 °Cdía), mientras que en la FS6 el TT aumentó (966,3 °Cdía) diferenciándose de la FS5. Sin embargo, en el tratamiento V0 de vernalización, esta disminución de TT acumulado se manifestó hasta la FS4, y a partir de FS5 el TT se incrementó de manera significativa respecto de las fechas anteriores. Además, se observó que el tratamiento alcanzó la floración de manera despareja. En FS6 las plantas del tratamiento V0 permanecieron en EC21 (Figura 2.3.a).



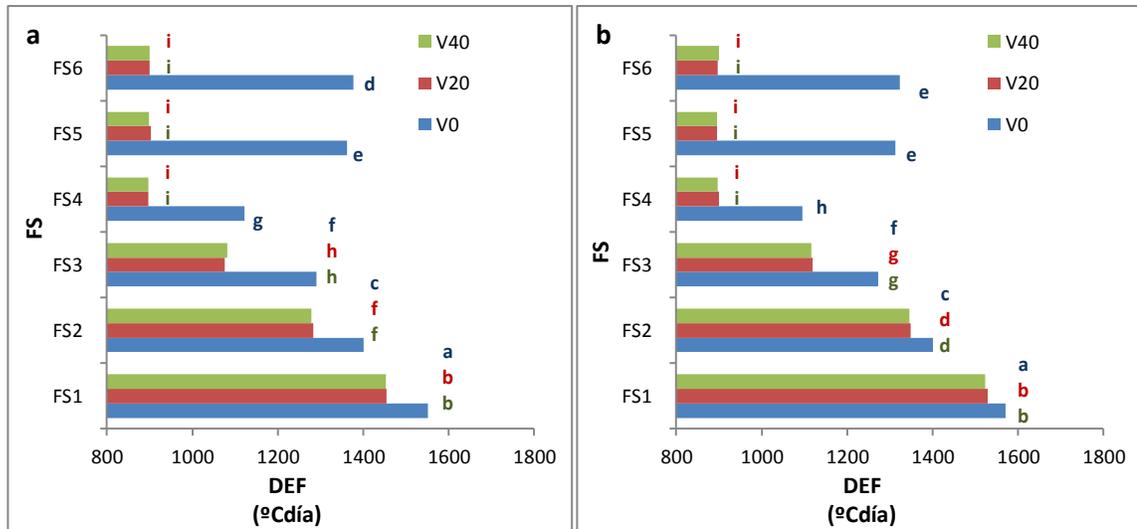
**Figura 2.3.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para Los Hornos FA (a) y Línea 6 (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Vernalización (LSD < 0,05).

\*Los Hornos FA en el tratamiento V0 en FS6 no cambió de estado, por eso en el gráfico tiende a infinito.

En la línea L6 no hubo diferencias en el TT entre los tratamientos de vernalización en las FS1, FS2 y FS3, pero a partir de FS4 el tratamiento V0 (1027 °Cdía) acumuló mayor TT que los tratamientos V20 (929 °Cdía) y V40 (928 °Cdía), mostrando una diferencia de

alrededor de +/- 97 °Cdía (Figura 2.3.b). Dichas diferencias, se incrementaron en FS5 (+/- 255 °Cdía) y FS6 (+/-293 °Cdía). La respuesta al fotoperiodo fue diferente en los tratamientos de vernalización; los tratamientos V20 y V40, tuvieron una disminución significativa de TT acumulado desde FS1 a FS4 a (1607,5 a 929 °Cdía para V20), mientras que en la FS5 y FS6 el TT se mantuvo constante no diferenciando de la FS4. En el tratamiento V0, la reducción de TT se manifestó también hasta la FS4 (1612 a 1027 °Cdía) aunque fue de menor magnitud, y a partir de FS5 y FS6, el TT se incrementó de manera significativa respecto de las anteriores fechas.

En el cultivar Calén los tratamientos V20 y V40 no se diferenciaron significativamente en ninguna de las FS, pero sí lo hicieron respecto al tratamiento V0 (Figura 2.4.a). Además, al atrasarse la fecha de siembra, aumentó la DEF en TT del tratamiento V0 en relación a los tratamientos vernalizados, siendo la diferencia de 97,9 °Cdía en FS1 (1551 vs. 1453), 118 °Cdía en FS2 (1401 vs. 1283), 214 °Cdía en FS3 (1290 vs. 1076), 226 °Cdía en FS4 (1122 vs. 897), 460 °Cdía en FS5 (1362 vs. 902,7) y 475 °Cdía en FS6 (1376 vs. 901). Con respecto a la variable FS, los tratamientos de vernalización V20 y V40, tuvieron una disminución significativa de TT acumulado desde FS1 a FS4 (1453 a 896 °Cdía para V20), mientras que en la FS5 y FS6, el TT se mantuvo constante no diferenciando respecto a FS4. En el caso del tratamiento V0, la disminución de TT acumulado también se manifestó hasta FS4 (1551 a 1122 °Cdía) (aunque fue de menor magnitud entre FS3-FS4), y a partir de FS5 y FS6 el TT se incrementó de manera significativa respecto de las anteriores fechas.

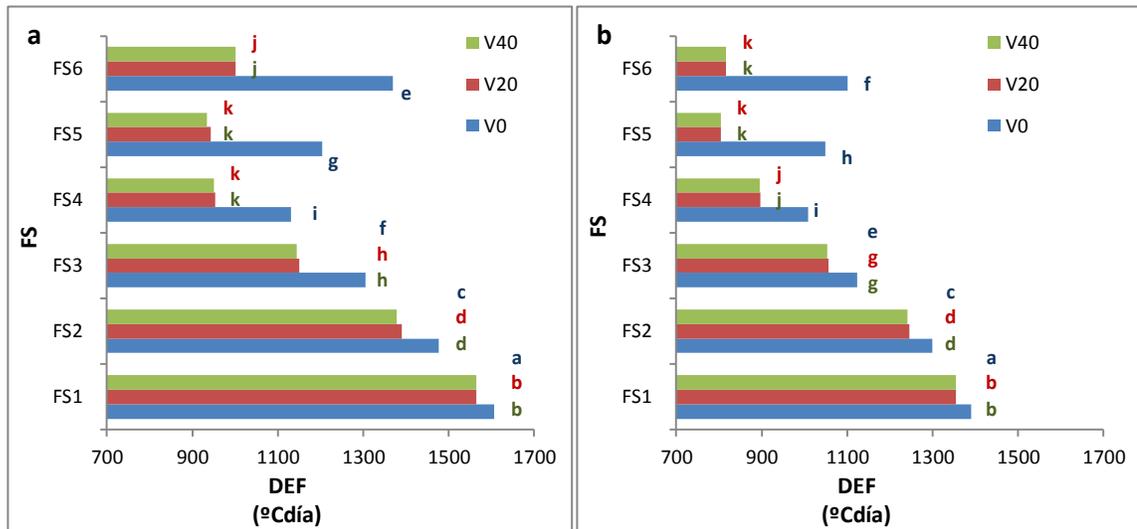


**Figura 2.4** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para Calén (a) y Carlota (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Vernalización (LSD <0,05).

El cultivar Carlota mostró significancia para la variable Vernalización, explicadas porque los tratamientos V20 y V40 no se diferenciaron entre sí en ninguna de las FS, pero sí lo hicieron respecto al V0 (Figura 2.4.b). Las diferencias entre el V0 y V20 fueron bajas en FS1 (42 °Cdía) y FS2 (52,9 °Cdía) y se incrementaron a partir de la FS3 (FS3-153 °Cdía; FS4-196 °Cdía; FS5-418 °Cdía; FS6- 426,6 °Cdía). En el caso de las FS, se observó una disminución en el TT desde FS1 a FS4 en todos los tratamientos de vernalización, aunque la magnitud de dicha disminución fue menor en el V0 (1571 a 1095 °Cdía) que en V20 (1528 a 899 °Cdía). Además, en V0 el TT se incrementó en las últimas dos FS, mientras que en los tratamientos vernalizados se mantuvo constante en las FS5 y FS6, no diferenciándose de FS4.

Graciela presentó diferencias significativas para la variable vernalización, ya que el tratamiento V0 tuvo requerimientos mayores de TT a los tratamientos vernalizados V20 y V40 (los cuales no se diferenciaron entre sí) en todas las FS. Las diferencias con respecto al tratamiento V20 se incrementaron a través de cada FS, desde FS1 (41,5 °Cdía) a FS6 (368 °Cdía). En lo que refiere a la variable FS, se observó que una reducción significativa del TT desde FS1 a FS4 en todos los tratamientos de vernalización, desde 1605 a 1130 °Cdía en V0 y desde 1564 a 953 °Cdía en el V20 (Figura 2.5.a). En V0 el TT se incrementó en la

FS5 (1204 °Cdía) y FS6 (1369 °Cdía), mientras que en los vernalizados se mantuvo constante en FS5 y se incrementó en FS6 (1001,4 °Cdía).

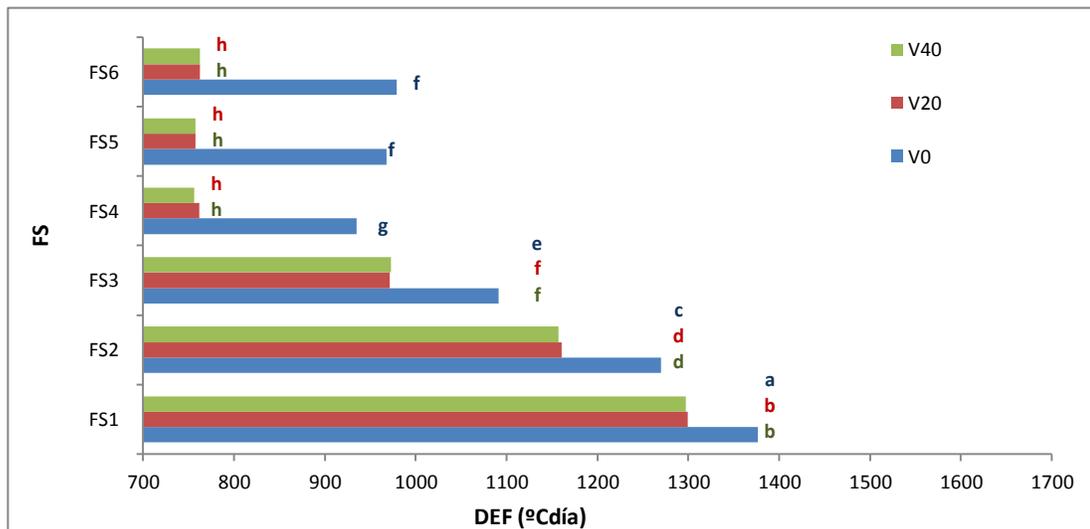


**Figura 2.5** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para Graciela (a) y Maja (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Vernalización (LSD <0,05).

El cultivar Maja presentó diferencias significativas para la variable vernalización, ya que V0 tuvo requerimientos mayores de TT a los tratamientos vernalizados V20 y V40 (los cuales no se diferenciaron entre sí) en todas las FS (Figura 2.5.b). Las diferencias con respecto al tratamiento V20 fueron de 35 °Cdía en FS1 (1390 vs. 1355), 53 °Cdía en FS2 (1299 vs. 1245), 68 °Cdía en FS3 (1124 vs. 1056), 111 °Cdía en FS4 (1008 vs. 897), 244 °Cdía en FS5 (1048 vs. 804) y 283 °Cdía en FS6 (1100 vs. 817). En lo que refiere a la variable FS, se observó una reducción significativa del TT desde FS1 a FS4 en V0 (desde 1390 a 1007 °Cdía) y luego un incremento en FS5 y FS6, mientras que en V20 la reducción fue desde FS1 a FS5 (1354 a 804 °Cdía), y en FS6 se mantuvo constante.

En el cultivar Maná los tratamientos de vernalización V20 y V40 no se diferenciaron significativamente en ninguna de las FS, mientras que sí lo hicieron respecto al tratamiento V0, el cual acumuló mayor TT en todas las fechas (Figura 2.6). Además, al atrasarse la FS, aumentaron los requerimientos en TT del tratamiento V0 en relación a los vernalizados, siendo la diferencia de 77 °Cdía en FS1 (1376 vs. 1299), 109 °Cdía en FS2 (1270 vs. 1160),

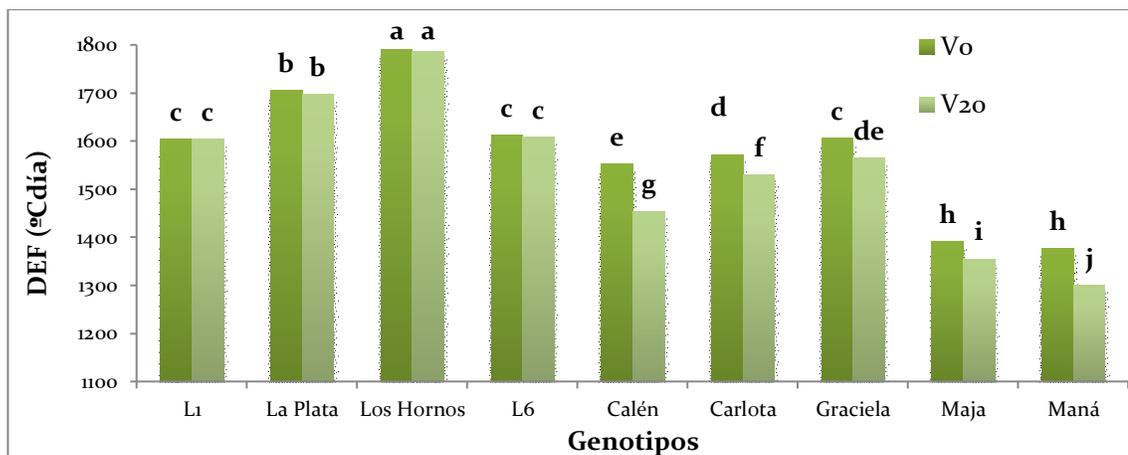
119 °Cdía en FS3 (1091 vs. 971), 173 °Cdía en FS4 (934 vs.761), 210 °Cdía en FS5 (968 vs. 758) y 217 °Cdía en FS6 (979 vs. 762). Con respecto a la variable FS, los tratamientos de vernalización V20 y V40, tuvieron una disminución significativa de TT acumulado desde FS1 a FS4 (1300 a 761,5 °Cdía para V20), mientras que en la FS5 y FS6 el TT se mantuvo constante no diferenciando respecto a FS4. En el caso del tratamiento V0, la disminución de TT acumulado también se manifestó hasta FS4 (1376 a 934°Cdía) (aunque fue de menor magnitud entre FS3-FS4), y a partir de FS5 (967 °Cdía) y FS6 (979 °Cdía) el TT se incrementó de manera significativa respecto de la FS4.



**Figura 2.6.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para Maná. Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Ver (LSD <0,05).

Otro enfoque de la interacción  $FS \times Vernalización \times Genotipo$  que tiene interés agronómico es el análisis del comportamiento de los genotipos según los tratamientos de vernalización en las dos primeras fechas de siembra (ya que están dentro del rango de fechas normales para La Plata, Argentina). Este análisis permite conocer cómo se comportan los genotipos en FS determinadas, bajo dos condiciones de vernalización (V0: vernalización impuesta por el ambiente; V20 480 horas de frío) y agruparlos según su ciclo de emergencia a floración. La elección de restringir el análisis a solo dos tratamientos de vernalización se justifica en la falta de diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos V20 y V40.

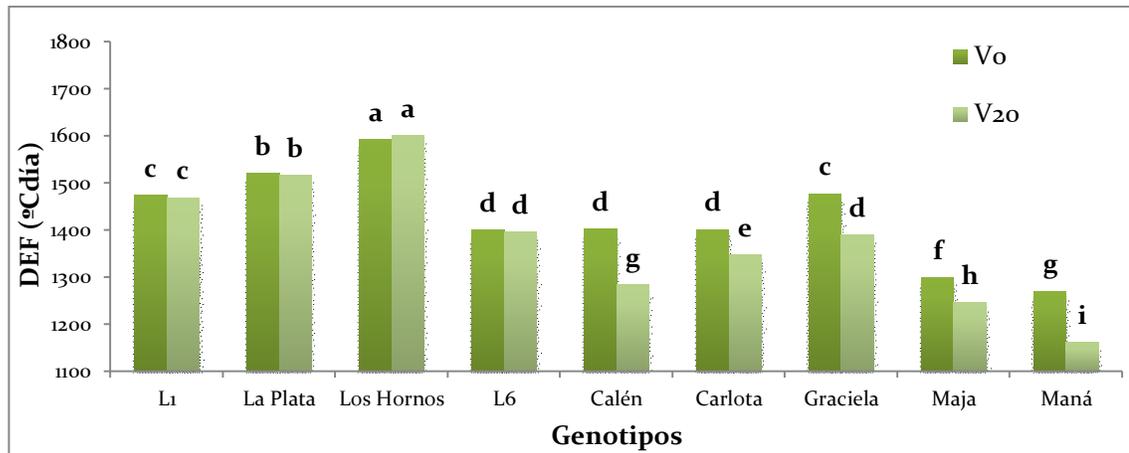
Los genotipos del Criadero de la UNLP se comportaron como los de ciclo más largo (>DEF) en la FS1, sin mostrar diferencias entre los tratamientos de vernalización (Figura 2.7). Los Hornos FA fue el genotipo con ciclo más largo (1789 °Cdía) seguido por La Plata FA (1705 °Cdía). El cultivar Graciela en el tratamiento V0 (1606 °Cdía) mostró un ciclo similar a L1 y L6, aunque en el tratamiento V20 la DEF se redujo 40 °Cdía. Por otra parte, el cv. Carlota se ubicó entre los genotipos de ciclo intermedio (1571°Cdía), aunque también redujo su TT en el tratamiento V20 (41 °Cdía). Calén se comportó también como un genotipo de ciclo intermedio, aunque mostró una reducción mayor en el V20 (98 °Cdía). Por último, los cultivares Maja y Maná se comportaron como de ciclo corto (1390 y 1376 °Cdía respectivamente) y ambos acortaron su ciclo en el tratamiento V20 (1355 y 1300 °Cdía) (Figura 2.7).



**Figura 2.7:** Duración de la etapa emergencia a floración en tiempo térmico (TT) en la primera fecha de siembra (FS1) con un grupo de 9 genotipos de avena y dos tratamientos de vernalización (V0 y V20). Letras distintas muestran diferencias significativas entre los genotipos y tratamientos de vernalización (LSD < 0,05).

En la FS2, al igual que en la FS1 los materiales del Criadero de la UNLP se comportaron como los genotipos de ciclo más largo (>DEF), sin mostrar diferencias entre los tratamientos de vernalización (Figura 2.8). Los Hornos FA continuó siendo el genotipo más largo (1593 °Cdía), seguido por La Plata FA (1520 °Cdía), L1 (1473 °Cdía) y Graciela en el tratamiento V0 (1477 °Cdía), aunque esta variedad acortó significativamente su DEF en el V20 (1348 °Cdía). La línea L6 se comportó como un genotipo de ciclo intermedio (1400 °Cdía), al igual que Calén y Carlota en el V0 (1401 °Cdía para ambos), aunque estos cultivares redujeron su ciclo en el V20, y en el caso de Calén dicha reducción fue altamente

significativa, situando a este genotipo como de ciclo corto bajo tratamientos de vernalización. Asimismo, Maja y Maná fueron los genotipos de ciclo más corto (al igual que en FS1), mostrando también reducciones significativas en el tratamiento V20 (Figura 2.8).



**Figura 2.8:** Duración de la etapa emergencia a floración en tiempo térmico (TT) en la segunda fecha de siembra (FS2) con un grupo de 9 genotipos de avena y dos tratamientos de vernalización (V0 y V20). Letras distintas muestran diferencias significativas entre los genotipos y tratamientos de vernalización (LSD < 0,05).

### 3.1.1 Sensibilidad, umbral fotoperiódico y precocidad intrínseca en Avena

Los resultados del análisis de regresión para cada genotipo de avena fueron significativos con valores de probabilidad entre  $p < 0,001$  y  $p < 0,02$  [Tabla 2.3, columna 2]. La mayoría de los genotipos mostró pendientes altas ( $-257$  a  $-189,5$  °Cdía.h<sup>-1</sup>) no diferenciándose entre sí, a excepción de L1 ( $161,8$  °Cdía.h<sup>-1</sup>) y Maja ( $144$  °Cdía.h<sup>-1</sup>) que fueron los genotipos que mostraron menor pendiente.

**Tabla 2.3:** Rectas de regresión entre duración de la etapa emergencia-floración y fotoperiodo promedio de la etapa, para el tratamiento de vernalización V40, en un ensayo con nueve genotipos de avena.

Genotipo	P-valor	R <sup>2</sup>	Recta de regresión	Pendiente (°Cdía.h <sup>-1</sup> )	S.E	Precocidad intrínseca(°Cdía)	Umbral calculado(h)
Línea L1	<0,001	0,97	$y = -161,8 * x + 3316$	161,8 [bc]	13,8	1018	14:12
La Plata FA	0,007	0,98	$y = -257,2 * x + 4455$	257,2[a]	22,1	1023	13:21
Los Hornos FA	0,02	0,96	$y = -257,7 * x + 4545$	257,7[a]	28,6	925	14:02
Línea L6	0,007	0,98	$y = -241,5 * x + 4148$	241,5[a]	20,6	922	13:21
Calén	0,008	0,98	$y = -194,8 * x + 3478$	194,8[ab]	18,3	899	13:14
Carlota	0,008	0,97	$y = -231,2 * x + 3963$	231,2[a]	21,2	897	13:15

<b>Graciela</b>	0,012	0,97	$y=-221,4*x+3887$	221,4[ab]	25,2	945	13:17
<b>Maja</b>	<0,001	0,98	$y=-144*x+2837$	144[c]	10,4	810	14:05
<b>Maná</b>	<0,001	0,99	$y=-189,5*x+3260$	189,5[ab]	7	759	13:12

\* *Rectas de regresión entre DEF (°Cdía) y el fotoperiodo promedio (horas), utilizándose las fechas de siembra con diferencias estadísticamente significativas.*

\* *Valor de probabilidad (p-valor), coeficiente de determinación (R<sup>2</sup>), Recta de regresión*

\* *Pendiente de la recta de regresión (medida en °Cdía.h<sup>-1</sup>). Letras diferentes muestran diferencias significativas entre las pendientes (calculadas mediante test de t). S.E (error estándar de la pendiente).*

\* *Precocidad intrínseca (calculada como el promedio de los valores de estabilización, es decir cuando los tratamientos FS no mostraron diferencias significativas entre sí).*

Además, se encontró variabilidad para el umbral fotoperiódico con valores que oscilaron entre 13h 12' a 14h 12' [Tabla 2.3, columna 8]. Maná, Calén, Carlota y Graciela mostraron los umbrales más bajos dentro del grupo evaluado, mientras que L1, Maja y Los Hornos FA mostraron umbrales mayores (<14 h). La precocidad intrínseca de los genotipos mostró un amplio rango de variabilidad, con valores de entre 1023 a 759 °Cdía [Tabla 2.3, columna 7]. La Plata FA (1023°Cdía) y L1 (1021 °Cdía) fueron los genotipos de mayor precocidad, en tanto que Maná y Maja fueron los de menor precocidad (759 y 810 °Cdía).

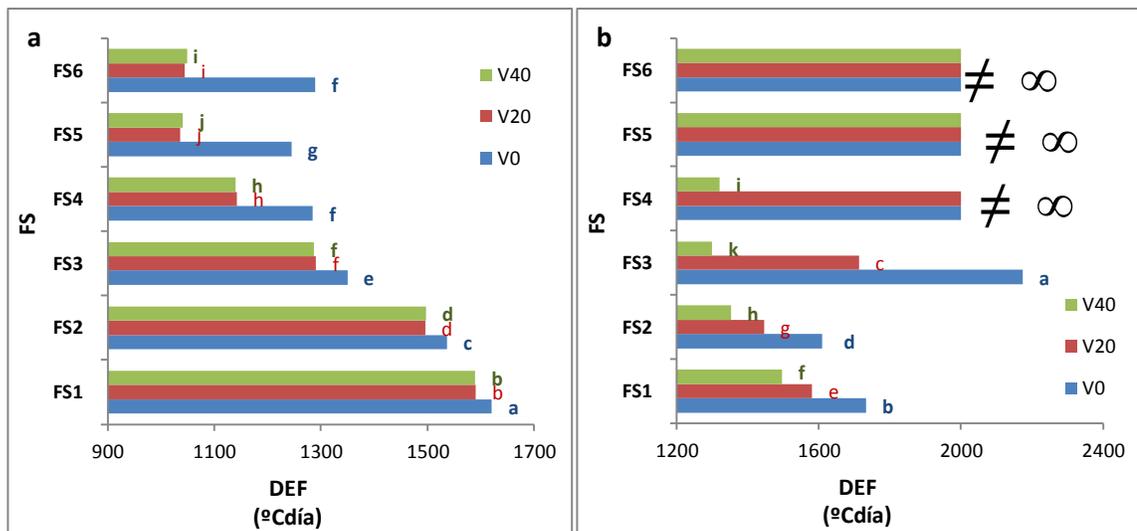
### 3.2- Respuestas de Trigo a la vernalización y fecha de siembra

Los resultados del ANVA para la variable TT mostraron diferencias significativas en los tratamientos *Año*, *FS*, *Vernalización* y *Genotipos*; y para las interacciones *Año × FS*, *FS × Vernalización*, *FS × Genotipo*, *Vernalización × Genotipo*, *Año × FS × Genotipo* y *FS × Vernalización × Genotipo* (Tabla 2.2).

La interacción *FS × Vernalización × Genotipo* significa que la duración del periodo emergencia-floración (DEF) de los genotipos de trigo evaluados no puede explicarse por el efecto individual de los factores vernalización y fotoperiodo, sino por la interacción entre ellos, y que varían según genotipo. Por ello se explicarán para cada genotipo las diferencias entre los tratamientos de vernalización en las distintas FS, y luego las diferencias entre las FS para los distintos tratamientos de vernalización.

En primer lugar, para el cultivar *Klein Gladiador* los tratamientos V40 y V20 de vernalización no se diferenciaron en ninguna de las FS, mientras que sí lo hicieron respecto al V0. En este sentido, el TT requerido para V0 fue mayor en todas las FS respecto a V20

[FS1 (1620 vs. 1590 °Cdía), FS2 (1536 vs. 1496 °Cdía), FS3 (1350 vs. 1290 °Cdía), FS4 (1285 vs. 1142 °Cdía), FS5 (1244 vs. 1036 °Cdía) y FS6 (1289 vs. 1077 °Cdía)], siendo las diferencias muy bajas en las primeras tres FS (30°Cdía -FS1; 40,5°Cdía -FS2 y 59°Cdía-FS3) e incrementándose a partir de FS4 (142,5°Cdía-FS4; 208°Cdía-FS5; 212°Cdía-FS6). Respecto a FS, hubo una reducción significativa del TT desde FS1 hasta FS5 en los tres tratamientos de vernalización. Sin embargo, en V0 la disminución fue menor entre FS3-FS4 (64,9°Cdía) y FS4-FS5 (40,4°Cdía) en comparación a los mismos periodos en V20 (FS3-FS4 148,3°Cdía; FS4-FS5 106,1°Cdía). En FS6, los V40 y V20 mostraron un leve incremento del TT acumulado (41 °Cdía) respecto a la FS5, mientras que en V0 el TT se incrementó 44 °Cdía (Figura 2.9.a).



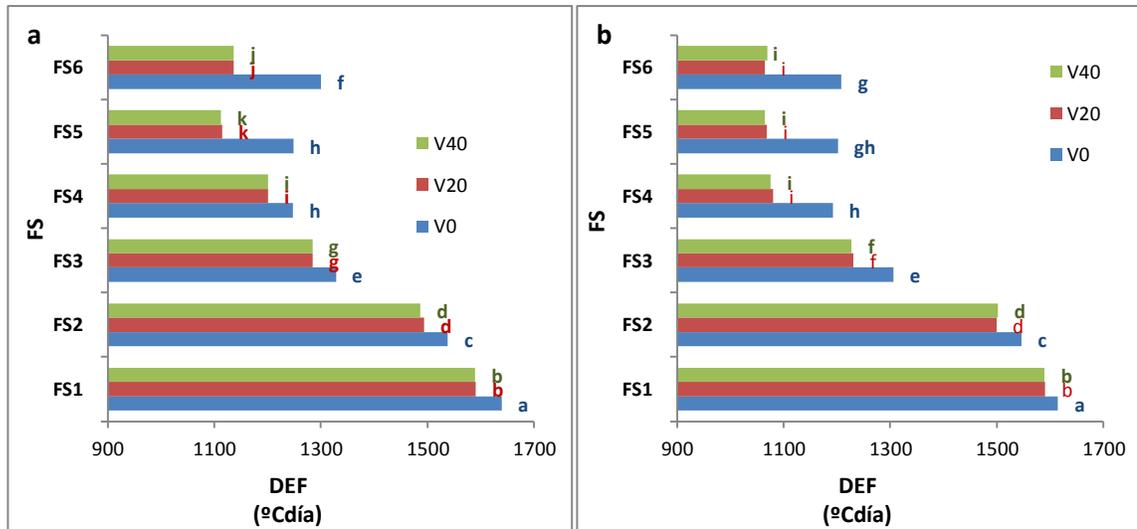
**Figura 2.9.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para Klein Gladiator (a) y BioINTA 3005 (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Vernalización (LSD < 0,05).

\*BioINTA 3005 en los tratamientos V0 y V20 en las FS4, y en los tres tratamientos de vernalización en la FS5 y FS6 no cambió de estado, por eso en el grafico tiende a infinito.

En BioINTA 3005 se encontraron diferencias significativas en el TT acumulado entre los tratamientos V40, V20 y V0, a través de las distintas FS. En FS1, FS2 y FS3 los tres tratamientos de vernalización mostraron diferencias entre sí en el TT acumulado [FS1 (1732; 1580 y 1496 °Cdía para V0, V20 y V40 respectivamente); FS2 (1608, 1446 y 1352 °Cdía) y FS3 (2173, 1712 y 1299 °Cdía)]. En FS4 el tratamiento V40 (1320 °Cdía) se diferenció de los otros dos tratamientos que no cambiaron de estado de desarrollo,

permaneciendo en estado vegetativo, mientras que en las FS5 y FS6 no se hallaron diferencias entre los tres tratamientos, ya que todos permanecieron en estado vegetativo (EC21) (Figura 2.9.b). Para el factor FS se observó una disminución del TT en los tres tratamientos de vernalización entre las FS1-FS2. Sin embargo, en la FS3 los tratamientos V0 y V20, el TT acumulado fue mayor que en FS2 (V0: 2173 vs. 1608 °Cdía; V20: 1712 vs. 1446 °Cdía), y a partir de la FS4 dichos tratamientos permanecieron en macollaje. En contraste, en el tratamiento V40 el TT disminuyó en la FS3 comparado con FS2 (1352 vs. 1299 °Cdía), pero en la FS4 se incrementó en relación con la FS3 (1320 vs. 1299 °Cdía), y en FS5 y FS6 al igual que los dos tratamientos con menor nivel de vernalización (V20 y V0) permaneció en macollaje.

*Klein Guerrero* no exhibió diferencias entre los tratamientos V40 y V20 de vernalización en ninguna de las FS, mientras que sí lo hizo respecto al V0. En este sentido, el TT acumulado en V0 fue mayor que en V20, en todas las FS [FS1 (1639 vs. 1590), FS2 (1538 vs. 1493) FS3 (1328 vs. 1284), FS4 (1247 vs. 1200), FS5 (1248 vs. 1115) y FS6 (1300 vs. 1137)], siendo las diferencias muy bajas en las cuatro primeras FS (+/-48 °Cdía), e incrementándose en FS5 (133 °Cdía) y FS6 (163 °Cdía). Respecto a FS, en los tratamientos V40 y V20 hubo una reducción significativa del TT desde FS1 hasta FS5 (1591 a 1115 °Cdía), mientras que en V0 la reducción fue hasta FS4 (1639 a 1248°Cdía). Además, la disminución en el TT acumulado entre FS sucesivas fue similar para V20 y V0, a excepción del periodo FS4-FS5, en donde el V0 no se modificó (1248°Cdía), mientras que en V20 se redujo (85 °Cdía). En FS6 los tratamientos vernalizados (V20 y V40) mostraron una leve variación del TT acumulado (22 °Cdía) respecto a la FS5, mientras que en V0 el TT se incrementó 52 °Cdía (Figura 2.10.a).

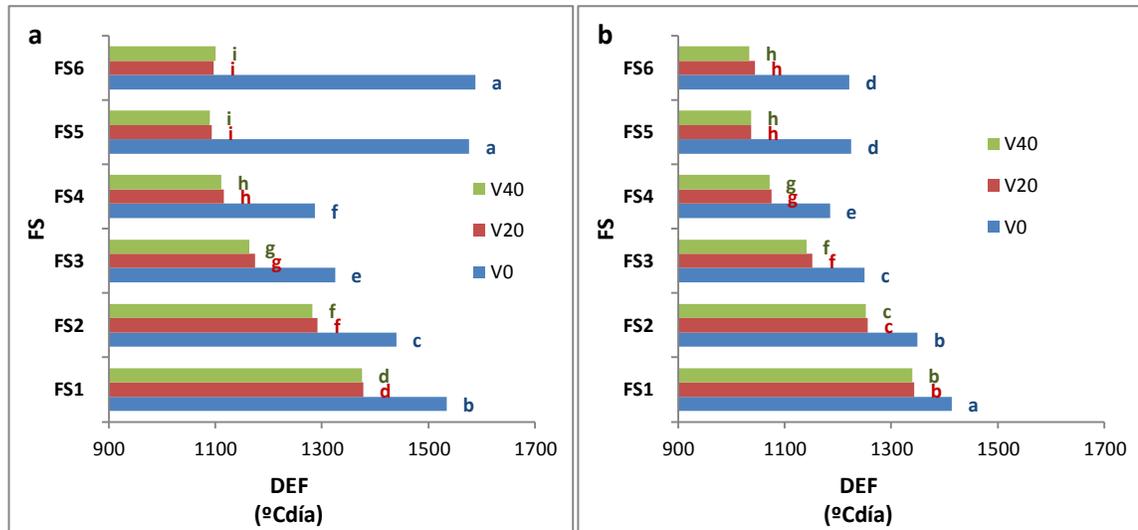


**Figura 2.10** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico ( $^{\circ}\text{Cdía}$ ) para Klein Guerrero (a) y Klein Yarará (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Vernalización ( $LSD < 0,05$ ).

En *Klein Yarará* los tratamientos V40 y V20 de vernalización no se diferenciaron en ninguna de las FS, mientras que sí lo hicieron respecto al V0. En este sentido, el TT requerido para V0 fue mayor en todas las FS respecto a V20 [FS1 (1615 vs. 1590  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), FS2 (1545 vs. 1499  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), FS3 (1306 vs. 1231  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), FS4 (1192 vs. 1080  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), FS5 (1201 vs. 1069  $^{\circ}\text{Cdía}$ ) y FS6 (1209 vs. 1065  $^{\circ}\text{Cdía}$ )], siendo las diferencias muy bajas en FS1 (25  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), FS2 (46  $^{\circ}\text{Cdía}$ ) y FS3 (75  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), e incrementándose en FS4 (112  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), FS5 (132  $^{\circ}\text{Cdía}$ ) y FS6 (144  $^{\circ}\text{Cdía}$ ). En relación a FS, en todos los tratamientos de vernalización hubo una reducción significativa del TT desde FS1 hasta FS4 (V20-1591 a 1080  $^{\circ}\text{Cdía}$ ; V0- 1615 a 1192,4  $^{\circ}\text{Cdía}$ ). Sin embargo, a partir de FS5 y FS6 en V0 se observó un leve incremento respecto a FS4. Las disminuciones en TT entre FS sucesivas fueron similares en los tratamientos V0 y V20 (Figura 2.10.b).

