

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE FISILOGIA VEGETAL
JUNTA DE ANDALUCIA - C.I.F.A GRANADA



UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 18. 9. 02
ENTRADA NUM. 8888



TESIS DOCTORAL

UNIVERSIDAD DE GRANADA

2 / SET. 2002

COMISION DE DOCTORADO

**EVALUACIÓN COMPARATIVA DE PARÁMETROS
ECOFISIOLÓGICOS DE INTERÉS PARA AMBIENTE
MEDITERRÁNEO A LO LARGO DE LA MEJORA
GENÉTICA DEL TRIGO DURO**

Luis Fernando Roca Castillo
Granada, 2002

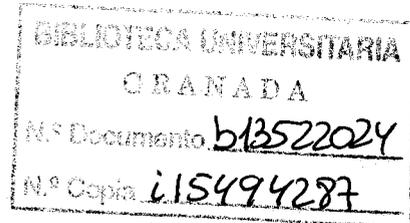
T 4/97

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE FISIOLÓGIA VEGETAL
JUNTA DE ANDALUCIA – C.I.F.A. GRANADA



TESIS DOCTORAL

**EVALUACIÓN COMPARATIVA DE PARÁMETROS
ECOFISIOLÓGICOS DE INTERÉS PARA AMBIENTE
MEDITERRÁNEO A LO LARGO DE LA MEJORA GENÉTICA
DEL TRIGO DURO**



Luis Fernando Roca Castillo
Granada, 2002

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL

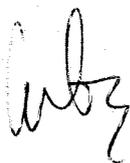
**EVALUACIÓN COMPARATIVA DE PARÁMETROS ECOFISIOLÓGICOS DE
INTERÉS PARA AMBIENTE MEDITERRÁNEO A LO LARGO DE LA
MEJORA GENÉTICA DEL TRIGO DURO**

Memoria de Tesis presentada por D. Luis Fernando Roca Castillo para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas, por la Universidad de Granada.

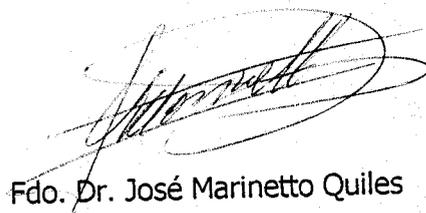
El presente trabajo se ha realizado en el departamento de Biología Vegetal de la Universidad de Granada y en el departamento de Mejora y Agronomía del Centro de Investigación y Formación Agraria de Granada, bajo la dirección de los Doctores Luis F. García del Moral Garrido y José Marinetto Quiles. Se enmarca dentro del proyecto CICYT AGF 99-0611-C03-01: "Profundización en el conocimiento y evaluación del impacto de la mejora genética sobre criterios morfofisiológicos de interés en la selección de trigo duro para ambiente mediterráneo".

La realización de esta tesis doctoral ha sido posible gracias a la concesión de una beca doctoral de la Consejería de Agricultura y Pesca de la Junta de Andalucía.

vo bo
Directores del trabajo

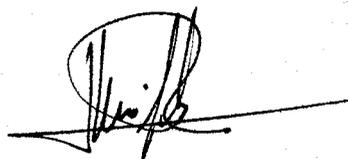


Fdo. Dr. Luis F. García del Moral Garrido



Fdo. Dr. José Marinetto Quiles

Doctorando



Fdo. Luis Fernando Roca Castillo

Granada, 2002

INDICE

AGRADECIMIENTOS	I
ÍNDICE DE TABLAS	III
ÍNDICE DE FIGURAS	V
ABREVIATURAS	XI
RESUMEN	XIII
SUMMARY	XV
1.- OBJETIVOS	1
2.- INTRODUCCIÓN	5
2.1.- Clasificación y evolución del trigo	8
2.2.- Desarrollo de la planta de trigo	10
2.2.1.- Periodo vegetativo	11
2.2.1.1.- Germinación y emergencia	11
2.2.1.2.- Ahijamiento	14
2.2.2.- Periodo reproductivo	16
2.2.2.1.- Fase de iniciación floral	17
2.2.2.2.- Desarrollo de la inflorescencia	18
2.2.2.3.- Espigado	22
2.2.3.- Periodo de formación y maduración del grano	24
2.3.- Principales factores que regulan el desarrollo del trigo	26
2.4.- Rendimiento en grano y sus componentes	31
2.5.- Caracteres morfológicos de resistencia a la sequía	35
2.5.1.- Parámetros fisiológicos relacionados con el rendimiento de los cereales	37
2.5.1.1.- Técnicas de medida de la fluorescencia para el estudio de la fotosíntesis	38
2.5.1.2.- Temperatura de la cubierta	40
2.5.1.3.- Contenido de clorofilas	41

2.5.1.4.- Discriminación isotópica del carbono	42
2.6.- Evolución de caracteres morfofisiológicos en el trigo	44
3.- MATERIAL Y MÉTODOS	47
3.1.- Localización de los ensayos	49
3.2.- Caracterización edafoclimática de los ensayos	49
3.2.1.- Características edáficas	49
3.2.2.- Características climáticas	50
3.3.- Diseño experimental	52
3.4.- Características agronómicas	52
3.5.- Material vegetal	53
3.6.- Caracteres medidos	54
3.6.1.- Índices de crecimiento	54
3.6.1.1.- Índice de área foliar	55
3.6.2.- Temperatura de la cubierta	56
3.6.3.- Contenido de clorofilas	57
3.6.4.- Fluorescencia	58
3.6.5.- Discriminación isotópica del carbono	59
3.6.6.- Radiación fotosintéticamente activa	60
3.6.7.- Rendimientos y sus componentes	61
3.6.7.1.- Rendimiento en grano	61
3.6.7.2.- Componentes del rendimiento	61
3.6.7.3.- Índice de cosecha	62
3.6.8.- Fenología	62
3.6.9.- Análisis estadístico	63
3.6.10.- Estudio mediante coeficientes de sendero	65

4.- RESULTADOS	69
4.1.- Fenología	71
4.2.- Rendimiento y componentes del rendimiento	77
4.2.1.- Rendimiento por hectárea y por planta	77
4.2.2.- Número de espigas por superficie	79
4.2.3.- Número de espigas por planta	81
4.2.4.- Número de espiguillas por espiga	82
4.2.5.- Número de granos por espiguilla	82
4.2.6.- Número de granos por espiga	83
4.2.7.- Número de granos por superficie	85
4.2.8.- Peso de mil granos	85
4.2.9.- Longitud de la espiga	86
4.2.10.- Índice de cosecha	88
4.2.11.- Longitud del tallo principal	88
4.3.- Análisis por correlación del rendimiento y sus componentes	89
4.4.- Análisis del rendimiento por coeficientes de sendero	93
4.5.- Parámetros fisiológicos	99
4.5.1.- Fluorescencia de la clorofila	99
4.5.2.- Contenido de clorofilas	103
4.5.3.- Temperatura de la cubierta	103
4.5.4.- Composición isotópica en ¹³ C y Discriminación isotópica	105
4.5.5.- Análisis por correlación de los parámetros fisiológicos	106
4.6.- Parámetros morfofisiológicos	109
4.6.1.- Longitud de la hoja bandera	109
4.6.2.- Longitud del pedúnculo	109
4.6.3.- Longitud del tallo	111
4.6.4.- Longitud de la vaina de la hoja bandera	113
4.6.5.- Superficie de la hoja bandera	113
4.6.6.- Superficie del pedúnculo	114

4.6.7.- Superficie del tallo	114
4.6.8.- Superficie de la vaina de la hoja bandera	115
4.6.9.- Área verde por encima del nudo de la hoja bandera	117
4.6.10.- Análisis por correlación de los parámetros morfofisiológicos	117
4.7.- Radiación fotosintéticamente activa	121
4.7.1.- Radiación transmitida (medición transversal)	121
4.7.2.- Radiación transmitida (medición longitudinal)	121
4.7.3.- Coeficiente de extinción lumínica (medidas trans.)	123
4.7.4.- Coeficiente de extinción lumínica (medidas long.)	123
4.7.5.- Valor medio coeficiente de extinción lumínica.	124
4.7.6.- Fracción de radiación interceptada (medición transversal)	124
4.7.7.- Fracción de radiación interceptada (medición longitudinal)	126
4.7.8.- Diferencia entre medidas longitudinales y transversales	126
4.8.- Índices de área fotosintética	128
4.8.1.- Índice de área foliar	128
4.8.2.- Índice de área de los tallos	129
4.8.3.- Índice de área de las espigas	129
4.8.4.- Índice de área verde	131
5.- DISCUSIÓN	133
5.1.- Fenología	136
5.2.- Rendimiento y componentes	137
5.3.- Índice de cosecha y altura de la planta	144
5.4.- Parámetros fisiológicos	146
5.4.1.- Fluorescencia de la clorofila	146
5.4.2.- Contenido de clorofilas	149
5.4.3.- Temperatura del dosel foliar	151
5.4.4.- Discriminación isotópica del ^{13}C	154
5.5.- Caracteres morfofisiológicos	157

5.6.- Intercepción de radiación fotosintéticamente activa	159
6.- CONCLUSIONES	163
7.- BIBLIOGRAFÍA	169
8.- APÉNDICE 1	199
9.- APÉNDICE 2	215

AGRADECIMIENTOS

La realización de una tesis doctoral conlleva un gran trabajo y esfuerzo personal, pero sería prácticamente imposible llevarla a buen término, sin la inestimable ayuda que un gran número de personas prestan a su realización, a veces incluso sin saberlo.

Es por ello que quisiera comenzar este trabajo agradeciendo en primer lugar a mis directores de tesis, Dr. Luis F. García del Moral Garrido y Dr. José Marinetto Quiles la dedicación, orientación y ayuda prestadas, así como su enseñanza acerca del mundo de la investigación.

A la Dra. Conxita Royo, del IRTA de Lérida, quien nos facilitó las semillas de las variedades utilizadas en los ensayos, las cuales, sobre todo las de las variedades antiguas, no constituyen un material vegetal fácilmente accesible.

También al Dr. Daniel Miralles con quien tuve el privilegio de compartir algunas horas de campo y cuyos consejos me han sido de gran utilidad.

Al Dr. Yahia Rharrabti, a Vanesa Martos y Susana Molina, con los que he realizado los trabajos de campo y de laboratorio y que también me han brindado su ayuda, en muchos aspectos, para la realización de esta tesis.

A Araceli Cabello, José María Lozano y Manuel Pélaez por sus enseñanzas sobre la realización de los ensayos de campo y con quienes he compartido una gran cantidad de horas de campo y despacho. A la Dirección y personal del C.I.F.A

de Granada, y a los demás becarios, especialmente a Julio Luzón, Ignacio Fdez-Fígares y Javier Viseras. También a Enrique y Francisco que nos han ayudado en las tareas de siembra y recolección, demostrando un gran dominio de toda la maquinaria empleada en tales tareas y que año tras año han contribuido a obtener los mejores resultados.

He de agradecer además, a mi familia, a mi novia y a mis amigos, con quienes he compartido muchos de los momentos que han transcurrido a lo largo de estos cuatro años, el apoyo y amistad que siempre he recibido de ellos.

Por último, agradecer a la Junta de Andalucía la concesión de una beca doctoral, gracias a la cual ha sido posible llevar a cabo este trabajo y al Grupo de Investigación AGR0123 de la Universidad de Granada, cuya infraestructura científica y medios han sido fundamentales en la realización de esta tesis.

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Comparación de los valores medios por época y origen de los días desde siembra a antesis, hasta madurez y desde antesis a madurez (media de los dos años)	75
Tabla 2. Comparación de los valores medios para los días desde siembra a antesis, desde antesis a madurez y de siembra a madurez, considerando ambos orígenes por separado (media de los dos años).....	76
Tabla 3. Comparación de los valores medios por época y origen del rendimiento y sus componentes (media de los dos años).....	78
Tabla 4. Comparación de los valores medios para el rendimiento y sus componentes, considerando ambos orígenes por separado (media de los dos años).....	78
Tabla 5. Coeficientes de correlación entre el rendimiento y los caracteres estudiados para los diferentes periodos de obtención de los genotipos en los dos años de ensayos.....	90
Tabla 6. Análisis por coeficientes de sendero para el rendimiento de las variedades antiguas, intermedias y modernas sembradas en los años 1999 y 2000.....	97
Tabla 7. Coeficientes de sendero del peso del grano de las variedades antiguas, intermedias y modernas sembradas en los años 1999 y 2000..	97
Tabla 8. Coeficientes de sendero del número de granos por espiga de las variedades antiguas, intermedias y modernas sembradas en los años 1999 y 2000.....	98
Tabla 9. Coeficientes de sendero del periodo de llenado del grano para las variedades antiguas, intermedias y modernas sembradas en los años 1999 y 2000.....	98
Tabla 10. Comparación de los valores medios por época y origen de los parámetros fisiológicos (media de los dos años).....	100
Tabla 11. Comparación de los valores medios para los parámetros fisiológicos estudiados, considerando ambos orígenes por separado (media de los dos años).....	100
Tabla 12. Comparación de los valores medios por época y origen de los parámetros morfofisiológicos en antesis (media de los dos años).....	110

Tabla 13. Comparación de los valores medios de los parámetros morfofisiológicos en antesis, considerando ambos orígenes por separado (media de los dos años).....	110
Tabla 14. Coeficientes de correlación entre el rendimiento y los parámetros morfofisiológicos en los dos años de estudio	118
Tabla 15. Comparación de los valores medios en antesis de radiación fotosintéticamente activa, coeficiente de extinción lumínica e índices relacionados, considerando ambos orígenes conjuntamente (valores medios del año 2001).....	122
Tabla 16. Comparación de los valores medios en antesis de radiación fotosintéticamente activa, coeficiente de extinción lumínica e índices relacionados, considerando ambos orígenes por separado (valores medios del año 2001).....	122

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de la superficie destinada al cultivo de trigo duro y producción en España.....	8
Figura 2. Pluviometría y temperatura campaña 1999-2000.....	50
Figura 3. Pluviometría y temperatura campaña 2000-2001.....	51
Figura 4. Días transcurridos desde la siembra hasta la antesis para las distintas variedades en ambas campañas.....	71
Figura 5. Días transcurridos desde la siembra hasta la madurez para las distintas variedades en ambas campañas.....	73
Figura 6. Días transcurridos desde la antesis hasta la madurez para las distintas variedades en ambas campañas.....	74
Figura 7. Comparación entre los valores medios del rendimiento en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	80
Figura 8. Comparación entre los valores medios de producción por planta en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	80
Figura 9. Comparación de los valores medios del número de espigas por metro cuadrado en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	80
Figura 10. Comparación de los valores medios del número de espigas por planta en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	80
Figura 11. Comparación de los valores medios del número de espiguillas por espiga en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	84
Figura 12. Comparación de los valores medios del número de granos por espiguilla en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	84
Figura 13. Comparación de los valores medios del número de granos por espiga en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	84
Figura 14. Comparación de los valores medios del número de granos por metro cuadrado en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	84

Figura 15. Comparación de los valores medios del peso de mil granos en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	87
Figura 16. Comparación de los valores medios de la longitud de la espiga principal en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	87
Figura 17. Comparación de los valores medios del índice de cosecha en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	87
Figura 18. Comparación de los valores medios de la longitud del tallo principal en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	87
Figura 19. Regresión entre el rendimiento y el número de espigas por m ²	91
Figura 20. Regresión entre el rendimiento y el número de granos por espiga	91
Figura 21. Regresión entre el rendimiento y el número de espiguillas por espiga	91
Figura 22. Regresión entre el rendimiento y el número de granos por espiguilla.....	91
Figura 23. Regresión entre el rendimiento y el número de granos por m ²	92
Figura 24. Regresión entre el rendimiento y el peso de mil granos	92
Figura 25. Regresión entre el rendimiento y el índice de cosecha.....	92
Figura 26. Regresión entre el rendimiento y la longitud del tallo principal	92
Figura 27. Diagramas de coeficientes de sendero para las tres épocas consideradas, antiguas, intermedias y modernas.....	94
Figura 28. Comparación entre los valores medios de fluorescencia basal en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	102
Figura 29. Comparación entre los valores medios de fluorescencia máxima en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	102
Figura 30. Comparación entre los valores medios de fluorescencia variable en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	102

Figura 31. Comparación entre los valores medios de la relación fluorescencia variable/fluorescencia basal en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	102
Figura 32. Comparación entre los valores medios de la relación fluorescencia variable/fluorescencia máxima en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	104
Figura 33. Comparación entre los valores de la mitad del tiempo para la emisión de fluorescencia máxima en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	104
Figura 34. Comparación entre los valores medios de contenido de clorofilas en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	104
Figura 35. Comparación entre los valores medios de depresión de la temperatura de la cubierta en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	104
Figura 36. Regresión entre fluorescencia máxima y la mitad del tiempo para la emisión de fluorescencia máxima.....	107
Figura 37. Regresión entre producción y la mitad del tiempo para la emisión de fluorescencia máxima	107
Figura 38. Regresión entre discriminación isotópica del ^{13}C y la mitad del tiempo para la emisión de fluorescencia máxima	107
Figura 39. Regresión entre rendimiento y discriminación isotópica del ^{13}C	107
Figura 40. Regresión entre el peso de mil granos y la depresión de la temperatura de la cubierta.....	108
Figura 41. Regresión entre el peso de mil granos y la discriminación isotópica del ^{13}C	108
Figura 42. Regresión entre fluorescencia variable y fluorescencia basal....	108
Figura 43. Regresión entre fluorescencia variable y fluorescencia máxima	108
Figura 44. Comparación de los valores medios de la longitud de la hoja bandera en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	112

Figura 45. Comparación de los valores medios de la longitud del pedúnculo en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	112
Figura 46. Comparación de los valores medios de la longitud del tallo en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	112
Figura 47. Comparación de los valores medios de la longitud de la vaina de la hoja bandera en las variedades antiguas, intermedias y modernas....	112
Figura 48. Comparación de los valores medios de la superficie del pedúnculo en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	116
Figura 49. Comparación de los valores medios de la superficie del tallo en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	116
Figura 50. Comparación de los valores medios de la superficie de la vaina de la hoja bandera en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	116
Figura 51. Comparación de los valores medios del área verde por encima de la hoja bandera en las variedades antiguas, intermedias y modernas....	116
Figura 52. Regresión entre el rendimiento y la longitud del tallo.....	119
Figura 53. Regresión entre el rendimiento y la longitud de la vaina de la hoja bandera.....	119
Figura 54. Regresión entre el rendimiento y la superficie del tallo.....	119
Figura 55. Regresión entre el rendimiento y el área verde por encima de la hoja bandera.....	119
Figura 56. Regresión entre el peso de mil granos y la longitud de la hoja bandera.....	120
Figura 57. Regresión entre el peso de mil granos y la longitud del pedúnculo.....	120
Figura 58. Comparación de los valores medios de radiación transmitida en medición transversal, en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	125
Figura 59. Comparación de los valores medios de radiación transmitida en medición longitudinal, en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	125

Figura 60. Comparación de los valores medios del coeficiente de extinción lumínica (medición transversal), en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	125
Figura 61. Comparación de los valores medios del coeficiente de extinción lumínica (medición longitudinal), en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	125
Figura 62. Comparación de los valores medios de la fracción de radiación interceptada (medición transversal) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.	127
Figura 63. Comparación de los valores medios de la fracción de radiación interceptada (medición longitudinal) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.	130
Figura 64. Comparación de los valores medios del índice de área foliar en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	130
Figura 65. Comparación de los valores medios del índice de área de los tallos en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	130
Figura 66. Comparación de los valores medios del índice de área de las espigas en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	130
Figura 67. Comparación de los valores medios del índice de área verde en las variedades antiguas, intermedias y modernas.....	130

ABREVIATURAS

Δ :	Discriminación isotópica del ^{13}C (‰)
AveHB:	Área verde por encima del nudo de la hoja bandera (cm^2)
CTD:	Depresión de la temperatura de la cubierta ($^{\circ}\text{C}$)
DAM:	Días transcurridos desde antesis a madurez
DSA:	Días transcurridos desde siembra a antesis
DSM:	Días transcurridos desde siembra a madurez
EAI:	Índice de área de las espigas (cm^2)
Fm:	Fluorescencia máxima (unidades relativas)
Fo:	Fluorescencia basal (unidades relativas)
FRI:	Fracción de radiación interceptada (%)
Fv:	Fluorescencia variable (unidades relativas)
GAI:	Índice de área verde (cm^2)
Grnm ² :	Número de granos por m^2
I:	Radiación transmitida (μmol de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Io:	Radiación incidente (μmol de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
I.C:	Índice de cosecha
K:	Coefficiente de extinción lumínica
LAI:	Índice de área foliar
LEP:	Longitud de la espiga principal (cm)
LHB:	Longitud hoja bandera (cm)
LP:	Longitud del pedúnculo (cm)
LT:	Longitud del tallo sin contar el pedúnculo (cm)
LTP:	Longitud del tallo principal (cm)
MDS:	Mínima diferencia significativa
NeE:	Número de espiguillas por espiga
NEP:	Número de espigas por planta
NEm ² :	Número de espigas por m^2
NGE:	Número de granos por espiga
NGes:	Número de granos por espiguilla
PMG:	Peso de mil granos (g)
SAI:	Índice de área de los tallos (cm^2)
SHB:	Superficie hoja bandera (cm^2)
SP:	Superficie pedúnculo (cm^2)
SPAD:	Contenido de clorofilas totales (unidades SPAD)
ST:	Superficie del tallo (cm^2)
SV:	Superficie de la vaina (cm^2)
$t_{1/2}$:	Mitad del tiempo de emisión de fluorescencia máxima (s)
Yha:	Producción por hectárea (kg/ha)
Ypl:	Producción por planta (g/planta)

RESUMEN

Los rendimientos del trigo duro en España presentan enormes oscilaciones anuales, debido a la incidencia de sequía, elevada radiación y altas temperaturas durante el desarrollo del grano. La contribución de la mejora genética al aumento del rendimiento del trigo duro desde 1960 se ha estimado en una tasa del 3% anual para las variedades obtenidas por el CIMMYT (México) y del 0.9% para variedades cultivadas en Canadá, España e Italia, si bien los incrementos en zonas óptimas han sido superiores a los obtenidos en zonas semi-áridas. Se ha demostrado que dichos incrementos han sido debidos fundamentalmente a un aumento del número de granos por unidad de superficie, ya que el peso medio del grano ha permanecido prácticamente invariable.

En el presente estudio, se ha valorado el impacto de la mejora genética sobre caracteres ecofisiológicos en relación con el rendimiento en una serie histórica de 24 variedades italianas y españolas de trigo duro (*Triticum turgidum* L. var. *durum*), agrupadas en antiguas (anteriores a 1950), intermedias (alrededor 1960) y modernas (últimos 25 años). El diseño experimental fue en bloques al azar con tres repeticiones y se llevó a cabo bajo condiciones de secano durante los años 2000 y 2001. Las variables estudiadas han sido el rendimiento en grano y sus componentes, una serie de parámetros ecofisiológicos (fluorescencia de la clorofila, depresión de la temperatura del dosel foliar, contenido de clorofilas, discriminación isotópica del ^{13}C , interceptación de radiación fotosintéticamente activa e índices de crecimiento relacionados con la superficie fotosintética), y caracteres morfofisiológicos relacionados con la adaptación del trigo duro a las condiciones mediterráneas (índice de cosecha, altura de la planta, longitud del pedúnculo, área y longitud de la vaina y del limbo de la hoja bandera, longitud y área del tallo principal, y área verde por encima del pedúnculo de la hoja bandera).

Los resultados indican que se ha producido un aumento de rendimiento desde las variedades antiguas a las modernas, principalmente a través del aumento del número de espigas y de granos por metro cuadrado, debido al aumento del número de granos por espiga y por espiguilla, ya que el peso medio del grano no ha variado significativamente desde las variedades antiguas a las modernas. Los resultados indican que la mejora genética ha provocado una reducción significativa en la altura de la planta, aumentado con ello el índice de cosecha, debido a que las variedades modernas invierten mayor cantidad de energía en producción de grano y menos en producción de paja.

En cuanto a los caracteres ecofisiológicos, no se ha encontrado variación significativa entre variedades antiguas y modernas en los parámetros de fluorescencia, aunque sí en el contenido de clorofilas. La depresión de la temperatura del dosel foliar fue significativamente menor en las variedades modernas, encontrándose positivamente relacionada con el peso medio por grano. La discriminación isotópica del ^{13}C aparece directamente relacionada con el rendimiento de grano, pero negativamente con el peso de mil granos, posiblemente debido a una elevada contribución de las reservas vegetativas para el llenado del grano en nuestras condiciones experimentales.

La fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada o transmitida por el dosel foliar, así como el coeficiente de extinción lumínica (K) no han presentado diferencias significativas entre las variedades antiguas y modernas. Mientras que el índice de área foliar y el índice de área de tallos han disminuido significativamente desde las variedades antiguas a las modernas, como consecuencia de la reducción en la altura de la planta, el índice de área verde de la espiga ha aumentado significativamente.

SUMMARY

Grain yields of durum wheat in Spain present great annual oscillations, due to the incidence of drought, high radiation and high temperatures during the development of the grain. The contribution of the genetic improvement to the annual increase of grain yield of durum wheat from 1960 has been estimated in 3% for the varieties obtained by CIMMYT (Mexico) and in 0.9% for varieties cultivated in Canada, Spain and Italy, although the increments in favourable areas have been superior to those obtained under semi-arid conditions. It has been demonstrated that these increments have been due fundamentally to an increase in the number of grains per m^2 , since the weight per grain has remained practically unchanged along the breeding process.

In the present study, the impact of the genetic improvement on several ecophysiological traits in relation with grain yield has been valued in a historical series of 24 Italian and Spanish varieties of durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*), grouped in old (previous to 1950), intermediate (surrounding 1960) and modern (last 25 years). The experimental design was a randomised complete block with three replications, carried out under rainfed conditions during the years 2000 and 2001. The studied variables comprised grain yield and yield components, several ecophysiological parameters (chlorophyll fluorescence, canopy temperature depression, chlorophyll content, ^{13}C isotope discrimination, interception of photosynthetic active radiation and growth indices associated with photosynthetic surface) and morphophysiological traits related with the adaptation of durum wheat to Mediterranean conditions (harvest index, plant height, peduncle length, surface and length of sheet and blade of flag leaf, surface and length of main stem and green area above the flag-leaf node).

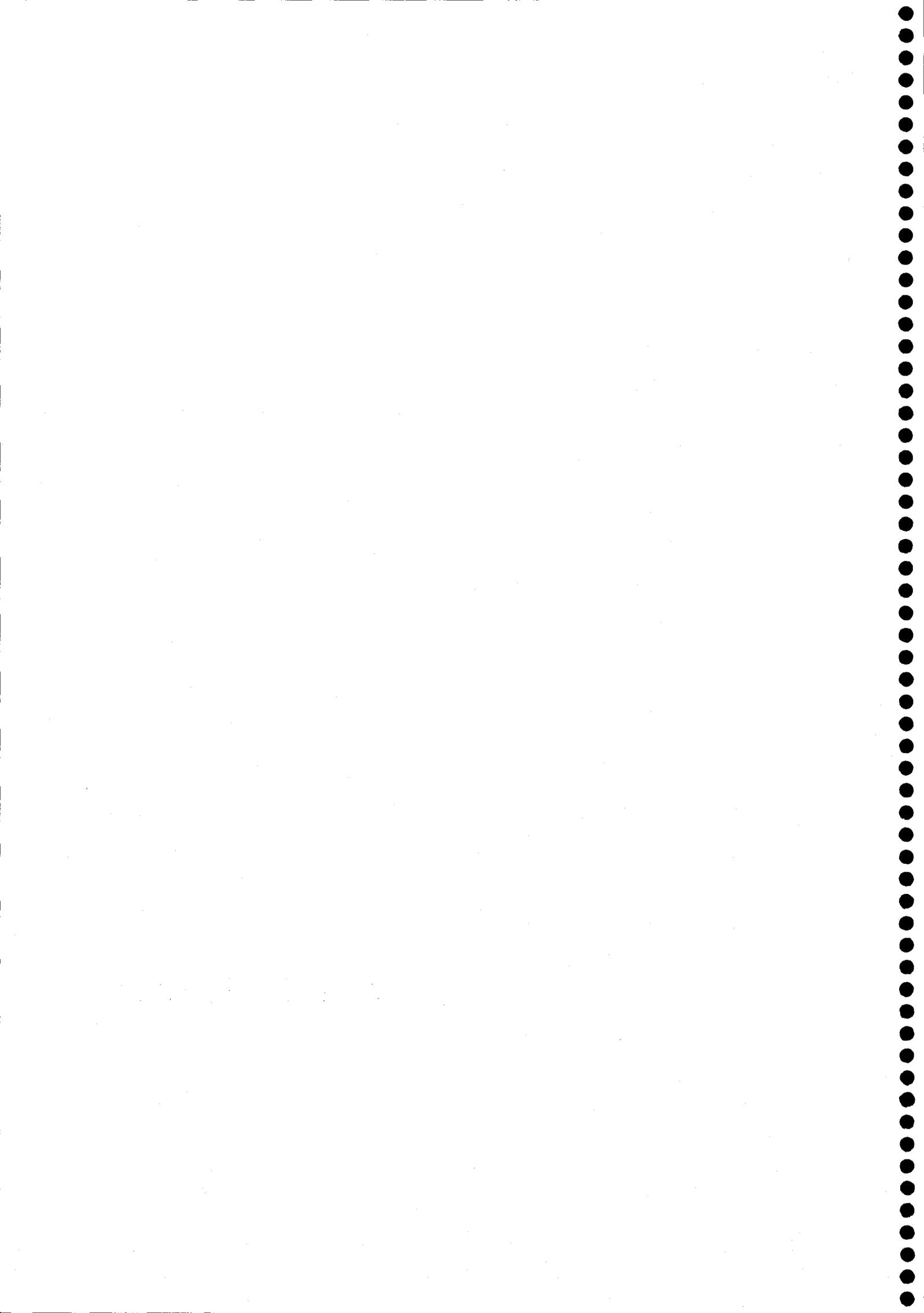
Results indicate that the increase in grain yield obtained from the old to the modern varieties, has been mainly achieved through the increase of the number of spikes and grains per m^2 , derived from the augment in both the number of grains per spike and per spikelet, since the mean weight per grain has not varied significantly from the old to the modern varieties. Genetic improvement has caused a significant reduction in plant height, related with parallel increases in harvest index, indicating that the modern varieties invest more resources for grain production and less for straw than the older ones. Whereas no significant differences were found between old and modern varieties in the parameters of fluorescence, chlorophyll content was higher in the modern varieties and canopy temperature depression was significantly lower in these, appearing positively related with the mean grain weight. ^{13}C discrimination being positively related with grain yield variations but negatively with the mean grain weight,

probably due to a higher contribution of vegetative reserves for grain filling under our experimental conditions.

The quantity of photosynthetically active radiation intercepted or transmitted by the canopy and the light extinction coefficient (K), did not present significant variations between old and modern varieties. While the leaf area and stem area indexes have diminished significantly from the old to the modern varieties, as a consequence of the reduction in the plant height, the spike area index increased significantly in the modern varieties.



1.- OBJETIVOS



1.- OBJETIVOS

En el trigo duro, como en la mayoría de los cultivos, la mejora genética ha sido el resultado de una selección empírica basada casi exclusivamente en el rendimiento. Actualmente, sin embargo, el mejor conocimiento de los procesos de desarrollo en los cereales y de sus mecanismos de resistencia a los estreses abióticos, junto con la mayor disponibilidad de instrumentos para cuantificar la respuesta a la sequía y la gran variabilidad genética que se ha detectado en dicha respuesta, han estimulado el interés por identificar caracteres morfológicos, agronómicos y fisiológicos que puedan ser utilizados, juntamente con los métodos tradicionales, en los programas de mejora para aumentar la eficacia de la selección. Una de las aproximaciones para ello consiste en estudiar como estos caracteres se han modificado a lo largo del proceso de selección, usando genotipos obtenidos en diferentes periodos y tratando de relacionar la magnitud de esa variación con la ganancia genética en el rendimiento.

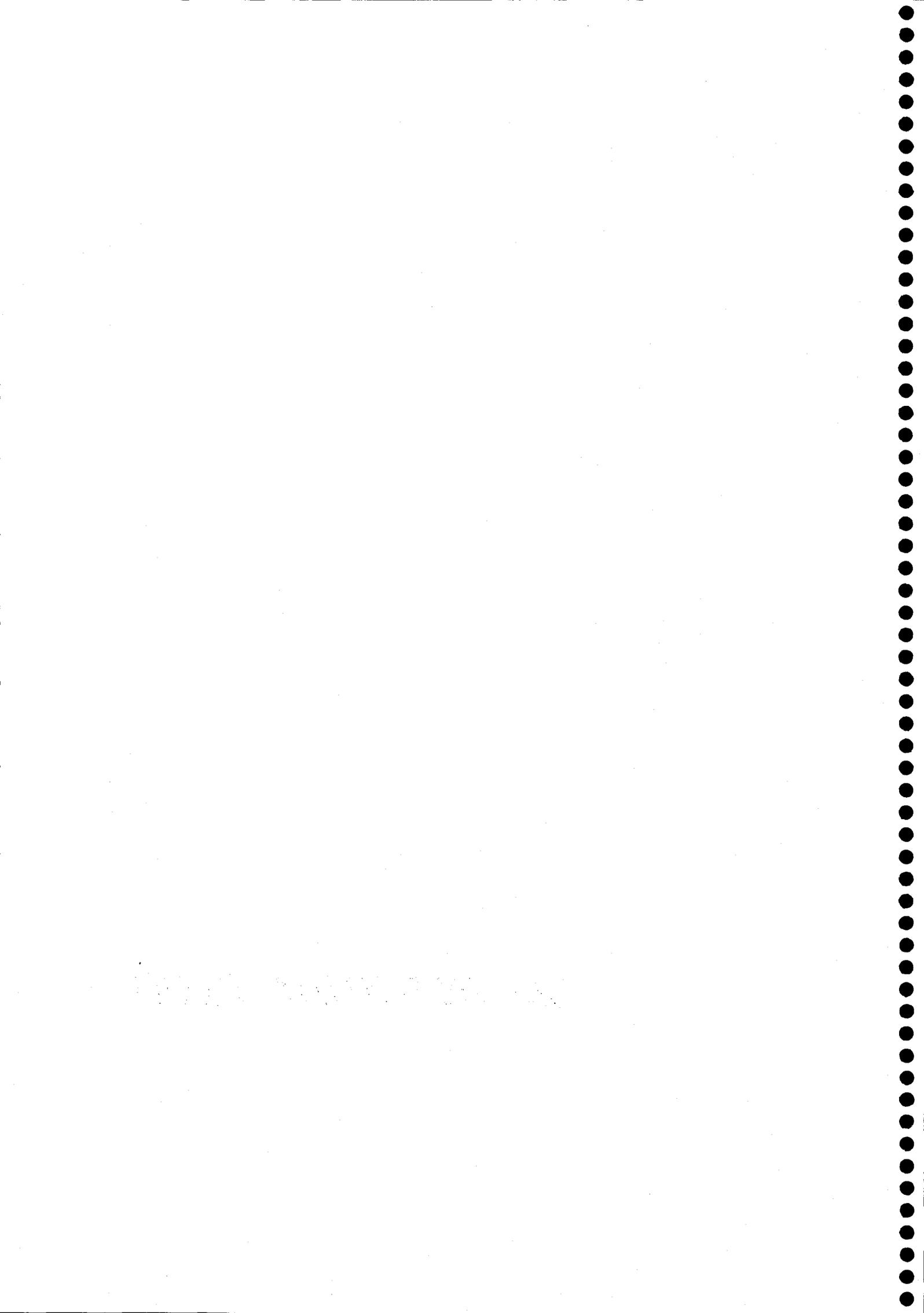
En este contexto, el objetivo general de esta Memoria de Tesis Doctoral ha consistido en la valoración del impacto de la mejora genética sobre una serie de caracteres ecofisiológicos y agronómicos relacionados con el rendimiento, mediante el estudio de una serie histórica de genotipos obtenidos en distintos períodos en España e Italia. Es de resaltar que en trigo duro existen muy pocos estudios comparativos de este tipo y ninguno, al menos en la bibliografía a nuestro alcance, para variedades mejoradas en el área mediterránea.

Dentro de este objetivo general, pueden señalarse los siguientes objetivos específicos:

- 1.- Cuantificar el impacto de la mejora genética tradicional sobre el rendimiento de grano y sus componentes en una serie histórica de 24 variedades españolas e italianas, durante dos campañas agrícolas bajo condiciones de secano.
- 2.- Analizar la formación del rendimiento en las variedades antiguas, intermedias y modernas, mediante análisis por coeficientes de sendero, para averiguar las causas de la ganancia genética en términos de componentes del rendimiento.
- 3.- Investigar la influencia que la mejora genética tradicional ha ejercido sobre una serie de parámetros ecofisiológicos y morfofisiológicos de interés en la adaptación del trigo duro a las condiciones mediterráneas.
- 4.- Valorar la utilidad de esos caracteres ecofisiológicos y morfofisiológicos como posibles criterios de selección en los programas de mejora de trigo duro para el ambiente mediterráneo.



2.- INTRODUCCIÓN



2.- INTRODUCCIÓN

La producción de trigo y su aprovechamiento han estado íntimamente ligadas al desarrollo de la agricultura y a la civilización a lo largo de los últimos 12.000 años. Algunas evidencias arqueológicas sugieren, incluso, una utilización más temprana, sobre 15.000 años a.C. (Harlan, 1981).

La domesticación del trigo, más que cualquier otra planta, ha permitido producir alimento en cantidades suficientes para mantener a los pueblos, su desarrollo cultural y religioso y la continuidad en el incremento de la población.

El impacto de la explotación del trigo ha sido global, no limitado a regiones particulares o preferencias étnicas. A ello ha contribuido su plasticidad y capacidad de adaptación a una gran variedad de condiciones ambientales, lo que ha llevado a su éxito de producción a lo largo y ancho del planeta.

El trigo proporciona la mayor fuente de energía, proteína y fibra alimentaria en la nutrición humana, constituyendo la base de multitud de productos elaborados por infinidad de culturas y grupos socioeconómicos (Faridi y Faubion, 1995).

El **trigo duro** (*Triticum turgidum* L.var. *durum*) es la especie más cultivada de trigo tetraploide. La superficie dedicada al cultivo del trigo duro en el mundo se estima alrededor de 17-18 millones de hectáreas. La producción mundial anual de este cultivo ronda los 30 millones de toneladas. La mayor producción se centra en América del Norte y la cuenca mediterránea.

En España la superficie dedicada al trigo duro ha evolucionado significativamente, pasando de 109.400 hectáreas en 1988 a 853.667 en 2001, lo que representa el 40% de la superficie dedicada al cultivo de trigo (AETC, 2001). El origen de este rápido incremento reside en las subvenciones comunitarias para la producción de esta especie en las zonas de cultivo tradicional. Una idea de la importancia de dichas ayudas la da la cifra percibida por los agricultores en las últimas campañas, que se ha situado alrededor de los 216 millones de euros anuales, solamente en concepto de subvención directa de la UE. Existe por tanto en este momento una gran demanda de variedades de trigo duro adaptadas a las condiciones agroclimáticas españolas.

El cultivo del trigo duro en España se concentra principalmente en el Valle del Ebro y Andalucía, representando más del 80% de la producción nacional y de la superficie destinada a dicho cultivo.

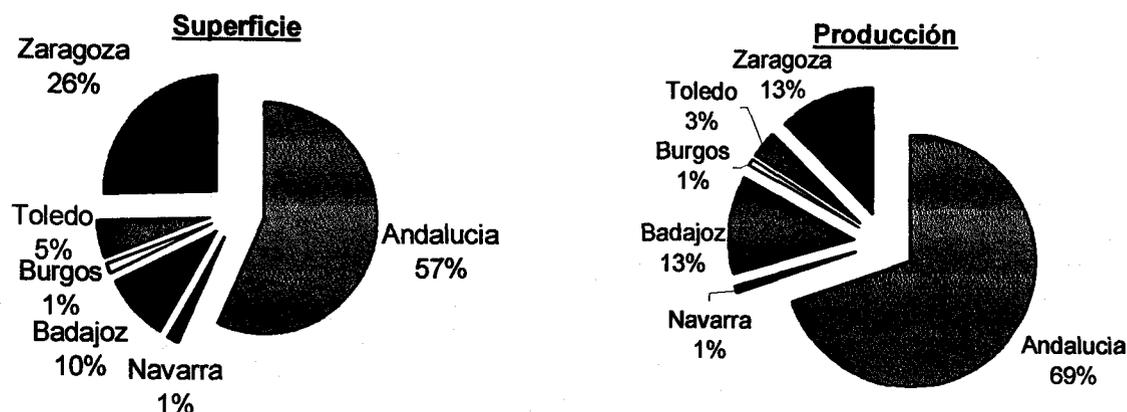


Figura 1. Distribución de la superficie destinada al cultivo de trigo duro y producción en España. (Fuente AETC, 2001).

2.1.- CLASIFICACIÓN Y EVOLUCIÓN DEL TRIGO

El nombre de trigo lo reciben varias especies del género *Triticum*, el cual se clasifica en la división *Magnoliophyta*, clase *Liliopsida*, orden *Cyperales* y dentro de éste, en la familia *Poaceae* (sin. *Graminaceae*), subfamilia *Festucoideae*, tribu *Triticaceae* (sin. *Hordeae*).

Las especies del género *Triticum* que se cultivan, se agrupan según el número de cromosomas que poseen, distinguiéndose así tres series, diploides ($2n=14$), tetraploides ($2n=28$) y hexaploides ($2n=42$) con genoma AA, AABB ó AABBDD respectivamente.

La evolución del trigo como especie cultivada, se cree que empezó con la selección a partir de un diploide salvaje *T. boeoticum* ssp. *aegilopoides*, para producir la forma cultivada del einkorn (*T. monococcum* L.) y de un tetraploide también salvaje, *T. dicoccoides* para dar lugar a la forma cultivada del emmer (*T. dicoccum* Schulb.). Se acepta de forma general que este proceso tuvo lugar dentro de la región conocida como creciente fértil, serie de cadenas montañosas que bordean los llanos de Mesopotamia y el desierto de Siria, así como en áreas de Anatolia y los Balcanes.

El grupo de los tetraploides está hoy ampliamente representado por el trigo duro (*T. turgidum* L. var. *durum*), que representa alrededor del 40% de la superficie dedicada al cultivo de trigo y el 35% del total de producción.

El origen del genoma B, ha sido objeto de un gran estudio e investigación, aunque sin conclusión definitiva. Evidencias morfológicas, geográficas y citológicas apuntan a *Aegilops speltoides* Tausch., como el más probable candidato, pero esto no ha sido confirmado.

En cuanto al origen del genoma D, parece provenir de *Aegilops squarrosa* L., y su adición al tetraploide AABB para dar lugar al hexaploide AABBDD, ha tenido un enorme impacto en la utilización y distribución geográfica del trigo.

2.2.- DESARROLLO DE LA PLANTA DE TRIGO

El desarrollo de un cultivo se define como la secuencia de los acontecimientos fenológicos controlados por los factores externos y que determinan los cambios morfológicos y funcionales de algunos órganos (Landsberg, 1977).

Los cereales se desarrollan siguiendo una serie de etapas, cuya duración depende del ambiente y de la variedad, lo que dificulta la predicción exacta de cada fase del desarrollo. El conocimiento del desarrollo de la planta, puede facilitar y ayudar a explicar los aspectos relacionados con la producción, así como a predecir el impacto de los estreses ambientales sobre la cosecha. Por tanto resulta de vital importancia caracterizar el desarrollo del cultivo, ya que los cambios ontogénicos tienen efectos importantes sobre el crecimiento y explican el efecto de las condiciones ambientales sobre los componentes del rendimiento (Kirby y Appleyard, 1981; Miralles y Slafer, 1999).

El ciclo biológico del trigo se puede dividir en 3 periodos o fases, cada uno de los cuales es designado por las características que la planta manifiesta durante el mismo:

- Periodo vegetativo, desde la germinación hasta fin de ahijado.
- Periodo reproductivo, se extiende entre encañado y fecundación.
- Periodo de maduración, desde la fecundación hasta la maduración de la semilla.

Estas fases se diferencian unas de otras por estados precisos y bien definidos sobre la planta, que se describen cronológicamente siguiendo diferentes escalas fenológicas. Las de mayor importancia pueden ser clasificadas en dos categorías, según el tipo de observación empleado (Pujol y Gorshs, 1989; Landes y Porter, 1989; López Bellido, 1991; Miralles y Slafer, 1999):

- Basadas en el estado de desarrollo del meristemo apical (evolución de la espiga): Escalas de Waddington, Cartwright y Wall (1983) y de Kirby y Appleyard (1984).
- Basadas en la morfología externa de la planta: Escalas de Feekes-Large (1954), Keller-Baggiolini (1954), Haun (1973), Zadoks-Chang-Konzak (1974) y Keppler, Rickman y Peterson (1982).

2.2.1.- Periodo vegetativo

Se divide a su vez en dos subfases principales:

- Germinación de la semilla y desarrollo de la plántula.
- Ahijamiento.

2.2.1.1.- Germinación y emergencia

Desde el comienzo de la germinación hasta la aparición de la primera hoja, el crecimiento depende de las reservas de carbohidratos existentes en el endospermo, de las que las raíces seminales utilizan más de la mitad (Williams, 1960). Cuanto más grande es la semilla, mayores son las reservas acumuladas y más rápida es la aparición de la plántula (Evans, 1983). En trigo duro en el área mediterránea se ha encontrado una relación altamente significativa entre el tamaño de la semilla y el posterior desarrollo de las plántulas (Aparicio, 2000; Molina-Quirós, 2000), estando el volumen del embrión significativamente correlacionado tanto con la tasa de desarrollo (Aparicio, 2000) como con el vigor inicial (Molina-Quirós, 2000) durante los primeros estadios de crecimiento del cultivo.

Cuando se reúnen las condiciones necesarias para la germinación, generalmente entre 4 y 37°C, con un óptimo situado entre 20 y 25°C y una humedad relativa mínima de 35-45% del peso del grano (Evans, 1983), se incrementa la actividad fisiológica de la semilla, lo que se traduce en un rápido crecimiento de los meristemas presentes en el embrión y en la movilización de las reservas del grano, como consecuencia de una importante activación enzimática. En el interior del grano los constituyentes insolubles del endospermo (almidón y proteínas) desaparecen por la acción de las enzimas, principalmente alfa-amilasas y proteasas liberadas en la capa de aleurona como respuesta a las giberelinas producidas en el escutelo (Simmons, 1987; López Bellido, 1991).

Finalizada la germinación, las raíces seminales se extienden en el suelo para que la plántula pueda alimentarse, mientras que el coleóptilo se dirige a la superficie después de haber terminado su crecimiento debajo del suelo. A continuación aparece en el nivel del suelo el punto de crecimiento gracias a la expansión del rizoma, el entrenudo situado por encima del coleóptilo. La tasa de emergencia del trigo presenta variación genética y está positivamente correlacionada con la longitud del coleóptilo y la temperatura (Aparicio, 2000). No obstante, la selección por coleóptilos largos fue sólo parcialmente efectiva para mejorar la tasa de emergencia (Allan *et al.*, 1962; Evans, 1983).

La nascencia es lenta cuando el contenido de humedad es excesivo, aumentando el periodo entre la siembra y la emergencia, debido a la falta de oxígeno alrededor de la semilla (Kirby y Appleyard, 1981; Lersten, 1987; López Bellido, 1991).

La emergencia de la plántula es considerada como el momento en que se observa el ápice de la primera hoja a través del coleoptilo, el cual se marchita tras ser perforado por dicha hoja (Pujol, 1998; Miralles y Slafer, 1999). Ésta

crece, aparece la segunda, después la tercera y la cuarta. En el estadio de cuatro hojas suele aparecer el primer tallo hijo.

La formación de una hoja se inicia en un punto lateral del ápice, donde aparece una pequeña protuberancia que se irá extendiendo hasta constituir una especie de collar que abrazará a aquél. Cuando el primordio de hoja empieza su crecimiento ascendente, se transforma en un tubo que sube por el interior de la vaina de la hoja precedente. En el momento en que el ápice de la hoja asoma al exterior, el limbo reduce su velocidad de crecimiento, fenómeno que coincide con la formación de la lígula y con la diferenciación de las dos partes de la hoja; mientras tanto, el limbo continúa alargándose por crecimiento intercalar, hasta que se detiene; a continuación la vaina toma el relevo y protagoniza el crecimiento. En el momento en que la lígula sale al exterior se reduce progresivamente el crecimiento de la vaina, bascula el limbo y la hoja se convierte en adulta (Pujol, 1998).

La tasa de aparición de hojas es menor que la de iniciación de primordios y no todos éstos dan lugar a hojas desarrolladas. El filocrono, o tiempo térmico (medido en grados-días acumulados) entre la aparición de dos hojas consecutivas, es generalmente inferior a la tasa de aparición de primordios foliares (McMaster, 1997).

El ritmo de aparición de hojas está determinado principalmente por la temperatura y también, aunque en menor medida, por el fotoperiodo (McMaster, 1997; Pujol, 1998; Miralles y Slafer, 1999). Otros factores como nutrientes, humedad edáfica, salinidad, CO₂, vernalización, tamaño de la semilla y profundidad de siembra pueden afectar también al filocrono.

2.2.1.2.- Ahijamiento

La capacidad de ahijamiento varía enormemente entre variedades; los genes de enanismo (genes *Rht*) inducen un mayor ahijamiento en aquellas variedades que los poseen, mientras que el gen recesivo *Tin* inhibe el ahijamiento en trigo (McMaster, 1997)

Cuando la planta tiene cuatro hojas comienza el ahijamiento, apareciendo en la axila de la primera hoja el primer tallo, a partir de la yema lateral o axilar. A medida que progresa el ahijamiento, el crecimiento de las yemas diferenciadas da lugar a la aparición de los tallos de la segunda, tercera y cuarta hojas sucesivamente. Paralelamente se inicia también la diferenciación de las raíces secundarias. Todos estos tallos se llaman primarios, a partir de los cuales, por el mismo proceso, pueden surgir tallos secundarios y terciarios. Las yemas axilares se alargan siguiendo el orden de edad de las hojas, alternativamente de una parte y de otra de la yema apical, según están situadas las hojas. A medida que éstas crecen, los tallos herbáceos se distancian y se reparten alrededor del eje de la planta, utilizando el mayor espacio posible para situar sus hojas en las capas superiores mejor iluminadas del dosel foliar y captar la suficiente cantidad de luz que asegure su crecimiento (Davidson y Chevalier, 1990).

Al comienzo del ahijado los vástagos dependen totalmente de la planta madre en el suministro de carbohidratos y nutrientes. Estos se independizan de sus tallos parentales cuando han desarrollado unas 3 hojas completamente expandidas, momento en el que se forman las raíces adventicias en su base (Fletcher y Dale, 1974). La emergencia de los tallos hijos no asegura su supervivencia, ya que un porcentaje variable de los tallos hijos mueren sin producir espiga (Simmons *et al.*, 1982; Davidson y Chevalier, 1990). El desarrollo de los brotes hijos parece estar regulado por el equilibrio hormonal

de la planta y por el suministro de asimilados (Sharif y Dale, 1980), así como por procesos fotomorfogénicos condicionados por cambios en la calidad de la luz dentro del dosel foliar, incrementándose la mortalidad de los tallos hijos especialmente por una baja proporción rojo:rojo lejano (Casal, Sánchez y Deregibus, 1987).

La capacidad de ahijamiento depende de la variedad, de la densidad de semilla y de las condiciones ambientales, especialmente luz, temperatura, disponibilidad de agua y nitrógeno (Thorne, 1962; Kirby y Faris, 1972; Simmons *et al.*, 1982; Pujol, 1998). Esta etapa es de especial importancia en los cereales, puesto que la capacidad de ahijamiento determina el número final de espigas del cultivo (Kirby y Faris, 1972; Ramos *et al.*, 1982; Elhani, 1999)

La formación sucesiva de los tallos en los cereales implica que los componentes del rendimiento se forman en diferentes periodos durante el crecimiento. Durante esta fase también se va a determinar otro de los componentes de la cosecha, el número de granos por espiga, al coincidir el final de la misma con el estadio del desarrollo apical en el que se alcanza el máximo número de primordios florales (Kirby y Appleyard, 1986). En los tallos formados más tarde es más rápido el periodo de formación de espiguillas y flores y de este modo su número es menor, aunque el grado de reducción de los órganos preformados puede también variar. Así mismo, el peso de mil granos puede ser reducido por un periodo de llenado del grano más corto y por una superficie foliar más pequeña en los tallos formados más tarde (Miralles y Slafer, 1999).

El mecanismo de la diferenciación entre tallos fértiles y no fértiles no está aún claro. Entre otros factores puede estar relacionado con el peso seco y el grado de desarrollo, en especial la diferenciación del ápice (Slafer y Rawson, 1994; Miralles y Slafer, 1999). Otro factor importante en la fertilidad de los tallos es su peso seco. El rendimiento de grano de un tallo está directamente

correlacionado con su peso seco. La competencia por los nutrientes, la humedad del suelo y la luz, son algunos de los factores externos que afectan a la fertilidad de los tallos, principalmente a través de su efecto sobre la densidad de plantas (Siddique *et al.*, 1989b; Miralles y Slafer, 1999).

Un buen nivel de ahijamiento es un carácter deseable en ambientes secos, ya que las variedades con alto y poco variable número de tallos hijos por unidad de área, tienden a poseer una gran cosecha de grano (Ramos *et al.*, 1982; Hadjichristodoulou, 1985), mientras que un ahijado excesivo es indeseable para obtener máximos rendimientos, pues los tallos y las espigas compiten cuando el cultivo es demasiado denso y el nivel de otros componentes disminuye. Existe un nivel de tallos o número de vástagos óptimo por unidad de área para cada variedad y condición agroecológica, al igual que también hay un número óptimo de plantas.

2.2.2.- Periodo reproductivo

La determinación precisa del comienzo del periodo reproductivo es difícil de determinar, ya que la planta no presenta modificaciones morfológicas visibles externamente (García del Moral y Ramos, 1989; Miralles y Slafer, 1999). Por ello se requiere observar la yema terminal o ápice, pues al mismo tiempo que el tallo se alarga dicha yema modifica totalmente su función, pasando de simple yema vegetativa a ser el esbozo de inflorescencia en la que se van a diferenciar sucesivamente todas las partes y órganos de la futura espiga, es decir, se cambia del simple crecimiento vegetativo al proceso de desarrollo reproductivo (Kirby y Appleyard, 1984; Miralles y Slafer, 1999). El llamado estadio de doble arruga, se ha tomado tradicionalmente como el inicio del periodo reproductivo. Los cambios de orden bioquímico que tienen lugar en la planta no están establecidos, pero sus primeros efectos sobre el ápice se manifiestan en la elongación del mismo, en la súbita formación de primordios de hojas (que

apenas se desarrollan) y en la aparición de los primordios de yemas axilares (Bonnet, 1983; Kirby y Appleyard, 1984; Pujol, 1998). Este periodo puede dividirse en dos fases: fase de iniciación floral y fase de desarrollo de la inflorescencia.

2.2.2.1.- Fase de iniciación floral

Marcada por el estadio de doble arruga, donde se produce el cambio de ápice vegetativo a reproductivo, mientras la planta sigue emitiendo hojas y tallos hijos. Al final de la fase se habrán diferenciado la totalidad de los primordios de espiguilla, por lo que a partir de ese momento, queda determinado el tamaño máximo de la inflorescencia (Kirby y Appleyard, 1984; Miralles y Slafer, 1999).

Los primordios de espiguilla se desarrollan de forma acrópeta. Algunos de ellos lo hacen antes del estadio de doble arruga. El número final de espiguillas difiere según la variedad, con un máximo alrededor de 30 espiguillas por espiga (Bonnet, 1983; McMaster, 1997).

El desarrollo de primordios de espiguilla es dos o tres veces más rápido que el desarrollo de primordios foliares, aunque este carácter también varía ampliamente entre variedades.

La temperatura es el principal factor que controla la tasa de iniciación del desarrollo de primordios de espiguilla, así como la duración de la misma. La acción del fotoperiodo está menos estudiada.

La fertilización nitrogenada presenta efectos variables sobre el desarrollo de primordios de espiguilla. Generalmente no afecta al número de espiguillas formadas (McMaster, 1997; Toyota *et al.*, 2001).

2.2.2.2.- Desarrollo de la inflorescencia

Al acabar la fase de iniciación floral, todas las espiguillas embrionarias han alcanzado, aproximadamente, el mismo estado de desarrollo. Se inicia la fase de desarrollo de la inflorescencia, en la cual la planta sufre una serie de cambios que afectan, no solo al ápice, sino también al tallo y otros órganos de la misma.

El ápice se transforma en inflorescencia; en cada primordio de espiguilla se irán desarrollando los distintos órganos florales. Un máximo de 8 – 12 primordios florales se presentan en cada espiguilla, pero menos de la mitad darán lugar a flores fértiles, debido al aborto de gran número de ellos. El aborto floral comienza en estado de zurrón o cuando la hoja bandera está totalmente desplegada y se extiende hasta antesis (Bonnet, 1983; McMaster, 1997).

Se produce el alargamiento del tallo, consecuencia del alargamiento de los entrenudos, cada uno de los cuales supera al precedente. El crecimiento del tallo implica el desplazamiento hacia arriba del ápice reproductivo o futura inflorescencia, la cual, a medida que evoluciona, está protegida por las vainas de las hojas más jóvenes. Cuando esta protección se reduce a la vaina de la última hoja, se produce un engrosamiento de la inflorescencia y la vaina se hincha, alcanzándose el llamado estadio de zurrón (Pujol, 1998). Recientemente, Villegas *et al.* (2001), trabajando con 25 genotipos de trigo duro de diversos orígenes han encontrado que el estrés hídrico ejerce menos efecto sobre la elongación de los tallos que sobre la acumulación de biomasa.

La permanencia de la planta en estado vegetativo durante un tiempo suficiente, es necesario para que forme la superficie foliar para alimentar los esbozos florales. Las variedades provistas de un periodo juvenil prolongado pueden adaptarse a una gran gama de latitudes, de estaciones y de sistemas de cultivo.

En el trigo hay tipos que responden a día largo desde la primera hoja, en tanto que otros quedan indiferentes hasta el estado de la séptima hoja (Evans, 1987; López Bellido, 1991; Slafer y Rawson, 1994; Miralles y Slafer, 1999).

Durante esta etapa del desarrollo se determina el número de tallos hijos que producen espiga, mientras que el resto retrasan su crecimiento o incluso lo detienen. Su primer síntoma visible es un enderezamiento de los tallos, que adquieren cada vez más un porte erecto. El ápice del tallo permanece por debajo de la superficie del suelo hasta que comienza el encañado.

Entre las variedades de trigo existe una amplia gama de necesidades de vernalización, desde los trigos de primavera que no requieren frío, hasta los que precisan hasta un máximo de 50 a 60 días de frío (entre 0 y 5°C). El grado de vernalización debe ser conocido para establecer la fecha de siembra y adaptar el ciclo de cultivo al medio. Con ello se evitará, por ejemplo, el retraso de la iniciación floral que supone un acortamiento de la fase reproductiva y en consecuencia, la reducción del número de espiguillas y de flores susceptibles de ser fecundadas (Slafer y Rawson, 1994).

El trigo es una planta de día largo, puesto que no llega a formar los esbozos de espiguilla hasta que la duración del periodo de luz diario supera un umbral llamado *hemeroperiodo crítico*. Este umbral es diferente según la especie, siendo del orden de 12 a 14 horas. No obstante las necesidades de días largos no son absolutas, pues días más cortos no siempre impiden la iniciación floral, aunque la retrasan, disminuyendo la dominancia apical al cambiar la relación entre las sustancias estimuladoras e inhibidoras, con lo cual el ahijado es más abundante y uniforme.

La mayor parte de los trigos de invierno tras haber sufrido la vernalización y los tipos de primavera, diferencian los esbozos de espiga una vez formada la

séptima hoja; sin embargo, en días cortos, tiene lugar después de haberse formado la hoja veinticinco (Bonnet, 1983; Miralles y Slafer, 1999).

Cuando las condiciones climáticas son favorables, los entrenudos empiezan a crecer en longitud, desarrollándose en cada nudo, una hoja. Las vainas foliares se alargan y por reabsorción del tejido central del entrenudo aparece la cavidad medular. Posteriormente, el crecimiento del tallo se produce a partir del meristemo intercalar (nudo) y el entrenudo se alarga solamente cuando la hoja que se inserta encima de él ha terminado su crecimiento. Los entrenudos van aumentando su longitud a medida que nos aproximamos al extremo del tallo, de manera que el último entrenudo puede llegar a representar la mitad de la longitud del tallo y los inferiores están comprimidos en unos pocos milímetros del tallo.

El intervalo de tiempo entre la emergencia de hojas consecutivas varía con la temperatura (Gallagher, 1979; Miralles y Slafer, 1999), existiendo una relación lineal entre el número de hojas y el tiempo térmico, definido como la temperatura acumulada por encima de una temperatura base de 0°C (Baker *et al.*, 1980; Cao y Moss, 1989; Miralles y Slafer, 1999). Algunos autores sugieren que la tasa de aparición de hojas en cultivos de trigo depende directamente de la tasa a la cual cambia el fotoperiodo durante la emergencia de la planta (Baker *et al.*, 1980; Kirby *et al.*, 1982, 1985; Ellis y Russell, 1984). Mitchel *et al.*, (1991), han desarrollado varios modelos para predecir la floración y la emergencia de la hoja bandera en cultivos de trigo, concluyendo que existe una compensación entre la formación de primordios foliares en el ápice y la emergencia de la hoja, lo que asegura que el área foliar alcance su máximo desarrollo, en un área determinada, más o menos en la misma fecha. Recientemente, Villegas *et al.* (2001) han encontrado que el crecimiento del trigo duro bajo condiciones mediterráneas, puede ser descrito en función del tiempo térmico mediante una curva logística asimétrica. Asimismo, Ciudad

(2002), ha desarrollado y validado un modelo fenológico basado en el fotoperiodo y vernalización acumulados que permite predecir con bastante exactitud la floración de las cebadas en España.

La magnitud alcanzada por el área foliar depende del número de primordios foliares que se produzcan por el meristemo apical, de la duración del periodo durante el que estos primordios puedan diferenciarse en hojas, de la velocidad de crecimiento y expansión de esas hojas y, finalmente, del tiempo en que permanezcan verdes (García del Moral y Ramos, 1989). El estrés hídrico puede reducir considerablemente la tasa de expansión foliar, dando lugar a bajos índices de área foliar (Hsiao *et al.*, 1976; Villegas *et al.*, 2001). La tasa de expansión foliar también depende de la radiación, fotoperiodo y disponibilidad de nutrientes (Friend *et al.*, 1962). La abundancia de nitrógeno y humedad también favorecen la expansión de las hojas, por lo cual la fertilización nitrogenada incrementa el área foliar, mientras que la sequedad la deprime. Por el contrario, a partir de la expansión completa de las hojas, las elevadas temperaturas aceleran su senescencia, disminuyendo el índice de área foliar y la interceptación de luz (García del Moral y Ramos, 1989).

Durante esta fase existe gran competencia entre los tallos portadores de espiga y el resto, absorbiendo los primeros todos los nutrientes a expensas de los demás, que mueren. Tradicionalmente también se ha sugerido que al aumentar el sombreado de los tallos más jóvenes por el desarrollo del dosel foliar, se inicia la senescencia prematura de los tallos (Kirby y Faris, 1972). Por el contrario, Casal, Sánchez y Deregibus (1987) sugieren que la mortalidad de los tallos no está motivada por falta de luz, sino más bien por una respuesta fotomorfogénica a la calidad de la luz filtrada por el dosel foliar, por lo que el sombreado no sería un factor primordial, sino que juega un papel adicional en la senescencia de los tallos.

En esta fase hay un crecimiento muy activo en tamaño y peso, por lo que la planta es muy sensible a la sequía y a la fertilización nitrogenada (Reilly, 1990; Villegas *et al.*, 2001).

2.2.2.3.- Espigado

Se define como el momento en que la inflorescencia aparece en el exterior de la vaina. Después del espigado, el tallo prosigue en su proceso de crecimiento, más o menos acentuado dependiendo de la variedad. Cuando acaba el crecimiento del tallo tiene lugar la floración o antesis: apertura de las glumillas, salida de los estambres y liberación de los granos de polen. El trigo es una planta autógena, en la que más del 96% de sus flores son autofecundadas. La fecundación tiene lugar antes de la antesis. La dinámica de la fecundación, sigue el mismo patrón que la diferenciación de las espiguillas y flores, desde la mitad de la espiga hacia los extremos (Miralles y Slafer, 1999).

La viabilidad del polen se mantiene hasta 30 minutos bajo condiciones favorables. El desarrollo del polen es sensible a la intensidad de la luz. Una baja intensidad lumínica durante la formación del polen reduce su producción en las anteras. La duración de la viabilidad del polen depende, así mismo, de las condiciones meteorológicas. El grano de polen germina 1 minuto después de alcanzar el estigma (McMaster, 1997).

La antesis normalmente tiene lugar tres o cuatro días después de la emergencia de la espiga, aunque puede reducirse a uno o dos días si el tiempo es cálido. La fecundación, que dura unos pocos minutos, comienza en las espiguillas centrales y continúa hacia ambos extremos de la espiga (Simmons, 1987; McMaster, 1997). A nivel del cultivo, el espigado tiene lugar cuando el 50% de los tallos han superado la situación anterior, concluyendo a los pocos días.

La duración del día no es el único factor que influye en la iniciación floral. La temperatura juega un papel importante, así como las condiciones de humedad (Miralles y Slafer, 1999). La sequía o el exceso de agua pueden provocar esterilidad en las flores, al igual que temperaturas excesivamente bajas, inferiores a unos valores críticos que son diferentes para los cereales de climas templados y cálidos (Miralles y Slafer, 1999; López Bellido, 1991).

Durante el periodo reproductivo, además, ocurren otros procesos fisiológicos, como la inhibición del ahijamiento, la acumulación de sustancias de reserva y la disminución de la actividad del sistema radical. En este período, la tasa de acumulación de materia seca por el cultivo es máxima (Villegas *et al.*, 2001).

El ritmo con que se desarrollan las diversas fases del periodo reproductivo es de capital importancia para la producción de grano en ambiente mediterráneo, ya que una excesiva velocidad puede exponer a la inflorescencia a heladas tardías, mientras que un retraso puede dar lugar a que la maduración del grano se vea afectada por el calor y la sequía del final del ciclo (Pujol, 1998).