En *Baguette 601* los tratamientos V40 y V20 de vernalización no se diferenciaron en ninguna de las FS, mientras que si lo hicieron respecto al V0. En este sentido, el TT requerido para V0 fue mayor en todas las FS respecto a V20 [FS1 (1554 vs. 1403  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), FS2 (1439 vs. 1291  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), FS3 (1325 vs. 1174  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), FS4 (1287 vs. 1116  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), FS5 (1576 vs. 1093  $^{\circ}\text{Cdía}$ ) y FS6 (1588 vs. 1101  $^{\circ}\text{Cdía}$ )], dichas diferencias reflejan un aumento del TT de +/-150  $^{\circ}\text{Cdía}$  en las FS1, FS2 y FS3 en el tratamiento V0, y a partir de la FS4 se

hicieron aún mayores (171 °Cdía en FS4, 483 °Cdía en FS5 y 490 °Cdía en FS6). En lo que refiere a FS, se encontró una disminución significativa de TT en los tratamientos de vernalización V40 y V20, desde FS1 hasta FS5 (1378 a 1093 °Cdía), no habiendo diferencias en FS6 (1096,9 °Cdía) respecto a FS5, mientras que en V0 la disminución fue hasta FS4 (1534 a 1286 °Cdía), incrementándose en las FS5 (1576 °Cdía) y FS6 (1587 °Cdía) (Figura 2.11.a).

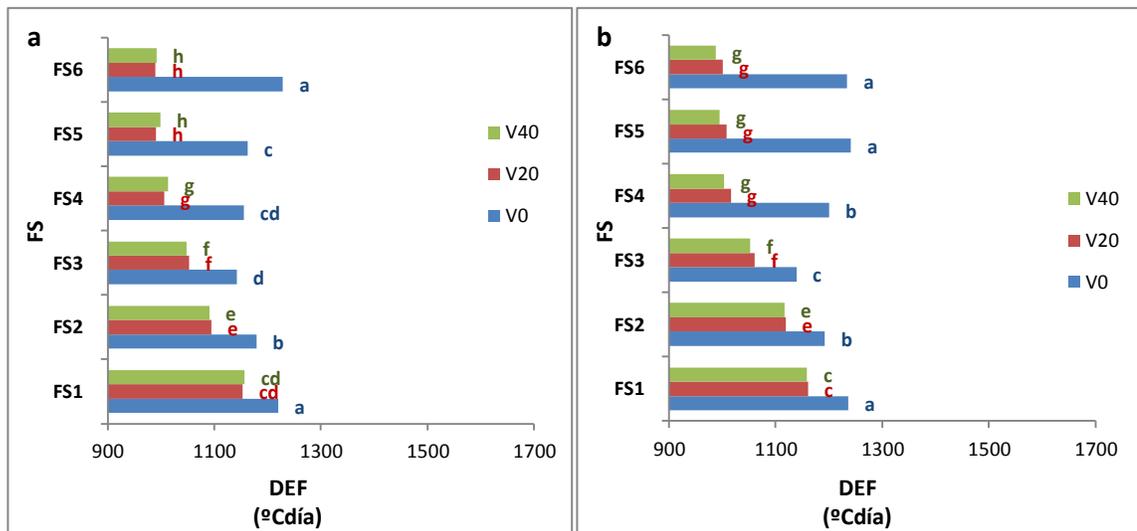


**Figura 2.11.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para Baguette 601 (a) y Klein Liebre (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Vernalización (LSD < 0,05).

En el cultivar *Klein Liebre* los tratamientos V20 y V40 no se diferenciaron significativamente en ninguna de las FS, mientras que sí lo hicieron respecto al tratamiento V0 (Figura 2.11.b). En este sentido, el TT requerido para V0 fue mayor en todas las FS respecto a V20 [FS1 (1413 vs. 1343 °Cdía), FS2 (1350 vs. 1256 °Cdía), FS3 (1250 vs. 1150 °Cdía), FS4 (1185 vs. 1075 °Cdía), FS5 (1225 vs. 1037 °Cdía) y FS6 (1221 vs. 1044 °Cdía)], dichas diferencias reflejan un aumento del TT de +/-70, 94, 100 y 110 °Cdía en FS1, FS2, FS3 y FS4 respectivamente en el tratamiento V0, incrementándose en FS5 (188 °Cdía) y FS6 (177 °Cdía). Para la variable FS, se encontró una disminución significativa de TT en los tratamientos de V20 y V40, desde FS1 hasta FS5 (1343 a 1037 °Cdía), no habiendo diferencias en FS6 (1044 °Cdía) respecto a FS5. En el tratamiento V0 la disminución fue

hasta FS4 (1413 a 1185 °Cdía), incrementándose en las FS5 (1225 °Cdía) y FS6 (1221 °Cdía).

En *Klein Tauro* los tratamientos V20 y V40 no se diferenciaron significativamente en el TT Em-Flor en ninguna de las FS, mientras que sí lo hicieron respecto al V0 (Figura 2.12.a). En este sentido, el TT requerido para V0 fue mayor en todas las FS respecto a V20 [FS1 (1220 vs. 1153 °Cdía), FS2 (1179 vs. 1095 °Cdía), FS3 (1142 vs. 1052 °Cdía), FS4 (1155 vs. 1006 °Cdía), FS5 (1163 vs. 991 °Cdía) y FS6 (1228 vs. 990 °Cdía)]. Las diferencias entre V0-V20 respecto al TT fueron de +/- 66, 84 y 90 °Cdía en FS1, FS2 y FS3 respectivamente, y se incrementaron en FS4 (149 °Cdía), FS5 (172 °Cdía) y FS6 (207 °Cdía). En lo que refiere a FS, se encontró una disminución significativa de TT en los tratamientos de vernalización V20 y V40, desde FS1 hasta FS5 (1153 a 990 °Cdía), incrementándose en FS6 (1021 °Cdía) respecto a FS5. En el tratamiento V0 la disminución fue hasta FS3 (1219 a 1142 °Cdía), permaneciendo constante en las FS4 (1155 °Cdía), incrementándose en FS5 (1163 °Cdía) y FS6 (1228°Cdía).

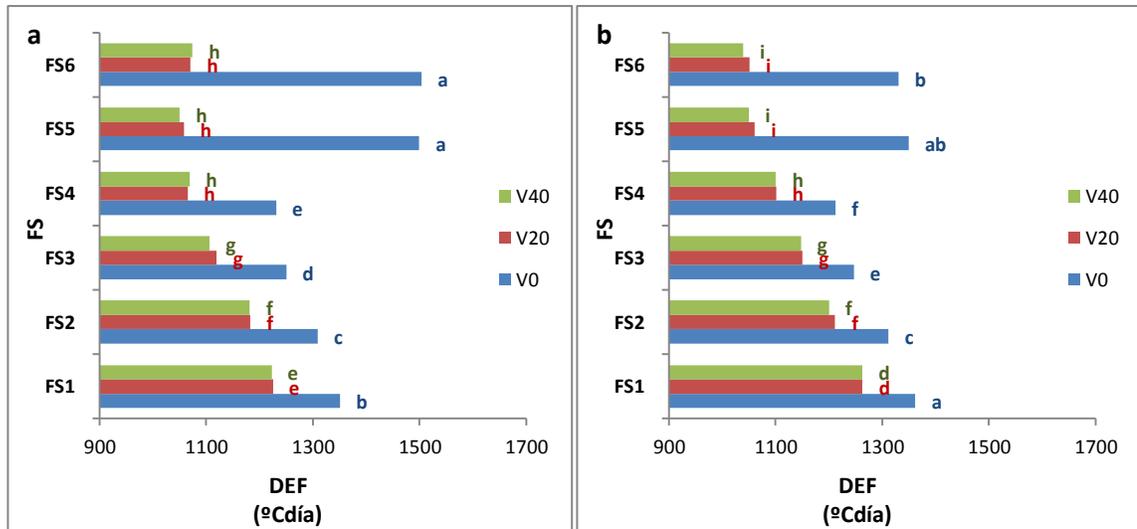


**Figura 2.12:** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico (°Cdía) para *Klein Tauro* (a) y *Klein Roble* (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Ver (LSD < 0,05).

En *Klein Roble* los tratamientos de vernalización V40 y V20 no se diferenciaron significativamente en ninguna de las FS, mientras que sí lo hicieron respecto al tratamiento V0 (Figura 2.12.b). En este sentido, el TT requerido para V0 fue mayor en todas las FS

respecto a V20 [FS1 (1236 vs. 1160 °Cdía), FS2 (1193 vs. 1119 °Cdía), FS3 (1139 vs. 1060 °Cdía), FS4 (1200 vs. 1016 °Cdía), FS5 (1241 vs. 1009 °Cdía) y FS6 (1234 vs. 1000 °Cdía)]. Dichas diferencias se manifestaron por un aumento del TT en V0 de 76, 74 y 79 °Cdía para FS1, FS2 y FS3 respectivamente. No obstante, a partir de la FS4 estas diferencias se incrementaron a 184 (FS4), 232 (FS5) y 233 °Cdía (FS6). En lo que refiere a fotoperiodo, se encontró una disminución significativa de TT en los tratamientos de vernalización V20 y V40, desde FS1 hasta FS4 (1116 a 1016 °Cdía), no habiendo diferencias en FS5 (1008 °Cdía) y FS6 (1001 °Cdía). En el tratamiento V0, la disminución fue hasta FS3 (1236 a 1138 °Cdía), aumentando en las FS4 (1200 °Cdía), FS5 (1240 °Cdía) y FS6 (1234 °Cdía).

En el cultivar *Klein Rayo* los tratamientos de vernalización V20 y V40 no se diferenciaron significativamente en ninguna de las FS, mientras que sí lo hicieron respecto al tratamiento V0 (Figura 2.13.a). En este sentido, el TT requerido para V0 fue mayor en todas las FS respecto a V20 [FS1 (1350 vs. 1225 °Cdía), FS2 (1309 vs. 1182 °Cdía), FS3 (1250 vs. 1119 °Cdía), FS4 (1231 vs. 1065 °Cdía), FS5 (1499 vs. 1058 °Cdía) y FS6 (1503 vs. 1070 °Cdía)]. En el caso de este genotipo, el aumento del TT del tratamiento V0 comparado al de V20 fue importante desde las primeras FS (FS1 125 °Cdía; FS2 127 °Cdía; FS3 130 °Cdía), y aumentaron a partir de FS4 (166 °Cdía), FS5 (441 °Cdía) y FS6 (433 °Cdía). Para el factor FS, se encontró una disminución significativa de TT en los tratamientos de vernalización V20 y V40, desde FS1 hasta FS4 (1225 a 1065 °Cdía), no habiendo diferencias en FS5 (1058 °Cdía) y FS6 (1070,5 °Cdía) respecto a FS4. En el tratamiento V0 la disminución también fue hasta FS4 (1350 a 1231 °Cdía), aunque de menor magnitud entre FS3-FS4 (19 °Cdía) que en el caso del tratamiento V20 (54 °Cdía) incrementándose en las FS5 (1499 °Cdía) y FS6 (1503 °Cdía).

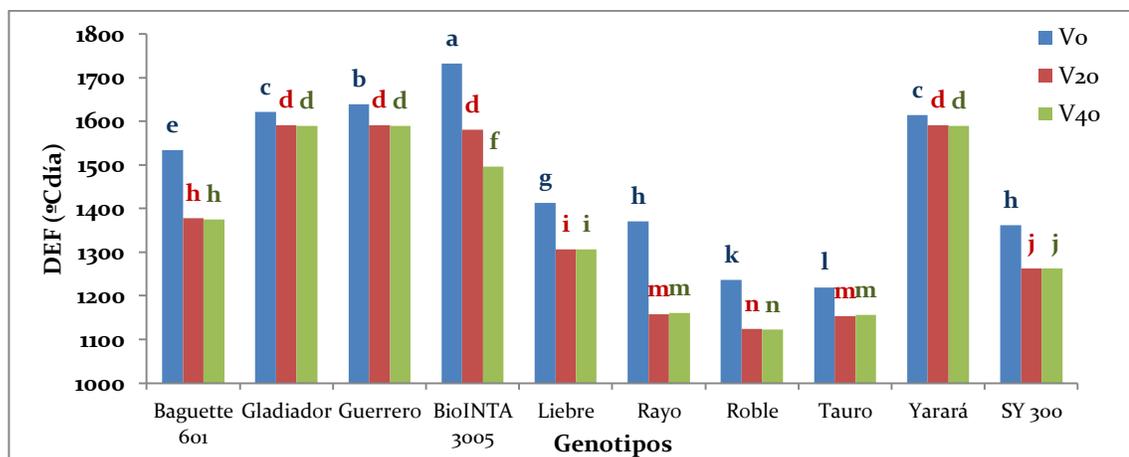


**Figura 2.13.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico ( $^{\circ}\text{Cdía}$ ) para Klein Rayo (a) y SY300 (b). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4 y FS5. Tratamientos de vernalización V0, V20 y V40. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre todos los tratamientos de FS y Vernalización (LSD <0,05).

En el cultivar SY300 los tratamientos V40 y V20 no se diferenciaron significativamente en ninguna de las FS, mientras que sí lo hicieron respecto al tratamiento V0 (Figura 2.13.b). En este sentido, las diferencias se manifestaron por una mayor DEF (TT) en V0 en todas las FS, siendo cercana a 100  $^{\circ}\text{Cdía}$  en FS1, FS2 y FS3, e incrementándose en FS posteriores (110  $^{\circ}\text{Cdía}$ -FS4; 288  $^{\circ}\text{Cdía}$ -FS5 y 279  $^{\circ}\text{Cdía}$ -FS6). En lo que refiere a FS, se encontró una disminución significativa de TT en los tratamientos de vernalización (V40 y V20) a través de las FS, desde FS1 hasta FS5 (1263 a 1060  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), no diferenciándose en FS6 (1050,9  $^{\circ}\text{Cdía}$ ) respecto a FS5; mientras que en V0 la disminución fue hasta FS4 (1361,7 a 1211,7  $^{\circ}\text{Cdía}$ ), incrementándose en FS5 (1349  $^{\circ}\text{Cdía}$ ) y FS6 (1330  $^{\circ}\text{Cdía}$ ).

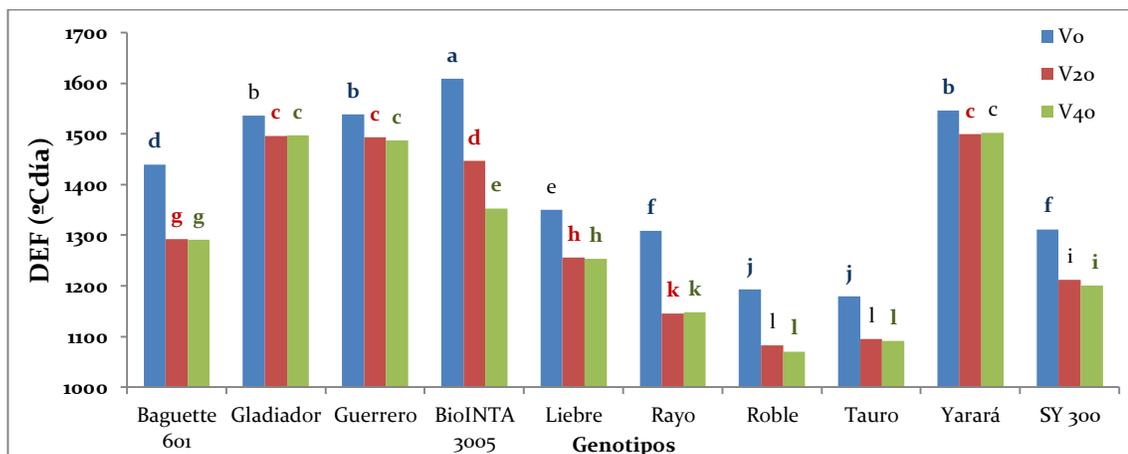
Al igual que en el estudio de los genotipos de avena, otro enfoque de la interacción triple  $FS \times Vernalización \times Genotipo$  que tiene interés agronómico es el análisis del comportamiento de los cultivares de trigo según los tratamientos de vernalización, en las diferentes FS. En este caso, se utilizaron los tres tratamientos de vernalización para el análisis (a diferencia de avena que se utilizaron solo el V0 y el V20), argumentado por las diferencias significativas entre estos. En la FS1, los cultivares mostraron diferencias en los tratamientos con y sin vernalización, explicadas por una mayor DEF en el tratamiento V0

(Figura 2.14). En este sentido, BioINTA 3005 fue el genotipo con ciclo mas largo (1732 °Cdía), seguido por Klein Guerrero (1639 °Cdía), Klein Gladiador (1620 °Cdía) y Klein Yarará (1615 °Cdía). Baguette 601 se mostró como de ciclo intermedio-largo (1534 °Cdía) y Klein Liebre como intermedio-corto (1413 °Cdía). Otros cultivares como Klein Rayo y SY300 se comportaron como de ciclo corto (1369 y 1361 °Cdía), al igual que Klein Roble y Klein Tauro; quienes se destacaron por ser los de menor ciclo (1236 y 1219 °Cdía). Como fue mencionado, todos los genotipos mostraron requerimientos de vernalización, y por ello modificaron la DEF en los tratamientos vernalizados dependiendo de la sensibilidad de cada uno a la vernalización. En este sentido, BioINTA 3005 acortó significativamente su ciclo en el tratamiento V20, alcanzando la floración con un TT (1580 °Cdía) similar al de los cultivares Klein Guerrero, Klein Gladiador y Klein Yarará en el mismo tratamiento de vernalización (V20). Los cultivares Baguette 601 y Klein Liebre, con las horas de frío de los tratamientos vernalizados mostraron una importante reducción de la DEF, alcanzando la floración con 1378 y 1307 °Cdía respectivamente, sin diferenciarse de Klein Rayo y SY300 en el tratamiento de vernalización natural (V0). En este mismo sentido, SY300 y Klein Rayo mostraron una reducción significativa de la DEF, acortando su ciclo a 1263 y 1158 °Cdía respectivamente. Finalmente, Klein Tauro y Klein Roble exhibieron el mismo comportamiento, alcanzando la floración en un menor TT (1153 y 1123 °Cdía respectivamente).



**Figura 2.14:** Duración de la etapa emergencia-floración en tiempo térmico (TT) en la primer fecha de siembra (FS1) en diez genotipos de trigo y tres tratamientos de vernalización (V0, V20 y V40). Letras distintas muestran diferencias significativas entre los genotipos y tratamientos de vernalización (LSD <0,05).

En la FS2, se repitió la misma tendencia y el mismo orden que en la FS1 aunque las diferencias entre los tratamientos de vernalización se incrementaron en los genotipos. BioINTA 3005 fue el genotipo de mayor largo de ciclo (1609 °Cdía), seguido por Klein Yará, Klein Guerrero y Klein Gladiador que no se diferenciaron entre sí (Figura 2.15). Baguette 601 continuó siendo un genotipo de ciclo intermedio largo (1439 °Cdía), al igual que Liebre quien se mostró como de ciclo intermedio corto (1349 °Cdía). SY300 y Rayo mostraron una DEF (1311 y 1309 °Cdía) levemente inferior a Liebre, mientras que Roble y Tauro (1192 y 1179 °Cdía) fueron los de menor ciclo. Para el tratamiento V20, Gladiador, Guerrero y Yará mostraron mayor TT a floración que BioINTA 3005 (1446 °Cdía). Baguette 601 acertó significativamente su DEF (1291 °Cdía), y por ello su ciclo se asemejó al de genotipos como Liebre (1256 °Cdía) y SY 300 (1211°Cdía). Por último, Rayo, Tauro y Roble alcanzaron la floración con el menor TT en los tratamientos vernalizados.



**Figura 2.15:** Duración de la etapa emergencia-floración en tiempo térmico (TT) en la segunda fecha de siembra (FS2) en diez genotipos de trigo y tres tratamientos de vernalización (V0, V20 y V40). Letras distintas muestran diferencias significativas entre los genotipos y tratamientos de vernalización (LSD < 0,05).

### 3.2.1-Sensibilidad, umbral fotoperiódico y precocidad intrínseca en Trigo

Los resultados de las regresiones para cada genotipo de trigo fueron significativos con valores de probabilidad entre  $p < 0,001$  y  $p < 0,028$ , a excepción de BioINTA 3005 ( $p = 0,28$ ) [tabla 2.4, columna 2]. El análisis de las pendientes mostró diferencias entre genotipos en cuanto a su sensibilidad fotoperiódica [tabla 2.4, columna 5], pudiendo establecerse tres grupos de diferente respuesta. En primer lugar, Klein Yará (-192,6

°C día.h<sup>-1</sup>), Klein Gladiador (-149,4 °C día.h<sup>-1</sup>) y Klein Guerrero (-125,4 °C día.h<sup>-1</sup>) se destacaron como los cultivares con pendientes más altas, seguidos por Baguette 601 (-94,5° C día.h<sup>-1</sup>) y Klein Liebre (-73,4 °C día.h<sup>-1</sup>), que presentaron pendientes intermedias, mientras que cultivares como Klein Rayo, SY300, Klein Roble y Klein Tauro mostraron pendientes menores a -51 °C día.h<sup>-1</sup>. En tanto que la pendiente de BioINTA 3005 no se pudo calcular, porque usando ya sea la DEF de las cuatro FS (p=0,28) o tres FS (p=0,221), las regresiones no fueron significativas.

**Tabla 2.4:** Rectas de regresión entre duración de la etapa emergencia-floración y fotoperiodo promedio de la etapa para el tratamiento de vernalización V40, en un ensayo con diez genotipos de trigo.

Genotipo	P-valor	R <sup>2</sup>	Rectas de regresión	Pendiente (°C día.h <sup>-1</sup> )	S.E	Precocidad intrínseca (°C día)	Umbral calculado (h)
Baguette 601	0,042	0,92	y=-94,5*x+2362	94,5 [b]	20,02	1100	13:21
Gladiador	<0,001	0,98	y=-149,4*x+3173	149,4 [a]	9,88	1045	14:14
Guerrero	0,005	0,94	y=-125,4*x+2894	125,4 [a]	17,36	1110	14:13
BioINTA 3005	0,28	0,82	x	X	x	x	X
Liebre	0,003	0,96	y=-73,4*x+2071	73,4 [b]	8,5	1036	14:06
Rayo	0,021	0,96	y=-50,3*x+1736	50,3 [c]	7,48	1064	13:21
Roble	0,009	0,98	y=-50,2*x+1670	50,2 [c]	4,86	995	13:26
Tauro	0,047	0,9	y= -37,9*x+1529	37,9 [c]	8,57	1002	13:54
Yarará	0,016	0,97	y=-192,6*x+3647	192,6 [a]	24,74	1070	13:23
SY 300	<0,001	0,98	y=-49,5*x+1761	49,5 [c]	4,09	1044	14:29

\*Para el genotipo BioINTA 3005 no se pudo calcular la pendiente, la precocidad intrínseca ni el umbral, ya que las plantas al no completar sus requerimientos de horas de frío permanecieron en estado vegetativo.

\* Rectas de regresión entre DEF (°C día) y el fotoperiodo promedio (horas), utilizándose las fechas de siembra con diferencias estadísticamente significativas.

\*Valor de probabilidad (p-valor), coeficiente de determinación (R<sup>2</sup>), Recta de regresión

\*Pendiente de la recta de regresión (medida en °C día.h<sup>-1</sup>). Letras diferentes muestran diferencias significativas entre las pendientes (calculadas mediante test de t). S.E (error estándar de la pendiente).

\*Precocidad intrínseca (calculada como el promedio de los valores de estabilización, es decir cuando los tratamientos FS no mostraron diferencias significativas entre sí).

Se encontró variabilidad genética para el umbral fotoperiódico, con valores de saturación desde 13h 21' hasta 14h 29' (tabla 2.4, columna 8). Los genotipos que mostraron umbrales más bajos fueron Baguette 601 (13:21), Klein Rayo (13:21) y Klein Yarará (13:23). En el otro extremo, los genotipos con mayor umbral fueron SY300 (14:29), Klein Gladiador (14:14) y Klein Guerrero (14:13). Por último, no se logró calcular el umbral para BioINTA 3005 ya que para el tratamiento V40 en las FS5 y FS6 permaneció en estado

vegetativo durante el periodo evaluado, no pudiendo medirse la DEF. Asimismo, se encontró variabilidad para la precocidad intrínseca con valores de 1110 a 995 °Cdía (tabla 2.4, columna 5). Klein Guerrero fue el genotipo destacado por su mayor valor (1110 °Cdía), seguido por Baguette 601 (1100 °Cdía), mientras que Klein Roble fue el de menor valor de precocidad (995 °Cdía).

### 3.3- Respuestas en Cebada a la vernalización y fecha de siembra

Los resultados del ANVA para la variable TT (tabla 2.2) muestran diferencias significativas para *FS* y *Genotipos*, y para la interacción *FS* × *Genotipos*, mientras que no se encontraron diferencias para *Años* y *Vernalización*. Los tratamientos de vernalización no tuvieron efecto sobre la DEF en ninguno de los genotipos de cebada evaluados.

La interacción *FS* × *Genotipos*, describe las diferencias entre genotipos en la respuesta al fotoperiodo para la variable TT. En primer lugar, la interacción se explicará desde las diferencias entre genotipos en cada una de las FS (ver Tabla 2.5, a nivel de filas) y luego las diferencias de cada genotipo a través de las FS (Tabla 2.5 a nivel de columnas).

**Tabla 2.5:** Medias de tiempo térmico (TT) de un ensayo con ocho genotipos de cebada en seis fechas de siembra

	<i>Andreia</i>	<i>Carisma</i>	<i>Danielle</i>	<i>Explorer</i>	<i>MP1012</i>	<i>Scarlett</i>	<i>Scrabble</i>	<i>Shakira</i>
<b>FS1</b>	1264 <b>A</b> ; f	1405 <b>A</b> ;b	1294 <b>A</b> ; e	1290 <b>A</b> ; e	1423 <b>A</b> ; a	1333 <b>A</b> ; c	1306 <b>A</b> ; d	1294 <b>A</b> ; e
<b>FS2</b>	1193 <b>B</b> ;c	1214 <b>B</b> ;b	1210 <b>B</b> ;b	1166 <b>B</b> ;d	1212 <b>B</b> ;b	1255 <b>B</b> ;a	1210 <b>B</b> ;b	1198 <b>B</b> ;c
<b>FS3</b>	1104 <b>C</b> ;c	1026 <b>C</b> ;f	1092 <b>C</b> ;d	1109 <b>C</b> ;c	1057 <b>C</b> ;e	1174 <b>C</b> ;a	1107 <b>C</b> ;c	1146 <b>C</b> ;b
<b>FS4</b>	1027 <b>D</b> ;d	766 <b>D</b> ;g	970 <b>D</b> ;f	997 <b>D</b> ;e	766 <b>D</b> ;g	1110 <b>D</b> ;a	1077 <b>D</b> ;b	1067 <b>D</b> ;c
<b>FS5</b>	1034 <b>D</b> ;c	762 <b>D</b> ;f	977 <b>D</b> ;e	1004 <b>D</b> ;d	762 <b>D</b> ;f	1110 <b>D</b> ;a	1034 <b>E</b> ;c	1048 <b>E</b> ;b
<b>FS6</b>	1030 <b>D</b> ;d	761 <b>D</b> ;g	976 <b>D</b> ;f	1006 <b>D</b> ;e	764 <b>D</b> ;g	1108 <b>D</b> ;a	1041 <b>E</b> ;c	1054 <b>E</b> ;b

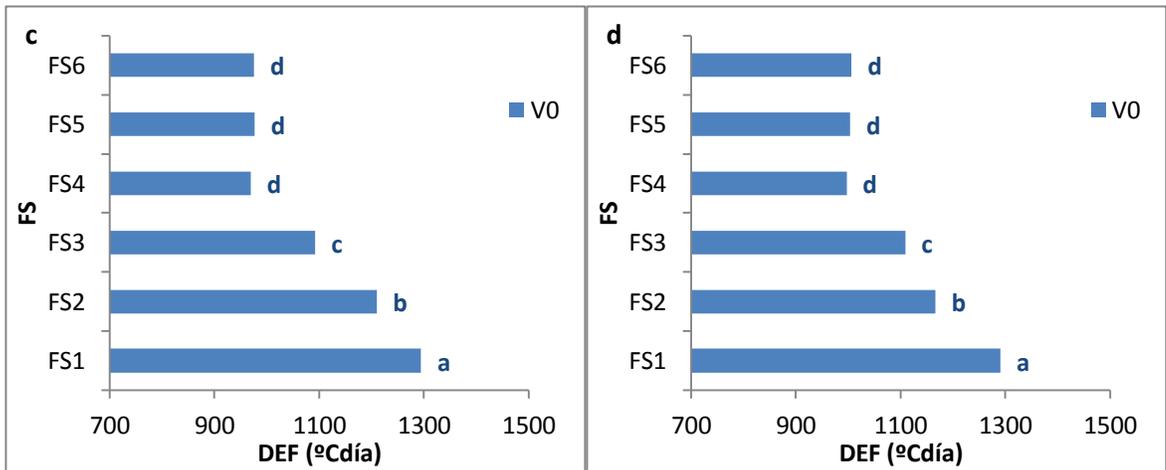
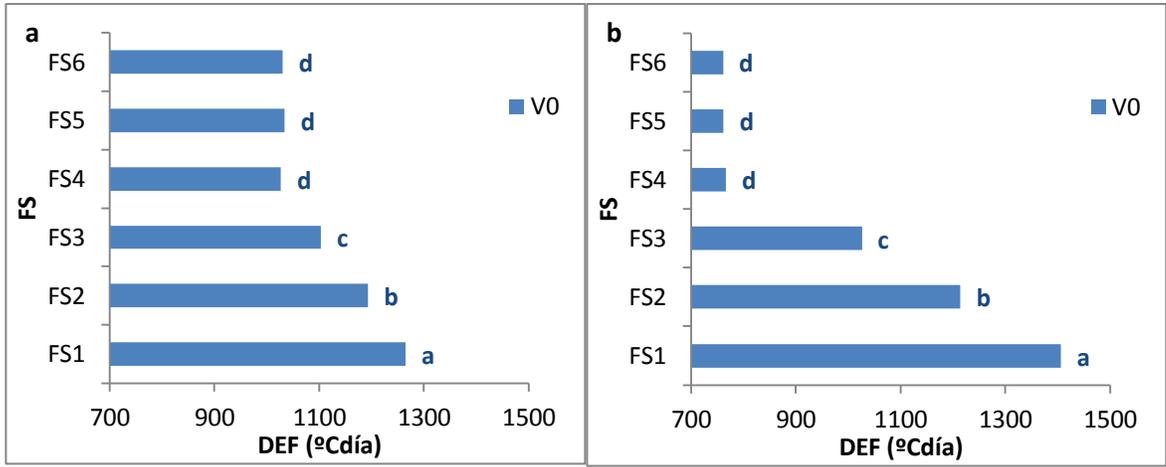
\*Dentro de cada FS letras diferentes muestran diferencias significativas entre genotipos (minúscula color negro).

\*Dentro de cada genotipo letras diferentes muestran diferencias significativas entre FS (mayúscula color rojo).

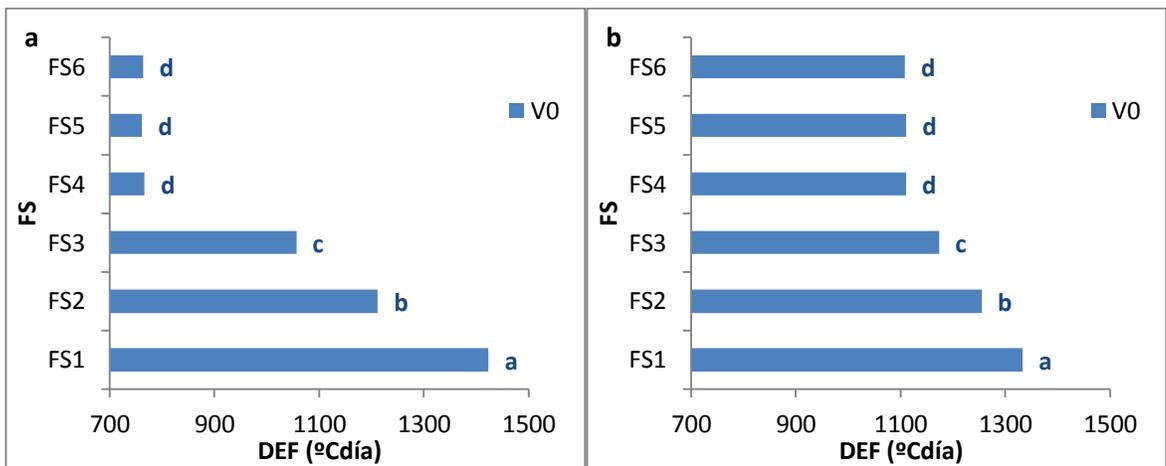
En la FS1 el TT varió desde 1423 a 1264 °Cdía (tabla 2.5, fila 2), siendo MP1012 y Carisma los genotipos que presentaron mayor DEF en TT (1423 y 1405°Cdía), mientras que Shakira, Explorer y Andreia fueron los de menor TT (1294, 1290 y 1264 °Cdía). En la FS2 el rango de valores fue de 1254 a 1192 °Cdía (tabla 2.5, fila 3) para TT. Scarlett se

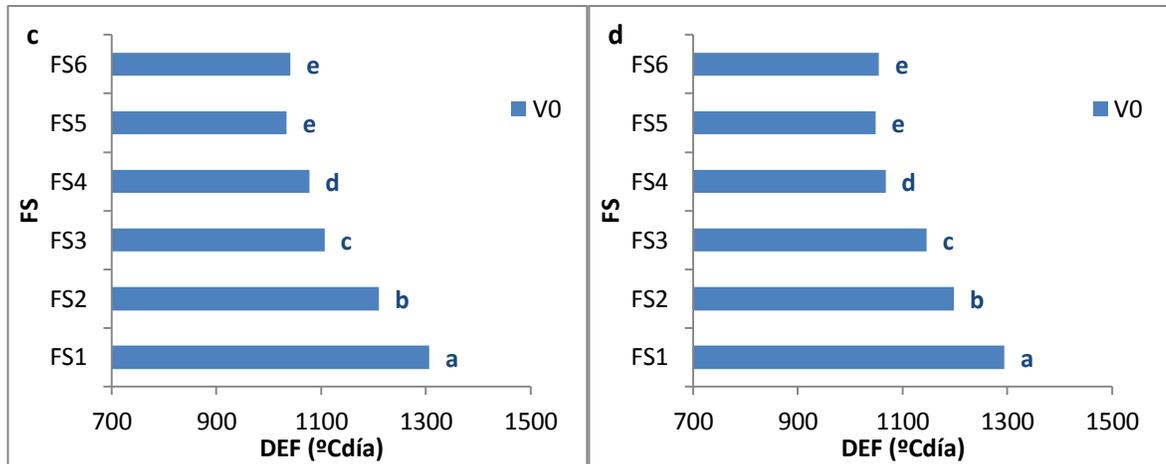
destacó por ser el genotipo con mayor TT (1254 °Cdía), mientras que Shakira (1198 °Cdía) Andreia (1193 °Cdía) y Explorer (1166 °Cdía) fueron los de menores valores. En la FS3 los valores oscilaron entre 1173 a 1026 °Cdía (tabla 2.5; fila 4). Scarlett (1173,9 °Cdía) y Shakira (1146 °Cdía) fueron las variedades de mayor DEF, mientras que MP1012 (1057 °Cdía) y Carisma (1026 °Cdía) se mostraron como las de menor valor. En la FS4 el TT fue de 1110 a 766 °Cdía (tabla 2.5, fila 5). Scarlett continuó siendo el genotipo de mayor valor (1110,4 °Cdía) al igual que en FS2 y FS3. Por su parte, Carisma y MP1012 fueron quienes obtuvieron los menores valores en TT (766,5 °Cdía) al igual que en la FS3. En las FS5 y FS6 el rango para TT no se diferenció de la FS4 (1110 a 762 y 1108 a 760 °Cdía para FS5 y FS6 respectivamente). Al igual que en FS4, Scarlett fue quien alcanzó la floración con un mayor TT y Carisma y MP1012 con los menores.

Ahora si analizamos la interacción  $FS \times Genotipo$  enfocado desde el comportamiento de cada genotipo en las distintas FS, vemos una reducción significativa del TT a través de cada FS, desde la FS1 a la FS4, a excepción de Scrabble y Shakira, que lo hicieron hasta la FS5. Andreia presentó una disminución del TT desde 1264 a 1027 °Cdía (FS1-FS4) (tabla 2.5-columna 2; figura 2.16.a), Carisma desde 1405 a 766 °Cdía (FS1 a FS4) (tabla 2.5-columna 3; figura 2.16.b), Danielle desde 1294 a 970 °Cdía (FS1-FS4) (tabla 2.5-columna 4; figura 2.16.c), Explorer desde 1290 a 997 °Cdía (FS1-FS4) (tabla 2.5-columna 5; figura 2.16.d), MP1012 desde 1423 a 766 °Cdía (tabla 2.6-columna 6; figura 2.17.a), y Scarlett desde 1333 a 1110 °Cdía (tabla 2.5-columna 7; figura 2.17.b). En el caso de Scrabble fue desde 1306 a 1034 °Cdía (FS1-FS5) (tabla 2.5-columna 8; figura 2.17.c), y por último Shakira de 1294 a 1048 °Cdía (FS1-FS5) (tabla 2.5-columna 9; figura 2.17.d).



**Figura 2.16.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico para Andreia (a), Carisma (b), Danielle (c) y Explorer (d). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos de FS (LSD <0,05).





**Figura 2.17.** Duración de la etapa emergencia-floración en Tiempo Térmico para MP1012 (a), Scarlett (b), Scrabble (c) y Shakira (d). Fechas de siembra: FS1, FS2, FS3, FS4, FS5 y FS6. Letras diferentes muestran diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos de FS (LSD < 0,05).

### 3.3.1- Sensibilidad, umbral fotoperiódico y precocidad intrínseca en Cebada

En el caso de cebada, la regresión lineal se realizó entre DEF y el fotoperiodo promedio de la etapa, utilizando las medias de los tres tratamientos de vernalización (ya que no exhibieron ninguna diferencia entre sí) en todas aquellas FS que mostraron diferencias significativas. Las regresiones fueron significativas para todos los genotipos, con valores de probabilidad entre  $p < 0,007$  y  $p < 0,011$  (tabla 2.6), siendo MP1012 y Carisma los cultivares que se destacaron por su mayor pendiente ( $-235,5$  y  $-218,9$  °Cdía.h<sup>-1</sup>) diferenciándose significativa de los demás, los cuales no mostraron diferencias entre sí.

**Tabla 2.6:** Rectas de regresión entre duración de la etapa emergencia-floración y fotoperiodo promedio de la etapa para el tratamiento de vernalización V0, en un ensayo con ocho genotipos de cebada.

Genotipo	P-valor	R <sup>2</sup>	Recta de regresión	Pendiente (°Cdía.h <sup>-1</sup> )	S.E	Precocidad intrínseca (°Cdía)	Umbral calculado (h)
Andreaia	0,007	0,98	$y = -77,6 * x + 2063$	77,6 [b]	6,8	1032	13:17
Carisma	0,006	0,98	$y = -218,9 * x + 3692$	218,9 [a]	17,5	761	13:23
Danielle	0,019	0,96	$y = -90,1 * x + 2221$	90,1 [b]	12,8	1027	13:15
Explorer	0,028	0,94	$y = -90,3 * x + 2207$	90,3 [b]	15,6	1003	13:20
MP 1012	0,009	0,98	$y = -233,5 * x + 3781$	233,5 [a]	22,5	763	12:55
Scarlett	0,011	0,97	$y = -70,6 * x + 2056,4$	70,6 [b]	7,6	1110	13:24
Scrabble	0,013	0,9	$y = -64,4 * x + 1942$	64,4 [b]	12,3	1041	13:59
Shakira	0,006	0,94	$y = -59,8 * x + 1890$	59,8 [b]	8,7	1055	13:57

*\* Rectas de regresión entre DEF (°Cdía) y el fotoperiodo promedio (horas), utilizándose las fechas de siembra con diferencias estadísticamente significativas.*  
*\*Valor de probabilidad (p-valor), coeficiente de determinación (R<sup>2</sup>), Recta de regresión*  
*\*Pendiente de la recta de regresión (medida en °Cdía.h<sup>-1</sup>). Letras diferentes muestran diferencias significativas entre las pendientes (calculadas mediante test de t). S.E (error estándar de la pendiente).*  
*\*Precocidad intrínseca (calculada como el promedio de los valores de estabilización, es decir cuando los tratamientos FS no mostraron diferencias significativas entre sí).*

Se encontró variabilidad genética para el umbral fotoperiódico, con valores de saturación desde 12h 55' a 13h 59' (tabla 2.6). Shakira y Scrabble fueron los genotipos con mayor umbral (13:59 y 13:57 h), mientras que Andreia (13:17) y MP1012 (12:55) fueron quienes mostraron umbrales más bajos. Además, se halló variabilidad para la precocidad intrínseca con valores de 1110 a 761 °Cdía (tabla 2.6). Scarlett fue el genotipo destacado por su mayor valor (1110 °Cdía), seguido por Shakira (1055 °Cdía) y Scrabble (1041°Cdía), mientras MP1012 (763 °Cdía) y Carisma (761°Cdía) fueron los de menor valor de precocidad.

## **4-DISCUSIÓN**

La comprensión de la respuesta a la temperatura, la vernalización y el fotoperiodo es de suma importancia a los efectos de caracterizar la adaptabilidad de genotipos de *avena*, *trigo* y *cebada* a las distintas zonas productivas de nuestro país, y/o a las diferentes épocas de siembra. Bajo condiciones de campo los tres factores ambientales; temperatura *per se*, vernalización y fotoperiodo, actúan conjuntamente dando como resultado un determinado patrón de desarrollo que depende de la sensibilidad de cada genotipo a cada factor. Sin embargo, modificaciones en la duración de las etapas de desarrollo se deben a distinta respuesta a la vernalización y/o fotoperiodo según el genotipo y/o el ambiente. Si bien la interacción entre vernalización y fotoperiodo ha sido estudiada en trigo y cebada tanto local como internacionalmente, los estudios realizados en avena son escasos. Este trabajo se realizó en forma comparativa a trigo y cebada, no solo por la cercanía y similitudes con estas especies, sino también con el objetivo de caracterizar el germoplasma disponible de estos cereales de gran importancia en nuestro país.

### **4.1. Respuestas de Avena, Trigo y Cebada a la vernalización**

Cuando se analizan procesos complejos como el de desarrollo de los cereales resulta

importante entender las respuestas de los mismos a factores genéticos y ambientales. El primer eje de discusión será la respuesta a la vernalización de los diferentes genotipos de las especies (avena, trigo y cebada). Los resultados encontrados en este trabajo permiten afirmar que los genotipos argentinos de avena y trigo evaluados muestran diferencias en sus requerimientos de vernalización, coincidiendo con lo documentado por diversos autores en avena (Sorrels & Simmons, 1992; Loskutov, 2001; Holland *et al.*, 2002; Locatelli *et al.*, 2008) y en trigo (Slafer & Rawson, 1994; Gonzalez *et al.*, 2002; Appendino *et al.*, 2003; Morant *et al.*, 2011; Gomez *et al.*, 2014). Por el contrario, los cultivares de cebada evaluados no mostraron respuesta a la vernalización, ya que no se hallaron diferencias en la DEF entre los tratamientos de vernalización en ninguno de los años y genotipos, indicando que se comportan como insensibles respecto del requerimiento de vernalización, en coincidencia con lo documentado por Whitechurch *et al.* (2007) y Alzueta *et al.* (2014) para cultivares de cebada sembrados en Argentina.

Si bien en nuestro país numerosos trabajos en trigo (Gonzalez *et al.*, 2002; Morant *et al.*, 2011; Gómez *et al.*, 2014), y algunos trabajos en cebada (Whiterchurch *et al.*, 2007; Alzueta *et al.*, 2014) han estudiado la vernalización en los materiales argentinos, no existen estudios en avena que documenten la respuesta a dicho factor, por ello, esta investigación resulta novedosa para caracterizar el grado de variabilidad del germoplasma argentino, conocer su comportamiento cuando los requerimientos en horas de frío no son cumplidas, elegir la fecha de siembra más adecuada en cada zona de producción, etc. Asimismo, el empleo de tres tratamientos de vernalización (40, 20 y 0 días) a diferencia de otros trabajos que usan solo dos tratamientos contrastantes (Loskutov, 2001; Gonzalez *et al.*, 2002; Locatelli *et al.*, 2008) e incluso trabajos sin tratamientos de vernalización (Slafer *et al.*, 1993; Whiterchurch *et al.*, 2007; Alzueta *et al.*, 2014) nos da la posibilidad de estudiar la respuesta de las tres especies (avena, cebada y trigo) bajo un mayor rango de condiciones vernalizantes y agrupar los genotipos según su respuesta. Al igual que en el estudio realizado por Loskutov (2001) antes mencionado, los tratamientos de vernalización establecidos en el presente trabajo permitieron agrupar según tipos de respuesta: *genotipos con altos requerimientos* (requieren más horas de frío que el tratamiento V40; >a 960 h a 4°C), *moderados* (entre V20 y V40; entre 960 y 480 h a 4°C), *bajos* (menores a V20; < a

480 h a 4°C) y *neutros o insensibles* (no muestran diferencias entre los tratamientos de vernalización).

Los resultados de este trabajo permiten afirmar que los genotipos argentinos de avena muestran variabilidad en la respuesta a la vernalización, encontrándose genotipos de bajos requerimientos y otros insensibles, aunque ninguno demostró tener requerimientos moderados o altos. La mayoría de los genotipos no mostró diferencias en la DEF entre los tratamientos V20 y V40, indicando que las horas de frío correspondientes al tratamiento V20 (480 horas de frío a 4°C) fueron suficientes para saturar la respuesta a la vernalización, y por ello podrían ser clasificados como de bajos requerimientos. Sin embargo, dentro de este grupo con bajos requerimientos se observó diferente grado de respuesta a la vernalización desde la primer FS. Los Hornos FA y la línea L6 mostraron una débil respuesta (requerimientos muy bajos), ya que en FS1, FS2 y FS3 no se detectaron diferencias en la DEF (medida en TT) entre los tratamientos vernalizados (V40 y V20) y sin vernalizar (V0), mientras que sí las hubo a partir de FS4. Esto se explica porque durante las primeras FS, las bajas temperaturas del ambiente de los meses de otoño-invierno (junio, julio, agosto, septiembre) tuvieron efecto vernalizante sobre el tratamiento V0, y en el caso de estos genotipos esos bajos requerimientos fueron cubiertos fácilmente. A partir de la FS4 (29 septiembre), la disminución en la cantidad de horas de frío brindadas por el ambiente ocasionó el aumento de la DEF para alcanzar la floración en el V0, haciendo que las diferencias entre los tratamientos de vernalización sea significativa. Cultivares como Maja, Graciela y Carlota en la FS1 mostraron reducciones de TT menores a 50 °Cdía en los tratamientos vernalizados (V40 y V20) comparado con el tratamiento sin vernalizar (V0), mientras que Maná y Calen exhibieron reducciones de entre 50 y 100 °Cdía, indicando que son los genotipos con mayores requerimientos de vernalización. Por su parte, La Plata FA y la línea L1 demostraron ser insensibles a la vernalización, al no presentar diferencias significativas en la DEF entre los tratamientos V40, V20 y V0 en ninguna de las FS. Locatelli *et al.* (2008) en ensayos realizados en Brasil con líneas de avena, encontraron respuesta a la vernalización, manifestada por un retraso en el número de días a floración de los tratamientos sin vernalización respecto a aquellos vernalizados (20 días en cámara entre 1 y 5 °C), aunque la mayoría de los genotipos evaluados se comportó como insensibles.

Si bien los genotipos argentinos de avena aquí evaluados revelaron variabilidad en sus requerimientos de vernalización, no se encontraron materiales con requerimientos altos (> a 960 horas de frío a 4°C) o moderados (entre 480 y 960 horas de frío a 4°C), mostrando que en realidad el rango de variabilidad es más bien estrecho. Considerando que el cultivo de avena se encuentra distribuido en regiones con diferentes condiciones ambientales, y cubriendo una gran diversidad de usos, la introducción de materiales con mayores requerimientos sería una buena alternativa para mejorar la producción en algunos sistemas. En este sentido, la región sur de Buenos Aires y La Pampa concentran la mayor superficie sembrada con avena en el país, siendo el uso principal del cultivo el aprovechamiento de la biomasa como verdeo de invierno. En el actual sistema de producción, se siembran distintos cultivares a fines del verano e inicios de otoño (febrero y marzo), para aprovechar las lluvias que se dan en esos meses y acumular biomasa previo a la llegada del invierno, momento en que disminuye drásticamente la tasa de crecimiento del cultivo. Sin embargo, este sistema presenta como gran desventaja la temprana diferenciación del ápice de desarrollo como respuesta a los fotoperiodos largos que hay en esa fecha en esa región, ocasionando el encañado prematuro, el acortamiento del periodo de producción de hojas y afectando significativamente el rebrote. Por ello, la introducción de cultivares con altos requerimientos de vernalización, brindaría una solución al encañado prematuro del cultivo, ya que estos necesitarían acumular horas de frío para pasar al estado reproductivo. Actualmente, adelantar la fecha de siembra en la mayoría de los verdeos de invierno (trigo, avena, cebada, etc.) para prolongar el período vegetativo de producción de biomasa con fines de pastoreo, provoca la temprana diferenciación del ápice, acortando dicho período e incrementando los riesgos de daño por heladas (Morant *et al.*, 2011).

En el caso de los cultivares de trigo evaluados se halló variabilidad en los requerimientos de vernalización, coincidiendo con lo documentado por diversos autores (Slafer & Rawson 1994, Gonzalez *et al.*, 2002; Appendino *et al.*, 2003; Fu *et al.*, 2005; Gomez *et al.*, 2014), encontrándose genotipos con requerimientos altos (> a 960 horas de frío a 4°C) y otros bajos (< a 480 horas de frío a 4°C), pero sin hallarse cultivares insensibles entre los estudiados. A diferencia de los cultivares aquí ensayados, Morant *et al.* (2011) estudiando trigos argentinos bajo diferentes tratamientos de vernalización (0, 2, 4, 6

y 8 semanas) encontraron genotipos insensibles, aunque también otros con altos requerimientos. Por su parte, Appendino *et al.* (2003) evaluando un set de 68 cultivares de trigo hallaron genotipos sin respuesta a la vernalización, genotipos que muestran respuestas en su mayoría intermedias y unos pocos con alta respuesta (cultivares de invierno). Fu *et al.* (2005) caracterizando cultivares de trigos argentinos con marcadores moleculares para *Vrn-1*, encontró que la gran mayoría (92,5%) eran de hábito primaveral, y solo algunos (7,5%) eran de hábito invernal.

En el presente trabajo uno de los cultivares (BioINTA 3005) presentó requerimientos altos de vernalización (> a 960 horas de frío a 4°C), ya que cuando las horas de frío brindadas por el ambiente fueron bajas (FS5 y FS6) incluso el tratamiento V40, no manifestó cambios en el desarrollo [permaneció en macollaje (EC 21)], indicando que necesita un umbral mayor a las horas de frío adquiridas en dicho tratamiento para alcanzar la floración. Estos resultados son coincidentes con otros reportados en trigos de invierno bajo condiciones controladas (Rahman, 1980; Manupeerapan *et al.*, 1992; Slafer, 1995) y en condiciones de campo (González *et al.*, 2002), que hallaron que, cuando plantas con evidente respuesta a la vernalización no satisfacen sus requerimientos, muchas espigas no emergen. Al respecto, estudios realizados por González *et al.* (2002) con trigos argentinos, encontraron que en los cultivares ProINTA Puntal y ProINTA Super (con altos requerimientos) muchas plantas no alcanzaron la espigazón en los tratamientos sin vernalizar dentro del periodo experimental, y además una alta proporción de espigas que lo hicieron, fueron estériles (*i.e.* poseen requerimientos cualitativos de vernalización). Los resultados aquí encontrados para BioINTA 3005 confirman que genotipos con altos requerimientos necesitan más de 5,7 semanas de horas de frío a 4 °C, coincidiendo con Takahashi & Yakuda (1971) y Flood & Halloran (1984), quienes sugieren que genotipos con altos requerimientos pueden requerir más de seis semanas de vernalización con temperaturas entre 0 y 10 °C para alcanzar el umbral. Por su parte, Slafer *et al.* (2003), mencionan que 6 a 8 semanas de exposición a temperaturas por debajo de 5°C son suficientes para saturar la respuesta a la vernalización de la mayoría de los genotipos con altos requerimientos. Asimismo, González *et al.* (2002) encontraron genotipos con requerimientos mayores a 56 días a 5,8 °C del tratamiento vernalizado. Uno de los

interrogantes que surgen en este trabajo y podría ser de interés resolver a futuro, es si la respuesta de BioINTA 3005 a la vernalización es cualitativa (si bien parecería, no es posible afirmarlo en este trabajo), y para resolverlo habría que utilizar tratamientos con mayor cantidad de horas de frío que V40 en una condición de fotoperiodo saturada (fechas de siembra de noviembre o diciembre).

El resto de los genotipos evaluados mostró una baja respuesta a la vernalización (con requerimientos < a 480 horas de frío a 4°C), aunque dentro de este grupo podríamos hacer algunas distinciones. Klein Guerrero, Klein Gladiador y Klein Yará en la FS1 manifestaron una reducción del TT menor a 50 °Cdía en los tratamientos vernalizados comparado con los sin vernalizar, mientras que Klein Liebre, Klein Roble y Klein Tauro mostraron una reducción de entre 50 y 100 ° Cdía. Por su parte, Baguette 601, Rayo y SY300 presentaron una reducción del TT mayor a 100 °Cdía, siendo los genotipos con mayores requerimientos después de BioINTA 3005. La categorización de los genotipos de trigo evaluados en este trabajo según sus requerimientos de vernalización es coincidente con la efectuada por la Estación Experimental Agropecuaria INTA Marcos Juárez (INTA, 2014), a partir de un ensayo de caracterización de variedades argentinas de trigo, utilizando marcadores moleculares sobre el gen *Vrn-1*. En dicho trabajo, se encontraron diferentes combinaciones de los genes *Vrn-1*, permitiendo la clasificación de los cultivares según su respuesta a la vernalización. En primer lugar, genotipos como Klein Guerrero, Klein Rayo, Klein Tauro y Klein Yará presentaron solo el gen *vrnA1* de tipo invernal (recesivo), mientras que los restantes (*VrnB1* y *VrnD1*) fueron de tipo primaveral (dominante). SY300 mostró el *VrnA1* y los restantes invernales (*vrnB1* y *vrnD1*), mientras que Klein Gladiador presentó dos genes de tipo invernal (*vrnA1* y *vrnD1*) y uno primaveral (*VrnB1*). A pesar de presentar algún alelo de tipo invernal, todos estos genotipos fueron definidos como de hábito primaveral. Por su parte, BioINTA 3005 presentó los tres genes de tipo invernal (*vrnA1*, *vrnB1* y *vrnD1*), y por ello fue clasificado como genotipo de invierno. En otro informe con marcadores moleculares realizado por la EEA INTA Marcos Juárez (INTA, 2019), los cultivares Baguette 601 y Klein Gladiador presentaron dos genes de tipo invernal (*vrnA1* y *vrnD1*) y uno primaveral (*VrnB1*), por lo que también fueron clasificados como de hábito primaveral.

Ha sido tradicionalmente asumido que cultivares argentinos de trigo clasificados como primaverales son insensibles a la vernalización (o solo unos pocos son sensibles), sin embargo González *et al.* (2002) muestran que cultivares con similar patrón de desarrollo en siembras tempranas, tienen diferencias dramáticas en la respuesta a la vernalización. En coincidencia, los resultados de este trabajo muestran que cultivares definidos como ciclo largo (Klein Guerrero, Klein Gladiador, Klein Yará y BioINTA 3005), mostraron claras diferencias en sus requerimientos de vernalización, y aquellos con altos requerimientos (BioINTA 3005) mostraron un retraso o ausencia de antesis en respuesta a una menor exposición de horas de frío.

En el caso de los cultivares de trigo, Klein Yará, Klein Liebre, Klein Guerrero, Klein Roble, Klein Tauro y Klein Gladiador además de presentar umbrales bajos de vernalización, tendrían bajas pendientes de sensibilidad, porque los incrementos del TT (en el tratamiento V0) en la FS5 fueron bajos, en respuesta a la disminución en la cantidad de horas de frío ambientales. Por su parte, como BioINTA 3005 mostró un umbral alto y permaneció en estado vegetativo partir de la FS3 (V0 y V20), no fue posible hacer una aproximación de la pendiente de sensibilidad que presentaría.

Otro de los resultados de este estudio es que, en una siembra en junio y julio, en la ciudad de La Plata (FS1 y FS2), las horas de frío del ambiente son suficientes para alcanzar la floración en todos los genotipos de avena y trigo, incluso en genotipos con altos requerimientos como BioINTA 3005.

## **4.2. Respuestas en Avena, Trigo y Cebada al fotoperiodo**

En el presente trabajo, se encontró variabilidad genotípica para la respuesta al fotoperiodo en las tres especies estudiadas, tal como fue citado por diferentes autores en avena (Sorrells & Simmons, 1992; Loskutov, 2001; Locatelli *et al.*, 2008), trigo (Major, 1980; Slafer *et al.*, 2003; Gomez *et al.*, 2014) y cebada (Roberts *et al.*, 1988; Gallagher *et al.*, 1991, Boyd *et al.*, 2003, Miralles *et al.*, 2011; Alzueta *et al.*, 2014). Los genotipos de las tres especies presentaron una disminución significativa en la DEF (TT) a medida que se desplazó la FS hacia fotoperiodos más largos, mostrando una respuesta de tipo cuantitativa de día largo, en coincidencia con Thomas & Vince (1997), quienes afirman que los cereales

de invierno generalmente son plantas de día largo, es decir, aceleran su floración cuando se cultivan bajo condiciones de más de 12 horas de luz por día. Asimismo, Miralles *et al.* (2014) expresan que el trigo y la cebada son plantas longidiurnas de tipo cuantitativo, es decir, que a mayor duración del día la tasa de desarrollo aumenta y la longitud del ciclo a anthesis se reduce hasta alcanzar el fotoperíodo umbral, y a partir de dicho umbral la duración del ciclo es mínima y no cambia con el fotoperíodo.

Los genotipos mostraron diferente grado de respuesta al fotoperíodo, aunque no se encontraron genotipos insensibles en ninguna de las tres especies. En avena, se observó una reducción significativa de la DEF desde FS1 a la FS4 en la mayoría de los genotipos (L2, L6, Calén, Carlota, Graciela, Maná) y de FS1 a FS5 en otros (L1, L5 y Maja); en trigo, desde FS1 a la FS4 (Klein Yará, Klein Roble y Klein Rayo); y de FS1 a FS5 (Klein Guerrero, Klein Gladiador, Baguette 601, Klein Liebre, SY300 y Klein Tauro), en tanto que BioINTA 3005 solo mostró reducción del TT hasta FS3. Estos resultados son coincidentes con los de Gomez *et al.* (2014) que mencionan que los genotipos de trigos argentinos muestran importante variabilidad en la respuesta al fotoperíodo medida ya sea en tiempo térmico o en número de días. Por su parte, la interacción *FS × Genotipos* hallada para cebada, describe las diferencias entre los genotipos en los requerimientos de fotoperíodo. Al igual que para avena y trigo, la totalidad de los genotipos evaluados mostraron una reducción significativa de la DEF a través de cada FS, siendo esta desde FS1 a FS4 en la mayoría de los genotipos, a excepción de Scrabble y Shakira, en las que la reducción fue hasta la FS5. Por su parte, Alzueta *et al.* (2014) hallaron que la duración de la fase emergencia-espigazón en cebada mostró una reducción constante ante el retraso la fecha de siembra, siendo la magnitud de dicha reducción diferente según los genotipos (interacción *FS × Ge*).

Los resultados encontrados para las tres especies nos permiten identificar un rango de fotoperíodos que resulten inductivos (hasta FS4 o FS5) y ocasionan una reducción en la DEF, y otro donde la respuesta se encuentra saturada (FS5 y FS6), y por lo tanto incrementos en la duración del día no tienen efecto sobre la DEF, coincidiendo con lo mencionado por diversos autores anteriormente (Sorrells & Simmons, 1992; Slafer *et al.*, 2003, Miralles *et al.*, 2014).

La variabilidad de los genotipos en la respuesta al fotoperiodo como ha sido previamente mencionado (Slafer *et al.*, 2003; Alzueta *et al.*, 2014; Gomez *et al.*, 2014) se explica por diferencias en el umbral y/o en la sensibilidad fotoperiódica. En este trabajo, las regresiones entre DEF y fotoperiodo promedio de la etapa fueron significativas para todos los genotipos de avena (con valores de probabilidad entre  $p < 0,001$  y  $p < 0,02$ ), los cultivares de cebada ( $p < 0,007$  y  $p < 0,011$ ) y para la mayoría de los cultivares de trigo ( $p < 0,001$  y  $p < 0,028$ ), a excepción de BioINTA 3005 ( $p = 0,28$ ). Dichas regresiones además de coincidir con el modelo propuesto para plantas de día largo con respuesta cuantitativa, nos permiten conocer la sensibilidad y calcular el umbral para cada genotipo. En el caso de las avenas, mostraron en conjunto pendientes mayores a las cebadas y trigos (ver tablas 2.3; 2.4 y 2.6). La mayoría de los genotipos de avena mostró pendientes altas (-257 a  $-189,5 \text{ }^\circ\text{C día.h}^{-1}$ ) no diferenciándose entre sí, a excepción de L1 ( $161,8 \text{ }^\circ\text{C día.h}^{-1}$ ) y Maja ( $144 \text{ }^\circ\text{C día.h}^{-1}$ ) que fueron los genotipos que mostraron menor pendiente. En lo que respecta a las cebadas, MP1012 y Carisma se destacaron por su mayor pendiente ( $-235,5$  y  $-218,9 \text{ }^\circ\text{C día.h}^{-1}$ ) diferenciándose significativa de los demás ( $< -90 \text{ }^\circ\text{C día.h}^{-1}$ ), los cuales no mostraron diferencias entre sí. En trigo se encontraron tres grupos de diferente respuesta. En primer lugar, Klein Yarará ( $-192,6 \text{ }^\circ\text{C día.h}^{-1}$ ), Klein Gladiador ( $-149,4 \text{ }^\circ\text{C día.h}^{-1}$ ) y Klein Guerrero ( $-125,4 \text{ }^\circ\text{C día.h}^{-1}$ ) se destacaron como los cultivares de mayor pendiente, mostrando una alta respuesta al fotoperiodo, seguidos por Baguette 601 ( $-94,5 \text{ }^\circ\text{C día.h}^{-1}$ ) y Klein Liebre ( $-73,4 \text{ }^\circ\text{C día.h}^{-1}$ ) que mostraron respuestas intermedias, mientras que cultivares como Klein Rayo, SY300, Klein Roble y Klein Tauro mostraron pendientes menores a  $-51 \text{ }^\circ\text{C día.h}^{-1}$ . Dichos resultados sugieren una asociación entre sensibilidad fotoperiodica y largo de ciclo del cultivo, ya que los cultivares de ciclo largo evaluados (Klein Yarará, Klein Gladiador y Klein Guerrero) mostraron alta sensibilidad fotoperiodica, en tanto que variedades de ciclo corto (Klein Rayo, SY300, Klein Roble y Klein Tauro) mostraron baja sensibilidad. Estos resultados concuerdan por lo mencionado por Gomez (2019), quien indica que variedades de trigo ciclo corto son insensibles al fotoperiodo, mientras que aquellos considerados de ciclo intermedio o largo son más sensibles. Asimismo, en otro trabajo con cultivares argentinos de trigo realizado por Gomez *et al.* (2014), los autores señalan que si bien la sensibilidad al fotoperiodo fue menor en los cultivares clasificados molecularmente como

"insensibles" que los clasificados como "sensibles", todos los cultivares redujeron la fase Emergencia-Espigazón cuando el fotoperiodo se extendió por retraso en las fechas de siembra.

Los genotipos de avena, trigo y cebada estudiados, manifestaron diferencias en el umbral fotoperiódico, con valores de saturación desde 13h 12' a 14h 12' para los genotipos de avena, desde 12h 55' a 13h 59' para cebada y desde a 13h 21' a 14h 29' para trigo. En avena, Maná y Calén fueron los genotipos de menor umbral, mientras que la línea L1, Maja y Los Hornos FA fueron los de mayor umbral. No existen trabajos que estudien los umbrales y la sensibilidad fotoperiódica en avena, por eso los resultados encontrados en este trabajo resultan novedosos para el cultivo en general y nos permiten entender parte de la variabilidad de los genotipos disponibles en nuestro germoplasma nacional. Por su parte, en trigo, los cultivares que mostraron umbrales más bajos fueron Baguette 601, Klein Liebre Klein Roble y Klein Tauro (<13h 25'), mientras que los cultivares con mayor umbral fueron SY300, Klein Gladiador y Klein Guerrero (>14h 13'). En este sentido, los umbrales calculados en el presente trabajo muestran un rango estrecho de variabilidad, a diferencia de los umbrales citados por Rawson (1971), quien menciona valores desde 12 a 16 horas como óptimos para fotoperiodo en trigo; y se asemejan a los documentados por Miralles *et al.* (2007), quienes indicaron que el valor de fotoperiodo crítico fue de 13,4 horas (=13h 24'). Por último, en cebada los cultivares presentaron umbrales entre 12h 55' y +/- 14 h, similares a los citados por Alzueta *et al.* (2014) para cebadas argentinas. Sin embargo, a diferencia de lo expresado por Roberts *et al.* (1998) que mencionan umbrales de entre 13 y 18 horas en función de los genotipos, tanto los umbrales como el grado de variabilidad en los genotipos comerciales evaluados en este trabajo, fue bajo.

Los resultados encontrados en nuestro ensayo para las tres especies evaluadas, indican que la sensibilidad fotoperiódica en la mayoría de los genotipos fue la responsable de los cambios en la DEF, siendo por lo tanto de mayor relevancia que el umbral, el cual mostró un estrecho rango de variabilidad en los genotipos evaluados. En este sentido, estudios recientes en trigo (Pérez Gianmarco *et al.*, 2020) determinaron que los genes *Ppd-1* alteraron la sensibilidad fotoperiódica durante la fase emergencia-floración, sin afectar el fotoperiodo umbral y la precocidad intrínseca, explicando las diferencias entre genotipos en

la DEF. De igual manera, Gomez *et al.* (2014) afirman que en cultivares argentinos de trigo, la sensibilidad al fotoperiodo explica con mayor exactitud la DEF que el umbral, así como también la diferencia entre los genotipos. En el mismo sentido, Alzueta *et al.* (2014) señala que en cebada la sensibilidad fotoperiodica explica con mayor precisión la diferencia en la duración del ciclo a floración entre los cultivares. Sin embargo, la respuesta de los genotipos de avena y trigos aquí evaluados no puede explicarse solo por el factor fotoperiodo, ya que la mayoría de los genotipos también presentaron requerimientos de vernalización.

### **4.3. Interacción vernalización × fotoperiodo en Avena, Trigo y Cebada**

En este trabajo la interacción triple  $FS \times Vernalización \times Ge$  fue significativa, y describe las diferencias entre los genotipos evaluados en la respuesta al fotoperiodo según los tratamientos de vernalización estén o no cumplidos. El estudio de dicha interacción es de gran importancia, ya que pueden darse situaciones tales como el caso de localidades sin horas de frío, o retraso de fechas de siembra y por lo tanto es de interés conocer cómo sería la respuesta de los genotipos bajo esas condiciones. Hay escasos antecedentes en trigo de estudios a nivel de campo de esta interacción (González *et al.*, 2002) y no existen trabajos en avena y cebada; por ello el planteo de tres tratamientos de vernalización y seis tratamientos de fotoperiodo en el presente trabajo resulta no solo novedoso sino que permite aproximarnos al entendimiento de dicha interacción en estos cereales de invierno.

Los resultados encontrados en este trabajo indican que en genotipos sin requerimientos de vernalización como la L1 y La Plata FA, la DEF fue determinada exclusivamente por el fotoperiodo. Sin embargo, en genotipos de avena y trigo con requerimientos de horas de frío, se observaron dos tipos de respuestas: (i) una en los tratamientos vernalizados (V40 y V20), donde la respuesta a la vernalización estaba saturada en la mayoría de los genotipos (a excepción de BioINTA 3005), las diferencias entre genotipos se explican por la respuesta al fotoperiodo; (ii) otra en los tratamientos sin vernalizar (V0), donde la respuesta no estaba saturada y por ello los genotipos sufrieron retrasos en la DEF a través de las FS (de diferente magnitud según los genotipos).