Durante esta fase, el crecimiento del tallo tiende a estabilizarse, aunque el entrenudo superior puede continuar su crecimiento aún después de la antesis, dependiendo del genotipo, riqueza del suelo y condiciones ambientales (Kirby y Appleyard, 1981; Simmons, 1987; López Bellido, 1991; Villegas *et al.*, 2001).

El área foliar alcanza su máximo valor antes de la floración, para decrecer posteriormente debido a la senescencia y muerte de los tallos, al avanzar la fase de espigado. Las altas temperaturas y la sequía afectan negativamente a la formación de los órganos reproductores, induciendo esterilidad del polen.

La polinización y la fecundación del trigo pueden tener lugar a un máximo de temperatura de 32°C, con un óptimo comprendido entre 18 y 24°C y un mínimo de 10°C.

Cuando ocurre un déficit hídrico antes o durante la antesis y la fecundación, se forman menos granos por espiga, debido a una mayor tasa de esterilidad de las flores (Briggs *et al.*, 1999), por lo que el riego suele aumentar la fertilidad de las flores.

2.2.3.- Periodo de formación y maduración del grano

El porcentaje de flores fértiles que dan lugar a grano, es bastante menor del 100%, principalmente a causa de la competencia por los asimilados entre las flores tras la fecundación (Miralles y Slafer, 1999).

El crecimiento del grano sigue una curva sigmoidea, la cual frecuentemente se divide en tres fases principales (García del Moral y Ramos, 1989; McMaster, 1997; Pujol, 1998; Miralles y Slafer, 1999):

a) Etapa de multiplicación celular activa: dominada por la división celular. Ocupa entre el 20 y el 30% del total del periodo de llenado del grano. Durante esta fase aumenta el número de células que componen el endospermo y la cantidad de agua y potencial hídrico de la semilla (McMaster, 1997). El aporte de asimilados durante esta fase regula el número de células formadas. El grano crece rápidamente, incrementando su volumen y peso en agua y si se le oprime libera un líquido blanquecino, diciéndose que el grano es acuoso.

b) Etapa de acumulación de carbohidratos y proteínas. Se solapa con la anterior y supone el 50 – 70% del periodo de llenado del grano. El crecimiento del grano en esta fase es debido a la acumulación de almidón y proteínas en las

células del endospermo. Al principio de esta fase, el grano tiene aún poca consistencia y se dice que se encuentra en estadio de grano lechoso. Posteriormente se reduce la acumulación de agua, con lo cual aumenta la consistencia del grano, pasando éste al estado de grano pastoso.

c) Etapa de desecación. El grano pierde agua con rapidez, pasando del estado pastoso-duro a duro y dejando de acumular reservas. En esta última fase, desciende el contenido de agua, al principio lentamente y luego, una vez que llega alrededor del 40%, en forma súbita hasta alcanzar un 5-14% (Pujol, 1998). Se alcanza entonces el estado de madurez y el grano se encuentra en condiciones óptimas para la recolección.

La madurez fisiológica se define como el momento en que el grano ha acumulado la máxima cantidad de materia seca. Externamente se puede considerar que se ha alcanzado la madurez cuando se produce la pérdida del color verde de las glumas o del pedúnculo.

Independientemente de la localización del grano en la espiga, el patrón de crecimiento es el mismo para todos los granos. Si bien varía el momento de inicio y fin dependiendo de la localización. En general, los granos basales de una espiguilla se desarrollan antes que los situados más próximos al ápice, alcanzando mayor tamaño. El peso final del grano depende considerablemente de factores tanto abióticos como bióticos.

En cuanto a la duración del llenado del grano dentro de la espiga, no está suficientemente claro si todos los granos terminan su llenado de forma simultánea o no. Al parecer, los granos de las espiguillas terminales pierden antes la clorofila, síntoma de haber alcanzado la madurez fisiológica (McMaster, 1997).

Entre tallos principales y tallos hijos, la tasa de crecimiento del grano, la duración del periodo de llenado y el peso final del grano, es menor en las espigas de los tallos hijos que en las espigas de los tallos principales (McMaster, 1997).

2.3.- PRINCIPALES FACTORES QUE REGULAN EL DESARROLLO DEL TRIGO

Cambios en la fecha de siembra o en la localización de la misma pueden alterar en gran medida la duración de las distintas fases de desarrollo del trigo, dependiendo además de la variedad utilizada (Kirby y Appleyard, 1984; Slafer y Rawson, 1994). Los principales factores ambientales que afectan al desarrollo son la temperatura y el fotoperiodo. Otros factores tales como la disponibilidad de nutrientes, humedad, densidad del cultivo y radiación, pueden modificar el desarrollo, aunque en menor medida (Evans 1987; Slafer y Rawson, 1994; Frank y Bauer, 1995; Kirby, 1995; Miralles y Slafer, 1999).

La respuesta del trigo a la vernalización y al fotoperiodo proporciona las bases de la amplia adaptabilidad de esta especie. La vernalización produce una aceleración en el desarrollo como consecuencia de la exposición a bajas temperaturas, que son percibidas por el ápice una vez que la semilla comienza el proceso de imbibición o incluso durante el desarrollo de la semilla en la planta madre. Las distintas variedades responden de forma diferente a la vernalización, desde aquellas que no requieren exposición a bajas temperaturas, hasta aquellas en que es un requisito obligado. En variedades de invierno, la vernalización es uno de los factores que más inciden en la duración del periodo desde siembra hasta doble arruga (Kirby *et al.*, 1999)

En cuanto al fotoperiodo, el trigo es una planta de día largo; a mayor duración del día, el desarrollo es más rápido. Al igual que en el caso de la vernalización, hay un amplio rango de variación genética en respuesta al fotoperiodo. Tanto en vernalización como en fotoperiodo, la presencia de alelos dominantes respecto al control de estos caracteres, confiere insensibilidad a los mismos (Miralles y Slafer, 1999)

Normalmente los fotoperiodos largos reducen el tiempo hasta llegar a la antesis, debido a una aceleración en el desarrollo desde la emergencia de la plántula hasta la iniciación floral o en algunos casos, hasta la iniciación de la espiguilla terminal. Este incremento en la velocidad de desarrollo está asociado con una reducción en el número de primordios foliares y de espiguilla. Ello implica que la tasa de iniciación de primordios en el ápice, no está afectada por el fotoperiodo (Slafer y Rawson, 1994; Miralles y Slafer, 1999).

Aunque se considera que el fotoperiodo afecta principalmente al periodo vegetativo, algunos autores (Connor, Theiveyanathan y Rimmington, 1992; Manupeerapan, 1992) sostienen que la duración de la fase desde la iniciación de la espiguilla terminal hasta antesis, en algunas variedades, puede ser incluso más susceptible al fotoperiodo que la fase de desarrollo vegetativo.

En general, los fotoperiodos largos reducen el tiempo hasta espigado y reducen el número de hojas, aunque ejerciendo un ligero efecto sobre la tasa de aparición de las mismas.

Algunas variedades muestran además interacción entre vernalización y fotoperiodo. Así, la duración de la fase vegetativa y la reproductiva preantesis, cambian en respuesta al fotoperiodo, dependiendo del nivel de satisfacción de los requerimientos de vernalización (González *et al.*, 2002).

No solo vernalización y fotoperiodo interactúan fuertemente para determinar la duración del periodo hasta espigado, sino que la magnitud y dirección de tal interacción depende de la variedad (Miralles y Slafer, 1999).

Aunque las plantas no responden al fotoperiodo hasta que no emergen de la superficie del suelo (Hay y Kirby, 1991), la respuesta a la temperatura y a la humedad comienza tan pronto como la semilla es imbibida y continúa hasta la madurez fisiológica (Angus *et al.*, 1981 a, b; Del Pozzo *et al.*, 1987; Porter *et al.*, 1987; Slafer y Savin, 1991).

La temperatura tiene una influencia importante sobre el desarrollo de las plantas. En general cuanto más alta es la temperatura, el desarrollo es más rápido y en consecuencia, más corto el tiempo necesario para completar una fase de desarrollo (Slafer y Rawson, 1994).

La tasa de iniciación foliar y aparición de hojas están linealmente relacionadas con la temperatura. Sin embargo, no hay efecto de la temperatura sobre el número de primordios iniciados y por tanto el número final de hojas no depende prácticamente de la temperatura (Miralles y Slafer, 1999).

Los distintos genotipos varían significativamente en su respuesta a la temperatura, si bien, al contrario de lo que ocurre con la vernalización y el fotoperiodo, todos son susceptibles frente a la temperatura en mayor o menor grado (Slafer y Rawson, 1994).

En trigo, la exposición a vientos calurosos durante el estado de zurrón, o a altas temperaturas durante la antesis, puede reducir drásticamente el número de granos por espiga (Smika y Shawcroft, 1980).

En cuanto a las bajas temperaturas, la sensibilidad del trigo depende del estado de desarrollo de la planta. No obstante el trigo presenta una amplia resistencia al frío.

La temperatura controla la respuesta del desarrollo en los cereales, especialmente de las variedades que requieren vernalización para pasar del periodo vegetativo al reproductivo. Temperaturas por debajo de 10°C satisfacen las necesidades de vernalización en trigo (Flood y Halloran, 1984), aunque los requerimientos de frío no son los mismos para todas las variedades.

En general se acepta que la vernalización solo afecta a la duración del periodo vegetativo hasta la iniciación floral, aunque algunos autores sugieren que afecta hasta la iniciación de la espiguilla terminal, si bien en este caso, el impacto es menor que sobre la fase vegetativa (Miralles y Slafer, 1999).

Las altas temperaturas estimulan el nivel de formación de primordios foliares en el ápice del tallo principal, lo que reduce en gran medida el número de tallos hijos que pueden formarse. Esto puede ser debido a una disminución en el suministro de asimilados a los ahijamientos, a causa del aumento de su demanda por el tallo principal. Las bajas temperaturas, por el contrario, retrasan el desarrollo de los tallos hijos, aunque favorecen el ahijamiento ya que disminuyen el crecimiento de las hojas, limitando la competencia con los ahijamientos (Thorne, 1962; Kirby *et al.*, 1987; García del Moral y García del Moral, 1995). Un aumento de la temperatura durante el llenado del grano disminuye el peso del mismo por acelerar la senescencia de las hojas, disminuir la duración del desarrollo del grano y aumentar las pérdidas de carbohidratos por la respiración (Thorne, 1974; Wiegand y Cuéllar, 1981).

La germinación y la nascencia están fuertemente influidas por el potencial hídrico del suelo, temperatura y profundidad de siembra. A medida que

disminuye la humedad del suelo, aumenta el número de días necesarios para la nascencia.

La germinación se inicia a partir de un umbral térmico o cero de vegetación y se paraliza por encima de una temperatura máxima, teniendo lugar generalmente entre 4 y 37° C (Simmons, 1987; Pujol, 1998).

La escasez de agua en las primeras fases del desarrollo del meristemo apical, retrasa la iniciación de la floración, pero si el déficit se produce durante la diferenciación de la inflorescencia, disminuye la fertilidad de las espiguillas, lo cual reduce el número de granos por espiga y ello se refleja en una reducción de la producción final (Abayomi y Wright, 1999).

La formación de los granos de polen es especialmente sensible a la escasez de agua en el suelo. Deficiencias hídricas severas impiden la formación de polen fértil en las espiguillas del ápice y base de la espiga (Evans y Wardlaw, 1976; Evans, Wardlaw y Fischer, 1983).

La humedad del suelo incrementa el número de espigas, al favorecer la formación y supervivencia de los tallos hijos (Kirby y Appleyard, 1984; Krenzer y Nipp, 1991). El número de granos por espiga suele ser el componente del rendimiento más afectado por la sequía (Fischer y Wood, 1979). El peso medio por grano con frecuencia disminuye bajo condiciones de sequía, debido al acortamiento de la fase de antesis a madurez fisiológica (Wheeler *et al.*, 1996).

La fecha de siembra afecta a la iniciación floral, retrasando la aparición de la doble arruga y disminuyendo la duración de las fases de desarrollo de la inflorescencia, aunque estimula la velocidad de formación de primordios florales, por lo que el número final de granos por espiga no suele sufrir grandes oscilaciones (Kirby *et al.*, 1985).

Las altas densidades de siembra tienden a reducir la formación de hojas en el tallo principal y a provocar un adelanto en la iniciación floral (Evans, Wardlaw y Fischer, 1983; Kirby y Appleyard, 1984). La supervivencia de las espiguillas suele aumentar con bajas densidades de siembra (Jedel y Salmon, 1993). Así mismo, la densidad de siembra, tiene un importante efecto sobre los componentes del rendimiento (Jedel y Salmon, 1993), existiendo una relación inversa entre la densidad de siembra y el número de granos por espiga. En general, el tamaño de los granos se reduce con el aumento del número de plantas por m².

2.4.- RENDIMIENTO EN GRANO Y SUS COMPONENTES

El rendimiento en grano representa el producto final de la interacción de factores relacionados con el genotipo y con el ambiente, cuyos efectos individuales son difíciles de precisar. Sin embargo, se pueden expresar en función de ciertos parámetros o componentes, ya que la cosecha en el trigo puede ser considerada como el resultado del producto de tales componentes. La cosecha grano puede expresarse, por tanto, como:

$$Y = NES \times NGE \times PMG$$

siendo NES el número de espigas por unidad de superficie, NGE el número de granos por espiga y PMG el peso final de los granos (García del Moral y Ramos, 1989).

Los distintos componentes del rendimiento se establecen secuencialmente a lo largo del desarrollo de la planta, bien durante el periodo previo a la antesis (número de espigas), en la antesis (número de granos por espiga) o entre la

antes y la madurez (tamaño de los granos). Esta secuenciación proporciona a los cereales la capacidad de compensar efectos adversos sobre los primeros componentes del rendimiento mediante la elevación de los siguientes, logrando de esta manera equilibrar la cosecha bajo una gran diversidad de ambientes y circunstancias, lo cual constituye una de las razones por la que los cereales fueron elegidos como cultivo desde tiempos ancestrales (García del Moral y Ramos, 1989).

El número final de espigas depende de la combinación de dos variables, el número de tallos producidos y la proporción de estos que darán lugar a espiga (Bulman y Hunt, 1988; Hucl y Baker, 1989; García del Moral y Ramos, 1989; Miralles y Slafer, 1999). Numerosos factores afectan a la iniciación y supervivencia de los tallos hijos, tales como el genotipo, clase de trigo (invierno o primavera), prácticas culturales y condiciones ambientales (Frederik y Bauer, 1999).

Un elevado número de tallos hijos agrava la competencia por los factores nutritivos y por la luz siendo, por tanto, las condiciones ambientales y la densidad de población las que determinan el porcentaje de tallos que darán lugar a espiga y los que morirán sin hacerlo (Davidson y Chevalier, 1990; García del Moral y García del Moral, 1995). En general, sólo aquellos tallos hijos formados cuando el tallo principal cuenta con entre cuatro y seis hojas, sobrevivirán dando lugar a espiga (Frederik y Bauer, 1999)

El número de granos por espiga está muy influido por las condiciones climáticas durante la formación de espigas y en la antesis. Las heladas tardías después de la emergencia de la espiga causan el aborto de muchas espiguillas, sobre todo las de la parte apical de la espiga. El aporte de nitrógeno incrementa el número de granos por espiga, principalmente a través de aumentos en el número de espiguillas formadas (Ewert y Honermeier, 1999), en el tamaño y la actividad

de la superficie fotosintética durante la formación de espigas, espiguillas y flores, y en la capacidad de transporte de los asimilados fotosintéticos hacia la espiga y los granos (Sibony y Pinthus, 1988; Reilly, 1990). Por otra parte, un aumento en el número final de espigas por planta generalmente se acompaña de una disminución en el número de granos por espiga y en el peso medio de los granos (Rojo y García del Moral, 1986).

El número de granos por espiguilla queda fijado en la antesis, cuando parte de las flores son fecundadas, dando lugar a granos que inician su desarrollo. Durante el crecimiento de la espiga, se induce un gradiente nutritivo tanto en la espiga como en la propia inflorescencia, que obliga a competir entre sí a las espiguillas de la base y del ápice del meristemo, a la vez que a las flores de cada espiguilla, produciéndose la muerte por inanición de las espiguillas y flores menos competitivas (McMaster, 1997; Miralles y Slafer, 1999). La espiga ha de competir con hojas y tallos por el suministro de asimilados fotosintéticos. Se ha encontrado que la retirada de un cierto número de ahijamientos conduce a un aumento en el número de granos en la espiga del tallo principal, debido a que la reducción en la competición por los recursos disponibles permite que se inicien más espiguillas y que las flores sobrevivan en mayor proporción (Cottrell *et al.*, 1985).

El peso final de los granos es el último componente del rendimiento que se forma en el trigo. Es el resultado de los fenómenos de transporte y depósito de los asimilados desde las zonas de síntesis o de almacenamiento provisional.

En los cereales el peso final de los granos es un componente de la cosecha relativamente estable, estabilidad atribuida a la movilización de las reservas de carbohidratos almacenados en el tallo y otros órganos vegetativos, los cuales pueden compensar una disminución en la capacidad de fotosíntesis durante el

llenado del grano, fenómeno frecuente en zonas secas y calurosas (Ramos *et al.*, 1982,1985; Frederik y Bauer, 1999).

Se ha comprobado que las condiciones del periodo preantesis también pueden influir en el peso final del grano. Así, la temperatura media entre el estadio de zurrón y la antesis, está relacionada con el peso final del grano, posiblemente por su influencia sobre el crecimiento del carpelo y las altas temperaturas durante esta fase pueden dar lugar a una reducción del peso del grano (Calderini *et al.*, 1999a; Calderini *et al.*, 2001)

Bajo condiciones normales de crecimiento, aproximadamente la mitad de los fotoasimilados que se acumulan en el grano, proceden de la fotosíntesis del limbo y vaina de la hoja bandera, de la espiga, y de la penúltima hoja (Rawson *et al.*, 1983). El principal órgano fotosintético para el llenado del grano en trigo duro parece ser la espiga y más concretamente las glumas, atendiendo a la similitud encontrada en los valores de discriminación isotópica del ^{13}C entre el grano y los asimilados procedentes de diversos órganos (Romagosa y Araus, 1991a). No obstante, en condiciones limitantes, la contribución de las reservas de la preantesis aumenta considerablemente, llegando al 45% o más, muy posiblemente porque la fotosíntesis después de la emergencia de la espiga se encuentra muy limitada (Austin *et al.*, 1980b, García del Moral y Ramos, 1989; Acevedo *et al.*, 1991; Frederik y Bauer, 1999). Se ha comprobado que el estrés hídrico induce esta removilización de reservas (Yang *et al.*, 2001; Foulkes *et al.*, 2002), proceso en el cual, al parecer, el ácido abscísico (ABA) juega un papel regulador (Yang *et al.*, 2001).

La acumulación en el grano del carbono sintetizado durante la preantesis, depende de la cantidad de carbono movilizado desde los tejidos vegetativos, así como de la eficiencia de movilización, definida como la cantidad de carbono de preantesis que se deposita en los granos por cada gramo que ha sido

movilizado. Este carbono consiste principalmente en carbohidratos hidrosolubles, que son trasladados al grano desde los tejidos vegetativos durante el proceso de llenado (Gebbing *et al.*, 1999).

2.5.- CARACTERES MORFOFISIOLÓGICOS DE RESISTENCIA A LA SEQUÍA

Desde hace muchas décadas el rendimiento *per se* ha sido el único criterio de selección utilizado en los programas de mejora de los cereales (Loss y Siddique, 1994; Araus *et al.*, 2000; Royo *et al.*, en prensa).

La sequía es el principal factor limitante del rendimiento en la cuenca mediterránea, sobre todo en los secanos (Royo *et al.*, 1998), por lo que incrementar la resistencia a este estrés ha sido uno de los objetivos principales a lo largo de la mejora del trigo.

La producción bajo condiciones de sequía depende de factores fenológicos, morfológicos y fisiológicos (Ludlow y Muchow, 1989; Royo *et al.*, en prensa).

En los últimos años se han sugerido un buen número de criterios de selección basados en aspectos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos asociados con aumentos en el rendimiento de los cereales en ambientes mediterráneos (Blum, 1988; Ali-Dib *et al.*, 1991; Nachit y Ketata, 1991, Nachit *et al.*, 1992; Loss y Siddique, 1994; Slafer *et al.*, 1998; Araus *et al.*, 1999).

Para que tales criterios sean útiles han de reunir ciertas condiciones (Austin, 1989; Acevedo *et al.*, 1991; Acevedo y Fereres, 1993):

- Poseer mayor heredabilidad que el rendimiento.

- Mostrar una relación causa-efecto con el rendimiento.
- Presentar una correlación significativa con el rendimiento y su estabilidad.
- Ser fáciles de determinar y rápidos de medir.

Se ha comprobado que no hay un índice simple que permita predecir el rendimiento potencial y la estabilidad de un genotipo directamente, sobre todo en ambientes impredecibles, donde la frecuencia, momento y severidad de los estreses son desconocidos. De ahí la importancia de conocer el ambiente para el cual se va a mejorar. Una revisión de los criterios morfofisiológicos más interesantes y de su utilidad para un programa de mejora de trigo duro en el área mediterránea puede consultarse en Royo *et al.*, (en prensa).

El marco analítico más comúnmente utilizado en condiciones mediterráneas es el propuesto por Passioura (1977), que facilita el estudio de los índices que maximizan el rendimiento por unidad de precipitación:

$$\text{Rendimiento económico} = T \times \text{WUE} \times \text{I.C.}$$

donde T es el agua transpirada por el cultivo, WUE (*Water Use Efficiency*), es la eficiencia en el uso del agua e I.C. es el índice de cosecha.

El rápido establecimiento del cultivo y el vigor inicial se consideran en general caracteres deseables en ambientes mediterráneos (Acevedo *et al.*, 1991; Aparicio, 2000). Sin embargo su efecto sobre la estabilidad del rendimiento puede ser positivo o negativo dependiendo de la disponibilidad de agua para el cultivo a lo largo del ciclo. La rápida cobertura del cultivo minimiza la evaporación directa de la superficie del suelo, por lo que puede aumentar la eficiencia en el uso del agua y mejorar el rendimiento como consecuencia de una mayor interceptación de radiación (Ludlow y Muchow, 1989). Turner y

Nicolas (1987) encontraron que un crecimiento vigoroso al principio del ciclo de cultivo estuvo relacionado con una mayor producción de biomasa en anthesis y superiores rendimientos, sin que por ello disminuyera el índice de cosecha. Sin embargo, en algunas situaciones, el rápido establecimiento del cultivo puede conducir a un agotamiento prematuro de las reservas de agua del suelo, con las consiguientes reducciones del índice de cosecha (Ludlow y Muchow, 1989).

Una rápida cobertura del suelo se consigue en gran parte cuando la variedad tiene una elevada capacidad de ahijamiento, lo que en general va asociado al hábito postrado. Sin embargo no se ha demostrado que el porte sea ventajoso en sí mismo. En general una elevada capacidad de ahijamiento suele ir asociada a ciclos largos y alto potencial de rendimiento, lo que en climas secos puede llevar a un agotamiento de las reservas hídricas del suelo antes del llenado del grano.

El tamaño de la espiga (longitud y anchura) es otro parámetro que reviste cierta importancia, ya que en condiciones de estrés terminal, la espiga parece ser la mayor fuente de asimilados para el llenado del grano (Blum, 1985). La longitud de la espiga está relacionada con el número de espiguillas y por tanto, de granos por espiga.

2.5.1. Parámetros fisiológicos relacionados con el rendimiento de los cereales

El empleo de técnicas no destructivas es particularmente adecuado para la detección del efecto de los estreses sobre la actividad fotosintética. En particular, la medida de la fluorescencia de la clorofila (Di Marco *et al.*, 1988; Nogués *et al.*, 1994; Araus *et al.*, 1998a, Royo *et al.*, 2000; Elhani *et al.*, 2000), la medida de la temperatura de la cubierta vegetal (Steinmetz *et al.*, 1991; El Mourid *et al.*, 1991; Elhani *et al.*, 1998a; Royo *et al.*, 2000) y la medida del

contenido de clorofilas totales (Elhani *et al.*, 1998b; Castelli *et al.*, 1996) son algunas de las herramientas capaces de informar sobre la magnitud del proceso fotoquímico de las plantas bajo condiciones de sequía.

2.5.1.1.- Técnicas de medida de la fluorescencia para el estudio de la fotosíntesis

La fluorescencia de la clorofila puede ser utilizada como indicador de condiciones de estrés en plantas, así como para estimar la disipación de energía térmica en el fotosistema II, mecanismo protector frente a alta radiación y estrés termico (Royo *et al.*, 2000)

Cuando la energía de la luz es absorbida por las clorofilas, puede emplearse en varios procesos, siendo el más importante la fotoquímica que inicia el transporte electrónico de la fotosíntesis. También, una pequeña cantidad de la energía absorbida, es reemitida de nuevo a través de fluorescencia. La luz reemitida en este proceso tiene una longitud de onda más larga que la absorbida, de forma que puede distinguirse de la luz reflejada mediante la utilización de filtros adecuados (Sharkey, 1993).

Si una hoja se mantiene bajo iluminación constante siempre emite la misma cantidad de fluorescencia, denominada fluorescencia basal o estable. Sin embargo, cuando una luz intensa llega hasta las hojas después de un periodo de oscuridad (entre 20 y 30 minutos), la emisión de fluorescencia aumenta rápidamente desde un nivel mínimo (F_0), pasando a través de un nivel intermedio (F_i), hasta alcanzar un máximo (F_m) en un tiempo variable (T_m), decayendo después gradualmente hasta un nivel cercano al inicial. La cinética de este proceso se conoce como efecto Kautsky (Krause y Weiss, 1991). El declive del máximo de fluorescencia se denomina atrapamiento o atenuación (*quenching*) de la fluorescencia, y se produce porque los enzimas fotosintéticos

son activados tras la iluminación, de forma que pueden aceptar la energía captada por las clorofilas iniciando el proceso fotosintético. Cuanta más energía se utiliza en este proceso, menos energía quedará disponible para la emisión de fluorescencia (Sharkey, 1993).

La diferencia entre la fluorescencia máxima (F_m) y el nivel mínimo (F_o) se conoce como fluorescencia variable (F_v). La relación F_v/F_m refleja la actividad fotosintética del Fotosistema II (Havaux, 1993) y se ha demostrado que es proporcional al rendimiento cuántico máximo de la etapa fotoquímica, encontrándose, por tanto, estrechamente relacionada con el rendimiento de la fotosíntesis neta de hojas intactas (Genty *et al.*, 1989). Análogamente, el tiempo necesario para alcanzar la F_m se ha demostrado que es proporcional a la magnitud del pool de aceptores de electrones (e^-) en el lado reductor del Fotosistema II (Öquist y Wass, 1988) y se encuentra negativamente relacionado con el rendimiento del trigo duro bajo condiciones mediterráneas (Araus *et al.*, 1998a).

Por tanto la importancia de la fluorescencia de la clorofila para el estudio de la fotosíntesis radica en que es posible estudiar la interacción entre el metabolismo del carbono y el transporte electrónico analizando la atenuación o quenching de la fluorescencia (Sharkey, 1993). Además la técnica es no destructiva y bastante rápida, permitiendo la repetición de las medidas a lo largo del tiempo sobre la misma hoja. Por ello ha sido propuesta como método de medida de la fotosíntesis *in vivo* (Schreiber *et al.*, 1995), así como para investigar los efectos de los estreses ambientales sobre el rendimiento fotosintético de numerosas plantas y como herramienta para identificar genotipos tolerantes a condiciones de sequía terminal típicas de ambientes mediterráneos (Araus *et al.*, 1998a; Elhani *et al.*, 2000).

2.5.1.2.- Temperatura de la cubierta

Bajo condiciones de sequía terminal, como las que suceden habitualmente en la zona mediterránea, mantener una temperatura moderada de los órganos fotosintéticos durante la maduración de los frutos constituye una característica deseable para ambientes secos. En efecto, una temperatura adecuada reduce las pérdidas de glúcidos por respiración, disminuye la transpiración destinada a refrigerar la hoja, mejorando de esta forma la eficiencia en el uso del agua y contribuye a limitar el daño por fotooxidación debido al exceso de radiación que normalmente acompaña al déficit hídrico. Ello puede conseguirse mediante una mejor economía en el uso del agua o mediante características morfológicas que favorezcan la reflexión del exceso de luz.

La temperatura de la cubierta vegetal está relacionada con la cantidad de agua transpirada por el cultivo, constituyendo una medida integradora de un conjunto de mecanismos, que incluyen desde la absorción radical de agua hasta el control estomático de la transpiración (Romagosa y Araus, 1991b). Cuando los estomas se cierran debido a la reducción del contenido hídrico de la planta, la temperatura de la cubierta se acerca a la temperatura del ambiente (Royo *et al.*, 2000). Su medida es muy sencilla mediante termometría de infrarrojos y permite detectar diferencias intergenotípicas que han permitido avances en la mejora genética de los cereales (Blum, 1988; Reynolds *et al.*, 1998).

En un conjunto de genotipos sometidos a estrés, aquellos que presenten menor temperatura de la cubierta estarán limitando mejor los efectos del déficit hídrico, que aquellos que al presentar temperaturas superiores, no están transpirando al mismo nivel; es decir, están utilizando de manera menos eficiente los recursos hídricos del suelo (Blum, 1988; Romagosa y Araus, 1991b; Royo *et al.*, 2000).

Bajo condiciones ambientales normales, aquellos genotipos que presentan una menor temperatura de la cubierta, muestran ventajas fisiológicas y agronómicas sobre aquellos que presentan una mayor temperatura, pero especialmente bajo condiciones de estrés, la menor temperatura de las hojas permite mantener la tasa de fotosíntesis, la tasa de transpiración y el contenido de clorofila durante mayor tiempo (Zhang *et al.*, 2001; Royo *et al.*, 2002).

Así mismo, se ha visto que incluso en ausencia de estrés hídrico, la temperatura del dosel foliar está estrechamente asociada con el rendimiento (Reynolds *et al.*, 1998; Reynolds *et al.*, 1999; Rashid *et al.*, 1999; Reynolds y Pfeiffer, 2000). No obstante, recientes estudios han mostrado que en condiciones de secano, la depresión de la temperatura de la cubierta puede no ser tan útil en programas de selección, debido a la menor correlación encontrada con el rendimiento bajo tales condiciones (Royo *et al.*, 2002) y a la baja heredabilidad que presenta este carácter bajo condiciones mediterráneas (Villegas, 2000; Rharrabti, 2001).

2.5.1.3.- Contenido de clorofilas

Bajo elevadas irradiaciones luminosas, como las que normalmente se presentan durante la maduración de los granos en el área mediterránea, un elevado contenido de clorofilas totales parece constituir una característica deseable, con objeto de reducir la fotoinhibición de los sistemas fotosintéticos y la consiguiente disminución en la producción de asimilados con destino a los granos en crecimiento (Farquhar *et al.*, 1989a; Royo *et al.*, 2000).

Una forma fácil y rápida de cuantificar el contenido de clorofilas es mediante el medidor portátil SPAD 502 desarrollado por Minolta y extensivamente utilizado en los últimos años, especialmente para controlar la nutrición nitrogenada en diversos cultivos (Peltonen *et al.*, 1995; Neilsen *et al.*, 1995; Ma y Dwyer,

1997). El punto medio de la última hoja completamente desarrollada es el mejor lugar para realizar las medidas de contenido de clorofilas (Hoel, 1998).

Además, los valores SPAD se encuentran correlacionados con diversos parámetros que definen el rendimiento fotosintético, tales como la estructura foliar y la discriminación isotópica del carbono (Araus *et al.*, 1997b, c), la tasa de fotosíntesis (Ma *et al.*, 1995) o la absorción de radiación fotosintéticamente activa (Earl y Tollenaar, 1997) y en última instancia con el rendimiento final, lo cual hace aconsejable el uso de este parámetro como criterio de selección bajo condiciones mediterráneas (Rharrabti, 2001)

2.5.1.4.- Discriminación isotópica del carbono

En plantas C₃ como es el caso de los cereales de clima templado, la determinación del carbono ¹³C en grano proporciona una medida integrada (aunque destructiva) de la relación entre la presión intercelular y la presión atmosférica del CO₂ (p_i/p_a) y por tanto, de la eficiencia en el uso del agua (WUE) durante el periodo de crecimiento previo a su determinación (Farquhar y Richards, 1984). En los cereales, el régimen hídrico durante el periodo de llenado del grano afecta en gran medida a los valores de Δ en los granos (Craufurd *et al.*, 1991; Romagosa y Araus 1991b; Araus *et al.*, 1997a). Los factores medioambientales regulan la conductancia estomática y la fotosíntesis. Así, la falta de agua, junto a una elevada evapotranspiración, disminuyen la relación p_i/p_a y como consecuencia, tienden a disminuir la Δ (Farquhar y Richards, 1984; Condon *et al.*, 1992). Por consiguiente, del análisis en granos, en principio, es posible conocer el estado hídrico de la planta durante el llenado del grano (Araus *et al.*, 1997a; Royo *et al.*, 2002).

Se ha demostrado que existe una gran variabilidad genética para Δ en trigo duro (Araus *et al.*, 1993a, 1998b) y que en condiciones adecuadas de cultivo

posee una alta heredabilidad y repetibilidad, junto a una baja interacción genotipo x ambiente. Todo ello la convierte en un carácter prometedor para mejorar la eficiencia en el uso del agua, sobre todo en ambientes sin limitaciones hídricas (Richards y Condon, 1993; Villegas, 2000; Royo *et al.*, 2002). Reberzke *et al.* (2002) han encontrado una elevada correlación negativa entre la eficiencia de la transpiración y la discriminación isotópica en trigo. En condiciones de secano, su medida en los primeros estadios del cultivo reflejaría las diferencias intergenotípicas, mientras que la interacción genotipo x ambiente sería elevada cuando se analiza Δ en materiales vegetales desarrollados, en las fases terminales del cultivo (grano o pedúnculo).