En el presente estudio los tratamientos vernalizados (V20 y V40) mostraron una

reducción de la DEF entre FS sucesivas mayor, que la reducción en el tratamiento (V0); lo cual confirma que una vez cumplidos los requerimientos de vernalización la respuesta al fotoperiodo es mayor (mayor tasa de desarrollo), acortando la DEF. En este sentido se encontraron genotipos en los cuales se vio una fuerte interacción entre *FS* × *Vernalización*, y la DEF aumentó significativamente por estar los requerimientos de vernalización insatisfechos como en Los Hornos FA, Carlota, Graciela y Calén; mientras que en otros como Maja y L6 el efecto sobre la DEF fue menor. Estos resultados son coincidentes con los documentados por diferentes autores en este cultivo (King & Bacon, 1992; Sorrels & Simons, 1992; Loskutov, 2001). Loskutov (2001) trabajando con avenas silvestres, señala que los requerimientos de horas de frío fueron más importantes que los de fotoperiodo para florecer, observándose, en genotipos con altos requerimientos, fuertes retrasos en el desarrollo e incluso muchos de ellos permaneciendo en etapa vegetativa. En trigo, Slafer *et al.* (2003) mencionan que puede darse el caso en que genotipos sean sensibles a los dos factores, sin interacción o con interacción entre ellos. En este último caso la interacción más común es una mayor respuesta al fotoperiodo cuando parte o la totalidad de los requerimientos de vernalización fueron satisfechos. En este sentido, Trevaskis *et al.* (2007) estudiando las vías genéticas de los genes de vernalización *Vrn1*, *Vrn2* y *Vrn3* (*FT*) señalan que la vernalización es un pre-requisito en aquellos genotipos de trigo con requerimientos. En general, la interacción entre fotoperiodo y vernalización ha sido estudiada para la fase entera entre emergencia y espigazón y/o anthesis, siendo solamente explicada en términos de la fase vegetativa (Slafer & Rawson, 1994). Sin embargo, González *et al.* (2002) demostraron que no solo la duración de la fase vegetativa, sino también de la fase reproductiva tardía puede variar en respuesta al fotoperiodo dependiendo del nivel de satisfacción de los requerimientos de vernalización.

#### **4.4. Precocidad intrínseca en Avena, Trigo y Cebada**

Los resultados de nuestro ensayo demuestran que existe variabilidad para la precocidad intrínseca entre los genotipos de avena, trigo y cebada. En avena, se encontró un amplio rango de variabilidad para dicho carácter, con valores que oscilaron entre 759 a 1023 °Cdía. Genotipos como Maná y Maja clasificados como de ciclo corto, fueron los de

menor precocidad intrínseca (759 y 810 °Cdía), en tanto que genotipos de ciclo largo como La Plata FA (1023°Cdía) y L1 (1018 °Cdía), mostraron valores más altos, lo que indica cierto grado de asociación entre precocidad intrínseca y largo de ciclo. No existen trabajos que describan la variabilidad en la precocidad intrínseca en avena, ni el efecto que este factor tiene sobre el desarrollo del cultivo; por eso los resultados aquí encontrados son un avance para la caracterización del germoplasma nacional y podría ser el paso inicial de un trabajo más completo para entender el rol de los genes *Eps* sobre el patrón de desarrollo de los genotipos.

Asimismo, se encontró variabilidad para la precocidad intrínseca en los cultivares de trigo aquí estudiados, con valores que oscilaron entre 995 y 1110 °Cdía, siendo superiores a los 829 y 907 °Cdía en promedio para ciclos cortos y largos documentados por Miralles *et al.* (2007) para cultivares argentinos de trigo. Por su parte, Gomez *et al.* (2014) describen un rango de entre 600 a 850 °Cdía para cultivares argentinos, valores sensiblemente inferiores a los encontrados en el presente trabajo. En lo referido a las cebadas, se encontró variabilidad para la precocidad intrínseca con valores de 761 a 1110 °Cdía, similares a los documentados por Alzueta *et al.* (2014), quienes mencionan valores de 885 a 1135 °Cdía. Carisma y MP1012 fueron los genotipos de menor valor de precocidad intrínseca (+/- 761°Cdía), en tanto que Scarlett y Shakira fueron los destacados por su mayor valor (1110 y 1055 °Cdía).

Otro de los resultados interesantes de este trabajo es que algunos genotipos de avena (Los Hornos FA y Graciela) y trigo (Gladiador, Guerrero y Tauro) en los tratamientos vernalizados (V40 y V20) mostraron un incremento de TT en la FS6, es decir cuando los requerimientos de fotoperiodo y vernalización se encontraban saturados. Uno de las posibles causas de este resultado es el efecto devernalizante de las altas temperaturas ocurridas en dicho periodo. En este sentido, algunos trabajos (Gregory & Purvis, 1948; Dubert *et al.*, 1992; Slafer *et al.*, 2003;) han mencionado que la aceleración producida por la exposición a bajas temperaturas puede ser revertida si el periodo de bajas temperaturas es interrumpido por temperaturas altas, efecto conocido como devernalización. Brooking & Jamieson (2002) señalan que si el cultivar tiene una fuerte sensibilidad a la vernalización, la exposición a temperaturas superiores a 16 °C provocará un notable retraso en la fecha de

floración. Dubert *et al.* (1992) señalan que puede haber devernalización en trigo con temperaturas de 18-20 °C, con periodos previos de vernalización de 13 días. Además de la menor cantidad de horas de frío en fechas de siembra más tardías, las temperaturas registradas son más altas y dichas temperaturas podrían tener un menor efecto vernalizante sobre los genotipos. Existe cierta controversia respecto a los valores de estas temperaturas, posiblemente reflejando algún grado de variabilidad genotípica. Según Craighon *et al.* (1995), la temperatura óptima de vernalización en trigo sería 5°C, la mínima -5°C y la máxima 26°C. Otros autores (Friend & Purvis, 1963; Berry *et al.* 1986,) encontraron un rango de temperaturas óptimas de 5 entre 10 °C. Al igual que con la temperatura base de crecimiento, existe una temperatura de vernalización óptima donde la tasa de desarrollo es máxima, por encima y por debajo del óptimo las temperaturas tienen cada vez menos efecto (menores tasas de desarrollo), y una temperatura mínima y otra máxima a partir de las cuales el efecto se hace nulo (Slafer *et al.*, 2003). Si bien es conocido el efecto devernalizante que tienen las altas temperaturas sobre genotipos que no encuentran su respuesta saturada, se esperaría que cuando la respuesta se encuentra saturada (V20 y V40) el efecto sea menor o nulo, por lo cual no la vernalización no parecería ser la explicación de lo ocurrido en este trabajo. Otra explicación podría ser las altas temperaturas del ambiente registradas en dicha fecha (algunos días y/o horas del día por encima de 25°C), *i.e* por fuera del rango de validez del concepto de tiempo térmico, las cuales provocarían una disminución en la tasa de desarrollo de los genotipos y por consiguiente un incremento en la DEF. En este sentido, Ochagavía *et al.* (2019) demostraron que incrementos en la temperatura de crecimiento dentro del rango de 6 a 18 °C aceleraron la tasa de desarrollo de líneas de trigo, provocando una disminución en la duración de la etapa emergencia-antesis, mientras que temperaturas por encima de 18 °C produjeron una respuesta opuesta, mostrando un incremento en la duración de la etapa como resultado de la disminución de la tasa de desarrollo. Además, los autores hallaron que cuando las plantas se cultivaron a la temperatura de 6, 21 y 24 °C los patrones de desarrollo exhibieron diferentes anomalías, mientras que las plantas cultivadas a 9, 12,15 y 18 °C no mostraron anomalías en su desarrollo. Asimismo, Slafer & Rawson (1995) señalan que la temperatura óptima para el modelo de tiempo térmico varía según genotipos y fases de desarrollo, lo que explicaría

porque algunos genotipos mostraron un aumento de la DEF y otros no.

# Capítulo 3

---

**“Determinación del periodo crítico para la generación del rendimiento en Avena”**

## 1-INTRODUCCIÓN

### Generación del rendimiento en cereales de invierno

El rendimiento en los cereales suele ser expresado mediante algunos modelos simples, uno de ellos contempla la generación de biomasa y su partición, y otro los componentes numéricos, siendo estos modelos complementarios y no excluyentes (ver capítulo 1). En este capítulo nos enfocaremos en el segundo modelo citado, en el que el rendimiento es definido por sus dos principales componentes numéricos, el número de granos.m<sup>-2</sup> y el peso promedio de los mismos (Slafer & Rawson, 1994). La determinación de los componentes del rendimiento ocurre de manera secuencial, donde algunos de ellos se originan y son fijados antes que otros, ocurriendo un cierto grado de superposición en la definición de un componente y otro. Numerosas evidencias (Slafer *et al.*, 2003; Peltonen-Sainio *et al.*, 2007; Fischer, 2008) han demostrado que de los dos componentes, el primero es el que mejor explica las variaciones en el rendimiento final. Aunque el número de granos.m<sup>-2</sup> se forma durante todo el ciclo, es posible identificar un momento más breve (*i.e.* una ventana) en el cual mermas en la disponibilidad o captación de recursos (radiación, agua, nitrógeno) provocan las mayores reducciones en el rendimiento. Dado que el número de granos es el principal componente que explica las variaciones en rendimiento, dicho período crítico se asocia a caídas en el NG. Por lo tanto, aunque las condiciones ambientales mejoren a continuación de dicho período crítico, el número de granos no podrá ser reestablecido.

El posicionamiento de los períodos críticos a lo largo de la ontogenia de los cultivos guarda relación con la forma en la que componen su rendimiento. En avena, los trabajos sobre la generación del rendimiento y sus componentes son escasos (Taylor, 1967; Peltonen-Sainio & Peltonen, 1995; Sonego, 2000; Peltonen-Sainio *et al.*, 2007, Peltonen-Sainio *et al.*, 2009), por ello algunos de los procesos importantes en la generación del rendimiento se describirán en base a la información disponible para trigo y cebada, fundamentada por las similitudes de la avena con estos cultivos.

El ciclo de vida de la avena suele ser dividido en etapas vegetativa y reproductiva (Andersen, 1952; White, 1995) con la iniciación floral como el momento que marca la

transición entre las dos etapas (Moncur, 1981). Sin embargo, Lexow (2019) agrega una tercera etapa: la de llenado de granos. La etapa reproductiva comienza con la diferenciación de espiguillas en el ápice de crecimiento. En avena, la primera espiguilla en diferenciarse es la terminal del raquis, y esto contrasta con trigo, cebada y centeno donde la espiguilla terminal es siempre la última en formarse (Landes & Porter, 1990); [de hecho la espiguilla terminal en avena generalmente se ha utilizado para describir el desarrollo apical del cultivo (Peltonen-Sainio & Pekkala, 1993; Sonogo *et al.*, 2000)]. Este cultivo difiere de otros cereales de invierno al poseer de inflorescencia una panoja en lugar de espiga, y esto condiciona la respuesta del rendimiento en grano a condiciones favorables de crecimiento (Peltonen-Sainio, 1999). Una panoja difiere de una espiga en la forma, pero además en el patrón de diferenciación y desarrollo (Bonnett, 1961). La misma consta de un eje principal que se denomina raquis, a su vez este posee nudos de los cuales se desarrollan los verticilos que poseen varios raquis secundarios. A partir de estos se originan los pedicelos que mantienen en sus extremos las espiguillas que tienen un número variable de flores, generalmente la primera y segunda son fértiles, algunos genotipos pueden también poseer una tercera flor. El desarrollo de la panoja se presenta desde la parte más alta hacia la base de la misma (Bonnett, 1961). La espiguilla terminal que se inicia primero es la más avanzada en su desarrollo en relación con las otras espiguillas dentro de la panoja (Sonogo *et al.*, 2000). En este mismo sentido, Lexow (2019) trabajando en avena encontró que el número final de macollos dependió tanto de la generación de vástagos como de su porcentaje de supervivencia, y fue el orden primario de macollos el que realizó el principal aporte tanto al número máximo como al número final de macollos logrados por planta. En dicho estudio, los macollos que no alcanzaron el estado de fértiles fueron aquellos de órdenes superiores (últimos en aparecer), posicionados en el estrato inferior del canopeo y, por consiguiente, expuestos a bajos niveles de radiación incidente que determinan que sean macollos con un aporte fotosintético no significativo.

El segundo factor determinante del  $NGm^{-2}$  es el número de granos por panoja, el cual es resultado de la formación y supervivencia de flores. Como fue mencionado previamente, la formación de flores comienza cuando la mitad de las espiguillas han sido diferenciadas. En trigo, la mortandad de flores comienza a partir del estado de espiga embuchada (EC40)

(Miralles, 2004). Una característica distintiva de la avena es el número de flores.espiguilla<sup>-1</sup>, siendo de importancia en la generación del rendimiento y el manejo de cada cultivo. En esta especie, cada espiguilla diferencia de dos a tres flores (Bonnett, 1961); mientras que en trigo el número máximo de primordios florales oscila entre 6 y 11 [de los cuales sólo se establecen como flores fértiles en anthesis entre 0 y 5 primordios, según el cultivar, el ambiente y la posición de la espiguilla en la espiga (Langer & Hanif, 1973; Kirby, 1988; Siddique *et al.* 1989; Youssefian *et al.*, 1992)]. En cebada, la espiga tiene diferenciación indeterminada de espiguillas, diferenciando solo un primordio de flor.espiguilla<sup>-1</sup>, que posteriormente podrá ser o no ser una flor fértil (González *et al.*, 2003; Arisnabarreta & Miralles, 2006), por ello, el número de macollos.m<sup>-2</sup> será de mayor peso en la generación del número de granos.m<sup>-2</sup>.

La etapa reproductiva es sin duda la más importante en términos de generación de componentes del rendimiento. Durante la misma, queda determinado el número de panojas (NP) y en la floración el número de granos.panoja<sup>-1</sup> (NGP), ambos componentes centrales del número de granos por unidad de área.

Como se mencionó anteriormente, el NG establecidos por espiguilla es variable y dependiente de las condiciones ambientales y de manejo. En este sentido, estudios llevados a cabo por Takeda & Frey (1980) señalan que retrasos en la fecha de siembra causan la disminución de granos secundarios y terciarios en avena, y por consiguiente del NGP; en tanto que Dietz (2018) encontró caídas en el NGP como consecuencia de enfermedades foliares como la roya de la hoja. Probablemente el hecho de que la avena posea espiguillas plurifloras indicaría que el número de granos.panoja<sup>-1</sup> (NGP) pueda ser más importante en la determinación del número de granos.m<sup>-2</sup> (NGm<sup>-2</sup>) que el número de panojas.m<sup>-2</sup> (NP), diferenciándose de la cebada de dos hileras (Abeledo *et al.*, 2003; Arisnabarreta & Miralles, 2008), y esa característica le daría al cultivo mayor plasticidad de compensar el rendimiento ante factores adversos.

En avena, existe un único antecedente en la literatura (Mahadevan *et al.*, 2016) que establece el periodo desde inicio de encañazón (EC31) hasta el estado de grano lechoso como el periodo crítico para la generación del rendimiento. En dicho trabajo, los autores

evaluaron tres cultivares de avena en Australia y dos en Chile, determinando que el periodo crítico se ubica entre los 35 días antes y los 14 días después la floración para Australia, y entre 30 días antes y los 20 días posteriores para Chile. Sin embargo, la amplitud de los periodos determinados en dicho trabajo es grande, y sumado a ello la falta de información para el cultivo de avena, hacen necesarios nuevos trabajos con el objetivo de mejorar el manejo del cultivo tanto a nivel nacional (considerando los germoplasmas locales) como mundial.

Las condiciones ambientales que se presentan durante el periodo crítico incidirán de manera importante en el número final de granos establecidos. Estudios realizados por Peltonen-Sainio (1991 a, b) en avena documentan que el alto peso de las panojas en floración se asocia positivamente con un alto  $NGm^{-2}$ , coincidiendo con lo documentado por trabajos en trigo (Slafer *et al.*, 1990; Savin & Slafer, 1991). No obstante, hay escasos antecedentes en la literatura que estudien la importancia de la biomasa acumulada a floración, su relación con el peso de la panoja en este mismo estadio, y de ambas variables con el número de granos por unidad de área, por ello este trabajo resulta de vital importancia para avanzar en el conocimiento de la fisiología del cultivo.

En un cultivo sin limitantes de agua, nutrientes y libre de adversidades, el crecimiento depende de la cantidad de radiación solar que intercepta y de la temperatura, que actúa acortando la duración de las etapas. El denominado cociente fototermal (Q) relaciona el efecto positivo del incremento de la radiación y el negativo del incremento de la temperatura sobre el número de granos. $m^{-2}$  (Fischer, 1985). De esta manera, si la radiación solar afecta al número de granos a través de su relación lineal positiva con la tasa de crecimiento del cultivo, y la temperatura lo afecta negativamente, acelerando el desarrollo, es posible pensar que el número de granos. $m^{-2}$  depende de estos dos factores ambientales durante el periodo crítico definido alrededor de la antesis (Slafer *et al.*, 2003).

La determinación del período crítico para el rendimiento del grano es importante tanto para el manejo como para el mejoramiento genético del cultivo de avena. El manejo exitoso de cultivos busca evitar la coincidencia de períodos críticos de vulnerabilidad y estrés abiótico prevalente como las heladas y el calor. De manera similar, las estrategias

para controlar el estrés biótico (plagas, malezas y enfermedades) requieren el conocimiento de las fases claves para la determinación del rendimiento. La determinación del periodo crítico en avena permitiría caracterizar el momento en que los genotipos necesitan los valores más adecuados de cociente fototermal (Q) como así también evitar adversidades bióticas y abióticas con el objetivo de obtener altos rendimientos de granos.

Considerando estos antecedentes y la escasez de investigaciones referidas al período crítico y la generación del rendimiento en avena, se plantean las siguientes hipótesis:

### **-HIPÓTESIS**

- ✓ *El periodo crítico en la generación de rendimiento de avena se encuentra alrededor de floración.*
- ✓ *El número de granos por panoja es de mayor importancia para la generación del rendimiento en avena que el número de panojas por  $m^{-2}$*
- ✓ *La biomasa acumulada a floración se asocia positivamente con el peso de la panoja en ese mismo estadio y el número de granos. $m^{-2}$*

### **-OBJETIVOS**

- ✓ *Determinar la ubicación del periodo crítico en la generación de rendimiento en avena*
- ✓ *Determinar la importancia del número de granos por panoja y el número de panojas. $m^{-2}$  en la generación del rendimiento en avena*
- ✓ *Establecer la relación entre biomasa a floración, peso de la panoja a floración y el número de granos. $m^{-2}$*

## **2-MATERIALES Y METODOS**

### **2.1- Ubicación y diseño experimental de los ensayos**

Los ensayos se llevaron a cabo en la Estación Experimental Julio Hirschhörn, perteneciente a la FCAyF-UNLP, durante los años 2015 y 2016. Se sembraron cuatro genotipos de avena, incluyendo dos variedades recientemente inscriptas del criadero de la UNLP (La Plata FA y Los Hornos FA) y dos cultivares comerciales de alto rendimiento en grano [Bonaerense INTA Calén (Calén) y Bonaerense INTA Maná (Maná)], seleccionados teniendo en cuenta su ciclo a floración. La Plata FA y Los Hornos FA son clasificadas como de ciclo largo, en tanto que Calén de ciclo intermedio-corto (INTA, 1999) y Maná de ciclo corto (INTA, 2011). El ensayo estuvo compuesto por un diseño de parcelas divididas, con tres repeticiones, siendo la parcela principal los genotipos y las sub-parcelas seis tratamientos de sombreo que permitieron determinar el período en que el rendimiento del cultivo fue más afectado por la reducción de la radiación incidente. Cada parcela estuvo representada por 21 surcos orientados de norte a sur, de 8 m de largo por 0,20 m entre surcos, siendo la superficie de 33,6 m<sup>2</sup>.

La preparación del suelo consistió en un esquema de labranza convencional. Las siembras se realizaron el 21 de julio de 2015 y el 15 de julio de 2016, a mano sobre surcos previamente marcados con una densidad de 250 pl.m<sup>-2</sup>. Se fertilizó a la siembra con 50 kg.ha<sup>-1</sup> de nitrógeno (N) en forma de urea y 50 kg.ha<sup>-1</sup> de fósforo (P) como fosfato tricálcico. Se realizó una segunda fertilización nitrogenada en macollaje (EC23) con 100 kg.ha<sup>-1</sup> de N en forma de urea. Se efectuó el control de malezas, de insectos y de enfermedades. No fue necesario emplear riego, porque el perfil del suelo previo a la siembra se encontraba con buena disponibilidad de agua y además las precipitaciones fueron adecuadas para el desarrollo normal del cultivo (ver tabla clima).

### **2.2- Evaluaciones**

Los tratamientos de sombreo consistieron en un testigo (T) sin sombrear que fue el control y cinco tratamientos sombreados (S<sub>n</sub>) durante 25 días, en diferentes momentos del desarrollo, considerando la fenología de cada genotipo.

S<sub>1</sub> desde primer nudo visible, EC 31, Zadoks *et al.* (1974).

S<sub>2</sub> desde segundo nudo visible, EC 32

S<sub>3</sub> desde tercer nudo visible, EC 33

S<sub>4</sub> desde vaina engrosada, EC 40

S<sub>5</sub> desde floración, EC 60

Se evaluó la fenología dos veces a la semana utilizándose la escala de Zadoks *et al.* (1974). Para el sombreo se utilizó una malla que se ubicó 20 cm por encima del canopeo, la cual disminuyó en un +/-70 % la radiación incidente. La transmitancia de la malla fue evaluada mediante un ceptómetro Cavadevices que cuantifica el flujo de fotones fotosintético recibido en 1 metro lineal expresado en  $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Para observar si la malla produjo alteraciones en la temperatura, se colocaron sensores de temperatura. La superficie sombreada fue de por lo menos 5 m<sup>2</sup> eligiendo sitios homogéneos dentro de la parcela.

Si bien hubo una diferencia en la siembra de seis días entre años, no se observaron diferencias para la fecha de floración (EC 60) entre los distintos genotipos (Tabla 3.3).

**Tabla 3.1:** Fechas de los tratamientos de sombreo en cada genotipo, durante 2015 y 2016.

	S1 (EC 31)		S2 (EC 32)		S3 (EC 33)		S4 (EC 40)		S5 (EC 60)	
	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016
<b>Calén</b>	14-sep	11-sep	25-sep	24-sep	07-oct	05-oct	16-oct	15-oct	24-oct	24-oct
<b>Maná</b>	04-sep	06-sep	13-sep	14-sep	23-sep	24-sep	07-oct	07-oct	16-oct	16-oct
<b>La Plata FA</b>	08-sep	09-sep	23-sep	24-sep	07-oct	05-oct	16-oct	15-oct	30-oct	30-oct
<b>Los Hornos FA</b>	08-sep	09-sep	23-sep	24-sep	07-oct	05-oct	16-oct	15-oct	30-oct	30-oct

Se evaluó la biomasa acumulada a floración (BioFl) por corte de tres fracciones de 0,5 m por parcela (0,3 m<sup>2</sup>) y pesada en verde (biomasa verde), y luego en seco de una fracción de aproximadamente 100 g que fue colocada en estufa a 60 °C durante 72 h y se calculó la biomasa seca. Además, se evaluó el peso de las panojas en floración (PPF), para ello se cortaron entre 10 y 15 panojas por parcela, las cuales fueron colocadas en estufa (60 °C durante 72h) y pesadas en balanza de precisión.

Una vez alcanzada la madurez de cosecha se evaluó el rendimiento y sus componentes. Se determinó el NP por conteo de panojas sobre dos metros lineales, y el NGP por cosecha de 40 panojas al azar, las cuales fueron trilladas a mano. Se calculó el peso de mil granos (PMG), para ello se contaron y pesaron en balanza de precisión los granos correspondientes a las 40 panojas cortadas al azar. Se determinó el número de granos.m<sup>-2</sup>, y el rendimiento en grano de cada tratamiento por cosecha sobre una superficie de 3 m<sup>2</sup>, la cual se trilló con una trilladora mecánica.

Los datos se analizaron mediante programa estadístico para parcelas divididas y las medias se compararon mediante LSD (P=0,05). Se realizaron regresiones entre las variables estudiadas.

### 2.3- Datos climáticos

Durante 2015 se registraron precipitaciones mayores en los meses de agosto y noviembre que en 2016, mientras que en los meses restantes fueron menores. Si se tiene en cuenta la precipitación acumulada entre julio y noviembre en 2015 se registraron 464 mm, en tanto que en 2016 se registraron 435 mm para el mismo periodo (Tabla 3.2). Las temperaturas medias presentaron promedios muy similares para el periodo julio-diciembre en ambos años (14,85 vs. 14,83 °C para 2015 y 2016 respectivamente). Durante los meses de julio y agosto las temperaturas medias fueron superiores en 2015, mientras que en septiembre, octubre y noviembre lo fueron en 2016. Con respecto a la radiación solar incidente, los valores fueron superiores en 2015 en julio y agosto, mientras que en 2016 fueron superiores para los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre.

**Tabla 3.2:** Temperatura media (°C); Radiación solar incidente (Watt.m<sup>-2</sup>) y precipitaciones (mm) mensuales durante el periodo de cultivo en 2015 y 2016 en Los Hornos, Buenos Aires, Argentina.

	Temperatura (°C)		Radiación (Watt.m <sup>-2</sup> )		Precipitaciones (mm)	
	2015	2016	2015	2016	2015	2016
<b>Julio</b>	10,3	9,2	1932	1915	61	175
<b>Agosto</b>	13,0	11,3	2136	2931	157	39,6
<b>Septiembre</b>	12,0	11,9	1690	4023	48	51
<b>Octubre</b>	13,7	15,5	2043	4554	68	102,4

<b>Noviembre</b>	18,0	18,5	4933	5950	130	66,9
<b>Diciembre</b>	22,1	22,6	5748	6593	39	133
<b>Media</b>	<b>14,85</b>	<b>14,83</b>	<b>3080</b>	<b>4327</b>	<b>503</b>	<b>567,9</b>

## 2.4- Análisis de suelo

Se realizó el muestreo del suelo previo a la siembra del ensayo en el año 2015. El suelo se caracterizó por ser un Argiudol típico perteneciente a la serie Los Hornos con las características indicadas en la Tabla 3.3. Dicho perfil está bien provisto de P como también de N total, y una buena cantidad de materia orgánica, lo cual genera condiciones apropiadas para el desarrollo de cultivos agrícolas, aunque como para determinar el periodo crítico es primordial no tener limitantes, se fertilizó a la siembra y macollaje (4.1- Ubicación y diseño experimental de los ensayos).

**Tabla 3.3:** Tabla de análisis de suelo en un ensayo con tratamientos de sombreo y cuatro genotipos de avena

Serie Los Hornos	0-20 cm	20-40 cm
<b>pH (1:2,5)</b>	6,15	5,9
<b>Carbono</b>	1,92%	
<b>Materia Orgánica</b>	3,31%	
<b>N Total</b>	0,17%	
<b>Nitratos</b>	26,3 ppm	22,5 ppm
<b>Fosforo</b>	16,1 ppm	

## 3- Resultados

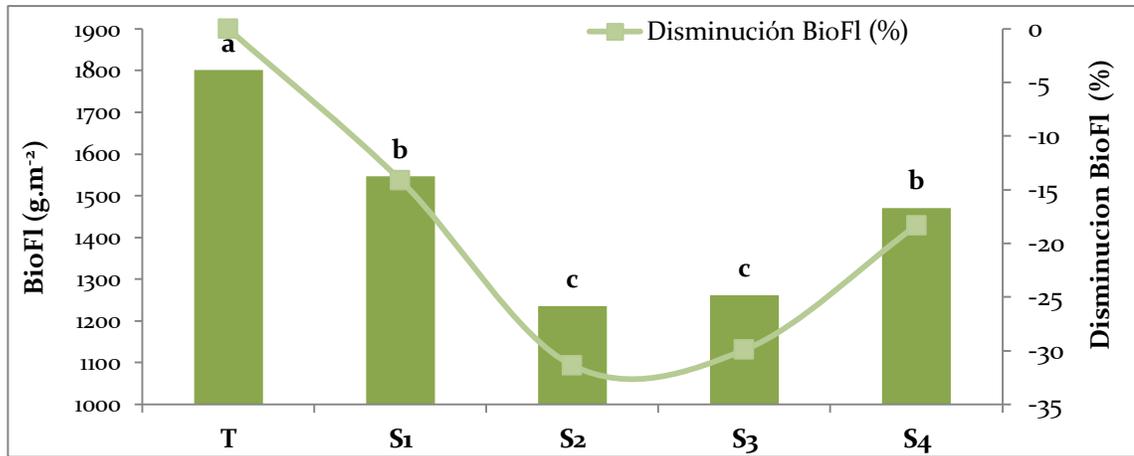
### 3-1. Biomasa y peso de la panoja en floración

Los resultados encontrados en nuestro ensayo muestran diferencias significativas entre **Años** para la variable BioFl (0,003); entre **Genotipos** para BioFl (<0,001) y PPF (<0,001); y entre **Sombreos** para ambas variables estudiadas (<0,001) (Tabla 3.4). Además, la interacción **Genotipo x Sombreo** fue altamente significativa para PPF (<0,001).

**Tabla 3.4:** Cuadrados medios y valor de *p* (ANVA) de Biomasa en floración (BioFl), y peso panoja a floración (PPF), en un ensayo con cuatro genotipos de avena y 6 tratamientos de sombreo.

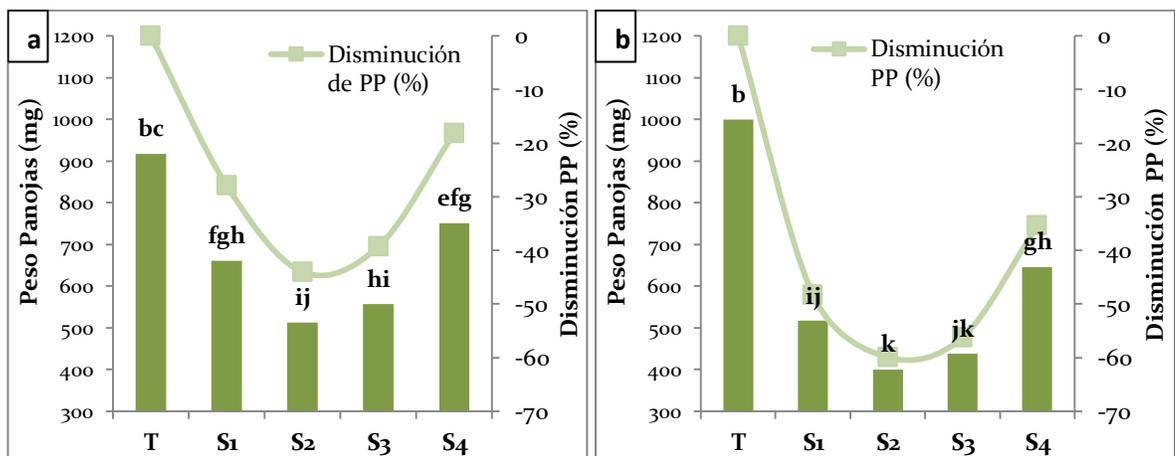
	GL	Biomasa en floración	Peso de la panoja en floración
<b>Año</b>	1	163247 ( <b>0,003</b> )	10233 (0,535)
Error	2	548	18573
<b>Genotipo</b>	3	4526641 ( <b>&lt;0,001</b> )	479361 ( <b>&lt;0,001</b> )
<b>Año x Genotipo</b>	3	17031 (0,691)	493 (0,975)
Error	12	34296	7099
<b>Sombreo</b>	4	1316624 ( <b>&lt;0,001</b> )	984695 ( <b>&lt;0,001</b> )
<b>Año x Sombreo</b>	4	21041 (0,706)	1511 (0,952)
<b>Genotipo x Sombreo</b>	12	42031 (0,390)	42934 ( <b>&lt;0,001</b> )
<b>Año x Genotipo x Sombreo</b>	12	8775 (0,996)	152 (1,000)
Error	64	38862	8901
Total	119		

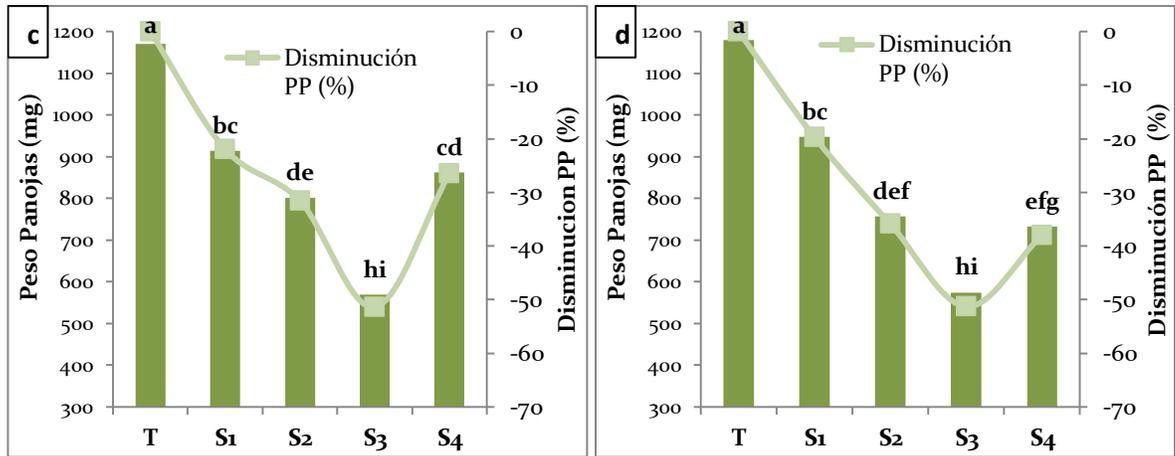
La variable BioFl mostró diferencias significativas entre *Años*, explicadas por una acumulación 4,7% mayor en 2016 que en 2015 (1497 vs. 1423 g.m<sup>-2</sup>); y entre *Genotipos*, siendo La Plata FA la variedad con mayor biomasa (1856 g.m<sup>-2</sup>), diferenciándose de Los Hornos (1730), y de las variedades Calén (1158) y Maná (1097) (Tabla 3.6). Con respecto al factor “sombreo”, las diferencias entre los tratamientos se manifiestan por una BioFl menor en los tratamientos sombreados respecto al T, el cual alcanzó 1801 g.m<sup>-2</sup>. La variable BioFl mostró valores desde 1801 a 1230 g.m<sup>-2</sup>, revelando caídas de 14 a 32 % en los tratamientos sombreados en relación al T (figura 3.1). En este sentido, los tratamientos S1 (-15,7%) y S4 (-16,6%), fueron los de menor caída y no se diferenciaron entre sí, mientras que S2 y S3 sí lo hicieron, mostrando caídas significativamente mayores (-31 y -32% respectivamente).



**Figura 3.1:** Biomasa en floración ( $\text{g.m}^{-2}$ ) en los tratamientos de Sombreo ( $T$ =testigo,  $S1$ =sombreo EC31 Zadoks et al. (1974);  $S2$ =sombreo EC32;  $S3$ = sombreo EC33 y  $S4$ = sombreo EC40; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución de BioFl de cada sombreo en relación al testigo, de un ensayo con cuatro genotipos de avena. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre los tratamientos (sombreos).  $LSD p < 0,05$

Con respecto a la variable PPF, se hallaron diferencias significativas para los factores *Genotipo* y *Sombreo*, y para la interacción *Genotipo x Sombreo* (Tabla 3.4). La interacción se explica porque las variedades La Plata FA y Los Hornos FA mostraron un menor PPF en el tratamiento S3, mientras que Maná y Calén además de en dicho tratamiento, también mostraron una disminución significativa en S1 y S2.





**Figura 3.2:** Peso de las panojas en floración en los tratamientos de Sombreo (T=testigo, S1=sombreo EC31 Zadoks et al. (1974); S2=sombreo EC32; S3= sombreo EC33 y S4= sombreo EC40; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución del peso de la panoja (PP) de cada sombreo en relación al testigo, de los genotipos a) Calén; b) Maná; c) La Plata FA y d) Los Hornos FA. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre todos los tratamientos (genotipos y sombreo). LSD  $p < 0,05$

En primer lugar, pudo observarse que el T presentó diferencias con los tratamientos sombreados (S1, S2, S3 y S4) en todos los genotipos, manifestando caídas en el peso de la panoja de diferente intensidad según sombreo y genotipos. En este sentido, Calén presentó disminuciones del 18 a 44% en el peso de la panoja (Figura 3.2.a), siendo S4 y S1 los tratamientos con menor disminución (18 y 28%), mientras que S2 y S3 mostraron caídas de mayor importancia (44 y 39%), diferenciándose de S4. Para el cultivar Maná las caídas en el PP fueron desde 35 a 60% (Figura 3.2.b), siendo el S4 el de menor caída en relación al T, mientras que S1, S3 y S2 manifestaron una caída mayor. La Plata FA mostró disminuciones del PP de 22 a 51% (Figura 3.2.c), observándose caídas menores en S1 (21,9%), S4 (26,4%) y S2 (31,5%), y de mayor magnitud en S3 (51,4%). Por su parte, Los Hornos FA presentó caídas desde 20 a 51% (Figura 3.2.d), siendo menores en S1 (20%) y diferenciándose de S2 (36%) y S4 (38%) y de mayor magnitud en S3 (51%).

En lo que refiere a las diferencias entre genotipos, puede observarse que los materiales del criadero de la UNLP, mostraron mayor PPF en el T (1170 y 1179 mg), no diferenciándose significativamente entre sí, pero sí de Calén (917,3 mg) y Maná (999 mg) (Figura 3.2). Además, Maná fue el genotipo que presentó mayor caída en el PPF en los tratamientos con sombreo (60%), superando a las variedades del criadero de la UNLP (51% para ambas) y a Calén (44%).

### 3-2. Rendimiento y sus componentes

Los resultados encontrados en este ensayo muestran diferencias significativas entre *Genotipos* para NP (<0,001), NGP (<0,001), PMG (0,004) y Rendimiento (<0,001), mientras que para el tratamiento *Sombreo* hubo diferencias para todas las variables estudiadas (Tabla 3.5). Además, la interacción *Genotipo x Sombreo* fue significativa para NGP (0,029) y Rendimiento (<0,001). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre *Años* para ninguna de las variables estudiadas.

**Tabla 3.5:** Cuadrados medios y valor de p (ANVA) de número de panojas (NP), número de granos por panoja (NGP), número de granos por metro cuadrado (NGm<sup>-2</sup>), peso de mil granos (PMG) y rendimiento, en un ensayo con cuatro genotipos de avena y 6 tratamientos de sombreado.

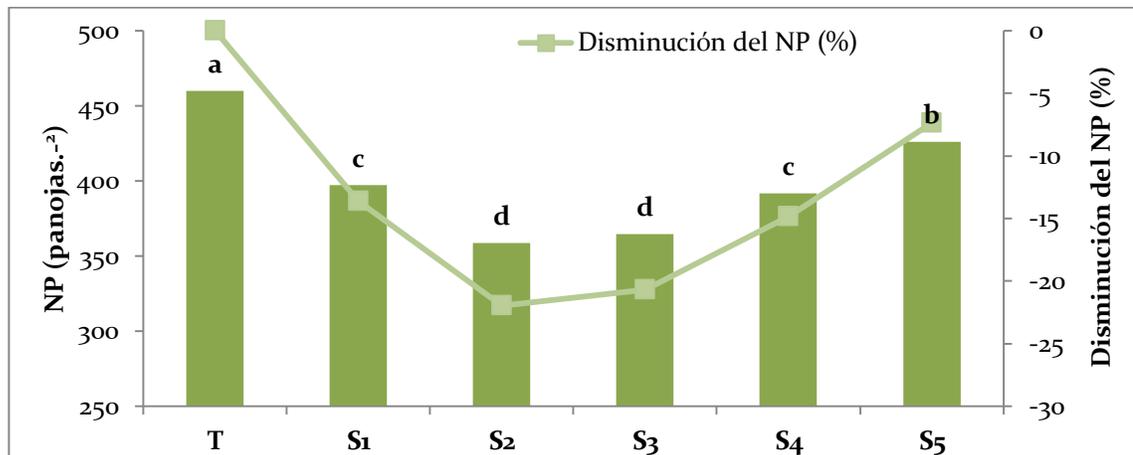
	GL	NP	NGP	NGm <sup>-2</sup>	PMG	Rendimiento
<i>Año</i>	1	12939 (0,574)	52,5 (0,880)	1,25 E <sup>+8</sup> (0,716)	0,630 (0,479)	8905 (0,441)
Error	2	58346	1810	7,13 E <sup>+8</sup>	0,846	9812
<i>Genotipo</i>	3	143103 <b>(&lt;0,001)</b>	3362,8 <b>(&lt;0,001)</b>	3,36 E <sup>+7</sup> (0,424)	25474 <b>(0,004)</b>	2441,1 <b>(&lt;0,001)</b>
<i>Año x Genotipo</i>	3	632 (0,916)	3,72 (0,986)	2,63 E <sup>+6</sup> (0,970)	0,327 (0,961)	555,1 (0,649)
Error	12	3781	80,58	3,35 E <sup>+7</sup>	3,422	985,3
<i>Sombreo</i>	5	34922 <b>(&lt;0,001)</b>	2921,9 <b>(&lt;0,001)</b>	1,06 E <sup>+9</sup> <b>(&lt;0,001)</b>	85,315 <b>(&lt;0,001)</b>	207508 <b>(&lt;0,001)</b>
<i>Año x Sombreo</i>	5	66 (0,999)	1,000 (0,27)	2,76 E <sup>+6</sup> (0,965)	0,202 (0,997)	141,2 (0,981)
<i>Genotipo x Sombreo</i>	15	2060 (0,452)	89,96 <b>(0,029)</b>	1,22 E <sup>+7</sup> (0,630)	3,978 (0,288)	2897,2 <b>(&lt;0,001)</b>
<i>Año x Genotipo x Sombreo</i>	15	21 (1,000)	0,96 (1,000)	5,75 E <sup>+5</sup> (1,000)	0,215 (1,000)	49,8 (1,000)
Error	80	2036	46,02	1,45 E <sup>+7</sup>	3,31	980,2
Total	143					

Se observaron diferencias entre los genotipos para el NP con valores desde 463 a 327 panojas.m<sup>-2</sup>, siendo Maná y Calén las variedades con mayor NP, no mostrando diferencias entre sí, pero diferenciándose de los genotipos de la UNLP (Tabla 3.6).

**Tabla 3.6:** Medias de biomasa acumulada a floración (BioFL), peso de panojas a floración (PPF), número de panojas por m<sup>2</sup> (NP), número de granos por panoja (NGP), número de granos por m<sup>2</sup> (NGm<sup>2</sup>), peso de mil granos (PMG) y rendimiento, para el tratamiento genotipos, en un ensayo con cuatro genotipos de avena y seis momentos de sombreo.

	BioFL (g.m <sup>-2</sup> )	PPF (mg)	NP	NGP	NGm <sup>-2</sup>	PMG (g)	Rendimiento (g.m <sup>-2</sup> )
Calén	1158 c	680 b	440 a	49,02 c	22059 a	27,90 b	203,3 b
Maná	1097 c	600 c	463 a	51,95 c	24417 a	28,18 b	214,1 b
La Plata FA	1856 a	863 a	368b	62,26 b	23435 a	28,36 b	257,1 a
Los Hornos	1730 b	838 a	327 c	70,19 a	23259 a	29,79 a	248,5 a
	lsd=104	lsd=47	lsd=31	lsd= 4,6	lsd= 2973	lsd=0,95	lsd=16,12

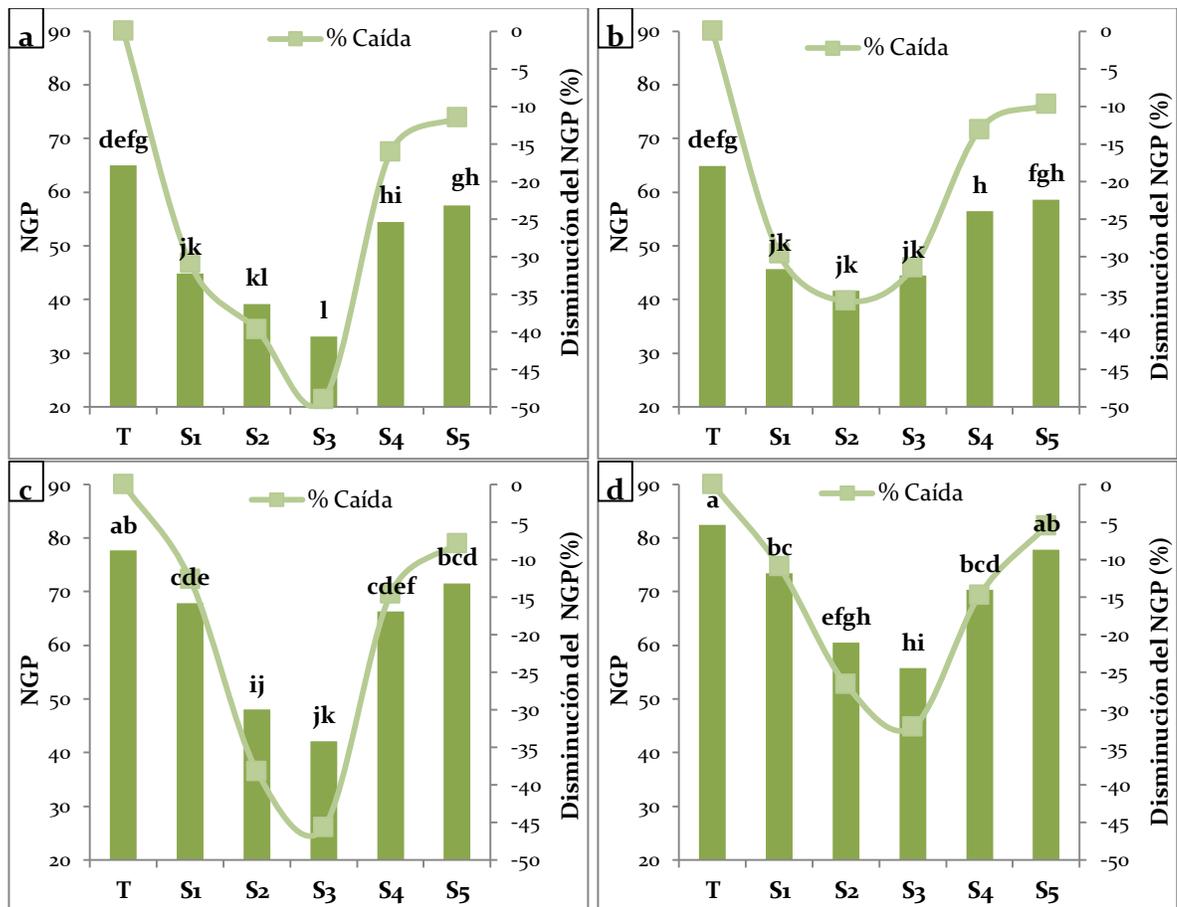
Analizando el efecto del factor sombreo sobre la misma variable (NP), las diferencias entre los tratamientos se explican por un menor NP en los tratamientos sombreados respecto al T. Los valores para la variable oscilaron desde 460 a 359 panojas.m<sup>-2</sup> (Figura 3.3), mostrando caídas de 7,4 a 22%, en los diferentes tratamientos sombreados en relación al T. En este sentido, los tratamientos S5 (7,4%), S1 (13,7%), S4 (14,8%) fueron los menor caída y no se diferenciaron entre sí, mientras que S2 y S3 sí lo hicieron, mostrando caídas significativamente mayores (22 y 20,7 % respectivamente).



**Figura 3.3:** Número de panojas.m<sup>-2</sup> (NP) en los tratamientos de Sombreo (T=testigo, S1=sombreo EC31 Zadoks et al. (1974); S2=sombreo EC32; S3= sombreo EC33, S4= sombreo EC40 y S5= sombreo EC60; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución del NP de cada sombreo en relación al testigo, de un ensayo con cuatro genotipos de avena. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre los tratamientos (sombreo). LSD  $p < 0,05$

Con respecto a la variable NGP, se hallaron diferencias significativas para los factores *Genotipo* y *Sombreo*, y para la interacción *Genotipo x Sombreo* (Tabla 3.5). La interacción se explica porque La Plata FA y Los Hornos FA mostraron una disminución del

NGP mayor en los tratamientos S2 y S3, mientras que Maná y Calén además de en dichos tratamientos, también mostraron en S1 una disminución significativa similar a la de los tratamientos mencionados. En primer lugar, pudo observarse que en ninguno de los genotipos el T presentó diferencias con el S5, pero sí lo hizo con los restantes tratamientos (S1, S2, S3 y S4).



**Figura 3.4:** Número de granos por panoja (NGP) en los tratamientos de Sombreo (T=testigo, S1=sombreo EC31 Zadoks et al. (1974); S2=sombreo EC32; S3= sombreo EC33, S4= sombreo EC40 y S5= sombreo EC60; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución del NGP de cada sombreo en relación al testigo, de a) Calén; b) Maná; c) La Plata FA y d) Los Hornos FA. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre todos los tratamientos (genotipos y sombreos). LSD  $p < 0,05$

La variedad Calén mostró diferencias significativas para el NGP entre el T y los tratamientos S1, S2, S3 y S4, presentando caídas de 16 a 49 % (Figura 3.4.a). S4 fue el tratamiento con menor disminución (16%) y se diferenció de los restantes, los cuales mostraron caídas de 31, 39 y 49% para S1, S2 y S3 respectivamente. Si bien la disminución en el NGP fue de importancia desde S1, en S3 fue de mayor magnitud, diferenciándose de

S1. Para el cultivar Maná las diferencias entre el T y los tratamientos S1, S2, S3 y S4 fueron desde 13 a 36% (Figura 3.4.b). En el caso de este genotipo, el S4 fue el que mostró menor efecto (13%), mientras que S1 (30%), S2 (36%) y S3 (31,5%) manifestaron una mayor disminución no diferenciándose entre sí. La Plata FA presentó caídas de 12,6 a 46% (Figura 3.4.c), siendo menores en S1 (12,6%) y S4 (14,6%) y de mayor magnitud en S2 (38%) y S3 (46%). Por su parte, Los Hornos FA exhibió caídas desde 11 a 32%, siendo menores en S1 (11%) y S4 (14,7%), y de mayor magnitud en S2 (27%) y S3 (32%) (Figura 3.4.d).

En lo que refiere a las diferencias entre genotipos, puede observarse que los materiales de la UNLP (La Plata FA y Los Hornos) mostraron mayor NGP en el T (78 y 82 granos.panoja<sup>-1</sup>), no diferenciándose significativamente entre sí, pero sí de Calén (65 granos.panoja<sup>-1</sup>) y Maná (65 granos.panoja<sup>-1</sup>) (Figura 3.4). Además, tanto Calén como La Plata FA mostraron caídas de mayores magnitud en el S3 (49 y 45 % respectivamente) superiores a las de Maná (35%) y Los Hornos FA (32%).

El NGM<sup>2</sup> exhibió diferencias significativas para el factor *Sombreo* (Tabla 3.5), manifestadas por una disminución de los valores en todos los tratamientos sombreados respecto al T (Figura 3.5). Los tratamientos sombreados mostraron caídas desde 15 a 52% en el NGM<sup>2</sup>, siendo S5 el tratamiento con menor caída (15%), seguido por S4 (26,7%) y S1 (32,6%), los cuales no se diferenciaron entre sí. Por último, S2 y S3 fueron los tratamientos que presentaron las mayores caídas del NGM<sup>2</sup> (50 y 52% respectivamente).

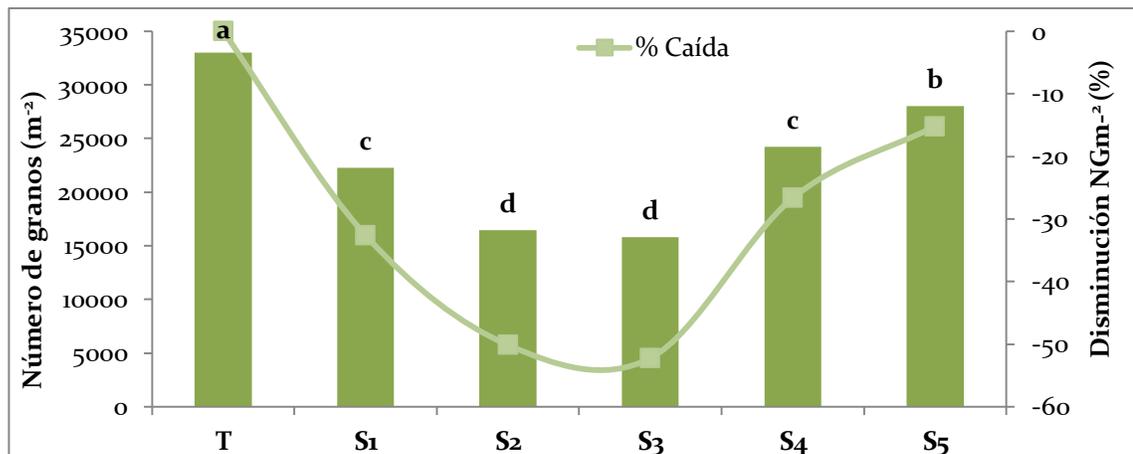
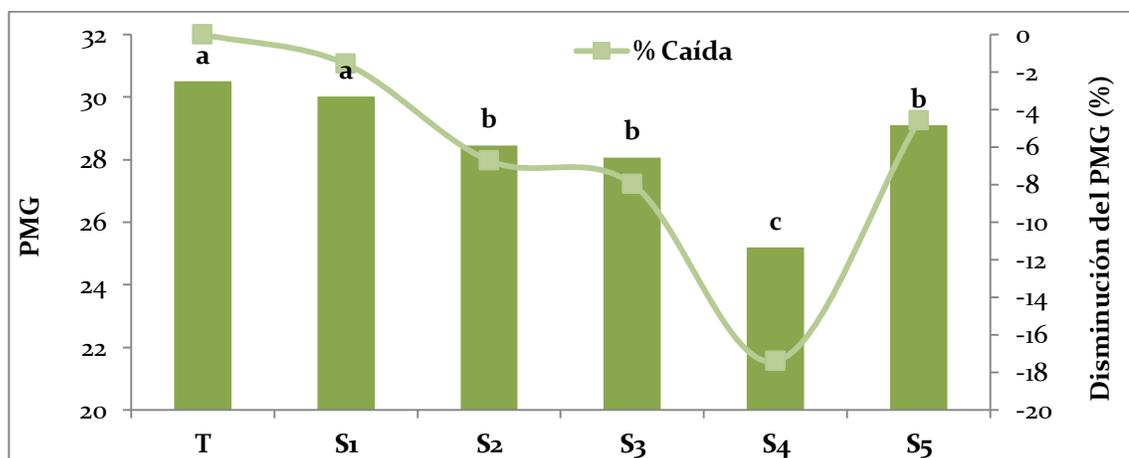


Figura 3.5: Número de granos por m<sup>2</sup> (NGM<sup>2</sup>) en los tratamientos de Sombreo (T=testigo, S1=sombreo

EC31 Zadoks et al. (1974); S2=sombreo EC32; S3= sombreo EC33, S4= sombreo EC40 y S5= sombreo EC60; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución del  $NGm^{-2}$  de cada sombreo en relación al testigo, de un ensayo con cuatro genotipos de avena. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre los tratamientos (sombreos). LSD  $p<0,05$ .

El PMG mostró diferencias significativas para *Genotipos* y *Sombreo* (Tabla 3.5). Con respecto a las diferencias entre genotipos, Los Hornos FA se destacó por ser el de mayor PMG (29,79 g), diferenciándose de La Plata FA (28,36 g), Maná (28,18 g) y Calén (27,90 g) (Tabla 3.6). Las diferencias entre los tratamientos de sombreo se debieron a un mayor PMG en los tratamientos T (30,5 g) y S1 (30,02 g), los cuales no se diferenciaron significativamente entre sí, pero sí lo hicieron respecto a los restantes tratamientos (S2=28,45 g; S3=28,07 g; S4=25,19 g y S5=29,1 g) (Figura 3.6). Las caídas en el PMG oscilaron entre 4,6 y 17,4%, siendo S5 (4,6%), S2 (6,7) y S3 (8 %) los tratamientos con menores caídas, diferenciándose de S4 (17,4%) que se mostró como el tratamiento con mayor efecto sobre la variable PMG.

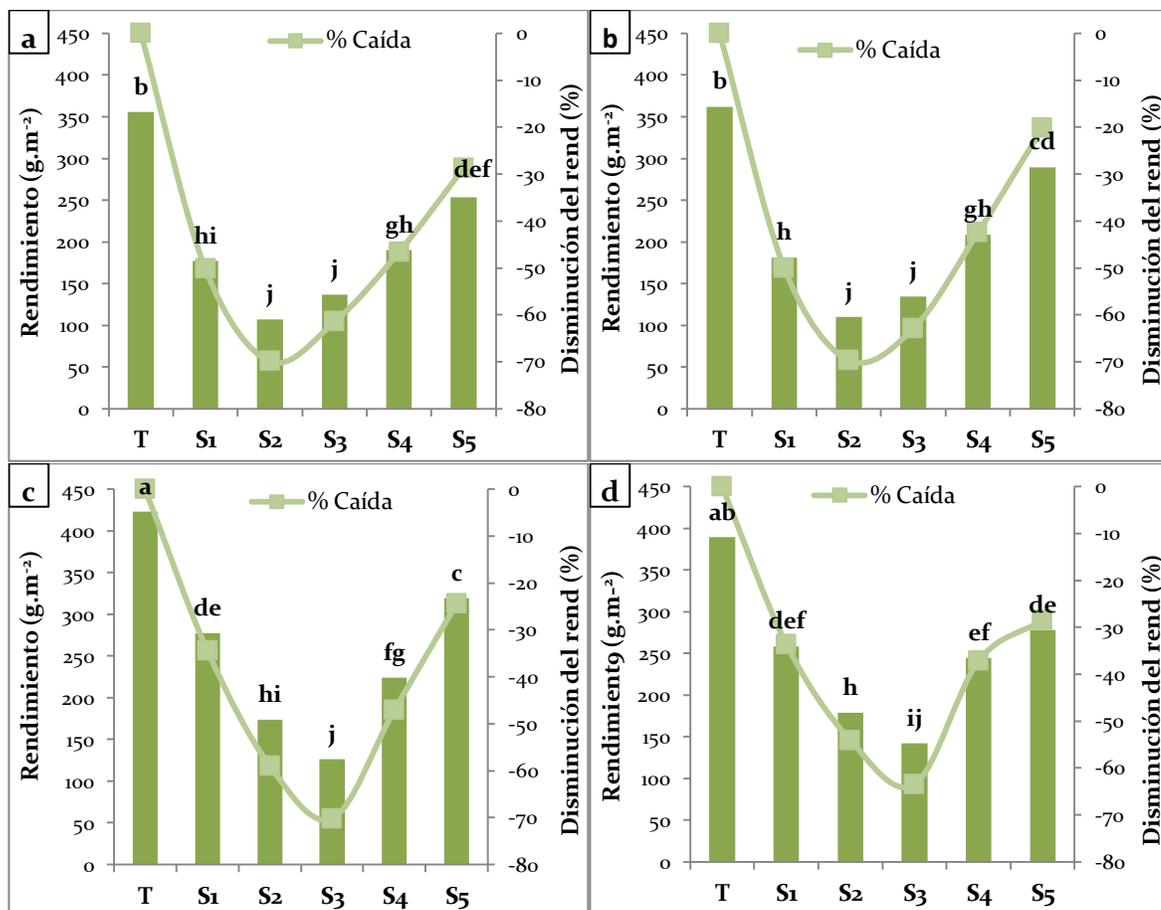


**Figura 3.6:** Peso de mil granos (PMG) en los tratamientos de Sombreo (T=testigo, S1=sombreo EC31 Zadoks et al. (1974); S2=sombreo EC32; S3= sombreo EC33, S4= sombreo EC40 y S5= sombreo EC60; duración del tratamiento= 25 días) y porcentaje de disminución del PMG de cada sombreo en relación al testigo, de un ensayo con cuatro genotipos de avena. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre los tratamientos (sombreos). LSD  $p<0,05$

Con respecto a la variable rendimiento, se hallaron diferencias significativas para los factores *Genotipo* y *Sombreo*, y para la interacción *Genotipo x Sombreo* (Tabla 3.5). La interacción se debió a que Maná y Calén mostraron caídas de rendimiento superiores en los tratamientos S2 y S3 (los cuales no mostraron diferencias significativas entre sí), mientras que en La Plata FA y Los Hornos FA la mayor caída del rendimiento ocurrió en S3. En primer lugar, pudo observarse que en cada genotipo el T se diferenció de todos los

tratamientos sombreados, revelando caídas de diferente magnitud según genotipos y momento de sombreado.

El análisis del rendimiento de los testigos, muestra a La Plata FA ( $422,7 \text{ g.m}^{-2}$ ) como el genotipo de mayor rendimiento, diferenciándose de Maná y Calén ( $362,2$  y  $355,5 \text{ g.m}^{-2}$  respectivamente), pero no de Los Hornos FA el cual alcanzó los  $389,1 \text{ g.m}^{-2}$  (Figuras 3.7 a,b,c,d).



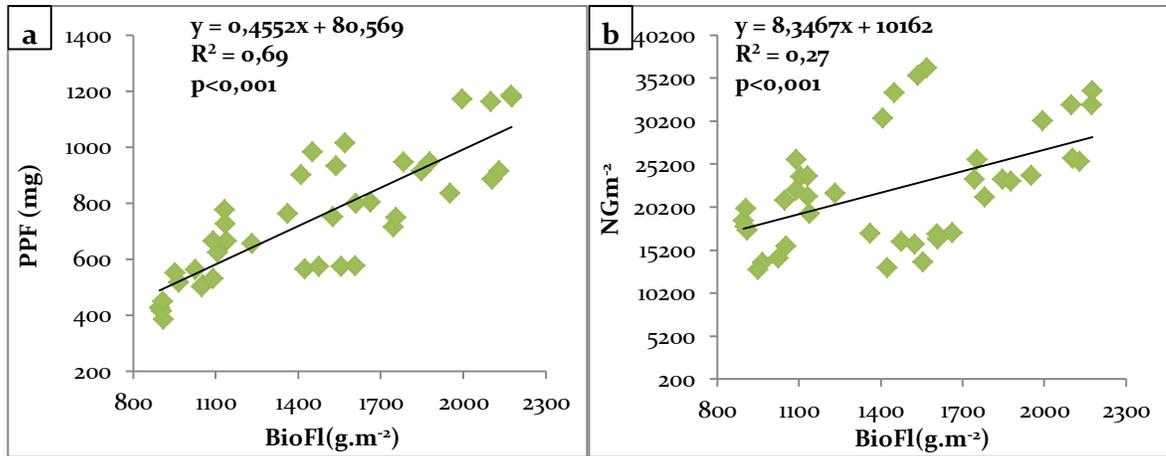
**Figura 3.7:** Rendimiento de grano ( $\text{g.m}^{-2}$ ) en los tratamientos de Sombreo (T=testigo, S1=sombreo 1; S2=sombreo 2, S3= sombreo 3, S4= sombreo 4 y S5=sombreo 5) y porcentaje de disminución de cada sombreado en relación al testigo, de los genotipos a) Calén; b) Maná; c) La Plata FA y d) Los Hornos FA. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre todos los tratamientos (genotipos y sombreado). LSD  $p < 0,05$

La variedad Calén mostró diferencias significativas para rendimiento entre el T y los tratamientos sombreados, presentando caídas de 29 a 70% (Figura 3.7.a). S5 fue el tratamiento con menor disminución del rendimiento de grano (29%) y se diferenció de los demás sombreados, seguido por S4 y S1 (46,6 y 50%) los cuales no mostraron diferencias

entre sí. Por último, S3 (61,5%) y S2 (70%) fueron los tratamientos que ocasionaron mayor disminución del rendimiento. La variedad Maná también presentó caídas de 20 a 70% (Figura 3.7.b). En el caso de este genotipo, el efecto de los sombreos fue similar al manifestado en Calén, mostrando una menor caída en S5 (20%), seguido por S4 y S1 (42,5 y 50 % respectivamente), y de mayor magnitud en S2 y S3 (69,7 y 63% respectivamente), las cuales se diferenciaron de los demás sombreos. En La Plata FA la disminución en los tratamientos sombreados respecto al testigo fue desde 24 a 70% (Figura 3.7.c). Este genotipo, presentó diferencias entre cada uno de los tratamientos, el orden de caídas mostró que S5 fue el de menor caída (24%), seguido por S1 (34%); S4 (47%); S2 (59%) y S3 (70%), situación que lo diferencia de Calén, que no mostró diferencias entre los tratamientos S4 y S1. Por su parte, Los Hornos, exhibió caídas de 28,5 a 63,5% en los tratamientos sombreados. Los tratamientos S5 (28,5%), S1 (33,5%) y S4 (37%) fueron los que manifestaron menores caídas, no presentando diferencias entre sí. S2 presentó una disminución de 54% en el rendimiento, mientras que S3 fue el sombrero con mayor caída (63,5%), diferenciándose de todos los tratamientos.

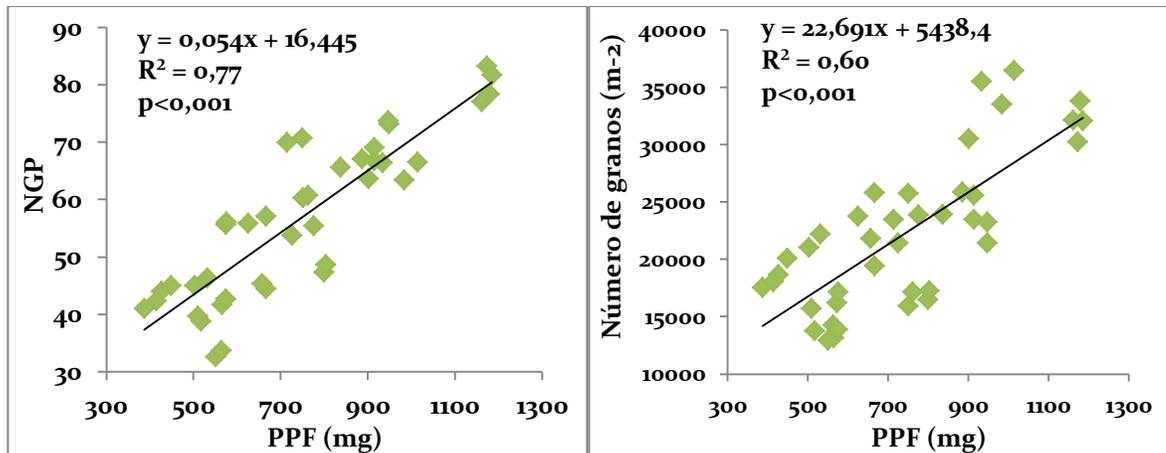
### **3-3. Asociación entre las variables estudiadas**

Las regresiones entre PPF y BioFl; y entre  $\text{NGm}^{-2}$  BioFL ( $R^2=0,27$  y  $p<0,001$ ) estudiadas en este trabajo fueron significativas (Figuras 3.8 a y b). En el caso de la primer regresión (PPF y BioFl), la BioFl explica el 69% de la variación del PPF (el coeficiente  $R^2$  demuestra el alto grado de asociación entre dichas variables), mientras que en la segunda regresión explica el 27% de la variación en el  $\text{NGm}^{-2}$ . Ambas regresiones indican que aumentos en la BioFl se asocian a incrementos en el PPF y el  $\text{NGm}^{-2}$ .



**Figura 3.8:** Regresión entre (a) Biomasa acumulada a floración (BioFl) y peso de la panoja a floración (PPF); (b) BioFl y número de granos (NGm<sup>-2</sup>); en un ensayo con 4 genotipos de avena y 6 tratamientos de sombreado. Los datos corresponden a dos años de ensayo (2015 y 2016).

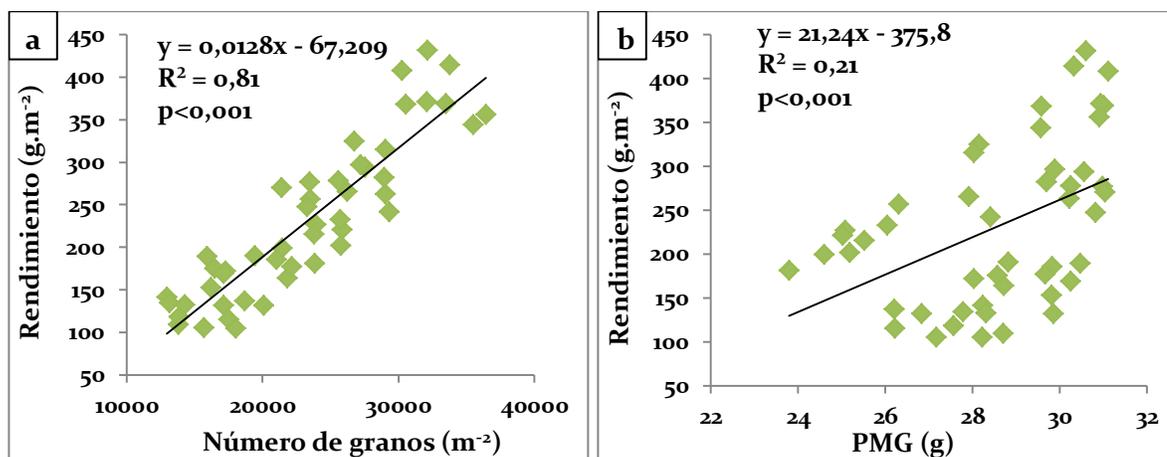
Asimismo, la relación entre NGP y PPF; y entre NGM<sup>-2</sup> y PPF mostraron asociaciones significativas entre las variables (Figura 3.9 a y b). Los resultados revelan que hubo una mayor asociación entre PPF y NGP ( $R^2=0,77$ ) que entre PPF y NGM<sup>-2</sup> ( $R^2=0,60$ ), mostrando una relación positiva entre el PPF con el NGP y el NGM<sup>-2</sup>, la cual indica que aumentos en el PPF ocasionan incrementos del NGP y NGM<sup>-2</sup>.



**Figura 3.9:** Regresión entre (a) número de granos por panoja (NGP) y peso de la panoja a floración (PPF) (mg); (b) número de granos (m<sup>-2</sup>) y PPF (mg) en un ensayo con 4 genotipos de avena y 6 tratamientos de sombreado. Los datos corresponden a dos años de ensayo (2015 y 2016).

Por último, las regresiones entre NGM<sup>-2</sup> y Rendimiento; y PMG y Rendimiento estudiadas en este trabajo fueron significativas (Figura 3.10 a y b). Los resultados muestran que la variación en el rendimiento de grano fue mayormente explicada por el NGM<sup>-2</sup> ( $R^2=0,81$ ) que por el PMG ( $R^2=0,22$ ), aunque ambos componentes estuvieron

significativamente asociados. Los resultados muestran que el  $\text{NGm}^{-2}$  explica en un 80% la variación en el rendimiento de grano, mientras que el PMG lo hace en un 22%.