Además del estado hídrico, otros factores medioambientales, aunque en menos medida, podrían afectar la $\delta^{13}\text{C}$ de las plantas C_3 . Así, se ha sugerido que las diferencias en el tipo de fuente de abonado nitrogenado pueden modificar la contribución relativa de otras carboxilasas que no sean la Rubisco en la fijación del carbono, modificando la $\delta^{13}\text{C}$ de las plantas (Farquar *et al.*, 1989b) lo que comportaría valores de $\delta^{13}\text{C}$ mayores (más positivos) en las plantas cultivadas con NO_3^- en comparación con las cultivadas utilizando NH_4^+ . Sin embargo resultados recientes (Martínez-Carrasco *et al.*, 1998) parecen contradecir dicha pauta.

Diversos estudios han demostrado que la Δ en granos maduros está positivamente correlacionada con el rendimiento y la biomasa total del trigo (Morgan *et al.*, 1993; Araus *et al.*, 1993b, 1998 b; Merah *et al.*, 2001), tanto en condiciones de secano como de regadío, si bien en secano esta correlación es menor (Villegas *et al.*, 2000; Rharrabti, 2001; Royo *et al.*, 2002). Una alta Δ en granos maduros puede estar relacionada con una mayor transpiración durante el llenado del grano, en cuyo caso se correlaciona positivamente con la temperatura de la cubierta (Araus *et al.*, 1993b). Sin embargo, a nivel foliar,

una baja Δ y por tanto, una elevada WUE, no siempre se traducen en mayores rendimientos, por lo que todavía se necesita profundizar en el estudio de las relaciones entre Δ y el crecimiento en ambientes específicos (Richards, 1996; Royo *et al.*, en prensa).

2.6.- EVOLUCIÓN DE CARACTERES MORFOFISIOLÓGICOS EN EL TRIGO

La domesticación del trigo desde las especies silvestres hasta las cultivadas, se ha acompañado de una serie de cambios morfológicos, fisiológicos y citogenéticos. Con el aumento de la ploidía existió un aumento paralelo del tamaño del grano y de la hoja, junto con una disminución en la tasa de saturación de luz para la fotosíntesis; el llenado del grano se realiza durante un periodo más prolongado, fenómeno asociado a una senescencia tardía de las hojas; paralelamente se redujo la prolongada duración del ahijamiento, característica de los diploides silvestres y disminuyó la proporción de compuestos orgánicos destinados al crecimiento de la raíz, de tal forma que en los trigos cultivados, una mayor proporción de éstos se transloca al grano. Otros cambios importantes han consistido en una menor sensibilidad al fotoperiodo; menor fragilidad del raquis; inflorescencias mayores; menor longitud de la caña; maduración uniforme; mayor porcentaje de almidón en el grano, con mejor vigor inicial; germinación del grano uniforme, consecuencia de la eliminación o limitación del letargo de la semilla y un aumento de hasta 10 veces en la sección del tejido floemático en el pedúnculo de la espiga, desde las formas silvestres a las cultivadas (Evans y Dunstone, 1970; Evans y Blundell, 1994), aunque sin aumentos significativos en las variedades mejoradas durante el siglo pasado (López-Garrido *et al.*, 2001). Estos cambios han supuesto, por un lado, una disminución de la capacidad del trigo para competir y sobrevivir en comunidades naturales, compuestas por una mezcla

potencial del rendimiento en las condiciones cada vez más controladas de comunidades monofíticas (Evans, 1994; Reynolds *et al.*, 1994). Además, la mejora genética del trigo ha llevado aparejada una importante disminución en la estabilidad del rendimiento, o dicho de otra forma, las variedades modernas presentan una mayor sensibilidad a los cambios en la disponibilidad de recursos. Esto puede ser una consecuencia de la mejora realizada en ambientes favorables y puede ser considerado como un éxito de la mejora, ya que las variedades modernas superan a las antiguas incluso en ambientes no favorables, pero responden más acentuadamente a condiciones más favorables de cultivo, aunque las antiguas tienen más capacidad de amortiguar las condiciones adversas (Calderini y Slafer, 1999; Dötlacil *et al.*, 2000).

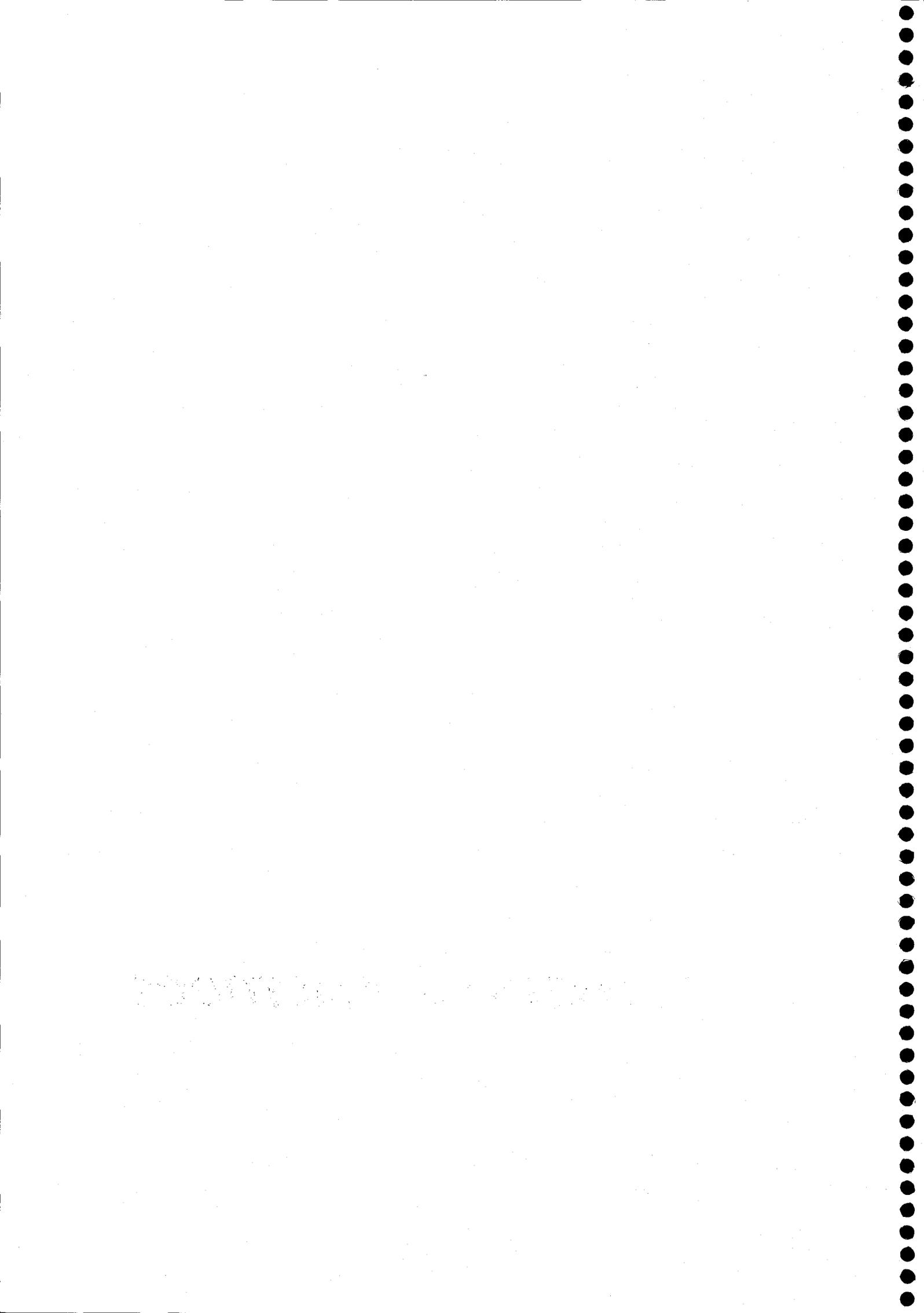
El método más adecuado para la valoración del impacto de la mejora genética sobre el rendimiento, consiste en cultivar simultáneamente, y en experimentos replicados, variedades obtenidas en distintas épocas (Slafer, Satorre y Andrade, 1994), aunque esta metodología encuentra su principal obstáculo en las limitaciones impuestas por el ambiente de cultivo, ya que la interacción genotipo x ambiente es frecuentemente significativa.

Aunque la ganancia genética en la producción potencial de grano en distintos países ha sido ampliamente publicada y discutida, la mayoría de los resultados coinciden en que tal incremento no se ha producido de forma lineal a lo largo del siglo XX (Slafer, Satorre y Andrade, 1994), sino que ha sido más alto durante la segunda mitad del mismo. Esto parece debido a que durante la primera mitad del siglo, la mejora se centró en otros caracteres distintos del rendimiento *per se*, tales como la resistencia al encamado, resistencia a enfermedades y aspectos relacionados con la calidad, y además, a que las bases fisiológicas del rendimiento de los cereales no fueron suficientemente comprendidas hasta la segunda mitad del siglo.

Asimismo ha de destacarse que, aunque el rendimiento de los cereales en ambientes no limitantes ha aumentado considerablemente en los últimos 50 años (Austin *et al.*, 1989), el incremento bajo condiciones de estrés ha sido mucho más limitado (Perry y D'Antuono, 1989; Siddique *et al.*, 1989a; Pecetti y Annicchiarico, 1998) y ha disminuido en los últimos años (Braun *et al.*, 1998). Así la tasa anual de incremento en el rendimiento del trigo en los países desarrollados entre 1961 y 1964 ha sido del 2% (CIMMYT, 1996). En el ámbito mundial (excluyendo los países de la antigua URSS) el incremento anual ha pasado del 3% entre 1977 y 1985 al 1,6% de 1986 a 1995. Este aumento ha sido del 2,7% en Europa occidental y Norteamérica entre 1977 y 1985, descendiendo al 1,5% desde 1986 a 1995 (Braun *et al.*, 1998). La mejora del rendimiento en trigo ha de mantenerse al mismo ritmo que hasta ahora o incluso aumentar, para poder satisfacer la demanda de alimentos de una población que se estima, rondará los 6000 millones en el año 2010 (Slafer *et al.*, 1999). Se ha propuesto que para cubrir la demanda de trigo en el año 2.020, el crecimiento anual debería situarse entre el 1,6% y el 2,6%, lo que representa pasar de un rendimiento medio de 2,5 t/ha a 3,8 t/ha (Braun *et al.*, 1998; Rajaram, 2001).



3.- MATERIAL Y MÉTODOS

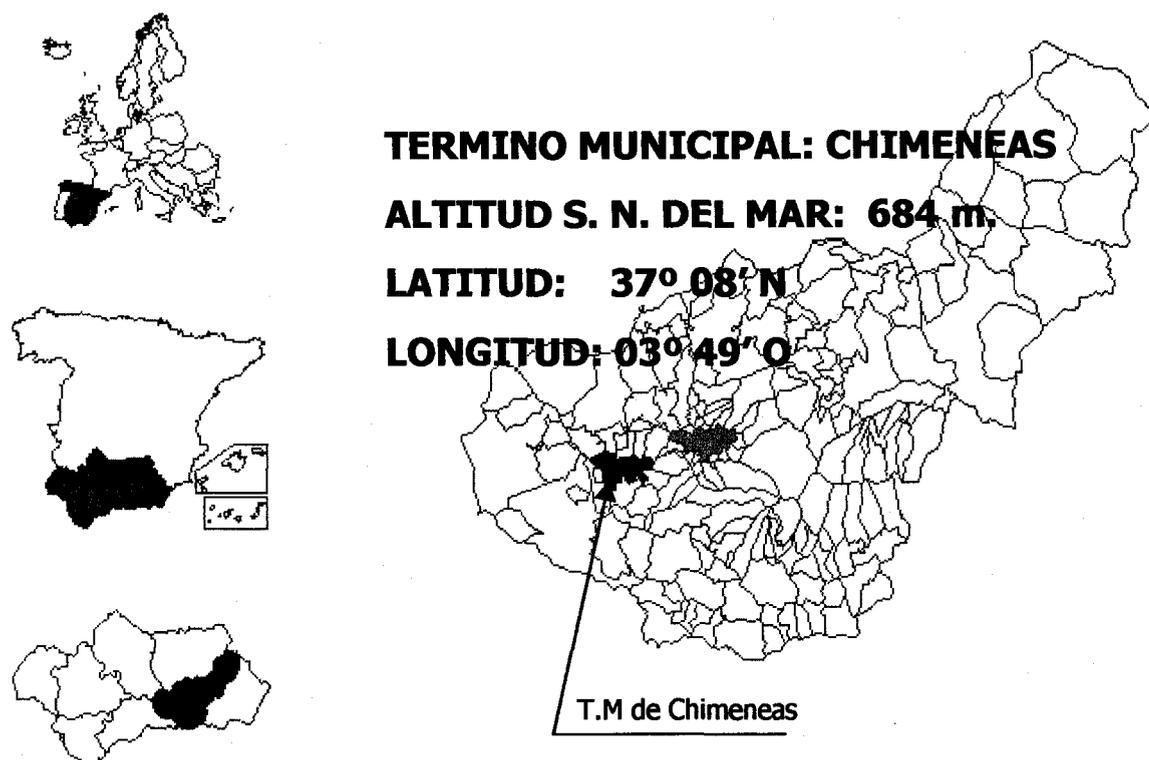


3.- MATERIAL Y MÉTODOS

3.1.- LOCALIZACIÓN DE LOS ENSAYOS

Los ensayos han sido realizados durante dos campañas agrícolas, en la localidad granadina de Chimeneas, municipio localizado en la comarca del Temple y a una distancia de la capital de 26 Km.

En ambos casos fueron llevados a cabo en ambiente de secano.



3.2.- CARACTERIZACIÓN EDAFOCLIMÁTICA DE LOS ENSAYOS

3.2.1.- Características edáficas

Según la clasificación F.A.O, los suelos de las parcelas de ensayo son del tipo Regosol calcárico asociados a Cambisoles cálcicos. Son suelos desarrollados sobre depósitos antiguos de materiales aluviales, con potencia y ordenación

variable, que están en contacto con los limos del Mioceno-Plioceno, en el borde de la depresión de Granada.

Los primeros son suelos calcáreos o fuertemente calcáreos, de textura franco arenosa y pH próximo a 8. Baja capacidad de cambio, estando el complejo de cambio saturado por calcio y magnesio.

Los segundos, integrados con los anteriores, se caracterizan por tener un perfil A-Bw-C, poco evolucionado, calcáreo a fuertemente calcáreo, con posibles acumulaciones de carbonato cálcico en el horizonte C. Complejo de cambio también saturado con calcio y magnesio.

Presentan en superficie un material limo-arcilloso, pardo claro a rojo, fuertemente antropizado y destinado al cultivo del olivo, almendro y cereales. La erosión hídrica es fuerte, laminar y en surcos. (Memoria Proyecto LUCDEME. Hoja de Padul. 1992)

3.2.2.- Características climáticas

Los datos climáticos han sido obtenidos del Servicio de Meteorología del Aeropuerto de Granada, por tratarse de la estación fiable más próxima al municipio de Chimeneas (Granada) y situada a menos de dos km de donde han sido realizados los ensayos en ambas campañas.

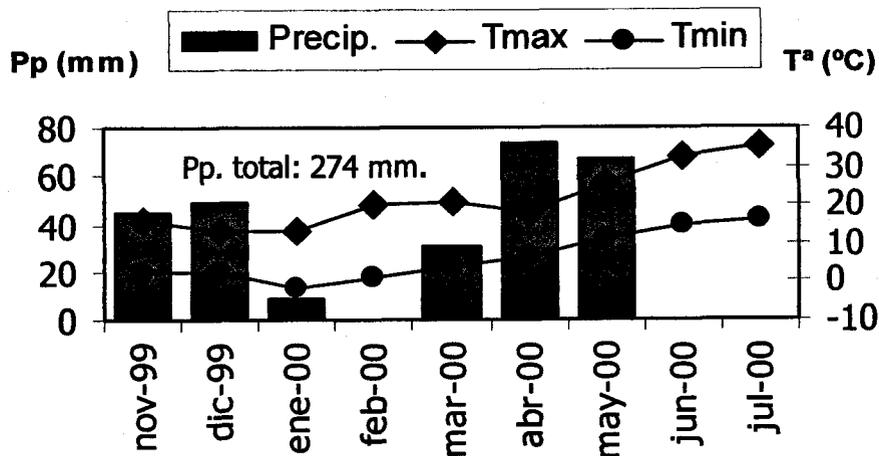


Figura 2. Pluviometría y temperatura campaña 1999-2000.

La campaña 1999-2000 se ha caracterizado por un invierno y primavera lluviosos, en especial esta última en la que, al contrario de lo que es habitual en nuestras latitudes, se recogieron abundantes lluvias en los meses de abril y mayo, concretamente 73 y 67 mm respectivamente. El resto se repartió principalmente en los meses de noviembre y diciembre, con ausencia total de lluvias en el mes de febrero. La cantidad total de agua recogida ascendió a 274 mm durante el período de crecimiento del cultivo (Figura 2).

En lo referente a las temperaturas, tan sólo en el mes de enero se registraron temperaturas mínimas por debajo de 0°C. La temperatura máxima aumentó en los meses de febrero y marzo, para decaer ligeramente en el mes de abril, posiblemente como consecuencia de los procesos ciclónicos que dieron lugar a las abundantes precipitaciones registradas y aumentando a partir de éste hasta el final de la campaña (Figura 2).

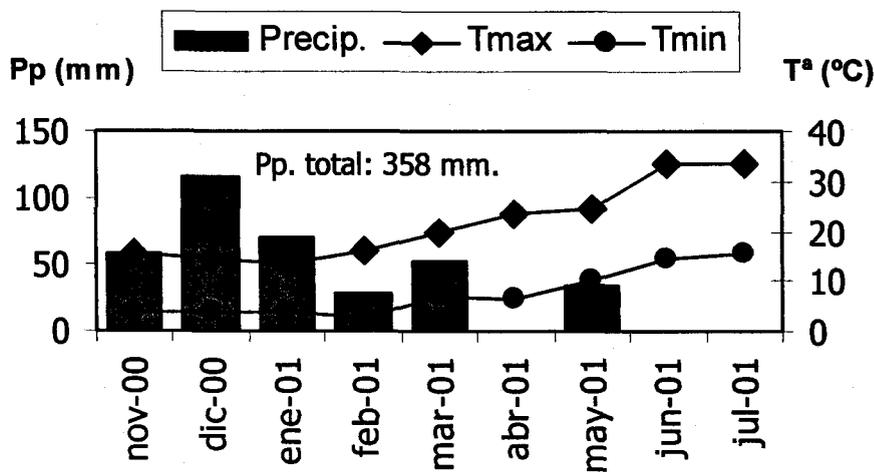


Figura 3. Pluviometría y temperatura campaña 2000-2001.

En la campaña 2000-2001 la precipitación registrada fue ligeramente superior al año anterior, contabilizándose un total de 358 mm. Estos se repartieron principalmente en los meses de otoño e invierno, siendo el mes de diciembre el más húmedo con un total de 116 mm. Al contrario que en la campaña anterior,

el mes de abril fue extremadamente seco, no registrándose lluvia alguna, aunque si bien volvió a llover en mayo, lo hizo en menor cuantía que en la campaña anterior (Figura 3). En cuanto a las temperaturas el invierno se caracterizó por unas temperaturas más suaves que en la anterior campaña, no registrándose valores inferiores a 0°C en todo el ciclo de crecimiento del cultivo. A partir del mes de febrero hubo un aumento paulatino y sostenido de las temperaturas máximas hasta el final de la campaña (Figura 3).

3.3.- DISEÑO EXPERIMENTAL

El diseño experimental utilizado en la campaña 1999-2000 fue de bloques al azar con tres repeticiones. Las dimensiones de las parcelas fueron 3 m de longitud y 1,2 m de anchura, con 6 surcos y una distancia entre éstos de 0,20 m.

En la campaña 2000-2001, igualmente se utilizaron bloques al azar con el mismo número de repeticiones, siendo las dimensiones de las parcelas 10 m de longitud y 1,2 m de achura e igualmente con 6 surcos separados entre sí 0,20 m.

3.4.- CARACTERÍSTICAS AGRONÓMICAS

La siembra se realizó con una sembradora de ensayos acoplada a tractor y con una densidad de siembra ajustada, según el peso de mil granos, a 350 plantas por m². En la primera campaña (1999-2000), la siembra se llevó a cabo el día 9 de diciembre de 1999 y en la segunda (2000-2001), el día 28 de noviembre de 2000.

En la primera campaña, antes de la siembra, se aplicó un abonado de fondo, utilizando un fertilizante complejo 15:15:15 (N:P:K) a una dosis de 350 kgs/ha. Las labores preparatorias del terreno consistieron en un pase de grada de

discos y seguidamente otro de vibrocultivador, con el fin de lograr las condiciones óptimas de siembra.

En la segunda campaña, para el abonado de fondo se empleó fertilizante 16:16:16 (N:P:K), a una dosis de 300 kg/ha. La preparación del terreno se realizó mediante arado de ganchos y posterior pase de rastra.

En esta segunda campaña fue necesario el uso de herbicidas para el control de malas hierbas, utilizándose Lentemul D (materia activa: 2-4-D Ester isocílico 48% p/v), a la dosis recomendada por el fabricante. Durante las dos campañas no hubo ataque significativo de insectos ni de pájaros. El ataque de enfermedades fue muy leve, debido a la ausencia de condiciones climatológicas adecuadas para el desarrollo de las mismas.

3.5.- MATERIAL VEGETAL

Para la realización de este estudio se han elegido 24 genotipos de dos orígenes distintos, España e Italia y de 3 épocas diferentes, antiguos (anteriores a 1950), intermedios (en torno a 1960) y modernos (últimos 25 años).

Genotipos	Origen	Epoca
Blanco verdeal	España	Antigua
Clarofino	España	Antigua
Pinet	España	Antigua
Rubio de Belalcazar	España	Antigua
Bidi 17	España	Intermedia
Camacho	España	Intermedia
Esquilache	España	Intermedia
Mexa	España	Intermedia
Ariesol	España	Moderna
Astigi	España	Moderna
Boabdil	España	Moderna
Senadur	España	Moderna

Genotipos	Origen	Epoca
Balilla Falso	Italia	Antigua
Carlojucci	Italia	Antigua
Razza 208	Italia	Antigua
Trinakria	Italia	Antigua
Adamello	Italia	Intermedia
Capeiti	Italia	Intermedia
Creso	Italia	Intermedia
Senatore Capelli	Italia	Intermedia
Cirillo	Italia	Moderna
Flavio	Italia	Moderna
Simeto	Italia	Moderna
Zenit	Italia	Moderna

3.6.- CARACTERES MEDIDOS

A lo largo de las dos campañas de realización de ensayos de campo, se tomaron los datos necesarios para llevar a cabo el cálculo de los siguientes parámetros:

3.6.1.- Indices de crecimiento

Se calcularon a partir de los datos obtenidos en muestreos de biomasa realizados en distintos momentos del ciclo de la planta, una vez realizado el despliegue de la cuarta hoja y en antesis.

En cada muestreo se recogieron las plantas contenidas en 0,5 m. de uno de los surcos centrales de la parcela. Se determinó el número de plantas por unidad de superficie, el estado fenológico según la escala de Zadoks (1974) y sobre tres plantas homogéneas y representativas de la muestra, se midió la superficie foliar, utilizando para ello un medidor de área foliar fotoelectrónico LICOR LI-3000, fabricado por Lambda Instruments Corporation; así mismo se evaluó el

peso seco de hojas, tallos y espigas tras el secado de los mismos en estufa de aire forzado a 70-80 °C, hasta peso constante.

El análisis del crecimiento vegetal, constituye una metodología ideada para estimar la producción fotosintética neta de las plantas aisladas o de los cultivos, permitiendo su interpretación sobre bases fisiológicas. Esta metodología considera el crecimiento, entendido como el incremento en peso seco, como el resultado de la capacidad de la planta o cultivo para interceptar la radiación luminosa, de su eficiencia en la producción de materia seca y del tiempo en que se mantenga fotosintéticamente activa. Estas características pueden ser cuantificadas mediante una serie de índices calculados desde los valores primarios establecidos en dos recogidas sucesivas de material vegetal, a intervalos que oscilan normalmente entre 1 y 4 semanas.

3.6.1.1.- Índice de área foliar (*Leaf Area Index, LAI*).

Representa una medida del aparato asimilador en relación al área de terreno (Watson, 1947). Ha sido calculado mediante la expresión:

$$LAI = N \times A \text{ (área foliar/área de terreno)}$$

Este índice aumenta con el desarrollo del cultivo hasta un máximo, que en los cereales suele coincidir con la aparición de la hoja bandera, decreciendo posteriormente. Sin embargo, si se añade al área de las hojas la de los tallos y espigas (Green Area Index), el máximo de área foliar por planta suele situarse alrededor de la antesis (Villegas, 2000). Esta variación estacional se debe principalmente a cambios en el área foliar por planta y en menor medida, en el número de plantas, el cual tiende a disminuir con el crecimiento del cultivo en condiciones de campo, aunque en trigo duro se ha señalado la existencia de un mecanismo de compensación entre el área foliar y la densidad de plantas que

tiende a amortiguar las diferencias de área foliar entre genotipos (Villegas, 2000).

Para el cálculo del GAI (Green Area Index), se sumó al área foliar, el área verde de los tallos y el de las espigas, siendo el primero calculado como el área proyectada multiplicada por π , para obtener el área de un cilindro y el segundo, como el área proyectada multiplicada por dos.

$$\text{GAI} = \text{Area verde} / \text{Area de terreno}$$

En cereales, GAI incrementa con las disponibilidades de N, especialmente en aplicación temprana, a través del aumento en el número y tamaño de las hojas, así como en el número de tallos hijos (García del Moral *et al.*, 1984; Ramos *et al.*, 1985; Villegas, 2000); con el suministro de P y K, que estimulan el tamaño de las hojas y retrasan su senescencia y con la irrigación. Por el contrario, el área foliar y GAI decrecen con el incremento en iluminación o el retraso en la fecha de siembra y con la sequía, incluso a niveles moderados.

3.6.2.- Temperatura de la cubierta vegetal

La temperatura de la cubierta vegetal se ha determinado mediante un termómetro de infrarrojos INTRAFACE KM 800 S de la marca Kane May, realizándose la medida en antesis. Se tomaron 5 lecturas por parcela, calculándose posteriormente la media. El ángulo de medida fue de 30° con respecto a la horizontal. Se registró de forma simultánea la temperatura del aire.

El fundamento teórico de las medidas se basa en el hecho de que la hoja se comporta como un cuerpo negro, emitiendo un flujo de radiación (Φ) que es

función de la cuarta potencia de su temperatura absoluta, de acuerdo con la ley de Stefan-Boltzmann:

$$\Phi = \epsilon \cdot \sigma \cdot T^4$$

Donde ϵ es la emisividad (entre 0 y 1) o capacidad de irradiación de la hoja con respecto a un cuerpo negro ideal, σ es la constante de Stefan-Boltzmann ($5,6 \times 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$) y T se expresa en °K. El termómetro mide el flujo de radiación y, a partir de esta expresión, calcula la temperatura de la superficie radiante en °C.

Posteriormente se calculó la depresión de la temperatura de la cubierta vegetal (*Canopy Temperature Depression*, CTD) como la diferencia en °C entre la temperatura del aire y la de la cubierta vegetal en cada parcela.

3.6.3.- Contenido total de clorofilas

Las clorofilas totales se han determinado mediante el medidor portátil SPAD 502 *Soil Plant Analysis Development* (SPAD), de la marca Minolta Camera Co.. El fundamento de la medida se basa en registrar la luz transmitida por la hoja en dos regiones del espectro, donde la absorción por parte de las clorofilas es muy diferente. Para ello, el aparato utiliza dos LEDs (*Light emitting diodes*), uno rojo (con un pico de emisión a 650 nm de longitud de onda) y otro infrarrojo (cuya máxima emisión se sitúa a 940 nm de longitud de onda). La fracción de esta luz que es transmitida por la hoja se recoge mediante un fotodiodo de silicio, se convierte a una señal eléctrica analógica y se procesa para ser convertida a unidades SPAD (relativas), de contenido de clorofila total (a + b) presente en la hoja.

Las medidas experimentales se han realizado en la época de preantesis y antesis. En cada genotipo y repetición se realizaron al menos 5 medidas sobre la cara adaxial de la hoja bandera de 10 plantas seleccionadas aleatoriamente y que no presentasen síntomas de enfermedades o deterioro. Los datos utilizados para este estudio corresponden a la media de cada grupo de medidas, obtenida mediante la función "average" del equipo. Los valores presentados son unidades SPAD, es decir, relativas.

3.6.4.- Fluorescencia rápida de la clorofila

Las medidas se han realizado usando un fluorímetro (*Plant Efficiency Analyser*, PO2.002 de la casa Hansatech Instruments Ltd., England). Para ello, en cada ambiente y cuando las variedades alcanzaron la antesis, se seleccionaron 3 plantas al azar en cada parcela, sobre las que se midió la fluorescencia en la cara adaxial de la hoja bandera. Dado que un requisito imprescindible es una óptima adaptación del material vegetal a la oscuridad, siguiendo las instrucciones del equipo, se encontró que era suficiente una adaptación de 20 minutos, tiempo que fue usado para todas las medidas. La iluminación se aplicó mediante 6 LEDs (*Light emitting diodes*) a una intensidad saturante de 2400 $\mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, correspondientes a una luz actínica no modulada, con un pico a 650 nm de λ , recogiendo la fluorescencia emitida durante un tiempo de 5 segundos.

Una vez realizadas las correspondientes medidas en el campo, los datos se almacenan en la memoria del aparato para su transferencia al ordenador. Los parámetros de fluorescencia determinados por el PEA son: la fluorescencia basal (F_0), fluorescencia máxima (F_m), fluorescencia variable (F_v) que corresponde a la diferencia entre la fluorescencia máxima y la fluorescencia basal ($F_v = F_m - F_0$) y la relación entre la fluorescencia variable y la fluorescencia máxima (F_v / F_m).

3.6.5.- Discriminación isotópica del carbono ^{13}C

Para el análisis de la discriminación isotópica del ^{13}C (Δ), se trituró una muestra de grano limpio de cada parcela procedente de la cosechadora, siendo etiquetadas y enviadas para su análisis a los laboratorios del Isotope Services Inc., de Los Alamos, Nuevo México.

Los resultados se expresaron como valores $\delta^{13}\text{C}$ donde:

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right) \times 1000$$

Siendo R la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$.

De acuerdo a la referencia del laboratorio, se ha utilizado un estándar secundario calibrado contra carbonato cálcico de belemnites (PDB) procedente de la formación Peedee de California del Norte USA. La precisión del análisis fue de ± 0.10 ‰.

Los valores de la discriminación isotópica del ^{13}C (Δ), expresados en ‰, se han obtenido de δ_a y δ_p , donde a y p corresponden al aire y la planta respectivamente (Farquhar et al., 1989b):

$$\Delta = \frac{\delta_a - \delta_p}{1 + \delta_p}$$

Frente al PDB, el CO_2 atmosférico presenta una desviación δ_a , de aproximadamente $-8,0$ ‰ (Farquhar et al., 1989b).

3.6.6.- Medida de la radiación fotosintéticamente activa (PhAR)

Se ha llevado a cabo utilizando un ceptómetro *AccuPAR* de la casa estadounidense DECAGON, que suministra medidas en $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

El medidor usa 80 sensores de radiación, montados en una barra a una distancia de 1cm entre cada uno de ellos y cubiertos por un material especial, que filtra la radiación solar para dejar pasar tan sólo la correspondiente a 400-700 nm de λ .

Las medidas se realizaron siempre en días despejados y cuando la mayor parte de la radiación incidente en la comunidad era radiación solar directa, con el fin de obtener medidas adecuadas de percepción lumínica relativa.

Para medir la radiación incidente (I_0) y transmitida (I) en el interior del dosel foliar, se dispuso la barra del ceptómetro perfectamente nivelada, usando para ello los niveles de burbuja de que dispone, por encima del dosel foliar y posteriormente dentro de este, a nivel del suelo. Se realizaron medidas transversales y longitudinales a la dirección de los surcos de la parcela.

De los datos de radiación incidente y transmitida se calculó la Fracción de Radiación Interceptada (FRI) como:

$$\text{FRI} = 100 \times (1 - I/I_0)$$

La relación entre luz interceptada, índice de área verde y coeficiente de extinción, fue establecida por Monsi y Saeki en 1953, quienes basándose en la ley de extinción de Lambert-Beer, definieron que la radiación se debilita de forma exponencial a medida que penetra en el dosel foliar, de acuerdo con la ecuación:

$$I = I_0 * e^{-K.GAI}$$

Por tanto, conociendo la radiación incidente (I_0), radiación transmitida (I) y GAI , se ha podido calcular el coeficiente de extinción (K) como:

$$K = - \text{Ln} (I/I_0) / GAI$$

3.6.7.- Rendimiento y sus componentes

3.6.7.1.- Rendimiento en grano

Se obtuvo mediante recolección mecanizada de cada una de las parcelas sembradas. Se expresó en kilogramos por hectárea a un nivel de humedad del 12%.

3.6.7.2.- Componentes del rendimiento

Se calcularon a partir de las plantas contenidas en un metro lineal de surco de cada parcela, recogidas previamente a la recolección, donde se contó el número de tallos con espiga y sin espiga, para determinar el número de espigas por metro cuadrado de cada parcela.