**Figura 3.10:** Regresión entre (a) rendimiento en grano (gramos.m<sup>-2</sup>) y número de granos (m<sup>-2</sup>); (b) rendimiento en grano y peso de mil granos (PMG) en un ensayo con 4 genotipos de avena y 6 tratamientos de sombreo. Los datos corresponden a dos años de ensayo (2015 y 2016).

## 4-Discusión

La obtención de altos rendimientos y calidad para que el cultivo de avena brinde cosechas rentables, requiere no solo trabajo en la mejora genética sino también avanzar en el conocimiento en su fisiología. El presente estudio se realizó con el objetivo de determinar el periodo crítico en avena, lo cual resulta relevante a la hora de ubicar dicho periodo bajo las mejores condiciones climáticas con el objetivo de maximizar los rendimientos. Cabe destacar la importancia de esta investigación, ya que existen pocos trabajos al respecto en avena (Mahadevan *et al.*, 2016), y en muchos casos se debe extrapolar con estudios realizados en cebada (Arisnabarreta & Miralles, 2008) y trigo (Fischer, 1985, Slafer *et al.*, 1990), que si bien tienen características fisiologías similares, no son totalmente coincidentes. La información obtenida aquí es una herramienta de suma importancia en el manejo del cultivo de avena a la hora de tomar decisiones sobre la fecha de siembra, densidad, ciclo de cultivo, fertilización, etc., permitiendo ubicar el período crítico en los valores más adecuados de coeficiente fototermal (Q).

## 4.1- Periodo crítico para la generación del rendimiento en Avena y sus componentes

El rendimiento de grano en cereales de invierno suele ser definido por sus dos principales componentes numéricos, el  $\text{NGm}^{-2}$  y el peso promedio de los mismos (Slafer & Rawson, 1994). Los resultados encontrados en este trabajo muestran que la variación en el rendimiento de grano de genotipos de avena fue mayormente explicada por el  $\text{NGm}^{-2}$  ( $R^2=0,81$  y  $p<0,001$ ) que por el PMG ( $R^2=0,22$  y  $p<0,001$ ). Además, las regresiones muestran una relación positiva de los dos componentes con el rendimiento, indicando que aumentos en estas variables ocasionan incrementos del rendimiento, tal cual lo señala Dietz (2018) en genotipos argentinos de avena. Estos resultados son coincidentes con los mencionados en avena por diversos autores (Peltonen-Sainio *et al.*, 2007; Lexow, 2019), en trigo (Savin & Slafer, 1991; Sadras, 2007; Fischer, 2008), y en triticale (Estrada *et al.*, 2008) quienes expresan que el  $\text{NGm}^{-2}$  es el que mejor explica las variaciones en el rendimiento final. Esto no implica que el PMG no modifique el rendimiento, pero sí sugiere que la variabilidad es mayormente debida a la variación en el número que en el peso de los granos. Por ello, es importante que las prácticas de manejo se diseñan en función de la maximización del número de granos por unidad de área, pero considerando también las condiciones de llenado de grano.

Los resultados de este trabajo demostraron que el rendimiento de grano de avena fue particularmente sensible a limitaciones de la radiación, mostrando caídas de 20 a 70% respecto al testigo, variando según los momentos de sombreo y genotipos. Como se esperaba, estos resultados confirman el gran efecto de la radiación sobre el rendimiento de grano en la fase de prefloración, tal como ha sido encontrado en otros cereales (*trigo* - Fischer, 1985; Savin & Slafer, 1991-; *cebada* -Arisnabarreta & Miralles, 2008-; *triticale* - Estrada *et al.*, 2008-, *maíz* -Fischer & Palmer, 1984; Kiniry & Ritchie, 1985; Otegui & Andrade, 2000). Como en avena hay escasa bibliografía (Mahadevan *et al.*, 2016) sobre el efecto de la radiación sobre el rendimiento de grano, resulta imprescindible realizar comparaciones con cereales cercanos como el trigo y la cebada los cuales han sido más estudiados.

Aunque el rendimiento de grano como sus componentes fueron reducidos en todos los tratamientos sombreados, las caídas variaron según el momento en que estos fueron impuestos a través del ciclo de cultivo y de los genotipos (interacción *Genotipo x Sombreo*). En este sentido, los genotipos de ciclo corto (Calén y Maná) presentaron caídas de rendimiento superiores en los tratamientos desde EC32 y EC33; en tanto que en genotipos de ciclo largo (La Plata FA y Los Hornos FA) la mayor caída se dio en el sombreado desde EC33. La razón principal de este resultado es que en los genotipos de ciclo corto, la DEF fue menor que en los genotipos de ciclo largo, y por lo tanto los 25 días de sombreado no abarcaron exactamente las mismas etapas en los genotipos (ver tabla 3.3). En el caso de los genotipos de ciclo más largo, el tiempo desde EC32 a floración fue mayor (aproximadamente 37 días) que para los más cortos (desde 29 a 33 días según los genotipos y años). Como las mayores caídas en el rendimiento se produjeron cuando el sombreado se inició en S3 en los genotipos largos; y S2-S3 en los genotipos cortos, el período crítico correspondería a unos -33 días antes de floración a unos 6 días posteriores a la misma según longitud de ciclo, no existiendo evidencias de que períodos más largos puedan considerarse críticos. En genotipos de ciclo a floración más corto como Calén y Maná desde EC32 a floración transcurren menor número de días, y por lo tanto la velocidad de los eventos que ocurren interiormente y determinan el rendimiento es mayor, por ello el sombreado en dicho estado de desarrollo afectaría en mayor medida que en genotipos de ciclo más largo, donde la velocidad de los eventos es menor.

En el presente trabajo, el  $\text{NGm}^{-2}$  mostró reducciones del 50-52% en los tratamientos sombreados desde EC32 y EC33, siendo el componente que mejor explica las caídas en el rendimiento, en coincidencia a lo documentado por diversos autores en trigo (Fischer, 1985; Savin & Slafer, 1991; Slafer *et al.*, 1994; Frey, 1998; Andrade *et al.* 2005; Sadras, 2007; Sadras & Slafer, 2012; Cerrudo *et al.*, 2013; Slafer *et al.*, 2014), cebada (Arisnabarreta & Miralles, 2008) y triticale (Estrada *et al.*, 2008). Otros estudios en avena refuerzan este hallazgo (Denisov, 1974; Sawicki, 1984; Peltonen-Sainio, 1990; Kumar *et al.*, 2004). En igual sentido, Slafer *et al.* (1994) estudiando trigos argentinos encontraron que una reducción del 50% en la radiación incidente desde elongación de entrenudos en (EC32) y durante 25 días afectó el  $\text{NGm}^{-2}$ , ocasionando pérdidas de hasta un 55%. En dicho

trabajo, los autores expresaron que el efecto del sombreado en pre-antesis sobre el  $\text{NGm}^{-2}$  se da vía reducción en el NE y NGE, siendo el primer componente el de efecto más fuerte. Sin embargo, experimentos llevados adelante por Savin & Slafer (1991), muestran que las reducciones en el  $\text{NGm}^{-2}$  debido al sombreado se asociaron más con reducciones en el NGE que en el NE. Los resultados encontrados en este trabajo indican que el efecto del sombreado sobre el cultivo de avena es de mayor importancia para el NGP (caídas de 27 a 49% según genotipos y momento de sombreado) que para el NP (caídas de 21-22%). El efecto del sombreado pre-antesis en avena no ha sido suficientemente estudiado, pero en trigo presenta resultados algo contradictorios respecto al NE. Slafer *et al.* (1994) mencionan pérdidas de un 35% en el NE con sombreos de 50% de la radiación durante 25 días desde EC32. Kemp & Whingwiri (1980) observaron una reducción en el NE por planta del 39% después del sombreado entre doble lomo y una semana antes de la antesis. Sin embargo, otros autores han reportado menor efecto del sombreado antes de la antesis en el NE (Fischer & Stockman, 1980), o ningún efecto en absoluto (Savin & Slafer, 1991). Además, Thorne & Wood (1987) informaron que aumentos de la radiación incidente antes de antesis aumentan el NE en un 5 a 20%. Este aparente desacuerdo podría deberse a muchas diferencias entre experimentos, como (i) el tipo de cultivo de trigo utilizado (trigos de primavera, mediterráneos o de invierno), que se diferencian en gran medida en el patrón de desarrollo, (ii) las condiciones experimentales (de campo o ambiente controlado), (iii) la disponibilidad de nitrógeno (y otros nutrientes) y agua en cada experimento, y (iv) la duración e intensidad de los tratamientos de sombreado (*i.e.* transmitancia de las mallas) así como el nivel de radiación incidente en el tratamiento sin sombreado. Los resultados de este trabajo indicarían que el estrés ocasionado por la limitación de la radiación solar afectaría la supervivencia de macollos, siendo los periodos comprendidos entre EC32 y EC33 + 25 días los más afectados, ya que la disminución de la radiación incidente sobre el cultivo probablemente haya profundizado la competencia por recursos en la elongación de tallos y panojas existentes, afectando la supervivencia de los mismos. Asimismo, se observó una caída incluso en el S5 (floración + 25 días), la cual se explicaría por la muerte de los últimos macollos desarrollados (macollos secundarios). Para entender este resultado, debemos saber que en la determinación de un estadio del cultivo se considera el 50% de los

individuos, pero es importante tener en cuenta que en cada estadio existen plantas que se encuentran en etapas anteriores por haber desarrollado más tarde. En este sentido, en el estadio de floración del cultivo de avena, en aquellas panojas en estados de desarrollo previos, podría darse aun la mortandad y reciclaje de nutrientes y carbohidratos no estructurales hacia las panojas fértiles. Asimismo, si bien la bibliografía plantea que el final del periodo de encañazón coincide con la definición del número potencial de vástagos del cultivo, no hay una necesaria coordinación del desarrollo fásico con la mortandad de macollos, ya que el inicio de la mortandad es muy variable en función de la densidad de siembra, mientras que el desarrollo es virtualmente independiente de la misma (Slafer *et al.*, 2003).

Otro resultado de interés de este trabajo es que no hubo interacción  $Ge \times Sombreo$  para el NP, y si bien Maná y Calén presentaron mayor NP, el efecto del sombreado fue igual que para genotipos con menor NP como La Plata FA y Los Hornos FA.

El segundo componente del rendimiento en fijarse es el NGP, el cual es resultado del número de espiguillas por panoja, y de granos por espiguilla. En avena, el no presentar limitaciones estructurales en el NGP, le otorgaría mayor plasticidad al cultivo y un estrés temprano podría ser compensado por un incremento en el NGP. Los resultados aquí encontrados indican que el NGP explica con mayor precisión el rendimiento de grano en avena que el NP, y son coincidentes con los enunciados por Mahadevan *et al.* (2016), en ensayos sombreados en dos localidades de Australia.

La interacción  $Ge \times Sombreo$  para el NGP hallada en este trabajo indica que la restricción de la radiación causó pérdidas de diferente magnitud según genotipos y momento de sombreado. En primer lugar, pudo observarse que a excepción del sombreado en floración, limitaciones en la radiación incidente en los diferentes estadios estudiados redujeron el NGP en todos los genotipos. Las diferencias en el momento de sombreado entre los genotipos podrían ser explicadas por su ciclo a floración, tal cual fue explicado para el rendimiento. Entonces, la etapa más sensible para la generación estaría entre EC32 y EC33 + 25 para genotipos de mayor largo de ciclo, y en genotipos de ciclo más corto como además de en estos momentos también sería en EC31. Durante la elongación de tallos

además de producirse mortandad de macollos en los tallos, también a partir de bota se produce la mortandad de las flores en las panojas. Como se mencionó previamente, ocurren simultáneamente varios procesos en que hay competencia por recursos, y por lo tanto como consecuencia de situaciones de estrés disminuye la supervivencia de flores y por consiguiente el NGP (Arisnabarreta & Miralles, 2008; Estrada *et al.*, 2008; Serrago *et al.*, 2008). Al igual que en el presente trabajo, Mahadevan *et al.* (2016) encontraron significancia para la interacción *Ge x Sombreo* en una localidad para NGP y rendimiento, pero también para  $\text{NGm}^{-2}$  y PMG. Los autores hallaron que un genotipo (Mitika) mostró una respuesta más temprana y más fuerte al sombreado para el rendimiento y el número de granos, mientras que otro (genotipo Williams) mantuvo el número de granos en condiciones de estrés pre-antesis mejor que Mitika, pero a expensas de una reducción más temprana y más fuerte en el peso del grano. En cuanto a la diferencia entre genotipos en la magnitud de la caída, podría deberse a varias razones. Trabajos realizados en trigo (Slafer *et al.*, 1994) y cebada (Arisnabarreta & Miralles, 2008) encontraron que el sombreado afectó diferencialmente tallos principales y macollos secundarios, y dichos resultados sugieren que genotipos con mayor número de macollos secundarios presentarían mayores caídas en respuesta al sombreado. Slafer *et al.* (1994) señalaron que el sombreado modificó la relativa contribución de cada categoría de vástagos al  $\text{NGm}^{-2}$ , ocasionando una reducción del 42% en el  $\text{NGm}^{-2}$  para los tallos principales y 65% en los macollos secundarios. Los autores sugieren dos razones que explican dicho resultado i) la posición del vástago en el canopeo [los macollos secundarios son frecuentemente sombreados por el tallo principal, y por lo tanto se esperaría que fueran más afectados por un sombreado artificial (Thorne & Wood, 1987)]; ii) el momento del sombreado (ya que los tallos principales florecen y llenan los granos antes que los macollos secundarios). Asimismo, Arisnabarreta & Miralles (2008) encontraron que el sombreado en cebadas de dos y de seis hileras redujo el NE como el NGE, aunque la magnitud del efecto varió según la categoría considerada (tallos principales y macollos secundarios). Si bien en el trabajo aquí realizado no se distinguió entre tallos principales y secundarios, el mayor NP en los genotipos Maná y Calén podría especularse que se daría por una mayor proporción de macollos secundarios y por lo tanto se esperaría que el efecto del estrés sobre dichos genotipos sea de mayor magnitud que en La Plata FA y

Los Hornos FA. Sin embargo, esta hipótesis solo podría ajustarse a Calén que mostró las caídas de mayor magnitud en NGP (49%) pero no a Maná (32%) que fue el genotipo con menor caída. Además, la variación entre genotipos en cuanto a la magnitud del efecto del sombreado podrían estar relacionadas a diferentes atributos que muestran variabilidad genética, por ejemplo conformación de la panoja (cantidad de granos por espiguillas), eficiencia de cuaje (relación entre las flores diferenciadas y los granos obtenidos), relación NP/NGP y relación fuente/destino.

Finalmente, el peso de los granos es el último componente de rendimiento en fijarse, el cual es controlado principalmente por el balance entre la cantidad de destinos (y la fuerza de los mismos para actuar como destinos) y la cantidad de foto-asimilados para llenarlos. La relación fuente-destino establecida por los cultivos ha sido utilizada en trigo y cebada para explicar las pérdidas de peso del grano causadas por estreses que ocurren durante el período de llenado (Bingham *et al.*, 2009; Serrago *et al.*, 2011; 2013). Los resultados encontrados en este trabajo muestran que la disminución de la radiación también tuvo implicancias sobre el PMG (caídas entre 4,6 y 17,4%), siendo el sombreado desde EC40 el de mayor efecto sobre la variable PMG. En primer lugar, es importante destacar que las caídas en el PMG fueron de menor magnitud que sobre el resto de los componentes de rendimiento, lo cual indicaría que los genotipos de avena no se encontrarían limitados por fuente, tal cual ha sido documentado por diversos autores en trigo y cebada (Slafer & Savin, 1994; Slafer *et al.*, 1994; Slafer *et al.*, 1996; Richards, 1996; Calderini *et al.*, 1999, Serrago *et al.*, 2013). Los granos de cereales como trigo y cebada parecen ser fuertemente destinos-limitado (Borras *et al.*, 2004; Bingham *et al.*, 2007) y por lo tanto no se esperan importantes compensaciones como respuesta a una disminución en el  $NGm^{-2}$  después de floración. Serrago *et al.* (2013) trabajando con trigo y cebada mencionan que un estrés biótico o abiótico durante el llenado del grano solo afectaría el peso final del grano si afecta de manera bastante severa la fuente (Acreche & Slafer, 2011; Serrago *et al.*, 2011) o si afecta el peso potencial del grano (Slafer & Miralles, 1992; Calderini & Reynolds, 2000). Sin embargo, otras evidencias en trigo (Alvaro *et al.*, 2008) sugieren que genotipos modernos muestran signos de limitación por fuente: respuesta (aumento) en el peso del grano ante tratamientos de desespiguillados (reducción del número de destinos) y ante

tratamientos de raleo (aumento de la fuente por disminución de la competencia). Teniendo en cuenta que no existen estudios en avena sobre la relación fuente destino, y a la luz de las nuevas evidencias en el germoplasma moderno de trigo, resulta prioritario estudiar como se modifica el rendimiento en avena y sus componentes ante manipulaciones “fuente-destino”.

El segundo dato interesante es que la mayor caída en PMG se dio en el S4, correspondiente a EC40 + 25 días, mostrando un desfase en el momento de mayor sensibilidad en comparación a los anteriores componentes del rendimiento. El tratamiento S4 presentó mayores reducciones en PMG que S5, y esto se explicaría por el hecho de que el período previo a floración es importante en la determinación del peso potencial de los granos. Si bien no existen trabajos en avena que respalden dicho argumento, en cultivos de trigo, cebada o triticale se ha encontrado que el estrés causado por altas temperaturas previo a la floración (que abarcaron períodos desde tres hojas o encañazón) disminuyó el peso de los granos en hasta un 25% (Wardlaw, 1994, Calderini *et al.*, 1999, Ugarte *et al.*, 2007). Asimismo, una mayor disponibilidad de recursos para las flores en crecimiento a partir de espigazón en trigo incrementó un 20% el peso final de granos (Calderini & Reynolds, 2000), por lo que una disminución en la radiación puede haber causado el efecto inverso en los genotipos de avena aquí estudiados. El tratamiento S4 incluyó el período previo a antesis desde bota, la floración, el cuaje y parte del llenado de granos. En S5 si bien la fotosíntesis durante el llenado de granos se redujo, la removilización desde el tallo puede haber compensado en parte la disminución ocasionada; en tanto que el sombreado en S2 y S3 produjo una disminución de fuente que puede haber causado posteriores reducciones en el PMG. Durante el período de llenado del grano, el suministro de asimilados puede ser proporcionado por tres fuentes diferentes: (i) fotosíntesis de hojas en post-antesis, (ii) removilización de reservas de tallos (Schnyder, 1993; Serrago *et al.*, 2011), y (iii) fotosíntesis de espigas en post-antesis (Maydup *et al.*, 2010). Serrago *et al.* (2013) señalaron que la reducción de la radiación incidente durante el período de llenado del grano en tratamientos sombreados redujo los asimilados proporcionados por la fotosíntesis general posterior a la antesis disminuyendo el peso del grano en los cultivos de trigo y cebada. En esta condición de crecimiento, la removilización de las reservas de los tallos fue una fuente importante de asimilados para el llenado de los granos. Numerosos trabajos en

trigo (Zilberstein *et al.*, 1985; Gaunt & Wright, 1992; Serrago *et al.*, 2011) señalan que cultivos expuestos a diferentes estreses durante el período de llenado del grano aumentaron la removilización de reservas.

Además, en este trabajo el análisis del PMG muestra que incluso en los tratamientos que sufrieron mayores pérdidas en el  $\text{NGm}^{-2}$  se dieron caídas en el peso de los granos, resultado que difiere con otros trabajos realizados en avena (Mahadevan *et al.*, 2016) y trigo (Savin & Slafer, 1991). Mahadevan *et al.* (2016) encontraron que las reducciones más severas en el rendimiento y el número de granos de genotipos de avena fueron acompañadas por un mayor peso promedio de los granos, explicado por la relación negativa entre el peso de grano y el número de granos. El aumento del PMG con menor  $\text{NGm}^{-2}$  en trigo puede explicarse por una mejor relación fuente-destino, mayor proporción de granos en posiciones dominantes de inflorescencia, mayor proporción de grano del tallo principal o macollos dominantes, o una combinación de estos factores (Miralles & Slafer, 1995; Acreche & Slafer, 2006; Slafer *et al.*, 2014).

#### **4.2-Biomasa y peso de las panojas en floración**

Si bien en nuestro trabajo se han detectado pérdidas de rendimiento como respuesta a situaciones de estrés (disminución de la radiación incidente), las cuales fueron explicadas por caídas en sus componentes, no existen trabajos en avena que contemplen el efecto causado sobre la biomasa acumulada y el peso de la panoja en floración, y su relación con dichas variables. El estudio de la variable PPF llevado adelante en este trabajo mostró significancia para la interacción *Genotipo*  $\times$  *Sombreo*, revelando que la limitación de la radiación ocasionó caídas de diferente intensidad (18 a 60%) según momento de sombreado y genotipos. Al igual que para rendimiento y NGP, se encontró que las variedades de mayor largo de ciclo fueron mayormente afectadas en el S3 (caídas del 51%), mientras que en las de ciclo mas corto tanto el S3 como sombreos previos (S2 y S1) redujeron el PPF.

La relación positiva entre el peso de las espigas en trigo y el número de flores fértiles en floración demuestra que la cantidad de recursos alojados en la espiga es fundamental para lograr un alto número de granos (Slafer *et al.*, 1990). De esta manera ante valores

iguales de partición de asimilados a espigas, una mayor cantidad de BioFl determina un mayor peso de las espigas y por lo tanto un mayor número de granos. Es importante destacar que no existen estudios en avena que tengan en cuenta la relación de la BioFl con el  $\text{NGm}^{-2}$ , como así tampoco con el PPF, ni la relación entre estas variables y otras de importancia en la determinación del rendimiento, por ello la información obtenida en este trabajo resulta novedosa para el cultivo de avena. Otro de los resultados de interés hallados en este trabajo es la asociación entre BioFl y PPF (la BioFl explica el 69% de la variación del PPF), y entre BioFL y  $\text{NGm}^{-2}$  (la BioFl explica el 27% del  $\text{NGm}^{-2}$ ). Ambas regresiones indican que aumentos en la BioFl ocasionan incrementos en el PPF y el  $\text{NGm}^{-2}$ , dejando en claro la importancia de las etapas pre-floración en la acumulación de biomasa y la determinación del rendimiento. Asimismo, se encontraron asociaciones significativas entre PPF y NGP (el PPF explica el 77% del NGP), y entre PPF y  $\text{NGm}^{-2}$  (PPF explica un 60% el  $\text{NGm}^{-2}$ ), las cuales indican que aumentos en el PPF ocasionan incrementos del NGP y  $\text{NGm}^{-2}$ . Además, pudo observarse la significancia de la interacción *Genotipo*  $\times$  *Sombreo* tanto para PPF como para el NGP, dejando de manifiesto la estrecha relación entre las variables. En concordancia a los resultados encontrados en este trabajo para el cultivo de avena, estudios realizados en trigo por Savin & Slafer (1991) muestran que las diferencias en el  $\text{NGm}^{-2}$  se asociaron con diferencias en el peso seco de la espiga en antesis y se correlacionaron positivamente con el coeficiente fototermal calculado para el período desde el inicio del crecimiento de espigas hasta antesis. Numerosos trabajos en trigo han documentado la fuerte correlación positiva entre número de granos y peso seco de la espiga en antesis (Fischer & Stockman 1980; Stockman *et al.*, 1983; Fischer 1985; Thorne & Wood 1987; Slafer *et al.* 1990, Savin & Slafer, 1991). Asimismo, Stockman *et al.* (1983) expresaron que el efecto del sombreado sobre el  $\text{NGM}^{-2}$  se debería a reducciones tanto en el peso seco de la espiga como en el número de flores fértiles en antesis.

En resumen, en este trabajo se encontró que el sombreado afectó mayormente el rendimiento entre EC32 y unos días posteriores a la floración en los genotipos de ciclo corto, mientras que en los de mayor largo de ciclo fue desde EC33. Por lo tanto, el periodo localizado 33 días antes de floración a unos 6 días posteriores a la misma según longitud de ciclo podría definirse como el periodo crítico para la generación del rendimiento, no

existiendo evidencias que períodos más largos puedan considerarse críticos. La ventana de sensibilidad en este trabajo fue menor a la encontrada por Mahadevan *et al.* (2016) quienes señalan que el sombreado afectó el rendimiento entre el alargamiento del tallo (EC 31) y estado de grano lechoso. Bajo las condiciones australianas, esto fue de 35 días antes de la floración a 14 días después de la floración, y de 30 días antes de la floración a 20 días después de la floración en condiciones más suaves y húmedas en el sur de Chile. La ventana fenológica para la respuesta de la avena al estrés hallada en este trabajo fue similar a la del trigo y la cebada de seis hileras, y la importancia del  $\text{NGm}^{-2}$  sobre el rendimiento fue similar a otros cultivos de grano, como se esperaba. En este trabajo encontramos que el NGP fue más sensible al estrés y está más estrechamente relacionado con el  $\text{NGm}^{-2}$  que con el NP, en coincidencia a lo documentado por otros autores (Peltonen-Sainio, 1990; Kumar *et al.*, 2004; Mahadevan *et al.*, 2016) y por ello incrementos en la supervivencia de las flores y el cuaje de granos tendrán gran impacto en el mismo.

La etapa de post-floración fue la que mostró menor efecto del sombreado sobre el rendimiento, presentando caídas de 20 a 29% (según genotipos), las cuales fueron significativamente menores a los sombreados pre-floración, asociado a menores caídas del NP, NGP,  $\text{NGM}^{-2}$  y PMG. Las razón que explicaría dicha situación es que el cultivo en floración ya tiene acumulada mayor parte de la biomasa y por medio de la removilización de nutrientes y carbohidratos no estructurales podría alcanzar un rendimiento de grano mayor que si el estrés ocurre en estadios previos.

Numerosos autores en trigo (Slafer *et al.*, 2001; Miralles & Slafer 2007; González *et al.*, 2011) con el objetivo de mejorar el rendimiento potencial del cultivo sugieren alargar la duración del periodo de crecimiento de la espiga (o incrementar la duración de la etapa reproductiva tardía) de modo que para una tasa constante de crecimiento y nivel de partición, cuanto más larga sea la fase, mayor será el peso seco de la espiga en antesis y por consiguiente el  $\text{NGm}^{-2}$ . En el presente trabajo, los genotipos La Plata FA y Los Hornos FA reúnen dicha característica, ya que mostraron una mayor duración de la etapa encañazón-floración que Calén y Maná, y esto podría explicar su mayor PPF y  $\text{NGM}^{-2}$ , siendo por lo tanto genotipos de interés.

# Capítulo 4

---

## Discusión general

## 4.1- Aspectos generales

---

Este capítulo reúne los principales resultados obtenidos a lo largo de la tesis con el fin de englobarlos en un esquema general de discusión y poder establecer el rechazo o no rechazo de las hipótesis planteadas en cada capítulo. Se destacará el aporte de los resultados de esta investigación a los avances del conocimiento y sus aplicaciones y finalmente, se plantearán interrogantes surgidos de esta tesis y sus posibles enfoques investigativos para resolverlos.

El estudio de los factores ambientales que regulan el desarrollo y las características genotípicas que condicionan el mismo, resulta indispensable para predecir el comportamiento agronómico de los genotipos. Como se ha planteado desde los capítulos previos, el ajuste entre la fenología de un cultivo y el ambiente es uno de los principales aspectos que determinan la adaptación de los cultivos a las diferentes zonas de producción, condicionando el rendimiento (Slafer *et al.*, 2003). Asimismo, la obtención de altos rendimientos y calidad para que el cultivo de avena brinde cosechas rentables, requiere no solo trabajo en la mejora genética sino también avanzar en el conocimiento de su fisiología.

A través de este trabajo de investigación fue posible determinar los requerimientos de vernalización y fotoperiodo que poseen genotipos argentinos de avena, en comparación con los de trigo y cebada. Esta información es valiosa para la selección de los materiales más adecuados a una zona y fecha de siembra determinada, con el fin de ubicar las etapas críticas para la generación del rendimiento bajo las mejores condiciones ambientales posibles. Asimismo considero que haber trabajado con diversos materiales de avena y hacerlo en términos comparativos con trigo y cebada es por sí mismo valioso y de interés al público en general, independientemente de tratarse materiales argentinos

## 4.2- Factores que regulan el desarrollo en cereales de invierno

Teniendo en cuenta todos los antecedentes planteados en los *Capítulos 1 y 2* en el presente trabajo, donde se visualiza el escaso conocimiento que se tiene de aspectos del desarrollo (precocidad intrínseca, requerimientos de vernalización y fotoperiodo) en avena, se plantearon los siguientes objetivos: ***“Determinar la variabilidad en los requerimientos de fotoperiodo y vernalización de los genotipos argentinos de avena en comparación con cultivares de trigo y cebada sembrados en Argentina”***; ***“Determinar requerimientos de vernalización; sensibilidad y umbral fotoperiodico en genotipos argentinos de avena”***; ***“Explicar la interacción entre fotoperiodo y vernalización en aquellos genotipos que responden a ambos factores; y Conocer la variabilidad para precocidad intrínseca de los genotipos argentinos de avena en comparación con trigo y cebada”***.

Los resultados descriptos en el *Capítulo 2* permiten afirmar que los genotipos argentinos de avena y trigo evaluados mostraron diferencias en los requerimientos de vernalización, coincidiendo con los mencionados por diversos autores en avena (Sorrels & Simmons, 1992; Loskutov, 2001; Holland *et al.*, 2002; Locatelli *et al.*, 2008) y en trigo (Slafer & Rawson, 1994; Gonzalez *et al.*, 2002; Appendino *et al.*, 2003; Morant *et al.*, 2011; Gomez *et al.*, 2014). Sin embargo, los cultivares de cebada no mostraron variabilidad para la respuesta a la vernalización, comportándose como insensibles, en coincidencia con lo expresado por otros autores (Whiterchurch *et al.*, 2007; Miralles *et al.*, 2011; Alzueta *et al.*, 2014), quienes aseveran que el requerimiento de vernalización no fue detectado en los cultivares disponibles en el mercado argentino. En primer lugar, los genotipos argentinos de avena muestran variabilidad en la respuesta a la vernalización, encontrándose genotipos de bajos requerimientos y otros insensibles. La mayoría de los materiales evaluados mostró bajos requerimientos (menores a 480 h de frío a 4 °C), aunque algunos genotipos demostraron ser insensibles a la vernalización. Si bien los genotipos argentinos de avena aquí evaluados revelaron variabilidad en sus requerimientos de vernalización, no se encontraron genotipos con requerimientos altos o moderados, mostrando que en realidad el rango de variabilidad es más bien estrecho.

Con respecto a los cultivares de trigo evaluados, se halló variabilidad en los

requerimientos de vernalización, encontrándose genotipos con requerimientos altos y otros bajos, pero sin hallarse cultivares insensibles entre los estudiados, coincidiendo con González *et al.* (2002) y Appendino *et al.* (2003), quienes documentaron variabilidad para la respuesta en genotipos argentinos de trigo de alto rendimiento. En el presente trabajo, la mayoría de los genotipos estudiados mostró una baja respuesta a la vernalización, con requerimientos menores a las 480 h a 4°C del tratamiento V20, mientras que uno de los genotipos evaluados presentó requerimientos altos, indicando un umbral mayor a las horas de frío adicionales del tratamiento V40 (960 h a 4°C). Por su parte, Slafer *et al.* (2003), mencionan que 6 a 8 semanas de exposición a temperaturas por debajo de 5°C son suficientes para saturar la respuesta a la vernalización de la mayoría de los genotipos con altos requerimientos. Asimismo, González *et al.* (2002) encontraron en su trabajo con trigos argentinos que algunos de los genotipos mostraron requerimientos mayores a 56 días a 5,8 °C. En este sentido, en nuestro trabajo el genotipo con altos requerimientos no logro cambiar de estado cuando las horas de frío brindadas por el ambiente fueron bajas (incluso en el tratamiento V40), lo que puede explicarse por no haber alcanzado el umbral en el tratamiento V40 (40 días a 4 °C = 5,7 semanas), lo cual indicaría una respuesta de tipo cualitativa.

Ha sido tradicionalmente asumido que cultivares argentinos de trigo son poco sensibles a la vernalización (primaverales) o solo unos pocos lo son, aunque González *et al.* (2002) muestran que cultivares con similar patrón de desarrollo en siembras tempranas, tienen diferencias importantes en la repuesta a la vernalización. En coincidencia, los resultados de este trabajo muestran que cultivares definidos como de ciclo largo mostraron claras diferencias en sus requerimientos de vernalización, y aquellos con altos requerimientos mostraron un retraso o no llegaron a espigar en respuesta a una menor exposición de horas de frío. La mayoría de los cultivares de trigo aquí evaluados saturan su respuesta con una exposición de 20 días o menor, comportándose como primaverales o poco sensibles.

Los resultados encontrados en el presente trabajo permiten no rechazar la hipótesis: ***“Los genotipos argentinos de avena se comportan como primaverales, siendo los requerimientos de vernalización similares a los de trigo, pero superiores a los de cebada***

*cervecera que no los posee”, ya que si bien la mayoría de los genotipos de avena estudiados se comportaron como primaverales, algunos fueron insensibles a la vernalización, mostrando un comportamiento similar a las cebadas.*

Con respecto al fotoperiodo, las tres especies estudiadas en este trabajo mostraron variabilidad para la respuesta, aunque no se encontraron genotipos insensibles. Estos resultados son coincidentes con lo documentado por diversos autores en trigo (González *et al.*, 2002; Abeledo *et al.*, 2003; Miralles, 2004; Gomez *et al.*, 2014), quienes mencionan que los genotipos argentinos muestran importante variabilidad en la respuesta al fotoperiodo, medida ya sea en tiempo térmico o en número de días. En igual sentido, Alzueta *et al.* (2014) encontró variabilidad entre las cebadas disponibles en Argentina, con cultivares que mostraron una alta sensibilidad y otros prácticamente insensibles.

La variabilidad genotípica en la respuesta al fotoperiodo se explica por diferencias en el umbral y/o sensibilidad fotoperiodica (Slafer *et al.*, 2003; Alzueta *et al.*, 2014; Gomez *et al.*, 2014). En este trabajo, las regresiones entre DEF y fotoperiodo fueron significativas para todos los genotipos de avena, y permitieron por primera vez cuantificar las pendientes de sensibilidad en el cultivo. La mayoría de los genotipos de avena mostró alta sensibilidad fotoperiodica [pendientes entre  $-257$  a  $-189,5$  °C día.h<sup>-1</sup>], en tanto que la mayoría de los cultivares de cebada mostró baja sensibilidad (pendientes  $< -90$  °C día.h<sup>-1</sup>). En trigo se encontraron tres grupos de diferente respuesta, genotipos con alta sensibilidad ( $> -130$  °C día), genotipos con sensibilidad intermedia, y otros con baja ( $< -50$  °C día). Además, dichos resultados sugieren una asociación entre sensibilidad fotoperiodica y largo de ciclo del cultivo, ya que los cultivares de ciclo largo evaluados mostraron alta sensibilidad fotoperiodica, en tanto que variedades de ciclo corto mostraron baja sensibilidad, coincidiendo con lo señalado por Gomez (2019), quien indica que variedades de trigo ciclo corto son insensibles al fotoperiodo, mientras que aquellos considerados de ciclo intermedio o largo son más sensibles. Asimismo, en otro trabajo con cultivares argentinos de trigo realizado por Gomez *et al.* (2014), los autores señalan que si bien la sensibilidad al fotoperiodo fue menor en los cultivares clasificados molecularmente como "insensibles"

que los clasificados como "sensibles", todos los cultivares redujeron la fase Emergencia-Espigazón cuando el fotoperiodo se extendió por retraso en las fechas de siembra.

Los genotipos de avena, trigo y cebada estudiados, manifestaron diferencias en el umbral fotoperiódico, con valores de saturación desde 13h 12' a 14h 12' para los genotipos de avena, desde 12h 55' a 13h 59' para cebada y desde a 13h 21' a 14h 29' para trigo. En este sentido, los umbrales calculados en el presente trabajo muestran un rango estrecho de variabilidad para las tres especies estudiadas, siendo similares a los documentados por otros autores sobre cultivares argentinos de trigo (Miralles *et al.*, 2007) y cebada (Alzueta *et al.*, 2014).

Los resultados del presente trabajo, indican que en las tres especies evaluadas la sensibilidad fotoperiódica fue la responsable de los cambios en la DEF en la mayoría de los genotipos, siendo por lo tanto de mayor relevancia que el umbral, el cual mostró un estrecho rango de variabilidad entre los genotipos. Si bien dicho hallazgo coincide con lo documentado por otros autores en trigo (Gomez *et al.*, 2019; Pérez Gianmarco *et al.*, 2020) y cebada (Alzueta *et al.*, 2014), resulta novedoso para el cultivo de avena del cual no existen antecedentes.

Sin embargo, la respuesta de los genotipos de avena y trigos aquí evaluados no puede explicarse solo por el factor fotoperiodo, ya que la mayoría de los genotipos también presentaron requerimientos de vernalización. Los resultados encontrados en este trabajo muestran que la respuesta de los genotipos al fotoperiodo está influenciada por los requerimientos de vernalización, y la interacción más común es una mayor respuesta (menor DEF) cuando los requerimientos de vernalización han sido cumplidos, coincidiendo con lo documentado por diferentes autores (King & Bacon, 1992; Sorrels & Simons, 1992; Loskutov, 2001). El estudio de la interacción  $FS \times Vernalización \times Ge$  es de gran importancia, ya que permitirá una correcta elección de los materiales a sembrar ante situaciones tales como localidades sin horas de frío, o retraso de fechas de siembra.

Los resultados aquí encontrados permiten no rechazar la hipótesis "***Existe variabilidad para los requerimientos de fotoperiodo en genotipos argentinos de avena, al igual que sucede en trigo y cebada***"; y la hipótesis: "***En genotipos sensibles al fotoperiodo***

***y la vernalización, la interacción más común es una mayor respuesta al fotoperiodo; i.e una menor duración de la etapa emergencia floración, una vez que los requerimientos de vernalización han sido cumplidos”.***

Otro resultado de interés de esta investigación es el amplio rango de variabilidad existente para la precocidad intrínseca entre los genotipos de avena, con valores que oscilaron entre 759 a 1023 °Cdía. Asimismo, los genotipos clasificados como de ciclo corto mostraron valores de precocidad más bajos, mientras que aquellos clasificados como de ciclo largo los valores de precocidad fueron más altos, confirmando un alto grado de asociación entre precocidad intrínseca y largo de ciclo. No existen trabajos que describan la variabilidad en la precocidad intrínseca en avena, ni el efecto que este factor tiene sobre el desarrollo del cultivo; por eso los resultados aquí encontrados son un avance para la caracterización del germoplasma nacional y podría ser el paso inicial de un trabajo más completo para entender el rol de los genes *Eps* sobre el patrón de desarrollo de los genotipos.

Los resultados aquí encontrados permiten no rechazar la hipótesis ***“Los genotipos argentinos de avena se diferencian en su precocidad intrínseca al igual que los genotipos de trigo y cebada”.***

### **4.3- Determinación del periodo crítico en Avena**

Tal cual fue descrito en los *Capítulos 1 y 3*, el rendimiento de grano es definido por sus dos principales componentes numéricos, el número de granos.m<sup>-2</sup> y el peso promedio de los mismos (Slafer & Rawson, 1994). Diferentes trabajos (Fischer, 1975, 1985, 2008; Peltonen-Sainio *et al.*, 2007) señalan que el NGm<sup>-2</sup> es el componente que mejor explica las variaciones en el rendimiento final. Si bien el número de granos.m<sup>-2</sup> se forma durante todo el ciclo, es posible identificar un período más breve, en el cual el cultivo debe explorar las mejores condiciones ambientales posibles, y contar con la estructura más adecuada para aprovechar estos recursos y maximizar el rendimiento. Teniendo en cuenta lo antedicho, el primer objetivo del *Capítulo 3* fue: ***“Determinar la ubicación del periodo crítico en la generación de rendimiento en avena”.***

Los resultados demuestran que la variación en el rendimiento de grano de genotipos de avena fue mayormente explicada por el  $\text{NGm}^{-2}$  (80%) que por el PMG (22%). Además, las regresiones muestran una relación positiva de los dos componentes con el rendimiento, indicando que aumentos en estas variables ocasionan incrementos del rendimiento, tal cual lo señala Dietz (2018) en genotipos argentinos de avena. Estos resultados son coincidentes con los mencionados por diversos autores en avena (Peltonen-Sainio *et al.*, 2007; Lexow, 2019), en trigo (Savin & Slafer, 1991; Sadras, 2007; Fischer, 2008) y en cebada (Arisnabarreta & Miralles, 2008), quienes señalan que el  $\text{NGm}^{-2}$  es el que mejor explica las variaciones en el rendimiento final. Asimismo, se encontró que el rendimiento de grano de avena fue particularmente sensible a limitaciones de la radiación, mostrando caídas de 20 a 70% respecto al testigo, variando según los momentos de sombreado y genotipos. En este trabajo se observó que el sombreado afectó mayormente el rendimiento entre EC32 (*segundo nudo visible*; Zadoks *et al.*, 1974) y unos días posteriores a la floración (EC60) en los genotipos de ciclo corto, mientras que en los de mayor largo de ciclo fue desde EC33 (*tercer nudo visible*). Por lo tanto, el periodo localizado 33 días antes de floración a unos 6 días posteriores a la misma según longitud de ciclo puede definirse como el periodo crítico para la generación del rendimiento. El momento de mayor sensibilidad observado en este trabajo fue menor al documentado por Mahadevan *et al.* (2016) quienes señalan que el sombreado afectó el rendimiento entre el alargamiento del tallo (EC31) y estado de grano lechoso. En dicho trabajo, el periodo abarcó desde los 35 días antes de la floración a 14 días posteriores para las condiciones australianas, y de 30 días antes a 20 días después de la floración en condiciones más suaves y húmedas en el sur de Chile. La ventana fenológica para la respuesta de la avena al estrés hallada en este trabajo fue similar a la del trigo y la cebada de seis hileras, y la importancia del  $\text{NGm}^{-2}$  sobre el rendimiento fue similar a otros cultivos de grano como se esperaba. Respecto a los componentes de rendimiento, en el presente ensayo el  $\text{NGm}^{-2}$  fue el componente más afectado por el sombreado. Por lo tanto, los resultados nos permiten no rechazar la hipótesis: “***El periodo crítico en la generación de rendimiento de avena se encuentra alrededor de floración***”.

El NGP es el segundo componente del rendimiento en fijarse, el cual es resultado del número de espiguillas por panoja, y de granos por espiguilla. Como fue mencionado

previamente, existen diferencias estructurales entre avena, trigo y cebada en la potencial formación de granos por espiguilla, siendo dicha característica de importancia en la generación del rendimiento y el manejo de cada cultivo. En avena, el no presentar limitaciones estructurales en el NGP, le otorgaría mayor plasticidad al cultivo, por lo que estrés tempranos podrían ser compensados por un incremento en el NGP. Sin embargo, existen pocos antecedentes en avena (Mahadevan *et al.*, 2016) de la generación del rendimiento, y de la importancia relativa de sus componentes, por ello en este trabajo se plantea el objetivo de **“Determinar la importancia del número de granos por panoja y el número de panojas.m<sup>-2</sup> en la generación del rendimiento en avena”**.

Los resultados del presente trabajo indican que el NGP explica con mayor precisión el rendimiento de grano en avena que el NP, y son coincidentes con los enunciados por Mahadevan *et al.* (2016). En este trabajo encontramos que el NGP fue más sensible al estrés ocasionado por el sombreado y está más estrechamente relacionado con el NGm<sup>-2</sup> que el NP, y por ello incrementos en la supervivencia de las flores y el cuaje de granos tendrán gran impacto en el mismo.

Finalmente, los resultados encontrados en este trabajo, muestran que la disminución de la radiación provocó caídas en el PMG, siendo estas de menor magnitud que sobre el resto de los componentes de rendimiento, lo que indicaría que los genotipos de avena no se encontrarían limitados por fuente, tal cual ha sido documentado por diversos autores en trigo y cebada (Slafer & Savin, 1994; Slafer *et al.*, 1994; Slafer *et al.*, 1996; Richards, 1996; Calderini *et al.*, 1999, Serrago *et al.*, 2013). El segundo dato interesante es que la mayor caída en PMG se dio en el sombreado desde EC40 (panoja embuchada) + 25 días, mostrando un desfase en el momento de mayor sensibilidad en comparación a los anteriores componentes del rendimiento; y esto se explicaría por el hecho de que el período previo a floración es importante en la determinación del peso potencial de los grano, tal cual ha sido documentado en trigo por Calderini & Reynolds (2000) quienes encontraron que el período inmediatamente antes de la anthesis (al menos entre el espigazón y anthesis) es clave para determinar el peso potencial del grano. En dicho trabajo, una mayor disponibilidad de recursos para las flores en crecimiento a partir de espigazón incrementó

un 20% el peso final de granos (Calderini & Reynolds, 2000), por lo que una disminución en la radiación puede haber causado el efecto inverso en los genotipos de avena aquí estudiados.

Por lo tanto, la hipótesis: ***El número de granos por panoja es de mayor importancia para la generación del rendimiento en avena que el número de panojas por  $m^{-2}$ ; no se rechaza.***

Las condiciones ambientales que se presentan durante el periodo crítico para el rendimiento inciden sobre el número final de granos establecidos. En trigo, la limitada disponibilidad de asimilados para el crecimiento de la espiga debido al crecimiento simultáneo del tallo, afecta la supervivencia de las flores (Kirby, 1988; González *et al.*, 2011). Al respecto, Arisnabarreta & Miralles (2006) mencionan que dependiendo del cultivar y de las condiciones de crecimiento, la mortandad de flores oscila entre 37 y 40% en cebada, mientras que en trigo se han documentado entre un 60 y 85% de mortandad (González *et al.*, 2011). Consecuentemente, el número de granos dependerá del estado del cultivo antes de comenzar el periodo crítico y las condiciones ambientales de que disponga durante ese periodo. En avena, Peltonen-Sainio (1991 a, b) documentan que el alto peso de las panojas en floración se asocia positivamente con un alto  $NGm^{-2}$ . No obstante, hay escasos antecedentes en la literatura que estudien la importancia de la biomasa acumulada a floración, su relación con el peso de la panoja en este mismo estadio, y de ambas variables con el número de granos por unidad de área, por ello otro de los objetivos del *Capítulo 3* fue ***“Establecer la relación entre biomasa a floración, peso de la panoja a floración y el número de granos. $m^{-2}$ ”.***

Este trabajo de investigación no solo determina el periodo crítico para el rendimiento de avena sino que también estudia el efecto causado por el sombreado sobre la biomasa acumulada y el peso de la panoja en floración. La limitación de la radiación provocó caídas desde 14 a 32% en el acumulado de biomasa a floración en este ensayo, siendo los sombreados en EC32 y EC33 los que ocasionaron las mayores pérdidas. En este sentido, Savin & Slafer (1991) trabajando en trigo encontraron que la biomasa acumulada en anthesis disminuyó en proporción directa a la disminución de la radiación incidente. Además, el

estudio de la variable PPF mostró significancia para la interacción  $Ge \times Sombreo$ , revelando que la limitación de la radiación ocasionó caídas de diferente intensidad según momento de sombreado y genotipos. Uno de los resultados de interés hallados en este trabajo es la asociación entre BioFl y PPF (la BioFl explica el 69% del PPF), y entre BioFL y  $NGM^2$  (la BioFl explica el 27% del  $NGM^2$ ). Ambas regresiones indican que aumentos en la BioFl ocasionan incrementos en el PPF y el  $NGM^2$ , dejando en claro la importancia de las etapas pre-floración en la acumulación de biomasa y en la determinación del rendimiento. Además, se encontraron asociaciones significativas entre PPF y NGP (el PPF explica el 77% del NGP), y entre PPF y  $NGM^2$  (PPF explica un 60% el  $NGM^2$ ), las cuales indican que aumentos en el PPF ocasionan incrementos del NGP y  $NGM^2$ . Al mismo tiempo, pudo observarse la significancia de la interacción  $Ge \times Sombreo$  tanto para PPF como para el NGP, dejando de manifiesto la estrecha relación entre las variables. De esa manera, los resultados encontrados en este trabajo para avena son coincidentes a diversos trabajos en trigo, que han documentado la fuerte correlación positiva entre número de granos y peso seco de la espiga en antesis (Fischer & Stockman 1980; Stockman *et al.*, 1983; Fischer 1985; Thorne & Wood 1987; Slafer *et al.* 1990, Savin & Slafer, 1991).

Los resultados hallados nos permiten no rechazar la hipótesis “***La biomasa acumulada a floración se asocia positivamente con el peso de la panoja en ese mismo estadio y el número de granos.m<sup>-2</sup>***”

#### 4.4-Conclusiones

---

- ✓ Los genotipos argentinos de avena mostraron bajos o nulos requerimientos de vernalización. En los trigos evaluados, los requerimientos fueron bajos a excepción de BioINTA 3005 que presentó altos; en tanto que en cebada todos los cultivares fueron insensibles a la vernalización.
- ✓ Los genotipos de avena, trigo y cebada estudiados mostraron variabilidad en la respuesta al fotoperiodo.
- ✓ En todos los casos evaluados, la respuesta de los genotipos fue de tipo cuantitativa día largo, no encontrándose genotipos insensibles.
- ✓ Las avenas mostraron en conjunto mayor sensibilidad fotoperiódica que las cebadas y trigos.
- ✓ La sensibilidad fotoperiódica en la mayoría de los genotipos fue de mayor significancia que el umbral, el cual mostró un estrecho rango de variabilidad en los genotipos evaluados.
- ✓ El incumplimiento total o parcial de los requerimientos de vernalización ocasionó un retraso en TT para alcanzar la floración.
- ✓ Algunos genotipos ante el incumplimiento del requerimiento de vernalización no florecieron.
- ✓ Existe variabilidad para la precocidad intrínseca entre los genotipos de avena, trigo y cebada. La avena posee un rango de variabilidad similar a cebada pero mayor a trigo.
- ✓ El sombreado afectó mayormente el rendimiento de avena desde EC32 en los genotipos de ciclo corto, mientras que en los de mayor largo de ciclo fue desde EC33, hasta unos días posteriores a la floración en ambos.
- ✓ El periodo localizado 33 días antes de floración a unos 6 días posteriores a la misma según longitud de ciclo podría definirse como el periodo crítico para la generación del rendimiento en avena, no existiendo evidencias de que períodos más largos puedan considerarse críticos.
- ✓ En avena el NGP explica con mayor precisión la variación en el rendimiento de grano que el NP, debido a que posee espiguillas plurifloras.

- ✓ Todos los componentes del rendimiento (NP, NGP,  $\text{NGm}^{-2}$  y PMG) fueron afectados por el sombreado, aunque el  $\text{NGM}^{-2}$  fue el componente más afectado y el cual explica mayormente las caídas en el rendimiento.
- ✓ La biomasa acumulada y el peso de la panoja a floración presentaron caídas en respuesta al sombreado, siendo los tratamientos desde EC32 y EC33 los que mostraron mayores reducciones.
- ✓ Se encontraron asociaciones entre la biomasa acumulada a floración y el peso de la panoja en mismo estadio; y con el  $\text{NGm}^{-2}$ , dejando en claro la importancia de las etapas pre-floración en la acumulación de biomasa y la determinación del rendimiento.
- ✓ Se hallaron para avena asociaciones significativas entre PPF y NGP; y entre PPF y  $\text{NGM}^{-2}$ , las cuales indican que aumentos en el PPF ocasionan incrementos del NGP y  $\text{NGM}^{-2}$ .
- ✓ Se encontró variabilidad genotípica en avena para biomasa a floración, peso de las panojas en floración, rendimiento de grano y sus componentes.

#### **4.5-Consideraciones finales**

---

Históricamente, los esfuerzos dedicados al estudio de avena han sido significativamente menores a los dedicados a trigo y cebada, y por ello la información brindada por esta tesis, sobre un cultivo que reviste gran importancia por su diversidad de usos y del que se dispone de escasa información a nivel mundial, resulta novedosa.

Este trabajo reúne varios aspectos que en su conjunto no habían sido abordados, el mismo se realizó en el marco de un programa de mejoramiento, evaluándose líneas en filiales avanzadas y dos variedades que han sido liberadas recientemente.

En función de los resultados obtenidos en esta tesis han surgido nuevos interrogantes que sería importante estudiar en investigaciones futuras con el objetivo de mejorar el entendimiento de la fisiología del cultivo de avena. Algunos de estos nuevos interrogantes, que se suman a los mencionados previamente, dan lugar a posibles temas de investigación a futuro:

- ✓ Estudiar la respuesta a la vernalización y fotoperiodo discriminando su efecto en la etapa vegetativa y en la reproductiva.
- ✓ Detectar a través de marcadores moleculares genes de vernalización y fotoperiodo en el germoplasma de avena de nuestro país, para corroborar y ampliar la información obtenida en esta tesis.
- ✓ Desarrollar genotipos de avena con requerimientos de vernalización para aumentar la adaptabilidad del cultivo, extender el periodo de crecimiento y con ello incrementar el potencial de rendimiento.
- ✓ Estudiar el alargamiento de la fase reproductiva tardía como vía para mejorar el rendimiento potencial del cultivo.
- ✓ Estudiar como se modifica el rendimiento en avena ante modificaciones fuente-destino.



## Bibliografía

- Abeledo L.G., Calderini D.F. & Slafer G.A. 2003. Genetic improvement of barley yield potential and its physiological determinants in Argentina (1944–1998). *Euphytica*, 130:325-334.
- Acreche M.M. & Slafer G.A. 2006. Grain weight response to increases in number of grains in wheat in a Mediterranean area. *Field Crops Research*, 98:52-59.
- Acreche M.M. & Slafer G.A. 2011. Lodging yield penalties as affected by breeding in Mediterranean wheats. *Field Crops Research*, 122:40-48.
- Ahmad A., Anjum F.M., Zahoor T., Nawaz H. & Ahmed Z. 2010 Extraction and characterization of  $\beta$ -glucan from oat for industrial utilization. *Int J Biol Macromol*, 46:304-309
- Alzueta I., Abeledo L.G., Mignone C.M. & Miralles D.J. 2012. Differences between wheat and barley in leaf and tillering coordination under contrasting nitrogen and sulfur conditions. *European Journal of Agronomy*, 41: 92-102.
- Alzueta I., Arisnabarreta S., Abeledo L.G. & Miralles D.J. 2014. A simple model to predict phenology in malting barley based on cultivar thermo-photoperiodic response. *Computers and electronics in agriculture*, 107:8-19.
- Andersen S. 1952. Methods for determining stages of development in barley and oats. *Physiologia Plantarum* 5:199-210.
- Anderson J.W. & Bridges S.R. 1993 Hypocholesterolemic effects of oat bran in humans. En: Oat bran. P.J. Wood (Ed.) American Association of Cereal Chemists International, St. Paul, Minnesota, USA, 139-157
- Anderson J.W., Baird P., Davis R.H., Ferreri S., Knudtson M., Koraym A., Walters V. & Williams C.L. 2009. Health benefits of dietary fiber. *Nutrition reviews*, 67:188-205
- Angus J.F. & Moncur M W. 1977. Water stress and phenology in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 28:177-181.
- Angus J.F., Mackenzie D.H., Morton R. & Schafer C.A. 1981. Phasic development in field crops. II Thermal and photoperiodic responses of spring wheat. *Field Crops Research*, 28:177-181.
- Appendino M.L., Bartoloni N. & Slafer, G.A. 2003. Vernalization response and earliness per se in cultivars representing different eras of wheat breeding in Argentina. *Euphytica*, 130: 61-69.
- Arisnabarreta S. & Miralles D.J. 2004. The influence of fertiliser nitrogen application on development and number of reproductive primordia in field-grown two-and six-rowed barleys. *Australian Journal of Agricultural Research*, 55:357-366.
- Arisnabarreta S. & Miralles D.J. 2006. Floret development and grain setting in near isogenic two- and six-rowed barley lines (*Hordeum vulgare* L.). *Field Crops Research*, 96:466-476.
- Arisnabarreta S. & Miralles D.J. 2008. Critical period for grain number establishment of near isogenic lines of two- and six-rowed barley. *Field Crops Research*, 107:196-202.
- Austin R.B., Morgan C.L., Ford M.A. & Blackwell R.D. 1980. Contributions to grain yield from preanthesis assimilation in tall and dwarf barley phenotypes in two contrasting seasons. *Annals of Botany*, 45:309-319.
- Barnard C. 1964. Form and Structure. En: Grasses and Grasslands. C. Barnard (Ed). Macmillan, London, 47-72.
- Bauer A., Fanning C., Enz J.W. & Everlein C.V. 1984. Use of growing degree days to determine spring wheat growth stages. Cooperative Extensión Bulletin 37. North Dakota State University, Fargo, ND, USA. 12 pp.
- Berry G.J., Salisbury P.A. & Halloran G.M. 1986. Expression of vernalization genes in near isogenic wheat lines: effect of night temperatures. *Annals of Botany*, 58:523-529.

Bingham I.J., Blake J., Foulkes M.J. & Spink J. 2007. Is barley yield in the UK sink limited?: II. Factors affecting potential grain size. *Field Crops Research*, 101:212-220.

Bingham I.J., Walters D.R., Foulkes M.J., Paveley N.D. 2009. Crop traits and the tolerance of wheat and barley to foliar disease. *Annals of Applied Biology*, 154:159–173.

Bleken M.A. & Skjelvag A.O. 1986. The phenological development of oat (*Avena sativa* L.) cultivars as affected by temperature and photoperiod. *Acta Agric Scand*, 36: 353-365.

Bonnett O.T. 1961. The oat plant: Its histology and development. Illinois Agric. Station. 112 pp.

Boonchoo S., Fukai S. & Hetherington S.E. 1998. Barley yield and nitrogen protein concentration as affected by assimilate and nitrogen availability. *Australian Journal of Agricultural Research*, 49:695-706.

Brooking I.R. 1996. Temperature response of vernalization in wheat: a developmental analysis. *Annals of Botany*, 78:507-512.

Brooking, I.R. & Jamieson P.D. 2002. Temperature and photoperiod response of vernalization in near-isogenic lines of wheat. *Field Crops Research*, 79:21-38.

Borrás L., Slafer G.A. & Otegui M.E. 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*, 86:131-146.

Boyd W.J.R., Li C.D., Grime C.R., Cakir M., Potipibool S., Kaveeta L., Men S., Kamali M.R.J., Barr A.R., Moody D.B., Lance R.C.M., Logue S.J., Raman H. & Rea B.J. 2003. Conventional and molecular genetic analysis of factors contributing to variation in the timing of heading among spring barley (*Hordeum vulgare* L) genotypes grown over a mild winter growing season. *Australian Journal of Agricultural Research*, 54: 1277-1301.

Calderini D.F., Abeledo L.G., Savin R., Slafer G.A. 1999. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*, 132:453-460

Calderini D.F. & Reynolds M.P. 2000. Changes in grain weight as a consequence of de-graining treatments at pre and post-anthesis in synthetic hexaploid lines of wheat (*Triticum durum* × *T. tauschii*). *Australian Journal of Plant Physiology*, 27: 183-191

Cattaneo M. & Cortese F. 2020. Fechas de siembra recomendadas para las distintas variedades de cebada en el sur de la Provincia de Buenos Aires. Disponible en: <http://cebadaervercera.com.ar/fechas-de-siembra-recomendadas-para-las-distintas-variedades-de-cebada-en-el-sur-de-la-provincia-de-buenos-aires/> Último acceso: septiembre 2020.

Cortese 2009. El cultivo de cebada en Argentina. Información técnica de trigo y otros cultivos de invierno, campaña 2009. Publicación Miscelánea N° 113. Disponible en: [http://rafaela.inta.gov.ar/info/miscelaneas/113/misc113\\_095.pdf](http://rafaela.inta.gov.ar/info/miscelaneas/113/misc113_095.pdf) Último acceso: agosto 2020.

Craigon J., Atherton J.G. & Sweet N. 1995. Modelling the effects of vernalization on progress to final leaf appearance in Winter wheat. *Journal of Agricultural Science*, 124:369-377.

Dietz J.I. 2018. Características de sanidad, rendimiento y calidad en genotipos de avena en filiales avanzadas de un programa de mejoramiento. Trabajo final de Maestría en Protección vegetal, Universidad Nacional de La Plata. 153 pp. Disponible en: <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/68021> Último acceso: septiembre 2020.

Dietz J.I., Schierenbeck M., Martínez N. & Simón M.R. 2016. Aplicación de fungicidas y fertilización nitrogenada en avena: efectos sobre la generación de biomasa aérea y rendimiento. *Revista FAVE Sección Agrarias*. Disponible en: [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1666-77192016000200002](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1666-77192016000200002) Último acceso: septiembre 2020.

Dietz, J.I., Schierenbeck M. & Simón, M.R. 2019. Impact of foliar diseases and its interaction with nitrogen fertilization and fungicides mixtures on green leaf area dynamics and yield in oat genotypes with different resistance. *Crop Protection*, 121:80-88.

- Distelfeld A., Li C. & Dubcovsky J., 2009. Regulation of flowering in temperate cereals. *Current Opinion in Plant Biology* 12:178-184.
- Dixon L.E., Karsai I., Kiss T., Adamski N.M., Liu Z., Ding Y., Allard V., Boden S. & Griffiths S. 2019. Vernalization 1 controls developmental responses of winter wheat under high ambient temperatures. *Development*, 146 pp
- Dubert F., Filek M., Marcinska I. & Skoczowski A. 1992. Influence of warm intervals on the effects of vernalization and the composition of phospholipid fatty acids in seedlings of winter wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 168:133-141.
- Estrada-Campuzano G., Miralles D.J. & Slafer G.A. 2008. Yield determination in triticale as affected by radiation in different development phases. *European Journal of Agronomy*, 28: 597-605.
- Evans L.T., Wardlaw I.F. & Fischer R.A. 1978. Wheat. In "Crop Physiology". L.T Evans (Ed.). Cambridge University Press, GB. pp. 101-149
- Evans L.T. 1987. Short day induction of inflorescence initiation in some winter wheat varieties. *Functional Plant Biology*, 14:277-286.
- Evans L.T. 1996. Crop evolution, adaptation and yield. Cambridge university press.
- FAO – Food and Agriculture Organization of the United Nations 2020. Crop Prospects and Food Situation - Quarterly Global Report No. Disponible en: <http://www.fao.org> Último acceso: julio 2020.
- FAOSTAT – Food and Agriculture Organization of the United Nations 2019. Food and agriculture data. Disponible en: <http://www.fao.org> Último acceso: agosto 2020.
- Fischer R.A. 1984. Symposium on potential productivity of field crops under different environments. En: Wheat. W.H. Smith & S.J Banta (Ed.). IRRI, Los Baños. pp. 129-153.
- Fischer R.A. 1985. Number of kernel in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Science* 105:447-461.
- Fischer R.A. 2008. The importance of grain or kernel number in wheat: a reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Research* 105: 15-21.
- Fischer R.A. & Stockman Y.M. 1980. Kernel number per spike in wheat (*Triticum aestivum* L.): responses to pre-anthesis shading. *Functional Plant Biology*, 7: 169-180.
- Fischer K.S. & Palmer A.F. 1984. Tropical maize. En: *The Physiology of Tropical Field Crops*. P.R. Goldsworthy & N.N. Fischer (Eds.). pp. 213-248.
- Fischer R.A. & Stockman Y.M. 1986. Increased kernel number in Norin 10-derived dwarf wheat: evaluation of the cause. *Functional Plant Biology*, 13:767-784.
- Forsberg R.A. & Shands H.L. 1989. Oat breeding. En: *Plant breeding reviews*. J. Janick (Ed.). 6:167-207.
- Flood R.G. & Halloran G.M. 1984. Basic development rate in spring wheat. *Agronomy Journal*, 76:260-264.
- Forjan H. & Manso L. 2015. El área ocupada por los cultivos de cosecha fina en la región. En *Actualización técnica en cultivos de cosecha fina 2014-2015*. Ed. INTA. pp. 6-8.
- Francia E., Tondelli A., Rizza F., Badeck F. W., Nicosia O. L. D., Akare T., Grando S., Al-Yassin A., Benbelkacem A., Thomas W.T. & van Eeuwijk F. 2011. Determinants of barley grain yield in a wide range of Mediterranean environments. *Field Crops Research*, 120: 169-178.
- Frederick J.R. & Bauer P.J. 1999. Physiological and numerical components of wheat yield. *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. E.H. Satorre & G. Slafer (Eds.). pp: 45-65.
- Friend D.J. & Purvis O.N. 1963. Studies in vernalization of cereals XIV. The thermal reaction in vernalization. *Annals of Botany*, 27:553-579.
- Fu D., Szucs P., Yan L., Helguera M., Skinner J.S., von Zitzewitz J., Hayes P.M. & Dubcovsky J. 2005. Large deletions within the first intron in VRN-1 are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Mol. Genet. Genomics*, 273: 54-65.

- Gallagher J.N. & Biscoe P.V. 1978. Radiation absorption, growth and yield of cereals. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 91, 47-68.
- Gallagher L.W., Soliman K.M. & Vivar H. 1991. Interactions among loci conferring photoperiod insensitivity for heading time in spring barley. *Crop Science*, 31: 256-261.
- Gallaher D.D. 2000. Dietary fiber and its physiological effects. En: *Essentials of functional foods*. M. Schmidt & T.P. Labuza (Eds.) Aspen Publishers, Inc., Gaithersburg, pp. 271–292
- García G.A., Serrago R.A., Appendino M.L., Lombardo L.A., Vanzetti L.S., Helguera M. & Miralles D.J. 2011. Variability of duration of pre-anthesis phases as a strategy for increasing wheat grain yield. *Field Crops Research*, 124: 408-416.
- García del Moral L.F., García del Moral M.B., Molina-Cano J.L. & Slafer G.A. 2003. Yield stability and development in two- and six-rowed winter barleys under Mediterranean conditions. *Field Crops Research*, 81:109-119.
- Gaunt R.E. & Wright A.C. 1992. Disease–yield relationship in barley. II. Contribution of stored stem reserves to grain filling. *Plant Pathologist*, 41: 688-701.
- GenStat for Windows. 2009. 12 Th Edition. Copyright VSN International Ltd.
- Gifford R.M., Thorne J.H., Hitz W.D. & Giaquinta R.T. 1984. Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science*, 225: 801-808.
- Gomez D., Vanzetti L., Helguera M., Lombardo L., Frascina J. & Miralles D.J. 2014. Effect of *Vrn-1*, *Ppd-1* genes and earliness *per se* on heading time in Argentinean bread wheat cultivars. *Field Crops Research*, 158:73-81.
- González F.G., Slafer G.A. & Miralles D.J. 2002. Vernalization and photoperiod responses in wheat pre-flowering reproductive phases. *Field Crops Research*, 74: 183-195.
- González F.G., Miralles D.J. & Slafer G.A. 2003. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *Field Crops Research*, 81:17-27.
- González F.G., Miralles D.J. & Slafer G.A. 2011. Wheat floret survival as related to spike growth during pre-anthesis. *Journal of Experimental Botany* 62:4889-4901.
- Grashoff C. & D' Antuono L.F. 1997. Effect of shading and nitrogen application on yield, grain size distribution and concentrations of nitrogen and water soluble carbohydrates in malting spring barley (*Hordeum vulgare* L.). *European Journal of Agronomy*, 6:275-293.
- Gregory F.G. & Purvis O. N. 1948. Reversal of vernalization by high temperature. *Nature*, 161:859-860.
- Griffiths S., Simmonds J., Leverington M., Wang Y., Fish L., Sayers L. & Faure, S. 2009. Meta-QTL analysis of the genetic control of ear emergence in elite European winter wheat germplasm. *Theoretical and Applied Genetics*, 119: 383-395.
- Hall A.J. & Richards R.A. 2013. Prognosis for genetic improvement of yield potential and water-limited yield of major grain crops. *Field Crops Research*, 143: 18-33.
- Hay R.K. & Kirby E.J. 1991. Convergence and synchrony- a review of the coordination of development in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 42:661-700.
- Head D.S., Cenkowski S., Arntfield S. & Henderson K. 2010. Superheated steam processing of oat groats. *LWT - Food Science Technology*, 43:690-694.
- Holland J.B., Moser H.S., O'Donoghue L.S. & Lee M. 1997. QTLs and epistasis associated with vernalization responses in oat. *Crop Science* 37:1306-1316.
- Holland J., Portyanko V., Hoffman D. & Lee M. 2002. Genomic regions controlling vernalization and photoperiod responses in oat. *Theoretical and applied genetics*, 105: 113-126.
- Igartua E., Cuesta-Marcos A., Lasa J.M., Gracia M.P., Yahiaoui S, Molina-Cano J.L., Ciudad F.J. & Casas A.M. 2008. Fenología y adaptación de la cebada. En: *La adaptación al ambiente y los estreses abióticos en la mejora vegetal*. C. Ávila, S. Atienza, M. Moreno & J.Cubero (Eds.). Junta de Andalucía, Dirección General de Planificación y Análisis de Mercados, Servicio de Publicaciones y Divulgación. Sevilla. 159-182pp.