Del total de la muestra se seleccionaron 10 plantas, homogéneas y representativas de la parcela, sobre las cuales se determinaron la longitud de los tallos principales, medido desde el suelo hasta el cuello de la espiga, longitud de las espigas, peso de las mismas, peso de la paja, número de espiguillas por espiga, número de espigas por planta, número de granos por espiga y peso de éstos.

A partir de muestras de los granos cosechados, se calculó el peso de mil granos, mediante tres pesadas de 100 granos. Para el recuento de granos se empleó un contador fotoeléctrico de la firma Pfeuffer.

Así mismo se determinó el peso específico, medida que estima la densidad de un conjunto de granos, es decir, el peso de granos que pueden introducirse en una unidad de volumen. En el caso que nos ocupa, se obtuvo mediante pesada de los granos contenidos en un cilindro metálico de 0,25 litros y expresándose posteriormente como kilogramos por hectólitro.

3.6.7.3.- Índice de cosecha

Representa la fracción del peso seco total de la planta que se encuentra en forma de grano y constituye una medida de la eficiencia en el reparto de asimilados entre paja y grano. Se calculó dividiendo el peso de los granos de las 10 plantas seleccionadas de cada parcela, entre la suma del peso de las espigas y peso de la paja.

3.6.8.- Fenología

La fecha de antesis se estimó como aquella en la que el 50% de las espigas de la parcela presentaban anteras visibles en sus flores centrales. El periodo vegetativo, entendido como el tiempo transcurrido entre la siembra y la antesis, se expresó en días (*Días después de la siembra, DSA*).

En cuanto a la madurez fisiológica, se estimó como el momento en que el 50% de las espigas de la parcela tornaban al amarillo.

Así mismo se calculó el periodo de tiempo entre antesis y madurez, como la diferencia entre los días necesarios para alcanzar la madurez y los necesarios para llegar a antesis.

3.6.9.- Análisis estadístico

En el modelo utilizado se ha considerado el año y la repetición como factores aleatorios y la variedad como factor fijo.

Se han realizado dos análisis de la varianza; en el primero de ellos, se consideraron ambos orígenes (variedades españolas e italianas) de forma conjunta. Los factores estudiados fueron: año, repetición anidada con el año, origen y época, así como la interacción origen por época. El segundo análisis se planteó de forma que se aplicara a cada origen por separado, es decir, variedades españolas e italianas aisladamente. En este caso, los factores considerados fueron: año, repetición y genotipo, si bien el factor época se tomó como integrado dentro del factor genotipo, o sea, como un factor de variabilidad dentro del genotipo. Además se consideró el factor genotipo dentro de época, pues en cada época podemos encontrar cuatro genotipos distintos.

Por tanto, el modelo elegido para el análisis de varianza tiene como ecuación general la siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_k + \delta_l(i) + (\beta\gamma)_{jk} + \epsilon_{jkl}(i) \quad [\text{Ecuación 1}]$$

con:

α_i : efecto principal de año.

β_j : efecto principal de origen.

γ_k : efecto principal de época.

$\delta_l(i)$: efecto de repetición dentro de año

$(\beta\gamma)_{jk}$: interacción origen \times época.

$\epsilon_{jkl}(i)$: error experimental.

El segundo análisis de la varianza responde a la ecuación general:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_k(i) + \epsilon_{jk}(i) \quad [\text{Ecuación 2}]$$

con:

α_i : efecto principal de año.

β_j : efecto principal de genotipo (o época)

$\gamma_k(i)$: efecto de repetición dentro de año

$\epsilon_{jk}(i)$: error experimental.

En este caso, el análisis de la varianza se realizó para genotipo y época independientemente y el resultado conjunto permitió el cálculo del factor genotipo dentro de época, separando los grados de libertad del genotipo en los correspondientes a la época (2) y el resto a dicho factor.

El test de homogeneidad de varianzas de Bartlett derivado del resultado de los análisis de varianza de cada ensayo no fue significativo, por lo que nos permitió efectuar el análisis de la varianza siguiendo las ecuaciones 1 y 2. Ya que el modelo elegido era aleatorio, el análisis de varianza se efectuó mediante el procedimiento GLM (General Lineal Model) del paquete estadístico STATGRAPHICS v.4.1.

Comparación de medias: La comparación de medias se realizó entre orígenes y épocas. Para ello, se calcularon los valores de las mínimas diferencias significativas (MDS) a un nivel de probabilidad del 5%.

Análisis de regresión: Para estudiar la relación entre el rendimiento y sus componentes se han utilizado técnicas de regresión. Se utilizó igualmente el programa estadístico STATGRAPHICS v. 4.1.

3.6.10.- Estudio por coeficientes de sendero

Numerosos estudios sobre producción de cultivos incluyen correlaciones estadísticas entre el rendimiento y sus componentes, las cuales, aunque útiles para identificar el componente más importante en la determinación de la cosecha, generalmente no proporcionan una adecuada representación de la magnitud relativa de cada una de las variables en estudio. El análisis mediante coeficientes de sendero (*path coefficient analysis*), ideado por Wright (1921, 1923) y posteriormente desarrollado y difundido por Li (1955, 1975) ofrece una interpretación basada en relaciones de causa-efecto para cada variable, especificando la dirección en la que ejercen su influencia y valorando su importancia relativa dentro del sistema. Por ello resulta especialmente útil para desentrañar las relaciones que existen entre las variables de un sistema múltiple cuando las variables independientes se encuentran, a su vez, estrechamente relacionadas entre sí (García del Moral *et al.*, 1991b). Este es el caso del sistema constituido por el rendimiento de un cultivo y sus componentes, como el trigo, donde el número de espigas, el número de granos por espiga y el peso medio por grano se determinan secuencialmente, por lo que pueden interactuar en forma compensatoria durante el desarrollo del cultivo y la magnitud alcanzada por cada uno de ellos condicionar en gran medida la de los siguientes (García del Moral y Ramos, 1989). En este caso, el análisis mediante coeficientes de sendero considera la cosecha (la variable dependiente) como resultado de los efectos ejercidos por los componentes del rendimiento (las variables independientes), tanto de forma directa (es decir, la influencia que cada componente ejerce por sí mismo), como indirecta (a través de la modificación compensatoria que cada uno de ellos puede inducir en los demás) (García del Moral *et al.*, 1991b).

Este tipo de análisis ha sido utilizado con éxito para clasificar las relaciones entre el rendimiento y sus componentes en trigo (Bhatt, 1973; Smocek, 1977;

Hernando, 1981; Gebeyou *et al.*, 1982; Rojo y García del Moral, 1986), cebada (Tewari, 1976; Hamid y Grafius, 1978; Pury *et al.*, 1982) y para estudiar las relaciones entre la producción de grano y varios índices de crecimiento (Ramos *et al.*, 1989) o el efecto de ciertos estreses ambientales sobre la formación de los componentes del rendimiento (Campbell *et al.*, 1980) en cebada.

Un coeficiente de sendero es un coeficiente de regresión parcial tipificado, es decir, el obtenido después de expresar todas las variables respecto de sus medias en unidades de desviación típica. Por tratarse de un tipo de coeficientes de regresión parcial, los coeficientes de sendero son unidireccionales (a diferencia de los de correlación que son bidireccionales) y su valor puede ser positivo o negativo así como mayor o menor que la unidad. Además, al haberse expresado por unidad de desviación típica resultan adimensionales (lo que los asemeja a los coeficientes de correlación) y por ello, la magnitud de los coeficientes de sendero suministra una medida de la importancia relativa de las variables independientes que intervienen determinando a la dependiente. Este método permite dividir un coeficiente de correlación en sus componentes de efectos directos e indirectos, separando la verdadera influencia de cada variable independiente sobre la dependiente. Una explicación práctica del uso de los coeficientes de sendero puede consultarse en García del Moral *et al.*, 1991b.

El análisis por senderos utiliza coeficientes de correlación y para su empleo se requiere fijar una dirección al sistema de causas-efectos, establecida bien mediante una hipótesis que se desea comprobar, o bien por la previa evidencia experimental (Wright, 1921; Li, 1975). El método considera que cuando establecemos el coeficiente de correlación entre cada variable independiente (cada uno de los componentes del rendimiento) sobre la cosecha, en realidad obtenemos la suma de un efecto directo (debido al componente del rendimiento considerado aisladamente) y de un efecto indirecto (causado porque cada componente del rendimiento modifica en forma compensatoria a

los demás). Es decir, el análisis por senderos considera que un coeficiente de correlación en un sistema múltiple, es el resultado de la suma de efectos directos (medidos por los coeficientes de sendero) e indirectos (medidos por el producto entre un coeficiente de sendero y un coeficiente de correlación).

Los coeficientes de sendero se calcularon a partir de la matriz de correlación generada para cada época objeto de estudio y aplicando el método descrito en García del Moral *et al.* (1991a). Se construyó un diagrama ontogénico y se resolvieron los sistemas de ecuaciones siguientes:

$$\begin{aligned} r_{26} &= P_{26} + r_{24} P_{46} + r_{25} P_{56} \\ r_{46} &= r_{24} P_{26} + P_{46} + r_{45} P_{56} \\ r_{56} &= r_{25} P_{26} + r_{45} P_{46} + P_{56} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} r_{25} &= P_{25} + r_{23} P_{35} + r_{24} P_{45} \\ r_{35} &= r_{23} P_{25} + P_{35} + r_{34} P_{45} \\ r_{45} &= r_{24} P_{25} + r_{34} P_{35} + P_{45} \end{aligned}$$

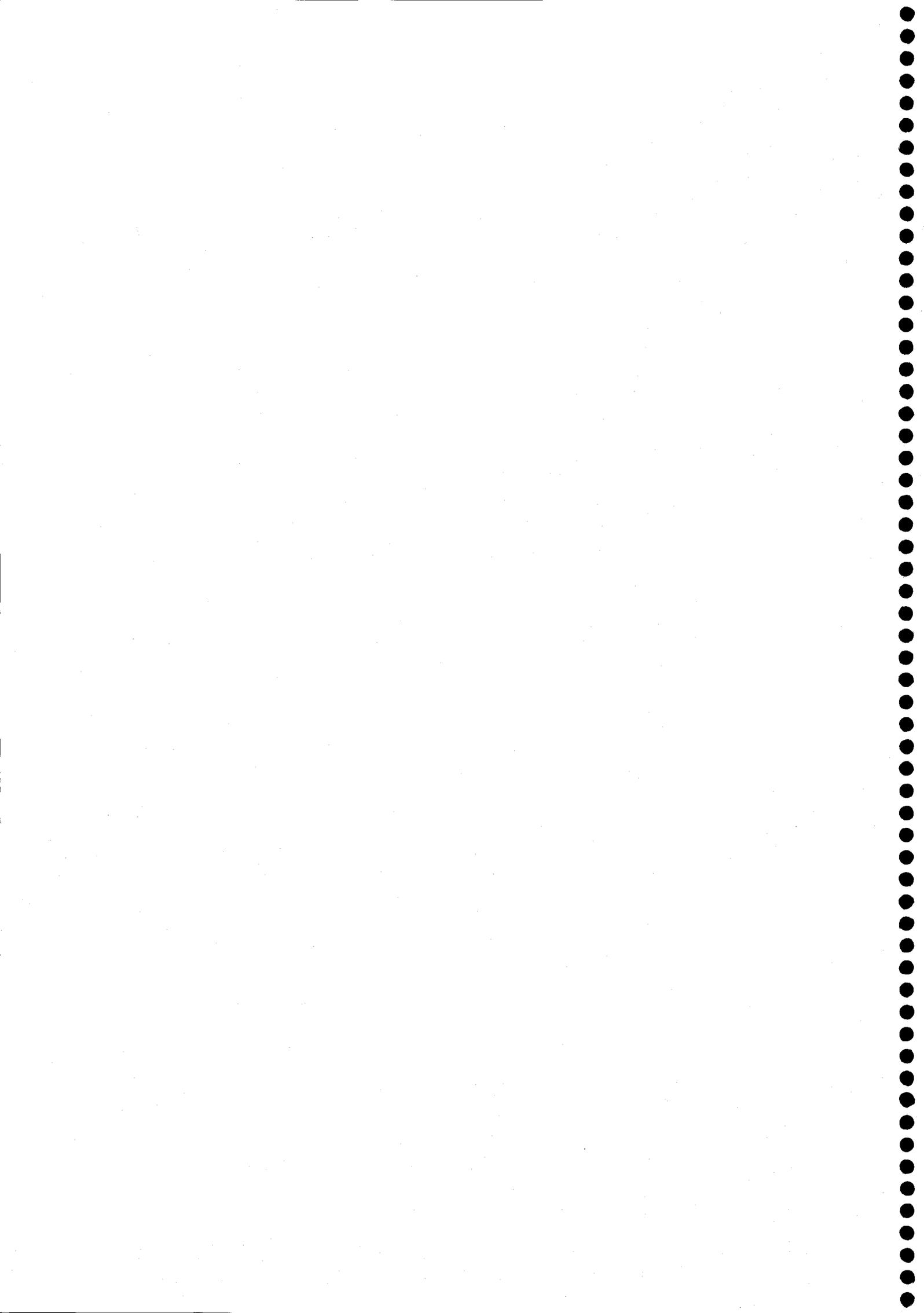
$$\begin{aligned} r_{14} &= P_{14} + r_{12} P_{24} + r_{13} P_{34} \\ r_{24} &= r_{12} P_{14} + P_{24} + r_{23} P_{34} \\ r_{34} &= r_{13} P_{14} + r_{23} P_{24} + P_{34} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} r_{13} &= P_{13} + r_{12} P_{23} \\ r_{23} &= r_{12} P_{13} + P_{23} \end{aligned}$$

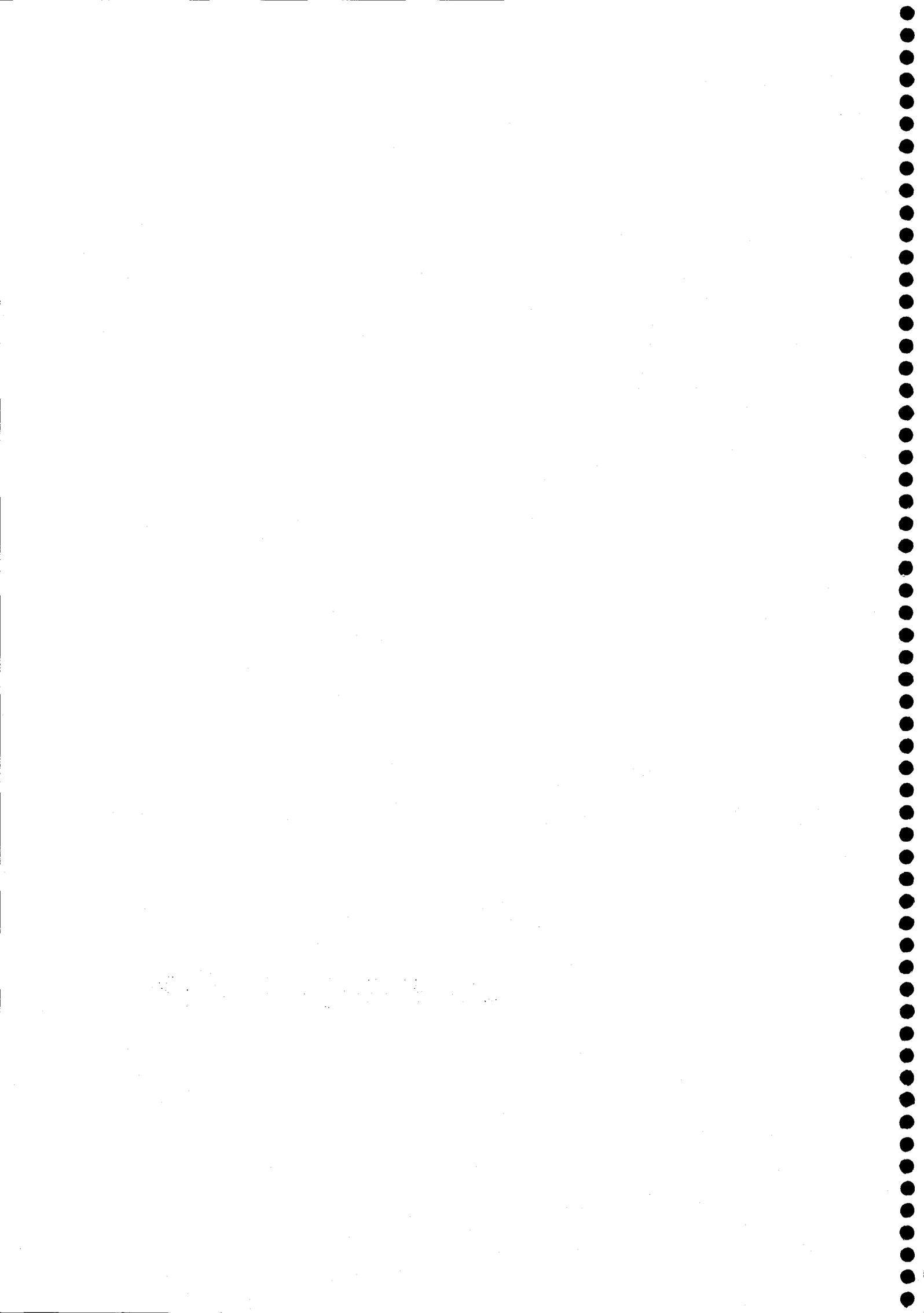
UNIVERSIDAD DE GRANADA

2 / SET. 2002

COMISION DE DOCTORADO



4.- RESULTADOS



4.1.- FENOLOGÍA

Todas las variedades emergieron aproximadamente entre 15 y 20 días después de la siembra en los dos años de estudio. La **antesis** se definió como el momento en que, aproximadamente el 50% de las espigas de la parcela, presentaban anteras visibles en sus flores centrales.

Los resultados de los análisis de la varianza para los días desde la siembra hasta la antesis por época y origen figuran en las Tablas 1 y 1 de los apéndices 1 y 2.

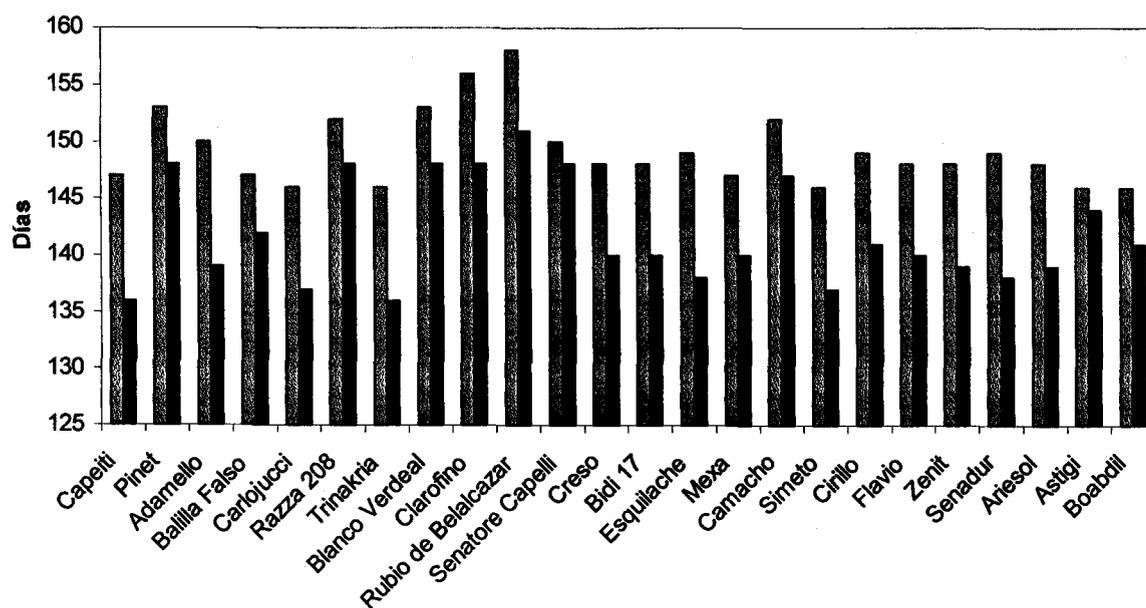


Figura 4. Días transcurridos desde la siembra hasta la antesis para las distintas variedades en ambas campañas. Variedades ordenadas de antiguas (izquierda) a modernas (derecha). (Color sólido: campaña 99-00; Color transparente: campaña 00-01)

Los días necesarios para alcanzar la antesis variaron significativamente entre genotipos (Tabla 1, apéndice 2) y Figura 4. Entre las variedades más antiguas hubo grandes diferencias, ya que algunas de ellas alcanzaron la antesis prácticamente al mismo tiempo que las variedades modernas, tal es el caso de Capeiti (Italia, Ant) y Trinakria (Italia, Ant) con 136 días, Adamello (Italia, Ant) con 139 y Balilla Falso (Italia, Ant) con 142, mientras que el resto, necesitaron entre 148 y 151 días para llegar a la antesis.

En ambas campañas las variedades más modernas, desde Creso (Italia, Int) en adelante, presentaron una mayor homogeneidad, exceptuando Camacho (España, Int). En la campaña 1999-2000 este grupo osciló entre los 137 días de Simeto (Italia, Mod) y los 147 de Camacho (España, Int).

En la campaña 2000-2001, el comportamiento de las distintas variedades fue exactamente el mismo que en la anterior. De nuevo hubo mayor homogeneidad entre las modernas (desde Creso en adelante) siendo de nuevo Simeto (Italia, Mod) la más precoz y Camacho (España, Int) la más tardía, con 146 y 152 días respectivamente (Figura 4).

En el grupo de las antiguas, de nuevo Capeiti (Italia, Ant), Adamello (Italia, Ant), Balilla Falso (Italia, Ant) y Trinakria (Italia, Ant) presentaron valores similares a las modernas, mientras que Pinet (España, Ant), Razza 208 (Italia, Ant), Blanco Verdeal (España, Ant), Clarofino (España, Ant) y Senatore Capelli (Italia, Int) volvieron a ser las más tardías en antesis, requiriendo entre 150 (Senatore Capelli) y 158 días (Rubio de Belalcázar).

Entre ambas campañas también existieron pequeñas diferencias, incrementándose ligeramente los días desde la siembra hasta antesis en la correspondiente a los años 2000-2001, posiblemente como consecuencia de la

falta de lluvias durante el mes de abril de dicha campaña, lo cual indujo un retraso en la antesis.

La **madurez fisiológica** se estimó cuando aproximadamente el 50% de las espigas de la parcela habían perdido totalmente el color verde. En la campaña 2000-2001, de acuerdo a lo ocurrido en la antesis, el ciclo se alargó ligeramente con respecto a la campaña anterior.

Como puede observarse en la Figura 5, existe una tendencia al alargamiento del ciclo en las variedades más antiguas, si bien entre éstas existen variedades con ciclos de duración similar a la de las variedades modernas.

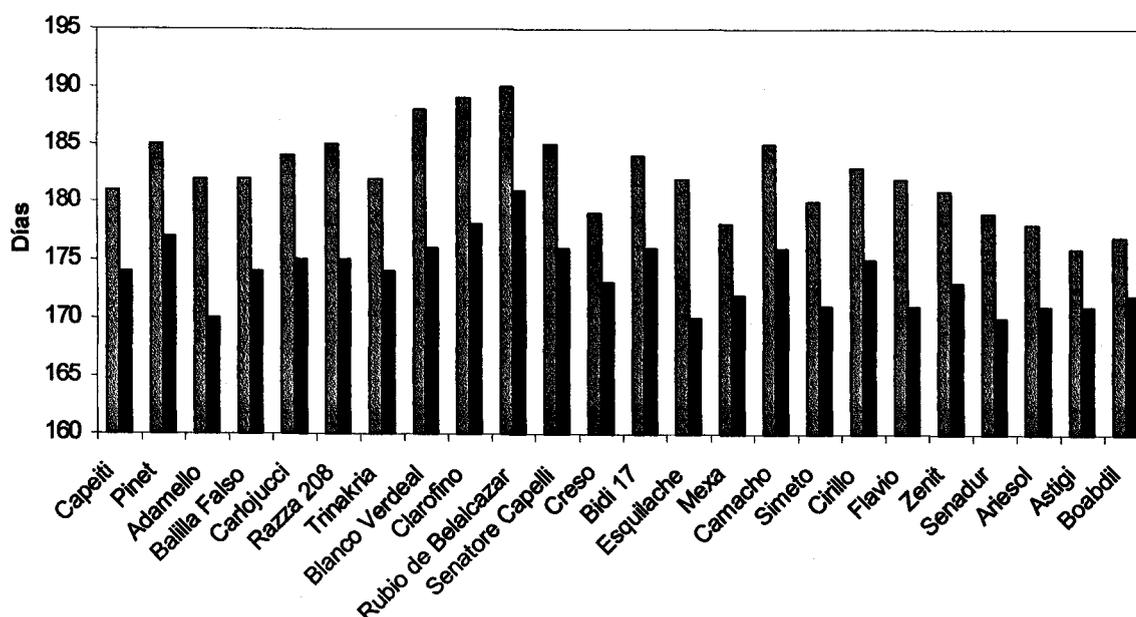


Figura 5. Días transcurridos desde la siembra hasta la madurez para las distintas variedades en ambas campañas. Variedades ordenadas de antiguas (izquierda) a modernas (derecha). (Color sólido: campaña 99-00; Color transparente: campaña 00-01)

La variedad de ciclo más largo fue Rubio de Belalcázar (España, Ant), necesitando 181 y 190 días en las campañas 1999-2000 y 2000-2001

respectivamente, seguido de Clarofino (España, Ant), con 178 y 189 días, Blanco Verdeal (España, Ant), con 176 y 188 y Pinet (España, Ant), con 177 y 185 días, mientras que las más precoces fueron Senadur (España, Mod.) y Esquilache (España, Int.) con 170 días en la campaña 1999-2000 y Astigi (España, Mod.) y Boabdil (España, Mod.) en la siguiente campaña, con 176 y 177 días respectivamente (Figura 5). En cuanto a los días transcurridos desde antesis a madurez, no se observa una gran diferencia entre variedades antiguas y modernas. La mayor duración del ciclo en las variedades antiguas no se traduce en un mayor periodo de llenado del grano. En la campaña 1999-2000 las variedades que presentaron un llenado más corto fueron Razza 208 (Italia, Ant) y Astigi (España, Mod), mientras que en la campaña 2000-2001, fueron, nuevamente Astigi (España, Mod), Senadur (España, Mod) y Ariesol (España, Mod) (Figura 6).

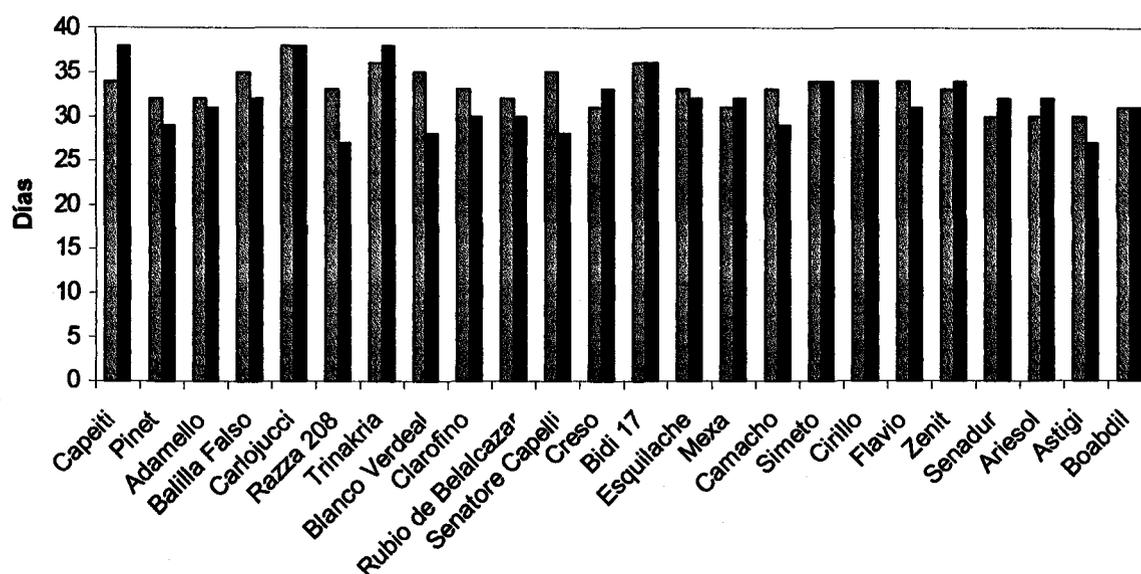


Figura 6. Dias transcurridos desde la antesis hasta la madurez para las distintas variedades en ambas campañas. Variedades ordenadas de antiguas (izquierda) a modernas (derecha). (Color sólido: campaña 99-00; Color transparente: campaña 00-01)

Tabla 1. Comparación de los valores medios por época y origen de los días desde siembra a antesis, hasta madurez y días desde antesis a madurez (media de los dos años).

	Días siembra a antesis	Días antesis madurez	Días siembra a madurez
Antiguas	148a	33a	181a
Intermedias	145b	33a	178b
Modernas	144b	32a	176c
España	147a	31b	179a
Italia	144b	33a	178a

En la tabla 1 se presentan los valores medios de los dos años para el conjunto de épocas y de orígenes. Se observan diferencias significativas entre las variedades antiguas y modernas, tanto para días a antesis (DSA) como para días a madurez (DSM), aunque en este último caso, también se aprecian diferencias entre intermedias y las otras dos categorías, lo cual no ocurre en los días a antesis (DSA) en que variedades intermedias y modernas se comportan de igual forma (Tablas 1 y 3, apéndice 1). Se observa en general una tendencia a la reducción del ciclo desde las variedades antiguas a las modernas.

Los días desde antesis a madurez (DAM) no muestran diferencias significativas entre las tres categorías consideradas, indicando que todas las variedades presentaron una duración similar en el llenado del grano (Tabla 2, apéndice 1 y Tabla 1).

Al considerar ambos orígenes por separado (Tablas 1 a 6, apéndice 2 y Tabla 2), las variedades italianas no muestran diferencias significativas entre las tres épocas, mientras que sí lo hacen las variedades españolas. Ello indica que las

variedades italianas antiguas presentan un ciclo de duración similar a las modernas, lo cual las distingue de las españolas, las cuales muestran una tendencia clara a la reducción de la duración del ciclo desde las antiguas a las modernas.

Tabla 2. Comparación de los valores medios para los días desde siembra a antesis, desde antesis a madurez y de siembra a madurez, considerando ambos orígenes por separado (media de los dos años).

	Días siembra a antesis	Días antesis a madurez	Días siembra a madurez
Italia			
Antiguas	145a	34a	179a
Intermedias	145a	33a	178a
Modernas	144a	33a	177a
España			
Antiguas	152a	31a	183a
Intermedias	145b	33a	178b
Modernas	144b	30a	175b

Nótese que son las variedades antiguas españolas las que presentan el ciclo más largo, mientras que las italianas aun siendo de similar antigüedad, presentan ciclos similares a las modernas.

4.2.- RENDIMIENTO Y COMPONENTES DEL RENDIMIENTO

4.2.1.- Rendimiento por hectárea y por planta

El rendimiento por hectárea y por planta ha presentado diferencias estadísticas para el factor época, no siendo significativas las diferencias para los demás factores estudiados, año, origen y repetición, ni para la interacción origen por época (Tabla 4, apéndice 1).

Los resultados indican (Tabla 3) que para el conjunto de ensayos, los genotipos antiguos tuvieron una producción menor que los intermedios y estos a su vez menor que los modernos, oscilando la producción entre los 1820 kg/ha de los genotipos antiguos, a los 2452 kg/ha de los modernos. En cuanto al origen, las variedades españolas e italianas produjeron cantidades similares, 2175 kg/ha y 2159 kg/ha respectivamente, no existiendo por tanto diferencias significativas entre ellas.

Considerando los orígenes por separado, el análisis de la varianza (Tablas 7 y 19, apéndice 2) indica que para el rendimiento, todos los factores considerados son significativos, a excepción de la repetición y además el año para el caso de las variedades italianas.

En la Tabla 4 y Figura 7, se observa la tendencia al aumento de producción desde las variedades antiguas a las modernas. En las procedentes de Italia, existen diferencias significativas de las antiguas con las modernas, pero no entre intermedias y modernas ni entre intermedias y antiguas. En las variedades españolas, las diferencias se presentan de igual forma entre las antiguas y modernas, pero en ningún caso con las intermedias.

Tabla 3. Comparación de los valores medios por época y origen del rendimiento y sus componentes (media de los dos años).

	Yha	Ypl	NEm ²	NEP	NeE	NGes	NGE	Grnm ²	PMG	LEP	I.C	LTP
Antiguas	1820c	1.01b	184b	1.02b	15.5a	1.55c	23.6b	4372c	41.9a	5.71a	32.6c	89.4a
Intermedias	2230b	1.25a	227ac	1.22a	14.7b	1.69b	24.6ab	5278b	42.8a	5.35b	36.6b	66.8b
Modernas	2452a	1.26a	236a	1.20a	14.2c	1.83a	25.8a	6010a	41.2a	5.48b	38.4a	58.8c
Italia	2159a	1.16a	224a	1.17a	14.4b	1.67a	23.8b	5195a	42.2a	5.36b	36.3a	69.6b
España	2175a	1.18a	208a	1.13a	15.2a	1.70a	25.6a	5246a	41.7a	5.66a	35.4a	73.8a

a-c: Medias seguidas por idéntica letra dentro de cada columna y apartado no difieren al nivel de probabilidad del 0,05 según test de mínimas diferencias significativas.

Tabla 4. Comparación de los valores medios para el rendimiento y sus componentes, considerando ambos orígenes por separado (media de los dos años).

	Yha	Ypl	NEm ²	NEP	NeE	NGes	NGE	Grnm ²	PMG	LEP	I.C	LTP
Italia												
Antiguas	1886b	1.03a	191a	1.04a	14.9a	1.61a	23.6a	4556a	42.2a	5.42a	35.0a	83.7a
Intermedias	2208ab	1.25a	229a	1.22a	14.4a	1.68a	24.2a	5167a	43.3a	5.15a	36.3a	68.5ab
Modernas	2383a	1.19a	251a	1.25a	13.8a	1.71a	23.5a	5860a	41.0a	5.52a	37.6a	56.5b
España												
Antiguas	1753b	0.99b	178a	1.00a	16.1a	1.49b	23.6b	4187b	41.6a	5.99a	30.2c	95.2a
Intermedias	2253ab	1.24a	224a	1.23a	15.0a	1.68ab	25.0ab	5389ab	42.5a	5.55a	36.8b	65.0b
Modernas	2520a	1.32a	222a	1.16a	14.5b	1.94a	28.0a	6161a	41.3a	5.43a	39.1a	61.0b

a-c: Medias seguidas por idéntica letra dentro de cada columna y apartado no difieren al nivel de probabilidad del 0,05 según test de mínimas diferencias significativas.

En lo referente a la producción por planta, nuevamente el análisis de la varianza (Tabla 5, apéndice 1) muestra diferencias estadísticas para los factores época y año, pero no para el resto ni para la interacción origen por época.

Los valores obtenidos oscilan entre los 1.01 g/planta en las variedades antiguas a los 1.26 g/planta en las modernas. Entre las intermedias y modernas no hubo diferencias significativas, pero sí entre éstas y las antiguas. Igualmente, no hubo diferencias entre variedades italianas y españolas.

Al considerar orígenes separadamente (Tabla 4), no existen diferencias significativas en las variedades italianas, aunque sí en las españolas, cuyos valores medios oscilan entre 0.99 g/planta en las antiguas a 1.32 g/planta en las modernas (Figura 8).

El análisis de la varianza (Tablas 8 y 20, apéndice 2) muestra la significación estadística para todos los factores considerados, excepto para la repetición en el caso de variedades españolas, y repetición y época en el caso de variedades italianas.

4.2.2.- Número de espigas por metro cuadrado

En este caso el análisis de la varianza (Tabla 6, apéndice 1) indica que la variabilidad observada ha sido debida únicamente al factor época, no siendo significativos los demás factores.

Los valores oscilan entre 184 espigas por metro cuadrado en las variedades antiguas y 236 en las modernas, incremento apreciable, aunque no existieron diferencias significativas entre variedades intermedias y modernas, aunque sí

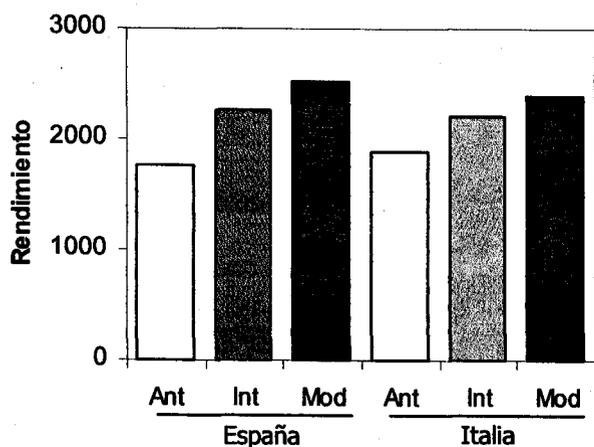


Figura 7. Comparación entre los valores medios del rendimiento (kg/ha) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

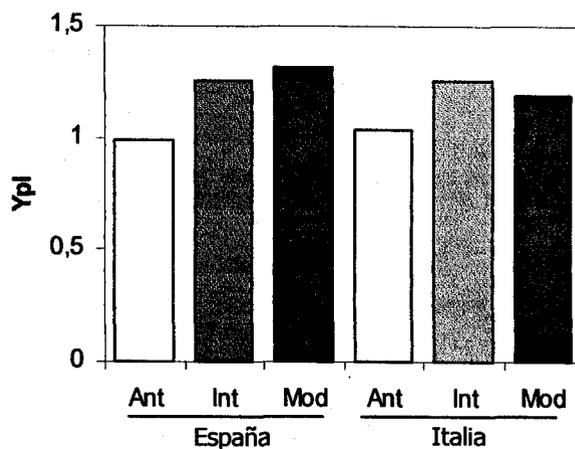


Figura 8. Comparación entre los valores medios de producción por planta (g) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

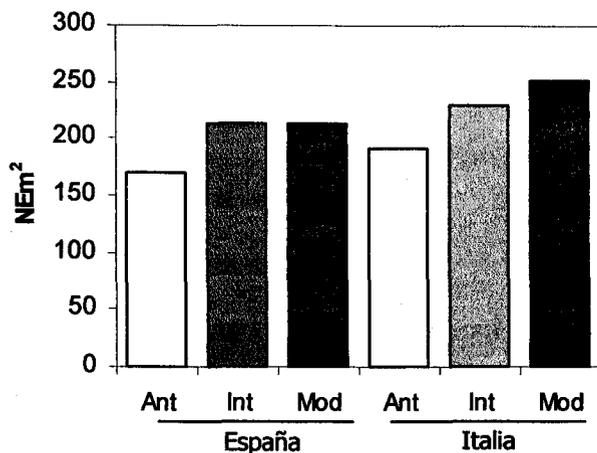


Figura 9. Comparación de los valores medios del número de espigas por metro cuadrado en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

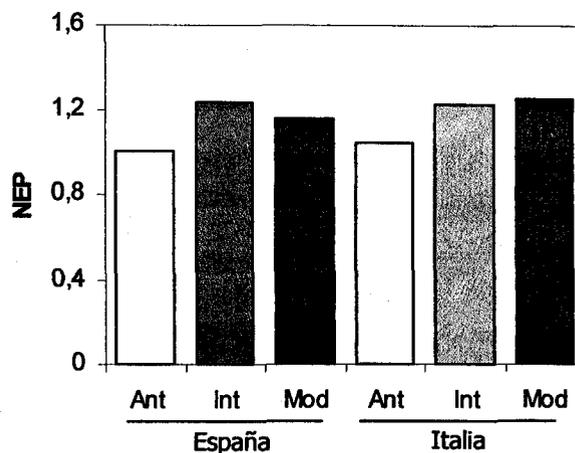


Figura 10. Comparación de los valores medios del número de espigas por planta en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

entre éstas y antiguas (Tabla 3). Nuevamente no hay diferencias entre genotipos españoles e italianos.

El análisis de la varianza (Tablas 9 y 21, apéndice 2) muestra significación únicamente para el genotipo y para el genotipo dentro de la época en el caso de las variedades españolas e igualmente para las italianas.

Observando la Tabla 4, en que consideramos variedades italianas y españolas de forma aislada, no hay diferencias significativas en ningún caso, aunque se observa que las variedades modernas italianas alcanzan un valor notablemente más alto.

4.2.3.- Número de espigas por planta

El análisis de la varianza (Tabla 7, apéndice 1) indica significación estadística para los factores año y época, pero no para el resto de factores considerados.

Existen diferencias significativas de las variedades antiguas con modernas e intermedias, pero no entre éstas últimas, que presentan valores similares, 1.20 y 1.22 espigas por planta respectivamente, mientras que las antiguas muestran un valor de 1.02 espigas por planta (Tabla 3). Entre variedades españolas e italianas no se observan diferencias significativas.

El análisis de la varianza para ambos orígenes por separado, (Tablas 10 y 22, apéndice 2) muestra significación estadística para todos los factores considerados, excepto repetición y época en ambos casos. La inexistencia de variabilidad para el factor época queda reflejada en la Tabla 4, donde no se observan diferencias significativas ni entre variedades italianas ni españolas.

4.2.4.- Número de espiguillas por espiga

Origen, año y época son los causantes de la variabilidad observada para este componente, según se desprende del análisis de la varianza (Tabla 8, apéndice 1), si bien, el factor año explica un 61% de dicha variabilidad, siendo menor la contribución de los demás factores.

Como se observa en la Tabla 3, son significativas las diferencias entre las distintas épocas, correspondiendo el valor más alto a las variedades antiguas (15.5 espiguillas por espiga), tendiendo a descender hacia las variedades modernas (14.2 espiguillas por espiga).

Al considerar ambos orígenes por separado (Tabla 4) no se observan sin embargo diferencias significativas para las variedades italianas, aunque sí para las españolas antiguas y modernas (Figura 11).

El análisis de la varianza (Tablas 11 y 23, apéndice 2) muestra significación estadística para todos los factores excepto repetición y época en el caso de las variedades de origen italiano y dentro de las variedades españolas, también para la época, como queda reflejado en la Tabla 4.

4.2.5.- Número de granos por espiguilla

El análisis de la varianza (Tabla 9, apéndice 1) muestra variabilidad altamente significativa para todos los factores considerados, excepto repetición y origen.

De esta forma, aparecen diferencias significativas entre las tres épocas consideradas en este estudio, variando los valores alcanzados entre 1.83 granos por espiguilla de las variedades modernas y 1.55 en las antiguas (Tabla 3), lo cual pone de manifiesto el aumento producido a lo largo de la mejora

para este componente del rendimiento. No hay diferencias apreciables entre los valores medios alcanzados por las variedades españolas e italianas.

Los análisis de la varianza realizados para variedades españolas e italianas por separado (Tablas 12 y 24, apéndice 2), muestran significación para todos los factores excepto para la repetición en el caso de las variedades españolas y para todos excepto repetición y época en el caso de las italianas. Se observa por ello en la Tabla 4 la existencia de diferencias significativas entre las primeras, aunque no para las segundas.

4.2.6.- Número de granos por espiga

El análisis de la varianza muestra alta significación estadística para todos los factores considerados excepto para la repetición (Tabla 10, apéndice 1).

La Tabla 3 muestra las diferencias significativas existentes entre variedades modernas y antiguas, pero en ningún caso con intermedias. Se observa un incremento en el número de granos por espiga desde las variedades antiguas a las modernas, cuyos valores oscilan entre 23.6 y 25.8 granos por espiga respectivamente. Sí existen, en este caso, diferencias para los valores medios italianos y españoles, presentando las variedades españolas un valor superior a las variedades italianas, posiblemente relacionado con el mayor tamaño de las espigas en las primeras.

El análisis de la varianza para variedades españolas e italianas separadamente (Tablas 13 y 25, apéndice 2), muestra la significación estadística para los factores considerados, excepto para la época y repetición, en el caso de variedades italianas y sólo para la repetición en las variedades españolas. Por ello en la Tabla 4 no se observan diferencias significativas entre variedades italianas, pero sí entre las españolas antiguas y modernas, aunque no entre ninguna de ellas y las intermedias.

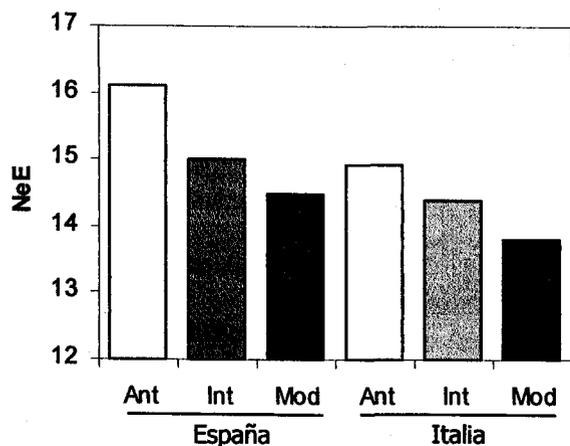


Figura 11. Comparación de los valores medios del número de espiguillas por espiga en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

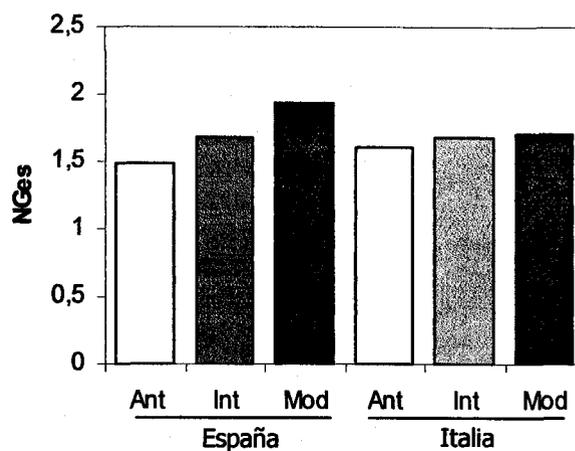


Figura 12. Comparación de los valores medios del número de granos por espiguilla en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

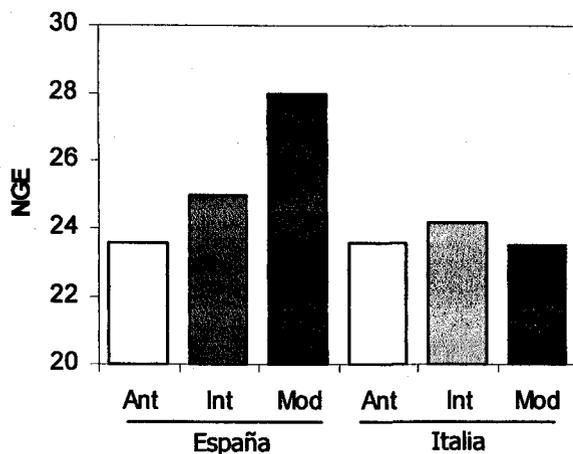


Figura 13. Comparación de los valores medios del número de granos por espiga en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

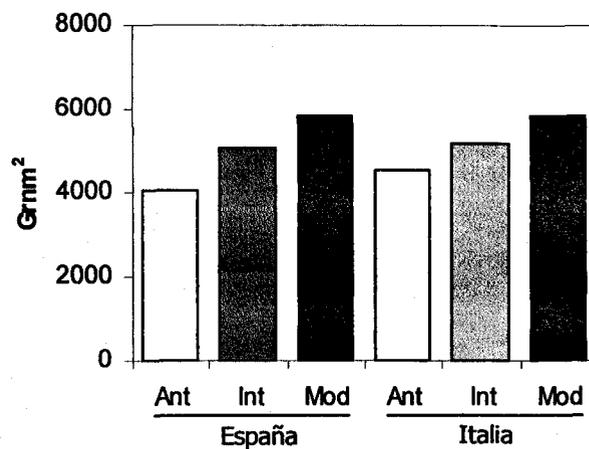


Figura 14. Comparación de los valores medios del número de granos por metro cuadrado en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

4.2.7.- Número de granos por metro cuadrado

Para este componente del rendimiento, únicamente se observó significación para los factores época y año, explicando el primero de ellos más de un 50% de la variabilidad encontrada, según el análisis de la varianza (Tabla 11, apéndice 1).

Los valores oscilaron entre 4372 granos/m² de las variedades antiguas y 6010 granos/m² de las modernas, existiendo diferencias significativas entre modernas, intermedias y antiguas, como se observa en la Tabla 3. No aparecieron diferencias entre variedades españolas e italianas.

Al analizar los orígenes independientemente, el análisis de la varianza (Tablas 14 y 26, apéndice 2) muestra significación estadística para los factores considerados excepto para año y repetición en el caso de los genotipos españoles, y época y repetición en el análisis correspondiente a los genotipos italianos.

En la Tabla 4 se observan diferencias significativas entre las variedades españolas, pero no en las italianas, si bien, se observa un incremento en el número de granos por metro cuadrado desde las variedades antiguas a las modernas en ambos casos (Figura 14).

4.2.8.- Peso de mil granos

El análisis de la varianza (Tabla 12, apéndice 1) muestra significación estadística únicamente para el factor año. Así, no se observan diferencias significativas entre variedades en ningún caso (Tabla 3). Se puede considerar, por tanto, que este componente del rendimiento no ha experimentado un cambio notable a lo largo de la mejora del trigo en España e Italia. Así mismo no hay tampoco diferencias significativas entre los valores medios para los

orígenes considerados, ni tampoco entre las variedades españolas e italianas cuando se comparan separadamente ambos orígenes (Tabla 4). Esto refleja lo indicado por los análisis de la varianza (Tablas 15 y 27, apéndice 2) en que la variabilidad es explicada por los factores año, genotipo y genotipo dentro de época.

4.2.9.- Longitud de la espiga

La variabilidad de este parámetro es debida a todos los factores estudiados excepto al año, tal y como se pone de manifiesto en el análisis de la varianza (Tabla 13, apéndice 1).

Las variedades antiguas presentan un valor de 5.71 cm, mientras que en las modernas desciende hasta 5.48 cm. Existen diferencias significativas entre las variedades antiguas con respecto a intermedias y modernas, tal y como se observa en la Tabla 3.

En este caso sí se observan diferencias entre variedades españolas e italianas, presentando éstas últimas una longitud media de la espiga ligeramente inferior a las españolas.

Al analizar separadamente ambos orígenes, el análisis de la varianza (Tablas 16 y 28, apéndice 2) muestra que la variabilidad observada es debida a repetición, genotipo y genotipo dentro de época para variedades españolas y sólo a genotipo y genotipo dentro de época para las italianas.

Por ello, la Tabla 4 refleja la ausencia de diferencias significativas para este factor, tanto para las variedades españolas como para las italianas (Figura 16).

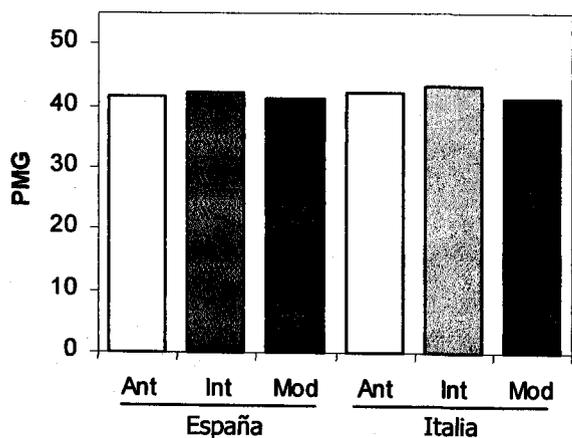


Figura 15. Comparación de los valores medios del peso de mil granos (g) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

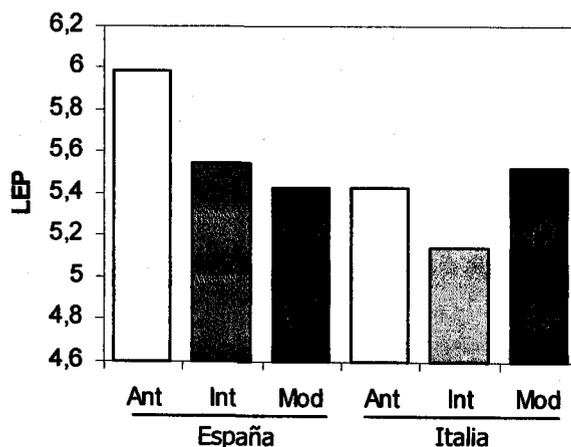


Figura 16. Comparación de los valores medios de la longitud de la espiga principal (cm) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

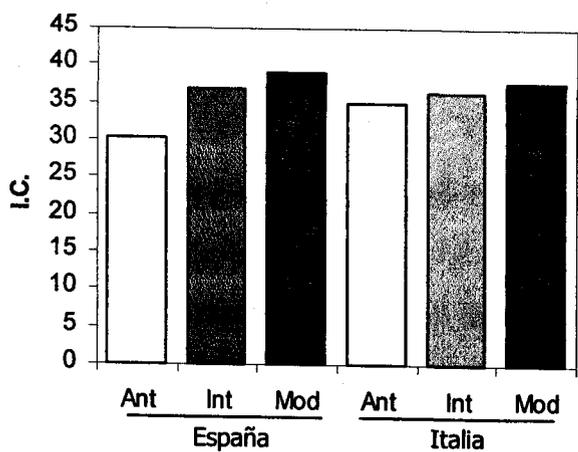


Figura 17. Comparación de los valores medios del índice de cosecha (%) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

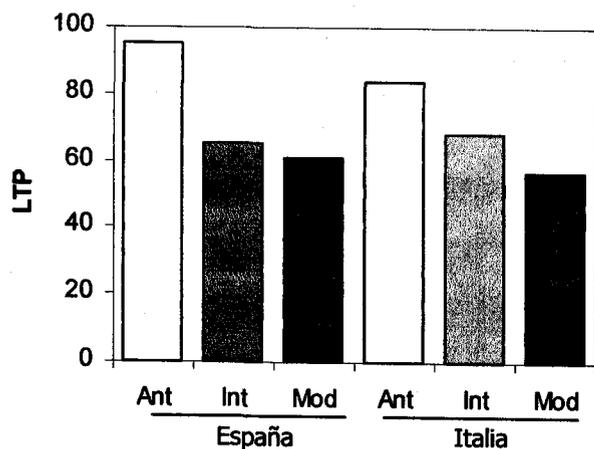


Figura 18. Comparación de los valores medios de la longitud del tallo principal (cm) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

4.2.10.- Índice de cosecha

El análisis de la varianza (Tabla 14, apéndice 1) muestra significación para los factores estudiados excepto origen y repetición.

Como se observa en la Tabla 3, existen diferencias significativas entre las épocas consideradas, poniéndose de manifiesto un notable incremento de este factor desde las variedades antiguas a las modernas, oscilando los valores entre 32.6 y 38.4 respectivamente. No existen sin embargo diferencias para los distintos orígenes.

El análisis de la varianza (Tablas 17 y 29, apéndice 2) muestra la existencia de significación estadística para la época en el caso de las variedades españolas, pero no en el de las italianas, siendo además significativos los factores año y genotipo en ambos casos.

De esta forma, la Tabla 4 refleja la ausencia de diferencias significativas entre las distintas épocas para las variedades italianas aunque sí existen para las españolas, entre modernas y antiguas, y entre ambas e intermedias.

4.2.11- Longitud del tallo principal

El análisis de la varianza (Tabla 15, apéndice 1) muestra variabilidad altamente significativa para todos los factores considerados excepto para la repetición.

Así, en la comparación de medias (Tabla 3) se muestran diferencias significativas para las épocas consideradas, así como también para los dos orígenes, España e Italia. Se encuentra una clara disminución en la longitud del tallo desde las variedades antiguas a las modernas. Así mismo, las variedades italianas parecen ser algo más bajas en general que las españolas, especialmente las antiguas.

Al considerar ambos orígenes por separado, el análisis de la varianza (Tablas 18 y 30, apéndice 2), muestra significación para todos los factores considerados, excepto para la repetición. La Tabla 4 y la Figura 18 de comparación de medias, muestran la inexistencia de diferencias significativas entre las variedades intermedias con modernas y antiguas en el caso de las italianas, mientras que en las españolas, no existen diferencias entre intermedias y modernas, pero sí entre ambas y las antiguas.

4.3.- ANÁLISIS POR CORRELACIÓN DEL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES

En la Tabla 5 se muestran los coeficientes de correlación obtenidos entre el rendimiento y los diferentes parámetros estudiados. Según este estudio, para las tres épocas consideradas el número de espigas por m² ha sido el componente del rendimiento que más ha influido en las variaciones del rendimiento. El número de granos por espiga ha ejercido un efecto positivo en el caso de las variedades antiguas, ya que en las intermedias el efecto ha sido de signo contrario, al igual que en el caso de las modernas, aunque en este último caso no ha sido significativo.

En cuanto al peso del grano, presenta un efecto negativo en las variedades antiguas e intermedias y positivo en las modernas, aunque en ninguna de las tres épocas ha influido significativamente en el rendimiento. La duración del periodo vegetativo se ha relacionado negativamente con el rendimiento en los tres casos, si bien, sólo ha mostrado significación en el caso de las variedades intermedias. De igual forma, la duración del llenado del grano también influye negativamente, excepto en las variedades antiguas, pero tampoco significativamente en ningún caso.

Tabla 5. Coeficientes de correlación entre el rendimiento y los caracteres estudiados para los diferentes periodos de obtención de los genotipos en los dos años de ensayos (n = 16).

	Espigas por m ²	Granos por espiga	Peso del grano	Duración periodo vegetativo	Duración llenado del grano
Variedades Antiguas					
Granos por espiga	-0.062				
Peso del grano	-0.646**	0.178			
Periodo vegetativo	-0.206	-0.048	-0.248		
Llenado del grano	0.408	-0.110	-0.372	-0.416	
Rendimiento	0.709**	0.588*	-0.155	-0.344	0.183
Variedades Intermedias					
Granos por espiga	-0.719**				
Peso del grano	-0.279	-0.167			
Periodo vegetativo	-0.518*	0.738*	-0.308		
Llenado del grano	-0.092	-0.001	-0.256	-0.254	
Rendimiento	0.900***	-0.522*	-0.242	-0.510*	-0.068
Variedades Modernas					
Granos por espiga	-0.708**				
Peso del grano	0.136	-0.599*			
Periodo vegetativo	-0.330	0.701**	-0.856***		
Llenado del grano	0.306	-0.617*	0.114	-0.107	
Rendimiento	0.528*	-0.152	0.383	-0.315	-0.348

*, **, *** significativo al nivel de probabilidad 0.05, 0.01, y 0.001 respectivamente.

Entre el número de espigas por m² y el peso del grano existe una correlación significativa únicamente para las variedades antiguas. Igualmente, el peso medio por grano aparece negativamente influenciado por el período vegetativo en el caso de las variedades modernas, mientras que en antiguas e intermedias el estudio por correlación no revela influencias significativas. En las figuras 19 a 26 se representan las ecuaciones de regresión obtenidas para el rendimiento y sus componentes.

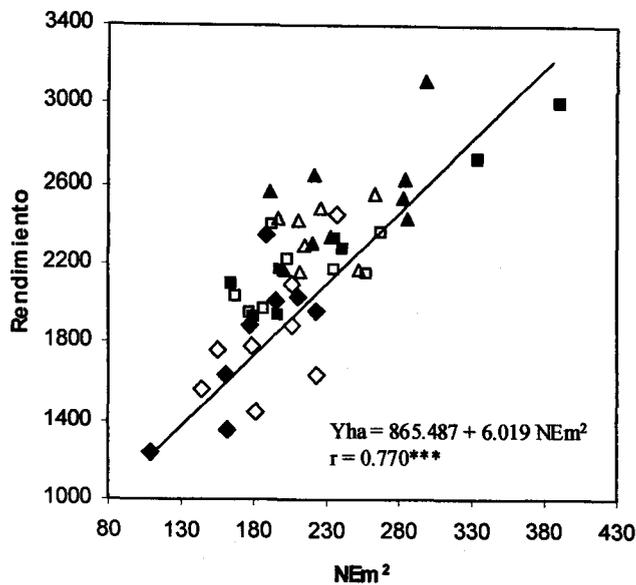


Figura 19. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y el número de espigas por metro² (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

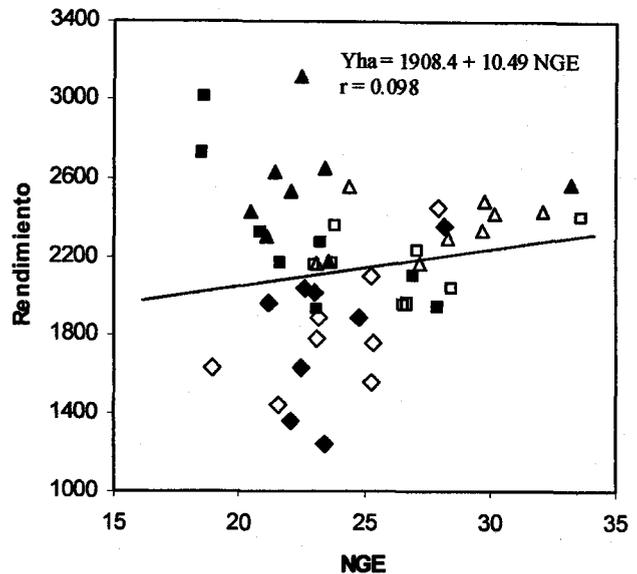


Figura 20. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y el número de granos por espiga (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

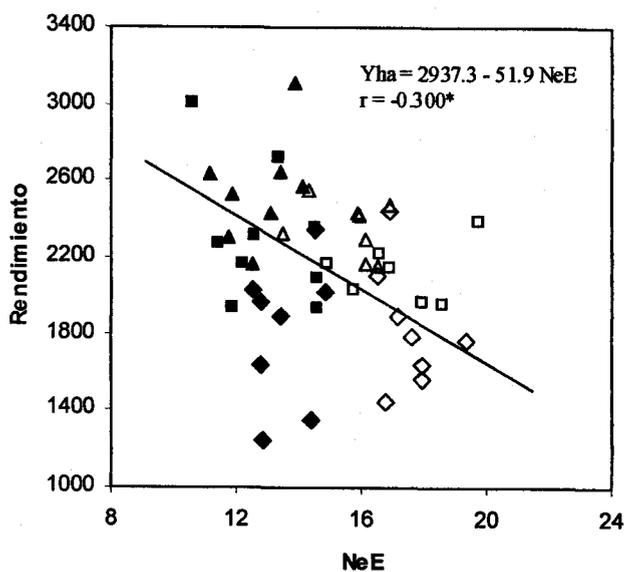


Figura 21. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y el número de espiguillas por espiga (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

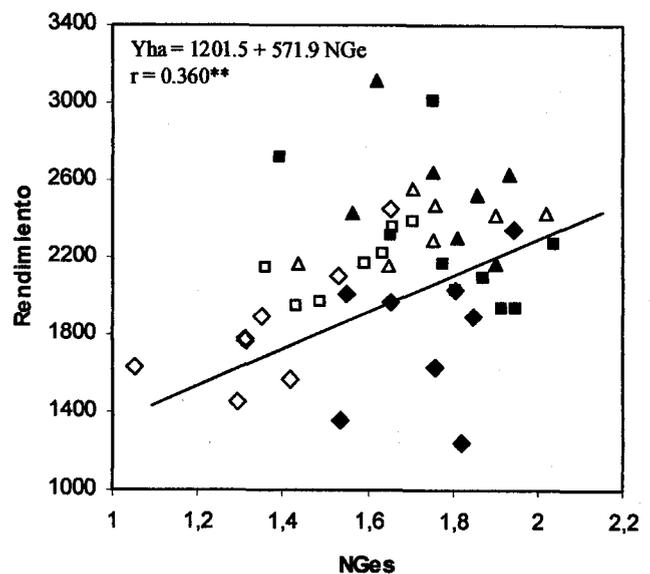


Figura 22. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y el número de granos por espiguilla (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

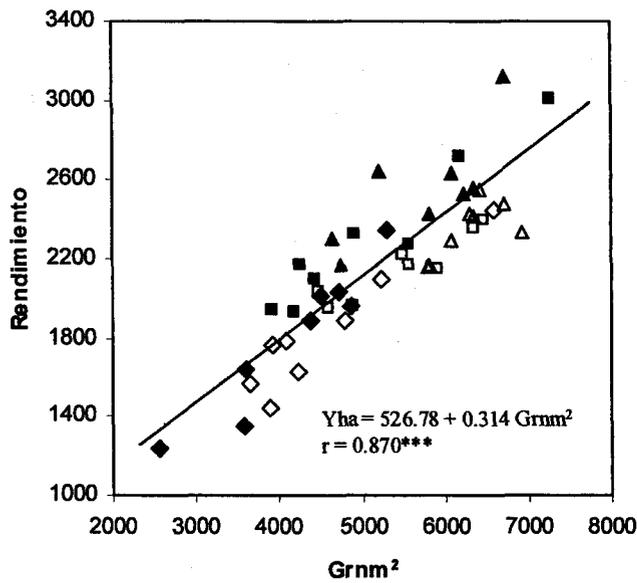


Figura 23. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y el número de granos por metro² (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

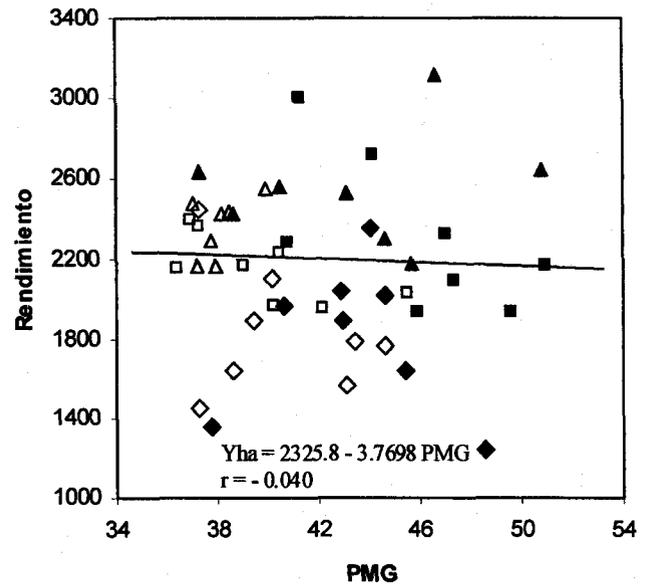


Figura 24. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y el peso de mil granos (g) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

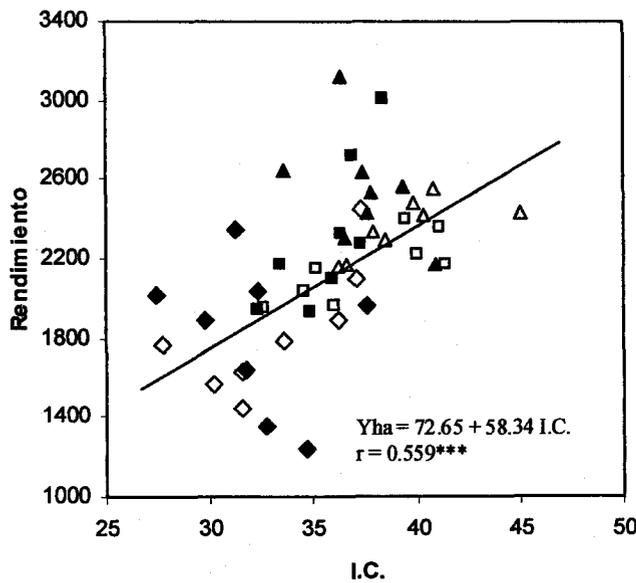


Figura 25. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y el índice de cosecha (%) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

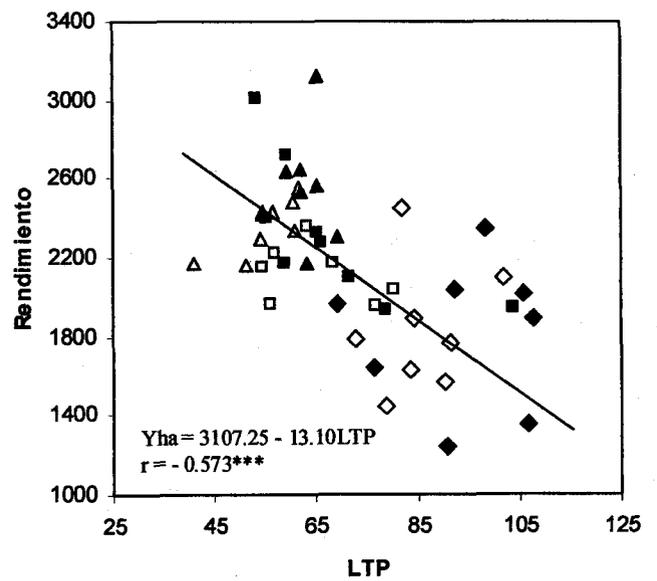


Figura 26. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y la longitud del tallo principal (cm) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

4.4.- ANÁLISIS POR COEFICIENTES DE SENDERO

Dado que el análisis por correlación sólo informa acerca de la magnitud de las relaciones entre las variables de un sistema, pero no tiene en cuenta los posibles efectos de compensación entre componentes del rendimiento, se ha realizado un análisis por coeficientes de sendero, para separar los efectos que cada variable ejerce de forma directa e indirecta sobre el rendimiento.