- INASE, 2020. Disponible en: <https://www.inase.gov.ar/consultaGestion/gestiones>. Último acceso: agosto 2020.
- INTA 1999. Bonaerense INTA Calén. Disponible en: <https://inta.gob.ar/variedades/bonaerense-inta-calén#:~:text=Variedad%20de%20avena%20de%20muy,alta%20adaptaci%C3%B3n%20a%20diversos%20ambientes> Última acceso: julio 2020
- INTA. 2011. Avena: llega Bonaerense INTA Maná. Disponible en: <http://intainforma.inta.gov.ar/?p=5673> . Último acceso: julio 2020.
- INTA 2014. Marcadores moleculares y bioquímicos en uso aplicados al mejoramiento de trigo - Vernalización. Genes Vrn-1. Informe técnico Estacion Experimental Marcos Juárez. Disponible en: <https://inta.gob.ar/documentos/marcadores-moleculares-y-bioquimicos-en-uso-aplicados-al-mejoramiento-de-trigo-vernalizacion.-genes-vrn-1> Último acceso: octubre 2020
- INTA. 2019. Fenología del cultivo de trigo. Presentacion para la Jornada ArgenTrigo. Disponible en: [http://www.argen trigo.org.ar/2014/pdf/7\\_DIONISIO\\_ArgenTrigo%202019.pdf](http://www.argen trigo.org.ar/2014/pdf/7_DIONISIO_ArgenTrigo%202019.pdf) Último acceso: octubre 2020
- Laurie D.A. 1997. Comparative genetics of flowering time. *Plant Molecular Biology* 35:167-177.
- Langer R. H. & Hanif M. 1973. A study of floret development in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany*, 37:743-751.
- Lexow G. 2000. Número de hojas y su filocrono entre distintos órdenes de vástagos en avena y cebada: impacto sobre el rendimiento. Tesis de Maestría. Universidad de Buenos Aires. 132 pp.
- Loskutov I. 2001. Influence of vernalization and photoperiod to the vegetation period of wild species of oats (*Avena spp.*). *Euphytica*, 117:125-131.
- Locatelli A.B., Federizzi L.C., Milach S.C. & McElroy A.R. 2008. Flowering time in oat: Genotype characterization for photoperiod and vernalization response. *Field Crops Research*, 106: 242-247.
- Longnecker N., Kirby E.J. & Robson A. 1993. Leaf Emergence, Tiller Growth, and Apical Development of Nitrogen-Dificient Spring Wheat. *Crop Science*, 33:154-160.
- Kiniry J.R. & Ritchie J.T. 1985. Shade-sensitive interval of kernel number of maize. *Agronomy Journal*, 77, 711–715.
- Kirby E.J. 1988. Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crops Research*, 18:127-140.
- Kumar Y., Jhorar B.S., Sangwan O. & Singh P., 2004. Character association between grain yield and its components in oat (*Avena sativa* L.). *National Journal of Plant Improvement*, 6:4-6.
- Mahadevan M., Calderini D.F., Zwer P. K. & Sadras V.O. 2016. The critical period for yield determination in oat (*Avena sativa* L.). *Field Crops Research*, 199:109-116.
- Major D.J. 1980. Photoperiod response characteristics controlling flowering of nine crop species. *Canadian Journal of Plant Science*, 60:777-784.
- Manupeerapan T., Davidson J.L., Pearson C.J. & Christian K.R. 1992. Differences in flowering responses of wheat to temperature and photoperiod. *Australian Journal of Agricultural Research*, 43: 575-584.
- Maydup M.L., Antonietta M., Guiamet J.J., Graciano C., López J.R. & Tambussi, E.A. 2010. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 119:48-58.
- McDaniel M.E. 1997. A look back at 20 years of oat research conducted in the Quaker Oats International oat improvement programme - a North American viewpoint. En: Third South American Oats Congress. Colonia, Uruguay, 11 - 12 November 1997. M. Rebuffo & T. Abadie (Eds). pp. 1-2.
- Ministerio de Agroindustria 2020. Dirección de Estimaciones Agrícolas y Delegaciones. Disponible en <https://datos.magyp.gob.ar/> . Último acceso: octubre 2020.

- Miralles D. 2004. Consideraciones sobre ecofisiología y manejo de Trigo. Información técnica de trigo. Campaña, 1-7.
- Miralles D.J. & 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: 55-66.
- Miralles D.J., Richards R.A. & Slafer G.A. 2000. Duration of stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27: 931-940.
- Miralles D.J., Windauer, L.B. & Gómez N.V. 2003. Factores que regulan el desarrollo de los cultivos de grano. En: Producción de Granos: bases funcionales para su manejo. E.H. Satorre *et al.* (Eds.). Editorial FAUBA, Bs. As., Argentina. pp. 60-71.
- Miralles D.J. & Slafer G.A. 2007. Sink limitations to yield in wheat: how could it be reduced? *The Journal of Agricultural Science*, 145: 139-149.
- Miralles D., Serrago R. & Carretero R. 2007. Generación del rendimiento en trigo. En: Producción de trigo. E. Satorre *et al.* (Ed). Buenos Aires: Asociación Argentina de Consorcios Regionales de Experimentación Agrícola. 14-28 pp.
- Miralles D.J., Arisnabarreta S. & Alzueta I. 2011. Desarrollo ontogénico y generación del rendimiento. En: Cebada cervecera. D.J Miralles, R.L. Benech-Arnold, L.G Abeledo (Eds.). Editorial FAUBA, Bs. As., Argentina. pp. 1-34.
- Miralles D., González F., Abeledo L., Serrago R., Alzueta I., & García, G. 2014. Manual de trigo y cebada para el Cono Sur: procesos fisiológicos y bases de manejo. Orientación Gráfica, Buenos Aires, Argentina. 56 pp.
- Moncur M.W. 1981. Floral initiation in field crops. An atlas of scanning electron micrographs. CSIRO, Canberra. 135 pp.
- Monteith J.L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of Royal Society of London B*. pp. 277-294.
- Morant A.E., Merchán H.D. & Lutz E.E. 2011. Selección de genotipos de trigo para doble propósito: Requerimientos de vernalización. *Phyton*, 80: 5-8.
- Ochagavía H., Prieto P., Zikhali M., Griffiths S. & Slafer G.A. 2019. Earliness *per se* by temperature interaction on wheat development. *Scientific reports*, 9:1-11.
- Otegui M.E. & Andrade F.E., 2000. New relationships between light interception, ear growth, and kernel set in maize. *Agronomy, Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. CSSA, Madison, pp. 89-102.
- Passioura J.B. 2002. Environmental biology and crop improvement. *Functional Plant Biology* 29: 537-546.
- Peltonen-Sainio, P. 1991 a. Productive oat ideotype for northern growing conditions. *Euphytica*, 54: 27-32.
- Peltonen-Sainio, P., 1991b. High phytomass producing oats for cultivation in northern growing conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 166: 90-95.
- Peltonen-Sainio P. 1999. Growth and development of oat with special reference to source-sink interaction and productivity. In *Crop Yield*. D.L. Smith & C. Hamel (Eds.). pp. 39-66.
- Peltonen-Sainio P. & Pekkala T. 1993. Numeric codes for developmental stages of oat apex in the growing conditions of southern Finland. *Agricultural and Food Science*, 2: 329-336.
- Peltonen-Sainio P. & Peltonen J. 1995. Floret set and abortion in oat and wheat under high and low nitrogen regimes. *European Journal of Agronomy* 4: 253-262.
- Peltonen-Sainio P., Kangas A., Salo Y. & Jauhiainen L. 2007. Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Research*, 100: 179-188.
- Peltonen-Sainio P., Jauhiainen L., Rajala A., & Muurinen S. 2009. Tiller traits of spring cereals under tiller-depressing long day conditions. *Field Crops Research*, 113: 82-89.

- Pérez-Gianmarco T.I., Severini A.D. & González F.G. 2020. Photoperiod-sensitivity genes (*Ppd-1*): quantifying their effect on the photoperiod response model in wheat. *Journal of experimental botany*, 71:1185-1198.
- Prystupa P., Savin R. & Slafer G.A., 2004. Grain number and its relationship with dry matter N and P in the spikes at heading in response to N x P fertilization in barley. *Field Crops Research*, 90:245-254.
- Qualset C.O. & Peterson M.L. 1978. Polymorphism for vernalization requirement in a winter oat cultivar. *Crop Science*, 18:311-315.
- Ramos J.M., García del Moral L.F. & Recalde L. 1982. The influence of pre and post-anthesis periods on yields of winter barley varieties in southern Spain. *The Journal of Agricultural Science*, 99: 521-523.
- Rasane P., Jha A., Sabikhi L., Kumar A. & Unnikrishnan V.S. 2015. Nutritional advantages of oats and opportunities for its processing as value added foods-a review. *Journal of food science and technology*, 52:662-675
- Rawson H.M. 1993. Radiation effects on rate of development in wheat grown under different photoperiods and high and low temperatures. *Functional Plant Biology*, 20: 719-727.
- Rawson H.M., Zajac M. & Penrose L.D. 1998. Effect of seedling temperature and its duration on development of wheat cultivars differing in vernalization response. *Field Crops Research*, 57:289-300.
- Royo C., Lopez A., Serra J. & Tribo F. 1997. Effect of sowing date and cutting stage on yield and quality of irrigated barley and triticale used for forage and grain. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 179:227-234.
- Richards R.A. 1996. Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regulation*, 20: 157-166.
- Roberts E.H., Summerfield R.J., Cooper J.P. & Ellis R.H. 1988. Environmental control of flowering in barley (*Hordeum vulgare* L). I Photoperiod limits to long-day responses, photoperiod-insensitive phases and effects of low temperature and short-day vernalization. *Annals of Botany* 62:127-144.
- Sadras V.O. 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Research*, 100:125-138.
- Sampson D.R. & Burrows V.D. 1972. Influence of photoperiod, short-day vernalization, and cold vernalization on days to heading in avena species and cultivars. *Canadian Journal of Plant Science* 52:471-482.
- Salviaggiotti F. & Miralles D.J. 2007. Wheat development as affected by nitrogen and sulfur nutrition. *Australian Journal of Agricultural Research*, 58:39-45.
- Savin R. & Slafer G. A. 1991. Shading effects on the yield of an Argentinian wheat cultivar. *Journal of Agricultural Science*, 116: 1-7.
- Schnyder H. 1993. The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling – a review. *New Phytologist*, 123: 233-245.
- Shands H.L. & Cisar G.L. 1982. Avena. En: *CRC Handbook of Flowering*. A.H. Halevy (Ed.). CRC Press, U.S.A., pp. 523-535.
- 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: 352-359.
- Serrago R.A., Alzueta I., Savin R. & Slafer G.A. 2013. Understanding grain yield responses to source-sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments. *Field Crops Research*, 150:42-51.
- Shaw L.M., Turner A.S. & Laurie D.A. 2012. The impact of photoperiod insensitive *Ppd-1* a mutations on the photoperiod pathway across the three genomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum*). *The Plant Journal* 71:71-84.

- SHN. 2020. Servicio de Hidrografía Naval. Disponible en: <http://www.hidro.gov.ar/observatorio/REsol.asp> Último acceso: diciembre 2020.
- Sibony M. & Pinthus M.J. 1988. Floret initiation and development in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany*, 61:473-479.
- Siddique K.H., Belford R.K., Perry M.W. & Tennant D. 1989. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Crop and Pasture Science*, 40:473-487.
- Sinavino. 2020. Sistema Nacional de Vigilancia y Monitoreo de plagas: *Avena sativa*. Disponible en: <https://www.sinavimo.gob.ar/cultivo/avena-sativa> Último acceso: marzo 2021.
- Slafer G.A. 1995. Wheat development as affected by radiation at two temperatures. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 175(4), 249-263.
- 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. *Journal of Agricultural Science*, 126:403-419.
- Slafer G.A. 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Annals of Applied Biology*, 42:117-128.
- Slafer G.A., Andrade F.H. & Satorre E.H. 1990. Genetic improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain yield. *Field Crops Research*, 23:255-263.
- Slafer G.A. & Miralles D.J. 1992. Green area duration during the grain filling period of an Argentine wheat cultivar as influenced by sowing date, temperature and sink strength. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 168:191-200.
- Slafer G.A. & Rawson H.M. 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modelers. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21:393-426.
- Slafer G.A. & Rawson H.M. 1995. Base and optimum temperatures vary with genotype and stage of development in wheat. *Plant, Cell & Environment*, 18:671-679.
- Slafer G.A., Abeledo L.G., Miralles D.J., González F.G. & Whitechurch E.M. 2001. Photoperiod sensitivity during stem elongation as an avenue to rise potential yield in wheat. En: "Wheat in a Global Environment". Z. Bedo & L. Láng (Eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 487-496.
- Slafer G.A., Miralles D.J., Savin R., Whitechurch E.M. & González F.G. 2003. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y calidad en trigo. En: *Producción de Granos: bases funcionales para su manejo*. E.H. Satorre *et al.* (Eds.). Editorial FAUBA, Bs. As., Argentina. pp. 101-132.
- Slafer G.A., Elia M., Savin R., García G.A., Terrile I., Ferrante, A. & González, F.G. 2015. Fruiting efficiency: an alternative trait to further rise wheat yield. *Food and Energy Security*, 4: 92-109.
- Sonego M. 2000. Effect of temperature and daylength on the phenological development of oats (*Avena sativa* L.). Doctoral dissertation, Lincoln University. 143 pp
- Sonego M., Moot D.J., Jamieson P.D., Martin R.J. & Scott W.R. 2000. Apical development in oats predicted by leaf stage. *Field Crops Research*, 65: 79-86.
- Sorrels M.E. & Simmons S.R. 1992. Influence of environment on the development and adaptation of oat. En: *Oat Science and Technology*. H.G. Marshall & M.E. Sorrels (Eds.). American Society of Agronomy, Madison, WI. pp. 115-163.
- Squella N.F. & Ormeño J. 2007. La avena como cultivo forrajero. En: *Técnicas de producción ovina para el secano mediterráneo de la sexta región* Bibliotecas del INIA. pp.19-36.
- Snape. J.W., Butterworth K., Whitechurch E. & Worland A.J. 2001. Waiting for fine times: Genetics of flowering time in wheat. *Euphytica*, 119:185-190.

- Takahashi R. & Yasuda S. 1971. Genetics of earliness and growth habit in barley. In *Barley Genetics II (Proceedings of the Second International Barley Genetics Symposium)*. R.A. Nilan, (Ed.). pp. 388-408.
- Takeda K. & Frey K. J. 1980. Tertiary Seed Set in Oat Cultivar 1. *Crop Science*, 20: 771-774.
- Taylor G.A. 1967. The influence of temperatures on differentiation of oat genotypes. 151 pp.
- Thomas B. & Vince Prue D. 1997. *Photoperiodism in plants*. Academic Press, New York, NY. 244 pp.
- Thorne G.N. & Wood D.W. 1987. Effects of radiation and temperature on tiller survival, grain number and grain yield in winter wheat. *Annals of Botany*, 59: 413-426.
- Trevaskis B., Hemming M.N., Peacock W.J. & Dennis E.S. 2006. HvVRN2 Responds to daylength, whereas HvVRN1 is regulated by vernalization and developmental status. *Plant Physiology*, 140: 1397-1405.
- Trevaskis B., Hemming M.N., Dennis E.S. & Peacock W.J. 2007. The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals. *Trends in Plant Science*, 12: 352-357.
- Ugarte C., Calderini D.F. & Slafer G.A. 2007. Grain weight and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Research*, 100: 240-248
- USDA 2020. United States Department of Agriculture. Data & Analyses. Disponible en: <https://apps.fas.usda.gov/psdonline/circulars/production.pdf> Último acceso: julio 2020.
- Van Beem J., Mohler V., Lukman R., Van Ginkel M., William M., Crossa J. & Worland A.J. 2005. Analysis of Genetic Factors Influencing the Developmental Rate of Globally Important CIMMYT Wheat Cultivars. *Crop Science*, 45:2113-2119.
- Van der Werf A. 1996. Growth analysis and photoassimilate partitioning. En: *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops: Source-Sink Relationships*. E. Zamski & A. Schaffer (Eds.). Marcel Dekker Inc. New York. pp. 1-20.
- Vanzetti S.L., Yerkovich N., Chialvo E., Lombardo L., Vaschetto L. & Helguera, M., 2013. Genetic structure of Argentinean hexaploid wheat germplasm. *Genetics and Molecular Biology* 36:391–399.
- Wallace D.H. 1985. Physiological genetics of plant maturity, adaptation and yield. *Plant Breeding Reviews*, 3:21-167.
- Wardlaw I.F. 1994. The effect of high temperature on kernel development in wheat: variability related to pre-heading and post anthesis conditions. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25:213-223.
- Wehrhahne L. 2015. Evaluación de avenas para grano en Barrow, campaña 2014/15. Disponible en: [http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta\\_barrow\\_-\\_evaluacin\\_de\\_avenas\\_para\\_grano\\_en\\_barro.pdf](http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta_barrow_-_evaluacin_de_avenas_para_grano_en_barro.pdf) Último acceso: julio 2020.
- Wehrhahne L. & Storm A. 2013. Avenas para grano. En: *Actualización técnica en cultivos de cosecha fina 2012/13*. En: J. Yaguez et al., (Ed.). pag 31. Disponible en: [http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta\\_barrow\\_-\\_cosecha\\_fina\\_2012.pdf](http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta_barrow_-_cosecha_fina_2012.pdf) Último acceso: julio 2020.
- White E.M. 1995. Structure and development of oats. En: *The oat crop: production and utilization*. R.W. Welch (Ed.). Chapman & Hall, London. pp 88-119.
- Whitechurch E.M., Slafer G.A. & Miralles D.J. 2007. Variability in the duration of stem elongation in wheat and barley genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 193:138-145.
- Wight C.P., Penner G.A., O'Donoghue L.S., Burrows V.D., Molnar S.J. & Fedak G. 1994. The identification of random amplified polymorphic DNA markers for daylength insensitivity in oat. *Genome*, 37:910-914.
- Worland A. J. & Sayers, E. 1996. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*, 89:49-57.
- Yan L., Loukoianov A., Tranquilli G., Helguera M., Fahima T. & Dubcovsky J. 2003. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VrN1*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100, 6258–6263.

Youssefian S., Kirby E.J. & Gale M.D. 1992. Pleiotropic effects of the GA-insensitive Rht dwarfing genes in wheat. 2. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. *Field Crops Research*, 28:191-210.

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

Zikhali M., Leverington-Waite M., Fish L., Simmonds J., Orford S., Wingen L.U& Griffiths S. 2014. Validation of a 1DL earliness *per se* (eps) flowering QTL in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Molecular Breeding*, 34:1023-1033.

Zilberstein M., Blum A. & Eyal Z. 1985. Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of postanthesis speckled leaf blotch stress. *Phytopathology*: 75:226-230.

## ANEXOS

**Tabla anexo 1:** Valores de temperatura media (Tm °C) y Horas de frío diarias menores a 12 °C (HF<12°C) en junio, julio y agosto de 2014 y 2015.

Fecha	jun-14		jun-15		Fecha	jul-14		jul-15		Fecha	ago-14		ago-15	
	Tm °C	HF<12°C	Tm °C	HF<12°C		Tm °C	HF<12°C	Tm °C	HF<12°C		Tm °C	HF<12°C	Tm °C	HF<12°C
01-jun	10,9	14	15,1	0	01-jul	4,6	24	9,1	24	01-ago	15,8	0	11,8	24
02-jun	11,5	13	15,4	0	02-jul	5,8	24	10,8	24	02-ago	17,5	2	15,5	0
03-jun	13,9	10	16,4	0	03-jul	10,2	24	8,8	24	03-ago	15,6	0	13,8	10
04-jun	13,6	0	13,0	10	04-jul	10,1	24	5,9	24	04-ago	10,3	21	12,1	13
05-jun	9,9	24	17,8	0	05-jul	11,9	6	8,9	24	05-ago	11,0	24	14,6	3
06-jun	8,4	24	17,5	0	06-jul	6,8	24	10,7	15	06-ago	13,3	0	17,2	0
07-jun	10,7	24	13,9	9	07-jul	8,7	24	9,5	24	07-ago	10,8	24	16,0	0
08-jun	9,5	24	11,8	12	08-jul	8,0	24	10,0	24	08-ago	9,4	24	14,6	0
09-jun	13,1	0	13,1	9	09-jul	8,7	24	11,8	12	09-ago	12,2	24	17,7	0
10-jun	12,9	13	10,3	24	10-jul	9,8	24	12,0	13	10-ago	13,1	1	12,1	0
11-jun	13,7	0	9,1	24	11-jul	12,1	13	11,0	24	11-ago	7,6	24	11,2	24
12-jun	16,1	0	8,4	24	12-jul	13,6	0	13,7	11	12-ago	7,7	24	10,9	24
13-jun	9,7	24	9,6	24	13-jul	14,4	0	10,4	17	13-ago	7,6	24	12,5	10
14-jun	6,1	24	9,9	24	14-jul	15,0	12	8,5	24	14-ago	11,0	24	10,8	24
15-jun	10,6	24	9,0	24	15-jul	15,4	0	7,0	24	15-ago	11,2	16	11,4	14
16-jun	13,3	4	11,1	24	16-jul	9,8	24	9,4	24	16-ago	12,9	8	11,8	12
17-jun	10,4	12	10,2	24	17-jul	10,3	24	9,5	24	17-ago	14,4	11	14,1	9
18-jun	5,9	24	5,3	24	18-jul	9,6	24	11,9	11	18-ago	18,1	0	14,8	0
19-jun	5,7	24	6,2	24	19-jul	12,5	12	11,8	13	19-ago	17,5	0	10,4	24
20-jun	9,6	24	9,0	24	20-jul	14,3	4	8,2	24	20-ago	17,5	5	10,7	24
21-jun	11,4	24	9,2	24	21-jul	14,8	0	6,0	24	21-ago	20,6	0	14,7	0
22-jun	13,8	0	9,2	24	22-jul	13,6	0	8,2	24	22-ago	18,6	0	15,7	0
23-jun	13,9	3	5,5	24	23-jul	9,1	24	9,3	24	23-ago	18,9	0	10,2	21
24-jun	10,0	24	8,3	24	24-jul	6,8	24	10,0	24	24-ago	13,2	0	8,7	24
25-jun	7,4	24	13,9	1	25-jul	9,0	24	12,0	24	25-ago	8,3	24	13,4	11
26-jun	9,0	24	14,6	0	26-jul	5,0	24	14,5	9	26-ago	9,1	24	15,7	0
27-jun	7,2	24	15,1	0	27-jul	3,9	24	15,3	0	27-ago	7,0	24	14,3	0
28-jun	6,3	24	15,3	0	28-jul	10,0	24	17,9	0	28-ago	6,5	24	15,4	9
29-jun	4,6	24	16,1	0	29-jul	13,8	2	14,7	0	29-ago	9,8	24	17,8	0
30-jun	6,0	24	12,8	0	30-jul	14,0	0	14,0	9	30-ago	12,5	12	17,7	0
					31-jul	14,9	9	16,0	0	31-ago	14,5	10	16,3	0
<b>Total</b>	<b>305</b>	<b>501</b>	<b>352</b>	<b>401</b>		<b>327</b>	<b>490</b>	<b>337</b>	<b>542</b>		<b>394</b>	<b>398</b>	<b>424</b>	<b>280</b>

**Tabla anexo 2:** Valores de temperatura media (Tm °C) y Horas de frío diarias menores a 12 °C (HF<12°C) en septiembre, octubre y noviembre de 2014 y 2015.

Fecha	sep-14		sep-15		Fecha	oct-14		oct-15		Fecha	nov-14		nov-15	
	Tm °C	HF<12°C	Tm °C	HF<12°C		Tm °C	HF<12°C	Tm °C	HF<12°C		Tm °C	HF<12°C	Tm °C	HF<12°C
01-sep	11,8	24	8,7	24	01-oct	11,9	13	14,5	8	01-nov	13,0	0	14,8	8
02-sep	14,4	0	11,8	13	02-oct	10,4	24	11,3	7	02-nov	13,0	10	15,6	6
03-sep	15,0	0	11,6	12	03-oct	14,6	0	8,7	24	03-nov	16,3	0	17,4	0
04-sep	16,0	0	12,4	10	04-oct	15,9	0	11,4	12	04-nov	14,4	7	15,5	0
05-sep	15,3	0	13,1	10	05-oct	16,0	0	14,1	5	05-nov	16,4	8	15,6	8
06-sep	15,0	0	13,8	9	06-oct	16,7	0	15,1	0	06-nov	18,7	0	19,3	0
07-sep	14,5	10	13,6	0	07-oct	17,7	0	15,1	0	07-nov	19,3	0	20,1	0
08-sep	17,8	0	16,0	0	08-oct	19,9	0	15,0	0	08-nov	19,0	0	21,3	0
09-sep	15,6	0	10,5	11	09-oct	18,5	0	11,4	13	09-nov	19,0	0	20,3	0
10-sep	11,6	24	9,4	24	10-oct	11,7	14	11,7	12	10-nov	21,4	0	21,1	0
11-sep	11,3	24	6,9	24	11-oct	12,7	16	12,2	10	11-nov	21,8	0	19,9	0
12-sep	12,0	15	10,6	24	12-oct	15,4	8	12,4	10	12-nov	17,9	0	17,7	0
13-sep	13,3	10	13,7	10	13-oct	16,8	0	14,7	8	13-nov	14,4	11	17,4	0
14-sep	14,5	0	15,9	9	14-oct	18,8	0	16,5	0	14-nov	20,0	0	20,1	0
15-sep	13,3	5	19,1	0	15-oct	19,7	0	14,4	0	15-nov	24,7	0	22,7	0
16-sep	11,4	24	11,8	8	16-oct	21,2	0	11,4	16	16-nov	20,1	0	22,4	0
17-sep	13,2	11	12,1	12	17-oct	17,6	0	11,4	12	17-nov	22,7	0	19,9	0
18-sep	13,5	11	12,2	10	18-oct	19,4	0	13,5	11	18-nov	24,5	0	18,9	0
19-sep	15,8	0	13,7	9	19-oct	18,1	0	15,8	0	19-nov	19,2	0	15,0	0
20-sep	14,6	0	14,3	8	20-oct	15,2	8	16,0	0	20-nov	18,9	0	14,9	6
21-sep	13,5	11	14,1	0	21-oct	20,8	0	17,8	0	21-nov	16,4	0	18,6	0
22-sep	16,6	0	12,1	19	22-oct	23,3	0	17,7	0	22-nov	17,7	0	19,5	0
23-sep	13,9	0	13,5	0	23-oct	22,4	0	12,1	14	23-nov	21,4	0	18,2	0
24-sep	14,2	10	14,0	0	24-oct	22,2	0	11,3	14	24-nov	20,0	0	18,7	0
25-sep	15,4	3	12,9	7	25-oct	21,9	0	15,6	0	25-nov	16,7	0	19,9	0
26-sep	10,7	24	13,0	9	26-oct	25,0	0	18,0	0	26-nov	17,4	7	20,3	0
27-sep	11,8	24	14,9	9	27-oct	25,2	0	18,4	0	27-nov	19,8	0	18,9	0
28-sep	15,4	0	14,4	0	28-oct	18,8	0	19,5	0	28-nov	23,1	0	19,1	0
29-sep	15,3	2	13,3	10	29-oct	18,0	0	18,6	0	29-nov	23,1	0	19,0	0
30-sep	15,6	3	11,4	24	30-oct	17,6	0	15,9	0	30-nov	16,1	0	22,0	0
					31-oct	16,7	0	13,3	10					
<b>Total</b>	<b>422</b>	<b>235</b>	<b>385</b>	<b>305</b>		<b>560</b>	<b>83</b>	<b>445</b>	<b>186</b>		<b>566</b>	<b>43</b>	<b>564</b>	<b>28</b>

**Tabla anexo 3:** Valores de temperatura media (Tm °C) y Horas de frío diarias menores a 12 °C (HF<12°C) en diciembre de 2014 y 2015, enero y febrero de 2015 y 2016.

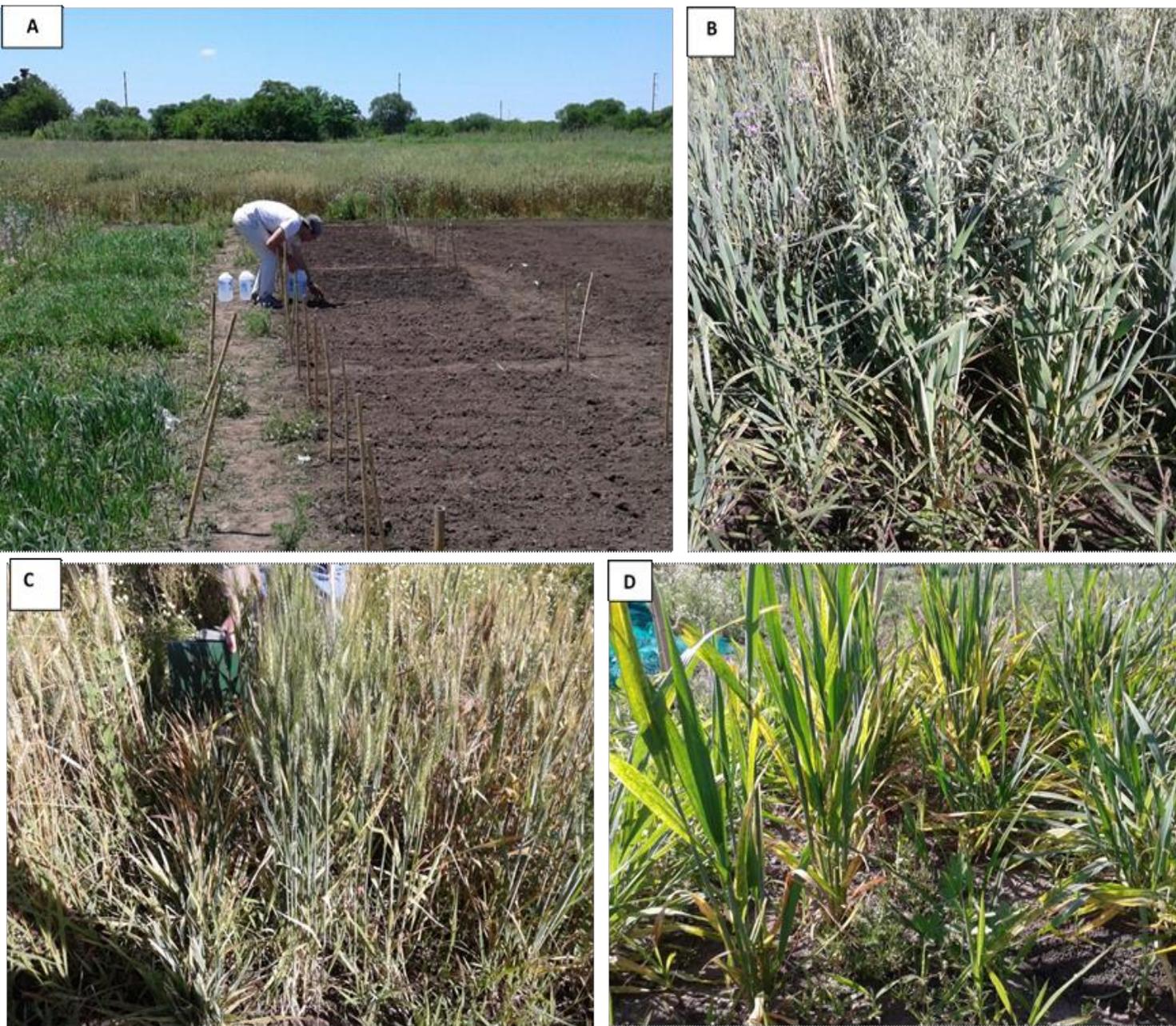
Fecha	dic-14		dic-15		Fecha	ene-15		ene-16		Fecha	feb-15		feb-16	
	Tm °C	HF<12°C	Tm °C	HF<12°C		Tm °C	HF<12°C	Tm °C	HF<12°C		Tm °C	HF<12°C	Tm °C	HF<12°C
01-dic	16,1	0	23,4	0	01-ene	18,6	0	23,8	0	01-feb	23,3	0	19,9	0
02-dic	16,2	0	21,9	0	02-ene	17,5	0	25,5	0	02-feb	23,9	0	22,4	0
03-dic	19,8	6	21,7	0	03-ene	20,0	6	25,4	0	03-feb	23,8	0	24,6	0
04-dic	23,5	0	21,0	0	04-ene	17,9	0	26,1	0	04-feb	25,1	0	25,4	0
05-dic	25,5	0	19,8	0	05-ene	24,3	0	25,6	0	05-feb	24,3	0	26,0	0
06-dic	26,0	0	15,3	8	06-ene	23,5	0	21,6	0	06-feb	25,3	0	25,7	0
07-dic	21,5	0	18,2	0	07-ene	23,4	0	21,6	0	07-feb	24,0	0	25,5	0
08-dic	21,1	0	22,7	0	08-ene	24,5	0	22,9	0	08-feb	24,5	0	24,4	0
09-dic	24,1	0	22,1	0	09-ene	26,0	0	21,8	0	09-feb	24,9	0	26,2	0
10-dic	19,2	0	24,8	0	10-ene	23,7	0	22,7	0	10-feb	21,9	0	24,8	0
11-dic	17,1	0	25,7	0	11-ene	26,2	0	24,4	0	11-feb	22,6	0	25,4	0
12-dic	20,8	0	26,4	0	12-ene	25,3	0	24,6	0	12-feb	22,9	0	29,1	0
13-dic	21,2	0	26,1	0	13-ene	20,8	0	22,6	0	13-feb	17,9	0	25,1	0
14-dic	17,7	0	22,7	0	14-ene	21,8	0	25,6	0	14-feb	19,1	0	24,6	0
15-dic	19,7	0	21,2	0	15-ene	20,8	0	24,7	0	15-feb	21,9	0	26,3	0
16-dic	22,0	0	22,9	0	16-ene	25,1	0	22,9	0	16-feb	23,0	0	28,0	0
17-dic	22,6	0	23,0	0	17-ene	20,8	0	27,4	0	17-feb	24,1	0	25,2	0
18-dic	22,3	0	21,3	0	18-ene	19,9	0	23,7	0	18-feb	22,4	0	25,7	0
19-dic	27,0	0	18,4	0	19-ene	20,2	0	23,2	0	19-feb	18,3	0	21,3	0
20-dic	21,7	0	20,4	0	20-ene	18,7	0	22,2	0	20-feb	16,5	5	21,6	0
21-dic	17,4	0	23,9	0	21-ene	18,9	0	24,3	0	21-feb	20,0	0	25,1	0
22-dic	15,6	5	21,5	0	22-ene	21,9	0	28,3	0	22-feb	23,5	0	25,8	0
23-dic	17,5	8	23,5	0	23-ene	23,2	0	23,0	0	23-feb	23,8	0	26,4	0
24-dic	21,3	0	23,0	0	24-ene	23,9	0	27,4	0	24-feb	26,5	0	26,1	0
25-dic	24,4	0	24,2	0	25-ene	25,1	0	24,0	0	25-feb	22,4	0	21,9	0
26-dic	23,6	0	25,0	0	26-ene	25,9	0	22,0	0	26-feb	23,2	0	20,6	0
27-dic	23,1	0	26,6	0	27-ene	28,3	0	20,5	0	27-feb	20,8	0	20,2	0
28-dic	24,0	0	27,5	0	28-ene	20,3	0	23,1	0	28-feb	17,7	4	22,9	0
29-dic	26,8	0	26,9	0	29-ene	18,1	0	23,5	0					
30-dic	25,6	0	25,9	0	30-ene	18,1	0	22,8	0					
31-dic	21,7	0	24,8	0	31-ene	21,1	0	20,6	0					
<b>Total</b>	<b>666</b>	<b>19</b>	<b>712</b>	<b>8</b>		<b>684</b>	<b>6</b>	<b>738</b>	<b>0</b>		<b>628</b>	<b>9</b>	<b>686</b>	<b>0</b>



**Figura anexo 1:** Ensayo periodo crítico A) Emergencia del ensayo B) Armado de estructura para sombreo. C-D) Tratamientos de sombreo. E) Control en la etapa de llenado de grano.



**Figura anexo 2:** Ensayo periodo crítico F) Cosecha de las parcelas. G) Evaluación peso verde de las panojas. H) Trilla I) evaluación peso seco de las panojas



**Figura anexo 3:** Ensayo de fotoperiodo y vernalización: A) Siembra de los genotipos de avena, cebada y trigo en FS3. B-C-E) Evaluación de estadios.