El sistema causa efecto utilizado en los diagramas se basó en la ontogenia de la planta de trigo. El número de espigas por metro cuadrado (NEm^2) y la duración del periodo vegetativo, se consideran mutuamente relacionados, por el hecho de que ambos caracteres pueden ejercer una influencia recíproca durante la primera fase de desarrollo del cultivo. A su vez, la duración del periodo vegetativo puede modificar tanto al número de granos por espiga (NGE) como a la duración del llenado del grano.

En las variedades antiguas e intermedias, los efectos directos obtenidos indican que el rendimiento, ha venido determinado fundamentalmente por el número de espigas por metro cuadrado y en menor medida por el número de granos por espiga y peso medio del grano (Figura 27). En las variedades modernas, sin embargo, el rendimiento ha dependido en mayor medida del número de granos por espiga seguido del número de espigas por m^2 y del peso de 1000 granos.

Tanto en las variedades intermedias como en las modernas el análisis por senderos revela la existencia de un potente efecto indirecto negativo del número de granos por espiga sobre el rendimiento a través del número de espigas por metro cuadrado (Tabla 6), el cual tiende a reducir significativamente el coeficiente de correlación entre tales factores (Tabla 5 y Tabla 6).

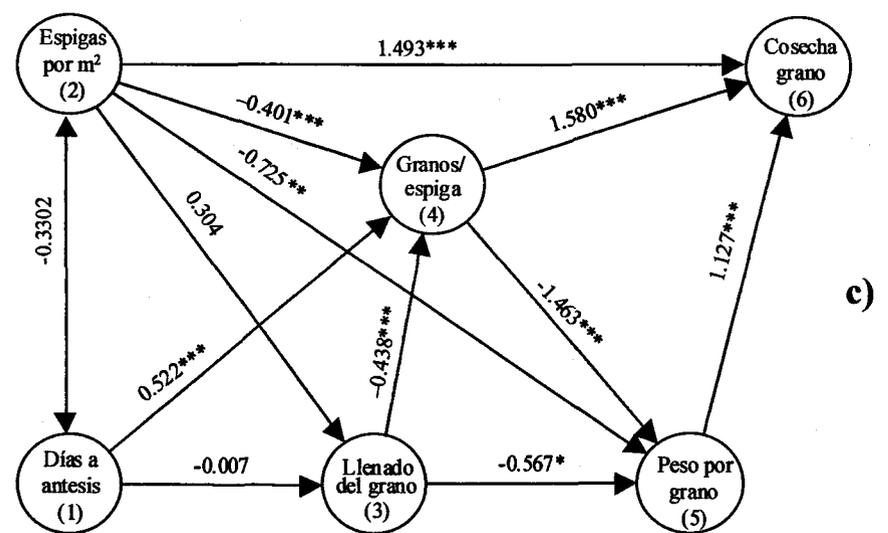
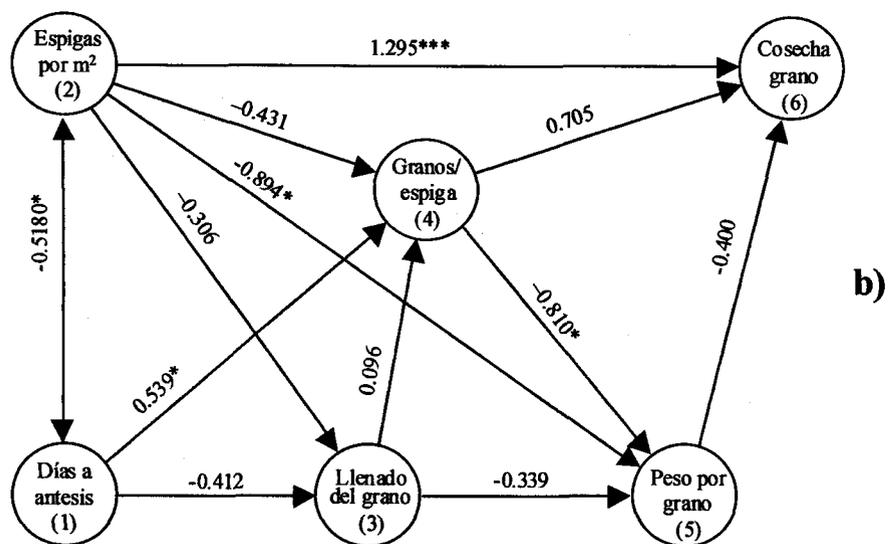
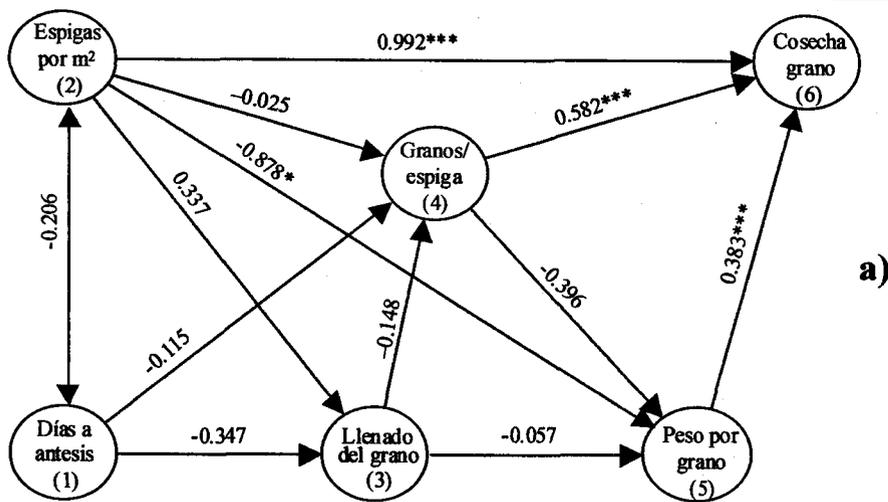


Figura 27. Diagramas de coeficientes de sendero para las tres épocas consideradas: a) antiguas, b) intermedias y c) modernas. Flecha de doble sentido indica coeficiente de correlación; flechas en un solo sentido indican coeficientes de sendero. *, **,***, significativo al nivel de probabilidad 0.05, 0.01 y 0.001 respectivamente.

De igual forma, el efecto directo del peso del grano sobre el rendimiento, se ve compensado por el efecto indirecto a través del número de granos por espiga, lo cual hace disminuir el coeficiente de correlación (Tabla 5). En las variedades intermedias, el coeficiente de correlación entre el número de granos por espiga y el rendimiento es negativo (Tabla 5), pero ello es debido al potente efecto indirecto a través del número de espigas por metro cuadrado (Tabla 6), ya que el efecto directo del número de espigas sobre el rendimiento es positivo y significativo para los tres grupos de genotipos (Figura 27).

El número de espigas por m^2 y el número de granos por espiga ejercen un potente efecto directo significativo y de signo negativo sobre el peso medio del grano en las tres épocas consideradas (Figura 27), indicando un fuerte mecanismo de compensación bajo condiciones mediterráneas entre la formación de un elevado número de sumideros (es decir, de granos por m^2) y la capacidad de llenarlos durante el periodo de maduración. Estos efectos no aparecían en el estudio mediante coeficientes de correlación. El llenado del grano únicamente muestra un efecto directo significativo sobre el peso del grano, en el caso de las variedades modernas (Tabla 7), aunque nuevamente un efecto indirecto a través del número de granos por espiga enmascaraba el correspondiente coeficiente de correlación (Tabla 5). El número de granos por espiga y el peso del grano se hallan inversamente relacionados, como muestran los efectos directos entre tales componentes (Tabla 7), si bien, en el caso de las variedades antiguas, este efecto no llega a ser significativo. En las tres épocas, efectos indirectos a través del número de espigas por metro cuadrado, disminuyen los coeficientes de correlación en ambos casos (Tabla 5 y Tabla 7), desfigurando las relaciones reales entre estos componentes del rendimiento.

Sobre el número de granos por espiga (Figura 27 y Tabla 8), la duración del periodo vegetativo ejerce un efecto directo significativo y de signo positivo en el

caso de las variedades intermedias y modernas, siendo de signo negativo y no significativo en el caso de las variedades antiguas, de ciclo vegetativo más largo. El número de espigas por metro cuadrado presenta un efecto directo negativo sobre el número de granos por espiga en las tres épocas consideradas (Tabla 8 y Figura 27), aunque sólo es significativo en las variedades modernas. Efectos indirectos del mismo signo a través de la duración del periodo vegetativo y de llenado del grano, contribuyen a aumentar el coeficiente de correlación entre tales componentes, los cuales son significativos, excepto en las variedades antiguas (Tabla 5). El llenado del grano, sólo ejerce un efecto directo significativo y de signo negativo sobre el número de granos por espiga, en el caso de las variedades modernas (Figura 27 y Tabla 8).

El periodo vegetativo y la duración del periodo de llenado se encuentran inversamente relacionados, si bien, en nuestro caso, los efectos directos observados no llegan a ser significativos en ninguna de las tres épocas. Tampoco lo son los efectos del número de espigas por metro cuadrado sobre la duración del llenado (Tabla 9).

Tabla 6 . Análisis por coeficientes de sendero para el rendimiento de las variedades antiguas, intermedias y modernas sembradas en los años 1999 y 2000.

Senderos	Antiguas	Intermedias	Modernas
Espigas por m² vs rendimiento			
Efecto directo, P_{26}	0.992***	1.295***	1.493***
Efecto indirecto <i>via</i>			
Granos por espiga, $r_{24}P_{46}$	-0.036	-0.507	-1.118
Peso de 1000 granos, $r_{25}P_{56}$	-0.247	0.112	0.154
Correlación, r_{26}	0.709**	0.900***	0.529*
Granos por espiga vs rendimiento			
Efecto directo, P_{46}	0.582***	0.705	1.580***
Efecto indirecto <i>via</i>			
Espigas por m ² , $r_{24}P_{26}$	-0.062	-0.931	-1.057
Peso de 1000 granos, $r_{45}P_{56}$	0.068	-0.295	-0.676
Correlación, r_{46}	0.588*	-0.522*	-0.152
Peso del grano vs rendimiento			
Efecto directo, P_{56}	0.383***	-0.400	1.127***
Efecto indirecto <i>via</i>			
Espigas por m ² , $r_{25}P_{26}$	-0.641	-0.362	0.204
Granos por espiga, $r_{45}P_{46}$	0.103	0.520	-0.947
Correlación, r_{56}	-0.155	-0.243	0.384
Efecto residual, U	0.117	0.323	0.139

*, **, *** significativo a nivel de probabilidad 0.05, 0.01, y 0.001 respectivamente.

Tabla 7. Coeficientes de sendero del peso del grano de las variedades antiguas, intermedias y modernas sembradas en los años 1999 y 2000.

Senderos	Antiguas	Intermedias	Modernas
Espigas por m² vs peso del grano			
Efecto directo, P_{25}	-0.878*	-0.894*	-0.725**
Efecto indirecto <i>via</i>			
Llenado del grano, $r_{23}P_{35}$	-0.023	0.031	-0.174
Granos por espiga, $r_{24}P_{45}$	0.256	0.582	1.035
Correlación, r_{25}	-0.646**	-0.280	0.137
Llenado del grano vs peso del grano			
Efecto directo, P_{35}	-0.057	-0.339	-0.567*
Efecto indirecto <i>via</i>			
Espigas por m ² , $r_{23}P_{45}$	-0.358	0.082	-0.222
Granos por espiga, $r_{34}P_{45}$	0.044	0.001	0.903
Correlación, r_{35}	-0.372	-0.256	0.114
Granos por espiga vs peso del grano			
Efecto directo, P_{45}	-0.396	-0.810*	-1.463***
Efecto indirecto <i>via</i>			
Espigas por m ² , $r_{24}P_{25}$	0.567	0.642	0.513
Llenado del grano, $r_{34}P_{35}$	0.006	0.000	0.350
Correlación, r_{45}	0.178	-0.167	-0.600*
Efecto residual, U	0.694	0.726	0.535

*, **, *** significativo a nivel de probabilidad 0.05, 0.01, y 0.001 respectivamente.

Tabla 8. Coeficientes de sendero del número de granos por espiga de las variedades antiguas, intermedias y modernas sembradas en los años 1999 y 2000.

Senderos	Antiguas	Intermedias	Modernas
Periodo vegetativo vs granos por espiga			
Efecto directo, P_{14}	-0.115	0.539*	0.522***
Efecto indirecto <i>via</i>			
Espigas por m ² , $r_{12}P_{24}$	0.005	0.223	0.132
Llenado del grano, $r_{13}P_{34}$	0.062	-0.024	0.047
Correlación, r_{14}	-0.048	0.738**	0.701**
Espigas por m² vs granos por espiga			
Efecto directo, P_{24}	-0.025	-0.431	-0.401***
Efecto indirecto <i>via</i>			
Periodo vegetativo, $r_{12}P_{14}$	0.024	-0.279	-0.172
Llenado del grano, $r_{23}P_{34}$	-0.060	-0.009	-0.134
Correlación, r_{24}	-0.062	-0.719**	-0.708**
Llenado del grano vs granos por espiga			
Efecto directo, P_{34}	-0.148	0.096	-0.438***
Efecto indirecto <i>via</i>			
Periodo vegetativo, $r_{13}P_{14}$	0.048	-0.137	-0.056
Espigas por m ² , $r_{23}P_{24}$	-0.010	0.040	-0.123
Correlación, r_{34}	-0.111	-0.001	-0.618*
Efecto residual, U	0.988	0.541	0.282

*, **, *** significativo a nivel de probabilidad 0.05, 0.01, y 0.001 respectivamente.

Tabla 9. Coeficientes de sendero del periodo de llenado del grano para las variedades antiguas, intermedias y modernas sembradas en los años 1999 y 2000.

Senderos	Antiguas	Intermedias	Modernas
Dias siembra-antesis vs llenado del grano			
Efecto directo, P_{13}	-0.347	-0.412	-0.007
Efecto indirecto <i>via</i>			
Espigas por m ² , $r_{12}P_{23}$	-0.069	0.158	-0.100
Correlación, r_{13}	-0.416	-0.254	-0.108
Espigas por m² vs llenado del grano			
Efecto directo, P_{23}	0.337	-0.306	0.304
Efecto indirecto <i>via</i>			
Periodo vegetativo, $r_{12}P_{13}$	0.071	0.214	0.002
Correlación, r_{23}	0.408	-0.092	0.307
Efecto residual, U	0.848	0.931	0.952

*, **, *** significativo a nivel de probabilidad 0.05, 0.01, y 0.001 respectivamente.

4.5.- PARAMETROS FISIOLÓGICOS

4.5.1- Fluorescencia de la clorofila

En las tablas de los análisis de la varianza para los parámetros fisiológicos (Tablas 16 a 21, apéndice 1), se puede comprobar que no han existido diferencias significativas para ninguno de los parámetros de fluorescencia estudiados, con excepción del tiempo de emisión de fluorescencia máxima, que en las variedades modernas es ligeramente inferior.

Para la fluorescencia basal (F_0), según el análisis de la varianza (Tabla 16, apéndice 1.), únicamente se observa significación para la variabilidad debida al factor año, oscilando los valores medios entre 496 unidades relativas para las antiguas y 503 para las modernas (Tabla 10).

Al considerar ambos orígenes por separado, variedades españolas e italianas, tampoco se observan diferencias significativas en cuanto a la época, indicando que variedades antiguas, intermedias y modernas presentaron valores similares de fluorescencia basal. Sin embargo, sí se observan diferencias significativas entre genotipos y también cuando consideramos el factor genotipo dentro de época. (Tablas 31 y 41, apéndice 2)

En cuanto a la fluorescencia máxima (F_m), tampoco en este caso se muestran diferencias significativas entre las distintas épocas objeto de estudio (Tabla 17, apéndice 1), alcanzando las variedades antiguas, intermedias y modernas, valores similares, oscilando entre 2343 unidades relativas de las antiguas y 2329 de las modernas, si bien las intermedias han mostrado valores medios algo superiores, aunque como se ha comentado, sin alcanzar diferencias

Tabla 10. Comparación de los valores medios por época y origen de los parámetros fisiológicos (media de los dos años).

	Fo	Fm	Fv	Fv/Fo	Fv/Fm	$t_{1/2}$	SPAD	CTDa	d13C	Δ
Antiguas	496a	2343a	1847a	3.72a	0.785a	0.401a	44.53b	2.27a	-22.24c	14.57c
Intermedias	506a	2381a	1875a	3.69a	0.785a	0.329b	44.22b	1.65b	-22.56b	14.90b
Modernas	503a	2329a	1825a	3.61a	0.781a	0.309b	45.94a	1.36b	-22.69a	15.03a
Italia	502a	2320a	1880a	3.74a	0.786a	0.342a	45.12a	1.71a	-22.52a	14.86a
España	502a	2382a	1818a	3.62a	0.781a	0.351a	44.67a	1.82a	-22.48a	14.81a

a-c: Medias seguidas por idéntica letra dentro de cada columna y apartado no difieren al nivel de probabilidad del 0,05 según test de mínimas diferencias significativas.

Tabla 11. Comparación de los valores medios para los parámetros fisiológicos estudiados, considerando ambos orígenes por separado (media de los dos años).

	Fo	Fm	Fv	Fv/Fo	Fv/Fm	$t_{1/2}$	SPAD	CTDa	d13C	Δ
España										
Antiguas	503a	2316a	1812a	3.60a	0.780a	0.403a	45.11a	2.30a	-22.2b	14.59b
Intermedias	502a	2376a	1874a	3.71a	0.786a	0.344ab	42.92a	1.57a	-22.5ab	14.89ab
Modernas	499a	2266a	1767a	3.52a	0.777a	0.305b	45.68a	1.60a	-22.6a	14.95a
Italia										
Antiguas	489a	2371a	1882a	3.83a	0.79a	0.399a	44.11a	2.25a	-22.2b	14.55b
Intermedias	509a	2385a	1876a	3.66a	0.78a	0.315b	45.04a	1.74a	-22.5ab	14.91ab
Modernas	508a	2391a	1883a	3.70a	0.78a	0.313b	46.21a	1.13a	-22.7a	15.12a

a-c: Medias seguidas por idéntica letra dentro de cada columna y apartado no difieren al nivel de probabilidad del 0,05 según test de mínimas diferencias significativas.

significativas con respecto a las anteriores (Tabla 10).

Considerando ambos orígenes por separado, España e Italia, se repite el esquema anterior, no encontrándose diferencias significativas entre épocas (Tablas 32 y 42, apéndice 2). Al igual que ocurría en el caso de la fluorescencia basal (F_o), sí ha existido significación para el factor genotipo, pero en este caso sólo para las variedades españolas, indicando un comportamiento distinto de cada uno de los genotipos estudiados, pero no una tendencia diferente dentro de cada época considerada.

Como consecuencia de la inexistencia de variabilidad en la fluorescencia basal (F_o) y máxima (F_m), la fluorescencia variable (F_v), obtenida como diferencia de las dos anteriores, tampoco muestra diferencias significativas, ni considerando variedades italianas y españolas de forma conjunta ni de forma aislada (Tablas 10 y 11).

De nuevo y al igual que en los casos anteriores, sí aparecen diferencias significativas para el factor genotipo entre las variedades españolas únicamente, aunque no cuando consideramos genotipo dentro de época, como puede observarse en los análisis de varianza (Tablas 33 y 43, apéndice 2).

La relación entre F_v/F_o y F_v/F_m , indicadoras de la actividad fotosintética del fotosistema II y por tanto estrechamente relacionadas con el rendimiento de la fotosíntesis neta, refleja también la inexistencia de variabilidad antes comentada entre los factores relacionados, no mostrando nuevamente diferencias significativas entre las distintas épocas, ni considerando variedades españolas e italianas conjuntamente (Tablas 19 y 20, apéndice 1 y Tabla 10) ni de forma separada (Tablas 34, 35, 44 y 45, apéndice 2 y Tabla 11).

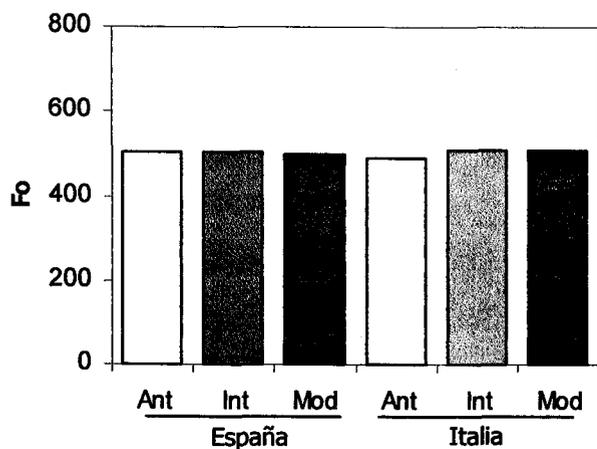


Figura 28. Comparación entre los valores medios de fluorescencia basal (F_o , unid. relativas) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

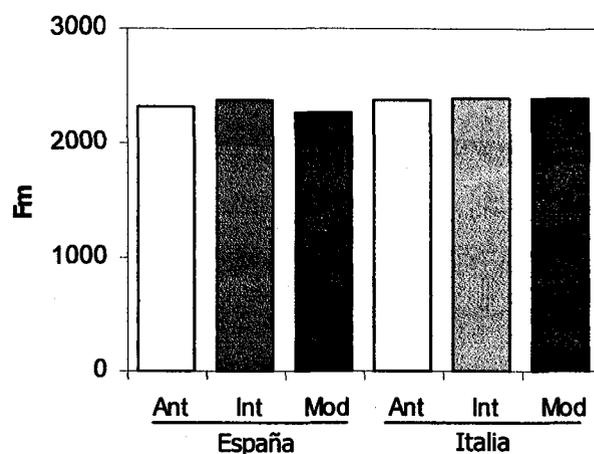


Figura 29. Comparación entre los valores medios de fluorescencia máxima (F_m , unid. relativas) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

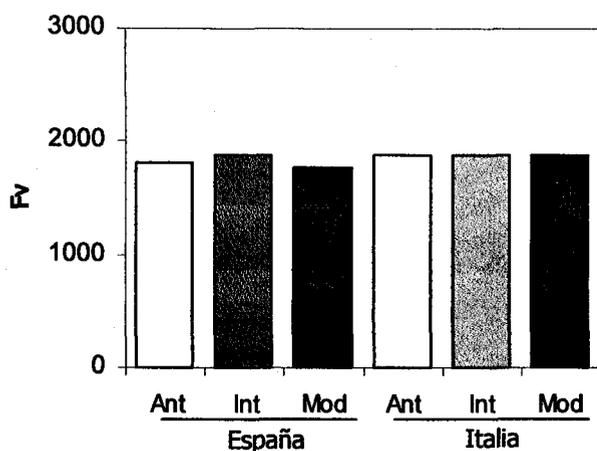


Figura 30. Comparación entre los valores medios de fluorescencia variable (F_v , unid. relativas) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

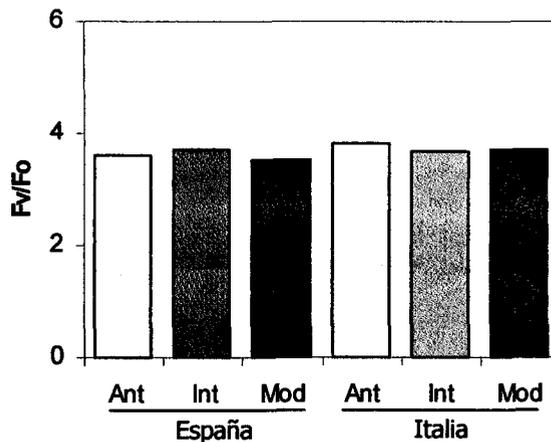


Figura 31. Comparación entre los valores medios de la relación F_v/F_o (unid. relativas) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

El único factor que sí muestra diferencias significativas entre las distintas épocas objeto de este estudio, es la mitad del tiempo para la emisión de fluorescencia máxima ($t_{1/2}$), al considerar ambos orígenes conjuntamente (Tabla 21, apéndice 1 y Tabla 10). Considerando ambos orígenes por separado, tanto en las variedades españolas como en las italianas, sí es significativo el factor época, existiendo diferencias significativas entre antiguas y modernas en el caso de las primeras y entre antiguas con respecto a intermedias y modernas en el caso de las segundas (Tablas 36 y 46, apéndice 2 y Tabla 11).

4.5.2.- Contenido de clorofilas

El contenido de clorofilas en la hoja bandera, medido en unidades SPAD, sí ha mostrado diferencias significativas entre épocas (Tabla 22, apéndice 1), como se puede observar en la Tabla 10. Así, las variedades antiguas presentan un valor medio de 44,53 unidades SPAD, valor que asciende hasta las 45,94 unidades de las variedades modernas. No existen diferencias entre España e Italia, cuando consideramos ambos orígenes de forma conjunta (Tabla 10).

Al considerar ambos orígenes por separado el análisis de la varianza no indica significación para el factor época, aunque sí aparecen en este caso diferencias significativas para el factor genotipo y genotipo dentro de época, tanto en variedades españolas como italianas (Tablas 38 y 48, apéndice 2; Tabla 11 y Figura 34).

4.5.3.- Temperatura de la cubierta

Se calculó la diferencia de temperatura de la cubierta con respecto a la del aire (*Canopy Temperature Depression*, CTD). Para este parámetro nuevamente se manifiestan diferencias significativas entre variedades antiguas y modernas y antiguas e intermedias, no existiendo entre modernas e intermedias (Tabla 23, apéndice 1 y Tabla 10). Los valores medios alcanzados oscilan entre los

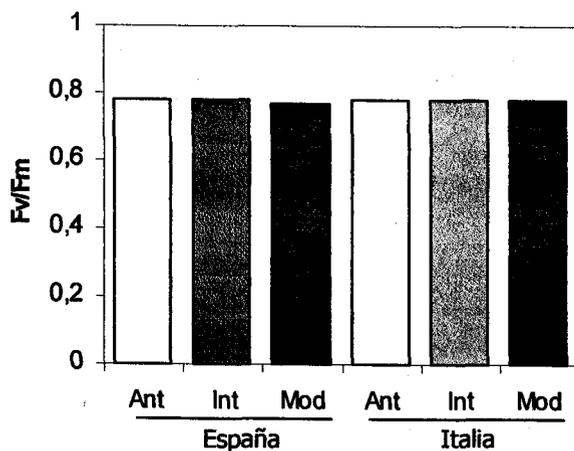


Figura 32. Comparación entre los valores medios de la relación Fv/Fm (unid. relativas) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

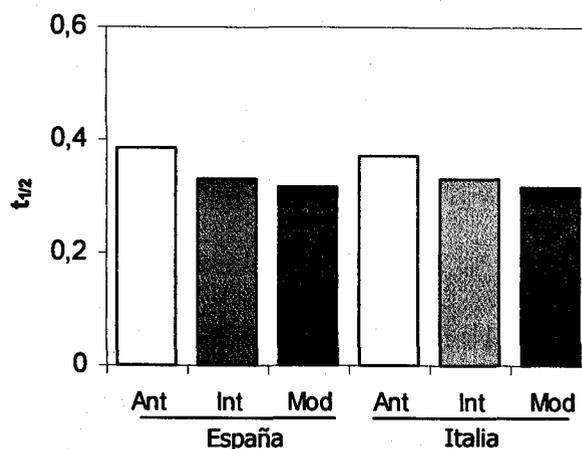


Figura 33. Comparación entre los valores medios de la mitad del tiempo para la emisión de Fm, t_{1/2} (s) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

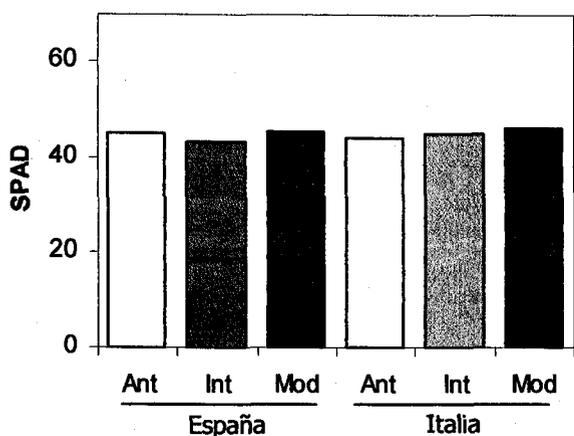


Figura 34. Comparación entre los valores medios de contenido de clorofilas (unid. relativas) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

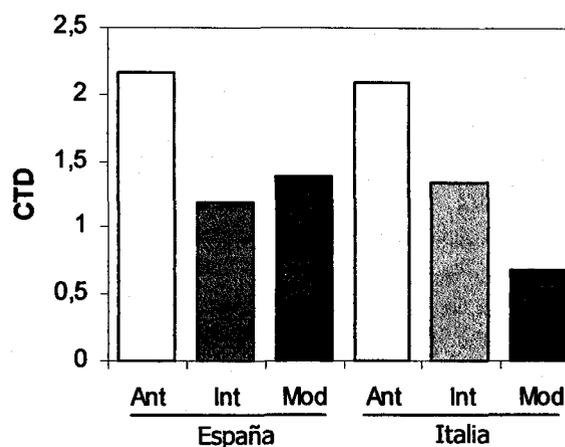


Figura 35. Comparación entre los valores medios de depresión de la temperatura de la cubierta (°C) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

2,27° de las variedades antiguas y los 1,36° de las modernas, observándose por tanto una disminución de la diferencia de temperatura entre la cubierta y el aire en variedades modernas. No existen diferencias entre España e Italia (Tabla 10).

Considerando ambos orígenes por separado, aunque se observa la misma tendencia que en el caso anterior, según el análisis de la varianza las diferencias no llegan a ser significativas para el factor época, aunque sí para los demás factores considerados a excepción del la repetición en el caso de las variedades españolas (Tablas 37 y 47, apéndice 2; Tabla 11 y Figura 35).

4.5.4.- Composición isotópica en Carbono (^{13}C) y Discriminación isotópica (Δ)

Para estos parámetros, según el análisis de la varianza, se observa variabilidad inducida por todos los factores considerados, excepto origen y la interacción origen por época (Tablas 24 y 25, apéndice 1).

Las variedades antiguas presentaron valores menos negativos de composición isotópica y por tanto, menor discriminación, oscilando los valores de éste último parámetro entre 14,57‰ para las variedades antiguas y 15,03‰ para modernas, indicando un menor enriquecimiento en ^{13}C en éstas últimas. Existen asimismo diferencias entre intermedias y las dos anteriores, no existiendo sin embargo entre italianas y españolas (Tabla 10).

Al considerar ambos orígenes por separado, los análisis de varianza (Tablas 39,40,49 y 50, apéndice 2) muestran diferencias para todos los factores considerados, aunque en este caso, tanto en españolas como en italianas, no se muestran diferencias entre intermedias con respecto a modernas y antiguas (Tabla 11).

4.5.5.- Análisis por correlación de los parámetros fisiológicos.

Se han analizado las relaciones entre algunos de los parámetros fisiológicos así como de estos con el rendimiento, como muestran las figuras 36 a 43. Para ello se han utilizado las medias genóticas de los dos años de estudio.

Se ha encontrado una correlación significativa y negativa entre rendimiento y la mitad del tiempo para la emisión de Fm ($t_{1/2}$) (Figura 37). De igual modo, $t_{1/2}$ y la discriminación también se hallan relacionados negativamente de forma significativa (Figura 38). Se observa además una elevada correlación entre el rendimiento y la discriminación isotópica del ^{13}C , indicando que aquellas variedades que mantuvieron un adecuado estado hídrico durante el llenado del grano y que por tanto presentan valores más altos de discriminación, fueron las más productivas (Figura 39).

El peso de mil granos se relacionó de forma positiva y significativa con la depresión de la temperatura de la cubierta del dosel foliar, indicando que aquellos genotipos que mantuvieron una temperatura de las hojas menor respecto a la temperatura ambiente, presentaron un mayor peso medio del grano. Sin embargo, éste componente del rendimiento se relacionó negativamente y de forma significativa (Figura 41) con la discriminación isotópica del ^{13}C , posiblemente debido a una elevada contribución al llenado del grano, de carbohidratos asimilados con anterioridad a la antesis bajo condiciones más favorables .

En cuanto a los parámetros de fluorescencia, la fluorescencia variable, Fv, dependió en mayor medida de Fm que de Fo (Figuras 42 y 43). Tanto Fo, como Fm y Fv mostraron una correlación altamente significativa con $t_{1/2}$, aunque no en el caso de Fv/Fm.

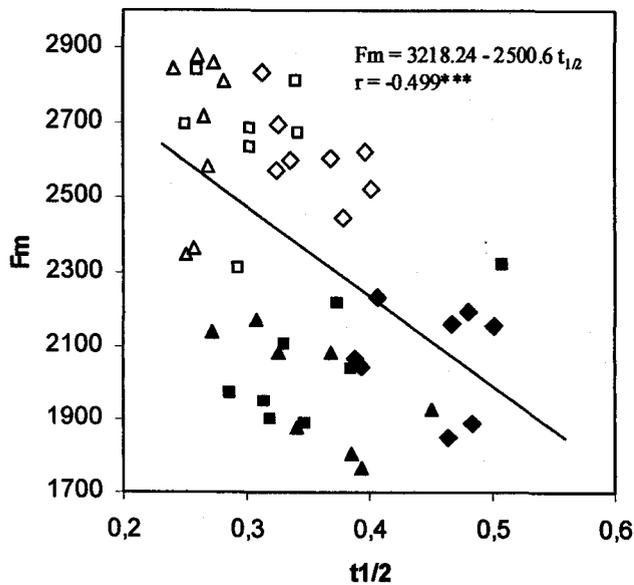


Figura 36. Regresión entre la fluorescencia máxima (unid. relativas) y la mitad del tiempo para la emisión de fluorescencia máxima, $t_{1/2}$ (s) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; Δ Modernas 01)

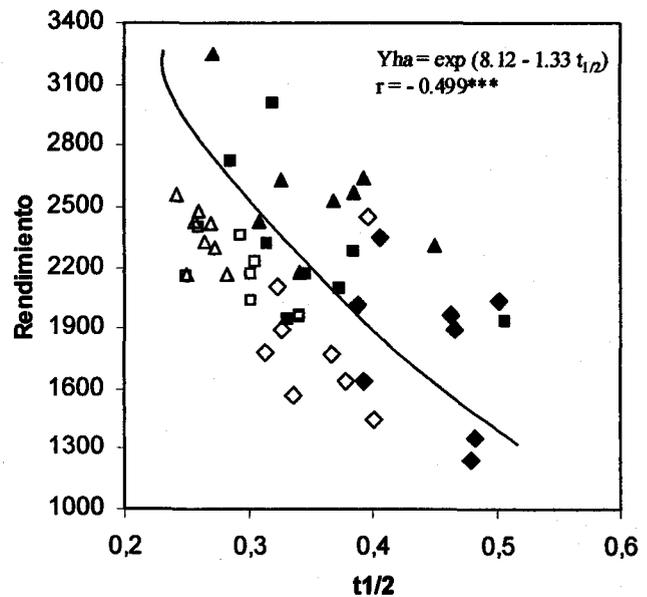


Figura 37. Regresión entre rendimiento (kg/ha) y la mitad del tiempo para la emisión de fluorescencia máxima, $t_{1/2}$ (s) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; Δ Modernas 01)

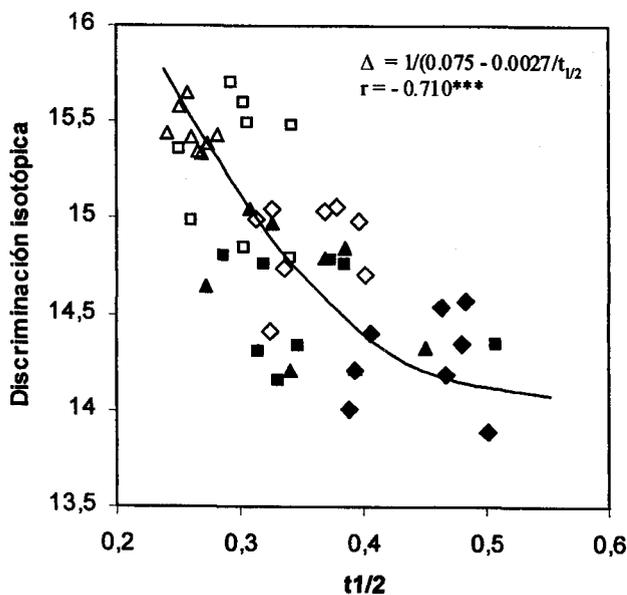


Figura 38. Regresión entre discriminación isotópica del ^{13}C (‰) y la mitad del tiempo para la emisión de fluorescencia máxima, $t_{1/2}$ (s) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; Δ Modernas 01)

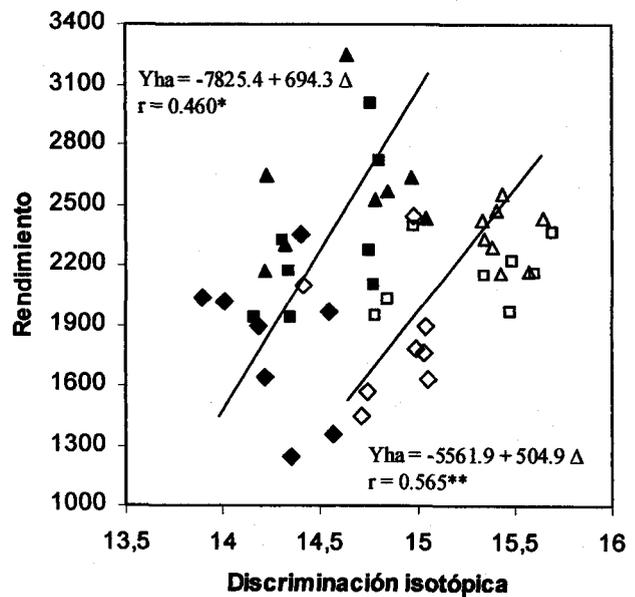


Figura 39. Regresión entre rendimiento (kg/ha) y discriminación isotópica del ^{13}C (‰) (n = 24) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; Δ Modernas 01)

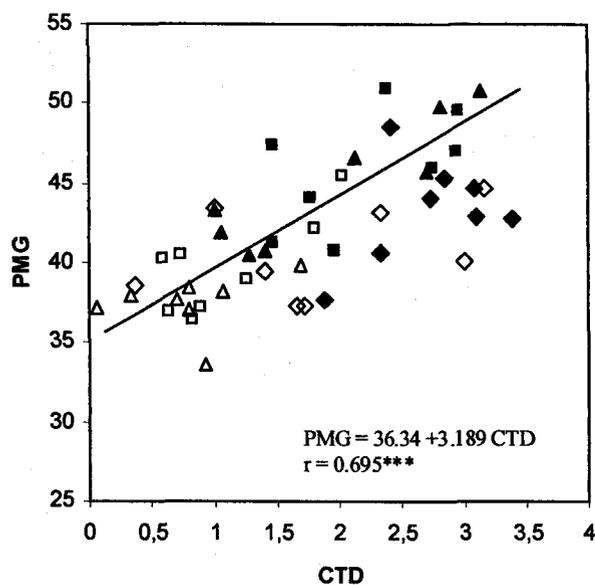


Figura 40. Regresión entre el peso de mil granos (g) y la depresión de la temperatura de la cubierta (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

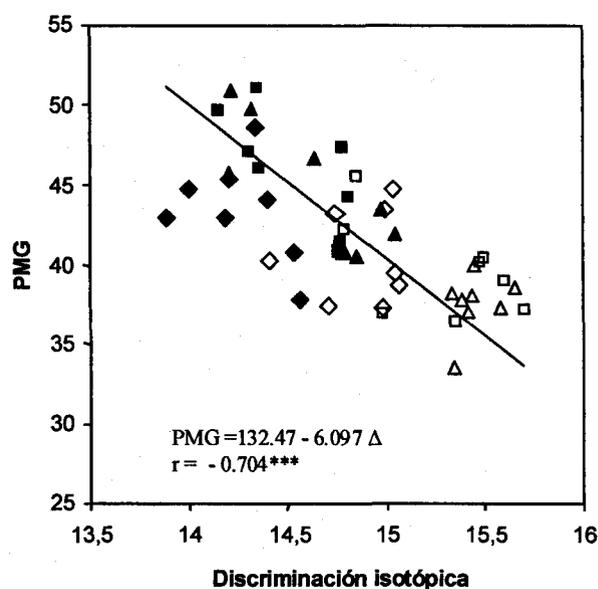


Figura 41. Regresión entre el peso de mil granos (g) y la discriminación isotópica del ¹³C (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

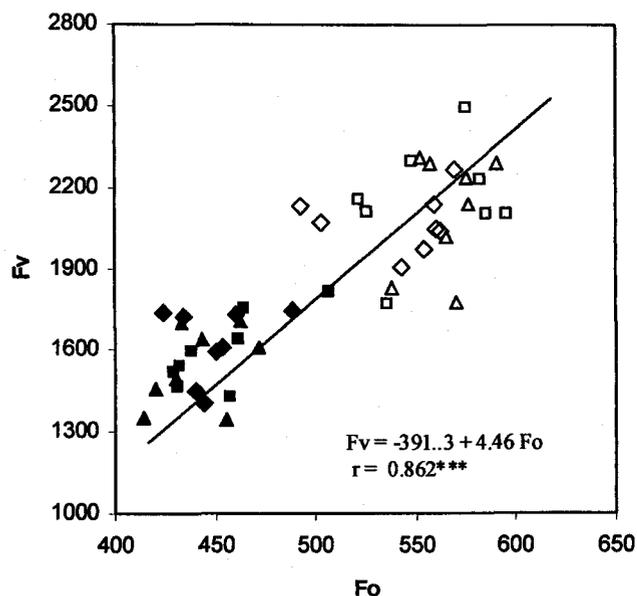


Figura 42. Regresión entre fluorescencia variable (Fv) y fluorescencia basal (Fo) (unid. relativas) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

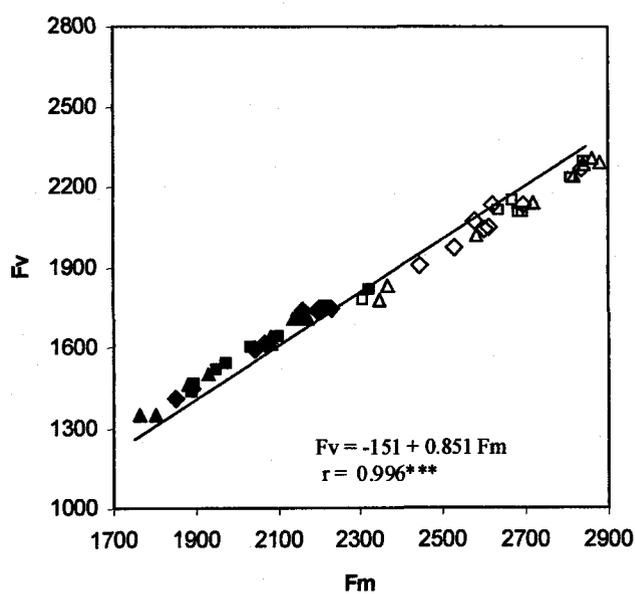


Figura 43 . Regresión entre fluorescencia variable (Fv) y fluorescencia máxima (Fm) (unid. relativas) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

4. 6.- PARÁMETROS MORFOFISIOLÓGICOS

4.6.1.- Longitud hoja bandera

El análisis de la varianza para los datos conjuntos de España e Italia (Tabla 26, apéndice 1), muestra significación en la variabilidad para los factores año y época. Ello se refleja en la tabla de medias (Tabla 12), donde se observa que existen diferencias significativas entre las variedades modernas e intermedias y las modernas y antiguas, no existiendo entre antiguas e intermedias. Los valores disminuyen desde 15.1 cm en las variedades antiguas a 13.6 cm en las modernas. Se puede concluir, por tanto, que la disminución en altura de las variedades más modernas ha ido acompañada por una reducción en la longitud de la hoja bandera.

En el análisis de la varianza para ambos orígenes por separado, las variedades españolas e italianas no alcanzan diferencias significativas, aunque se observa la tendencia anterior a la reducción de la longitud de la hoja bandera (Tabla 13 y Figura 44). Sí existe significación para el factor genotipo, así como al considerar el factor genotipo dentro de época (Tablas 51 y 60, apéndice 2).

4.6.2.- Longitud del pedúnculo

Para este carácter, el análisis de la varianza (Tabla 27, apéndice 1) muestra significación para los factores año y época, así como para la interacción origen por época.

Tabla 12. Comparación de los valores medios por época y origen de los parámetros morfofisiológicos en antesis (media de los dos años).

	LHB	LP	LT	LVHB	SHB	SP	ST	SVHB	AveHB
Antiguas	15.1a	37.1a	50.7a	20.8a	7.27a	20.9a	63.2a	20.3a	48.5a
Intermedias	15.2a	31.6b	38.1b	17.0b	6.95a	17.7b	45.0b	18.2b	42.9b
Modernas	13.6b	26.6c	32.5c	14.8c	6.53a	14.8c	35.5c	15.9c	37.3c
Italia	14.9a	32.5a	38.7b	17.1a	6.95a	17.7a	46.1a	18.0a	42.8a
España	14.3a	31.0a	42.2a	18.0a	6.88a	17.9a	49.7a	18.3a	43.0a

a-c: Medias seguidas por idéntica letra dentro de cada columna y apartado no difieren al nivel de probabilidad del 0,05 según test de mínimas diferencias significativas.

Tabla 13. Comparación de los valores medios de los parámetros morfofisiológicos en antesis, considerando ambos orígenes por separado (media de los dos años).

	LHB	LP	LT	LVHB	SHB	SP	ST	SVHB	AveHB
Italia									
Antiguas	15.7a	39.5a	45.2a	19.0a	7.54a	21.0a	51.8a	18.7a	47.3a
Intermedias	15.2a	33.9ab	39.0b	17.7ab	6.73a	19.4ab	48.3a	19.4a	45.5ab
Modernas	13.9a	24.0b	31.7b	14.6b	6.59a	13.2b	38.1a	15.8a	35.7b
España									
Antiguas	14.6a	34.6a	56.1a	22.5a	6.99a	20.8a	74.4a	21.8a	49.7a
Intermedias	15.1a	29.2a	37.1b	16.4b	7.18a	16.1b	41.6b	17.1b	40.4ab
Modernas	13.4a	29.1a	33.2b	15.3b	6.67a	16.3b	32.9b	16.7b	38.9b

a-c: Medias seguidas por idéntica letra dentro de cada columna y apartado no difieren al nivel de probabilidad del 0,05 según test de mínimas diferencias significativas.

En la Tabla 12 se puede observar la existencia de diferencias significativas para los valores medios de cada época, en consonancia con el resultado del análisis de varianza. Los valores observados oscilan entre 37.1 cm para las variedades antiguas y 26.6 cm para modernas, indicando una reducción en la longitud del pedúnculo a lo largo de la mejora del trigo duro.

Al analizar los resultados para ambos orígenes de forma aislada, se repite la misma tendencia que en el caso anterior, reducción de la longitud del pedúnculo desde las variedades antiguas a las modernas, si bien, en el caso de las españolas no llegan a alcanzarse diferencias significativas para este carácter, aunque sí se manifiestan para las variedades italianas (Tabla 13 y Figura 45). El análisis de la varianza (Tablas 52 y 61, apéndice 2) muestra además variabilidad inducida por el factor año y genotipo, así como al considerar genotipo dentro de época.

4.6.3.- Longitud del tallo

Este parámetro en este apartado hace referencia a la longitud del tallo sin incluir el pedúnculo, carácter que se ha comentado anteriormente. Los resultados del análisis de la varianza para ambos orígenes tratados conjuntamente (Tabla 28, apéndice 1), muestran significación para todos los factores considerados excepto repetición y año. La Tabla 12 refleja las diferencias existentes entre las variedades antiguas, intermedias y modernas, observándose una clara disminución de este carácter desde las variedades antiguas a las modernas.

En el análisis de la varianza para cada origen por separado (Tablas 53 y 62, apéndice 2), tanto en las variedades españolas como en las italianas, son significativos todos los factores considerados, con excepción del año en las españolas (Figura 46).

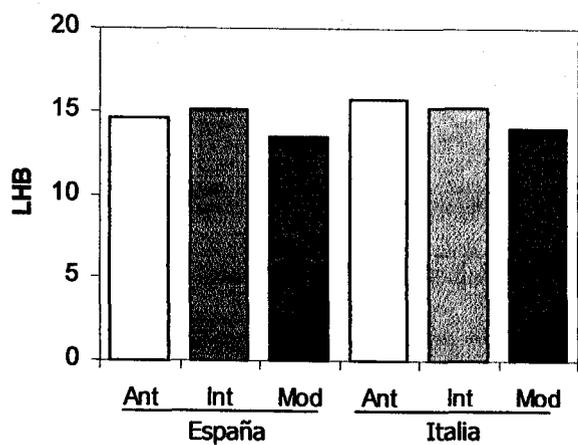


Figura 44. Comparación de los valores medios de la longitud de la hoja bandera (cm), en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

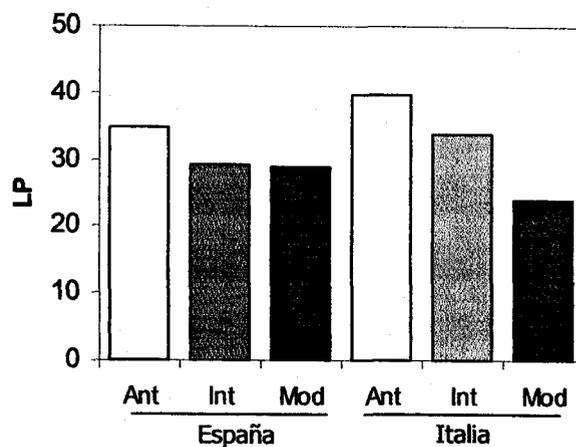


Figura 45. Comparación de los valores medios de la longitud del pedúnculo (cm), en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

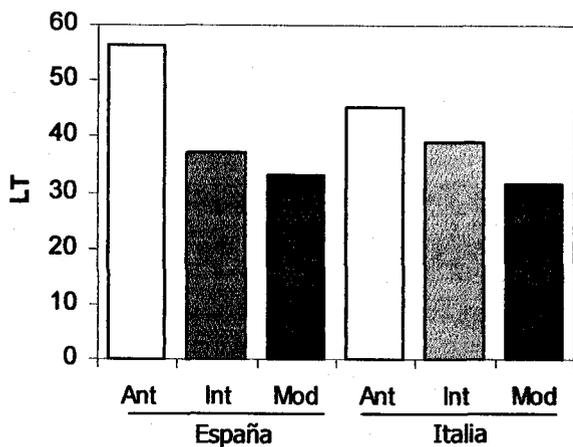


Figura 46. Comparación de los valores medios de la longitud del tallo (cm), en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

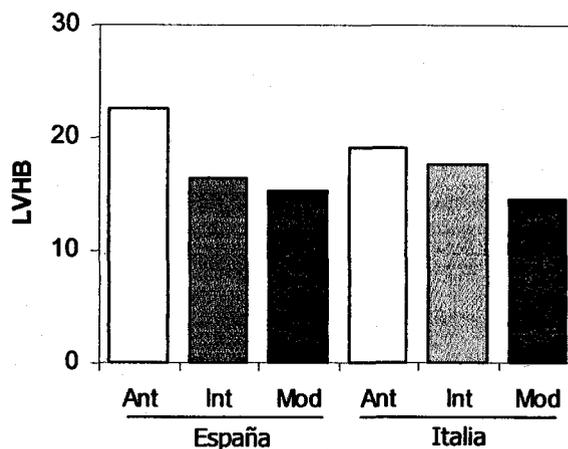


Figura 47. Comparación de los valores medios de la longitud de la vaina de la hoja bandera (cm), en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

4.6.4.- Longitud de la vaina de la hoja bandera

El análisis de la varianza para este carácter (Tabla 29, apéndice 1) muestra significación para todos los factores considerados, exceptuando el año. Como se observa en la Tabla 12, se ha producido una reducción en la magnitud de éste carácter, acorde con la reducción experimentada por pedúnculo y tallo anteriormente descrita. Los valores oscilan entre los 20.8 cm y los 14.8 cm de las variedades antiguas y modernas, respectivamente, siendo significativas las diferencias entre las tres épocas consideradas. No aparecen diferencias, sin embargo, entre variedades españolas e italianas (Tabla 12).

Considerando ambos orígenes por separado (Tabla 13 y Figura 47), se repite dicha tendencia de reducción desde las variedades antiguas a las modernas. En las italianas, sólo se presentan diferencias significativas entre antiguas y modernas, pero no entre ninguna de éstas y las intermedias. En el caso de las españolas las diferencias presentan significación entre las antiguas y las otras dos épocas consideradas (Tablas 54 y 63, apéndice 2).

4.6.5.- Superficie de la hoja bandera

Para este carácter no se observa significación en el análisis de la varianza más que para el factor año (Tabla 30, apéndice 1). Como se observa en la Tabla 12, existe una tendencia a la reducción desde las variedades antiguas a las modernas, si bien no es significativa al nivel de probabilidad del 0.05. No se observan diferencias entre variedades españolas e italianas.

Al considerar ambos orígenes aisladamente tampoco se observan diferencias significativas entre las distintas épocas, tanto dentro de las variedades españolas como italianas (Tablas 55 y 64, apéndice 2 y Tabla 13).

4.6.6.- Superficie del pedúnculo

El análisis de la varianza (Tabla 31, apéndice 1) muestra variabilidad inducida por el factor año y época, así como para la interacción considerada, origen por época.

La Tabla 12 muestra los valores medios para las distintas épocas, oscilando entre 20.9 cm² y 14.8 cm² para las variedades antiguas y modernas, respectivamente. Las variedades intermedias presentan un valor de 17.7 cm², existiendo diferencias significativas entre todas y cada una de dichas épocas, si bien, no existen diferencias significativas entre la media de las variedades españolas e italianas.

El análisis de la varianza considerando ambos orígenes por separado (Tablas 56 y 65, apéndice 2), muestra significación para todos los factores considerados excepto para la repetición. Ello se refleja en la Tabla 13 y la Figura 48, donde puede observarse la existencia de tales diferencias para los valores medios alcanzados por este carácter para las variedades españolas e italianas, consideradas separadamente. No obstante, dentro de las variedades italianas estas diferencias son significativas sólo entre antiguas y modernas, mientras que en el caso de las españolas, únicamente entre antiguas y las otras dos épocas consideradas, pero no entre variedades intermedias y modernas.

4.6.7.- Superficie del tallo

Para este carácter el análisis de la varianza muestra significación para todos los factores considerados con excepción de año y origen, existiendo por tanto diferencias significativas entre épocas (Tabla 32, apéndice 1). De esta forma, se observa (Tabla 12) una reducción en la superficie del tallo desde las variedades antiguas a las modernas, oscilando los valores medios entre 63.2cm² y 35.5

cm² para cada época respectivamente. No se han presentado diferencias significativas entre variedades españolas e italianas.

Estudiando por separado ambos orígenes, el análisis de la varianza (Tablas 57 y 66, apéndice 2) muestra significación para todos los factores considerados, excepto la época en el caso de Italia, lo cual puede comprobarse en la Tabla 13 y la Figura 49, donde no se muestran diferencias entre los valores medios de las distintas épocas para el caso de Italia, aunque se observa la tendencia a la reducción de la superficie del tallo derivada de la disminución en la longitud comentada anteriormente. Para España, sí existen diferencias entre las variedades antiguas con respecto a las intermedias y modernas, pero no entre éstas dos últimas.

4.6.8.- Superficie de la vaina de la hoja bandera

El análisis de la varianza (tabla 33, apéndice 1) muestra que la variabilidad inducida en este carácter ha sido debida a los factores repetición, época e interacción origen por época. Como en el caso de los caracteres anteriores, también se observa una reducción significativa desde las variedades antiguas a las modernas, acorde con la reducción general del tamaño de la planta experimentada a lo largo de la mejora del trigo duro. Se han obtenido valores medios de 20.3 cm² para las variedades antiguas hasta 15.9 cm² para las modernas, con diferencias significativas entre todas y cada una de las épocas consideradas. Nuevamente no existen diferencias entre variedades italianas y españolas (Tabla 12).

Analizando separadamente ambos orígenes (Tablas 58 y 67, apéndice 2), en el caso de Italia, aunque se observa la tendencia comentada para el conjunto, no se alcanzan diferencias significativas. En el caso de España, sí que existen diferencias entre antiguas con respecto a modernas e intermedias, pero no

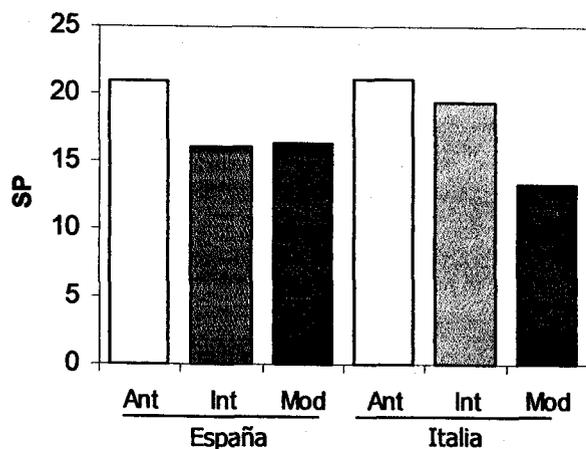


Figura 48. Comparación de los valores medios de la superficie del pedúnculo (cm²) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

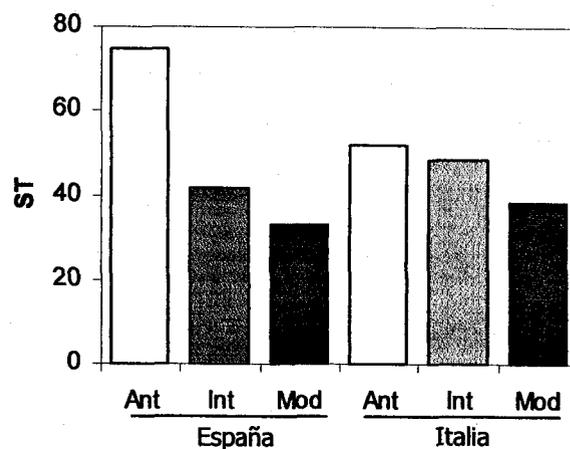


Figura 49. Comparación de los valores medios de la superficie del tallo (cm²), en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

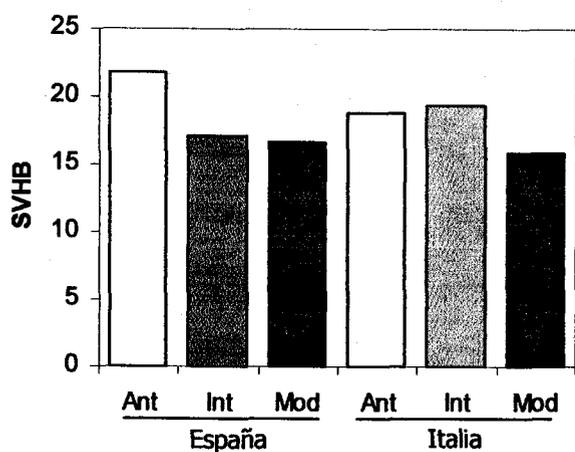


Figura 50. Comparación de los valores medios de la superficie de la vaina de la hoja bandera (cm²) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

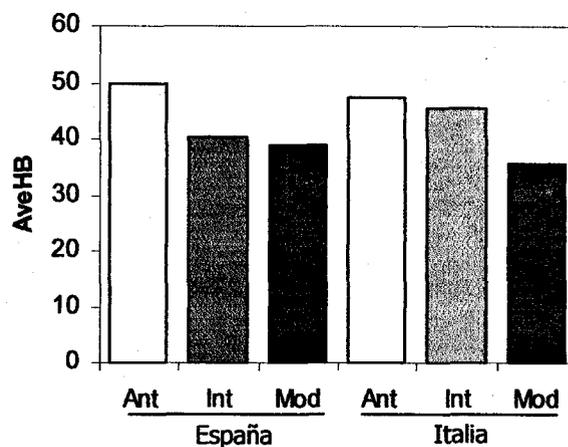


Figura 51. Comparación de los valores medios del área verde por encima de la hoja bandera (cm²) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

entre éstas últimas (Tabla 13 y Figura 50). El análisis de la varianza muestra además significación para el factor genotipo y genotipo dentro de época.

4.6.9.- Área verde por encima de la hoja bandera

Como indica el análisis de la varianza (Tabla 34, apéndice 1), existe variabilidad inducida por los factores época, repetición e interacción origen por época. No existe por tanto para el origen, como se observa en la Tabla 12, donde las variedades españolas e italianas presentan valores muy similares. El área verde por encima de la hoja bandera se ha reducido significativamente entre variedades antiguas y modernas, oscilando los valores medios alcanzados entre los 48.5 cm² de las variedades antiguas a los 37.3 cm² de las modernas.

Al considerar ambos orígenes por separado, el análisis de la varianza (Tablas 59 y 68, apéndice 2), muestra significación para todos los factores estudiados, excepto el año en el caso de Italia. Tanto en las variedades españolas como italianas (Tabla 13 y Figura 51), se vuelve a cumplir el patrón antes comentado, existiendo diferencias significativas entre las variedades modernas y las antiguas, aunque no entre éstas y las intermedias para ambos orígenes.

4.6.10.- Análisis por correlación de los parámetros morfofisiológicos

El estudio por correlación entre los parámetros morfofisiológicos y el rendimiento se han realizado utilizando la media genotípica en los dos años de estudio.

Se ha encontrado, como se observa en la Tabla 14 y en las Figuras 52 a 57, una elevada correlación negativa entre la longitud del tallo, la longitud de la vaina, la superficie de los tallos y el rendimiento, lo cual indica que las plantas de mayor altura, las más antiguas, fueron las menos productivas. De igual

modo, la correlación con la superficie del pedúnculo y de la vaina de la hoja bandera, así como con la longitud de ésta última, sigue el mismo modelo descrito para la longitud de los tallos, aunque en estos casos la relación es de menor magnitud. El área verde por encima de la hoja bandera también se relaciona negativamente con la producción de grano, como consecuencia de la disminución en altura de la planta.

Tabla 14. Coeficientes de correlación entre el rendimiento y los parámetros morfofisiológicos en los dos años de estudio (n = 48)

	LHB	LP	LT	LV	SHB	SP	ST	SVHB	AveHB
Yha	-0.300*	-0.240	-0.639***	-0.635***	-0.146	-0.330*	-0.631***	-0.445**	-0.448**
PMG	-0.333*	0.426**	0.163	0.100	-0.324*	0.352*	0.089	0.026	0.096

*, **, *** significativo al nivel de probabilidad del 0.05, 0.01 y 0.001 respectivamente

El peso de mil granos sin embargo, se ha relacionado de forma positiva con la longitud del pedúnculo y superficie del mismo y de forma negativa con la longitud de la hoja bandera y superficie de ésta. Las demás correlaciones no han sido significativas a los niveles de probabilidad establecidos.

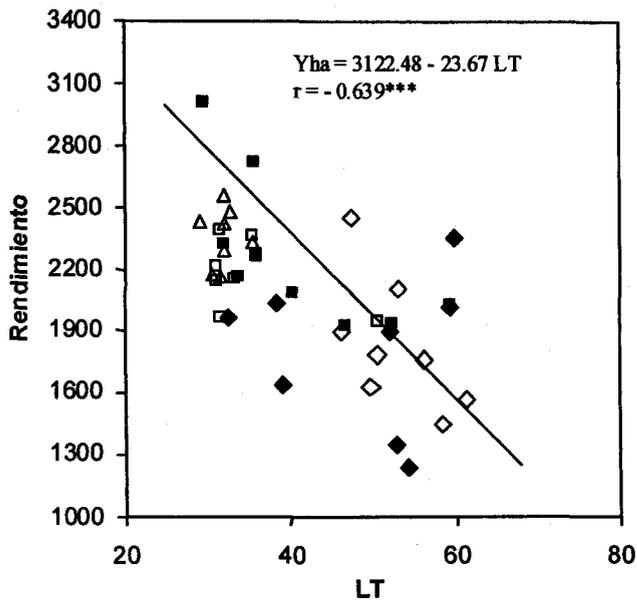


Figura 52. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y la longitud del tallo (cm) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

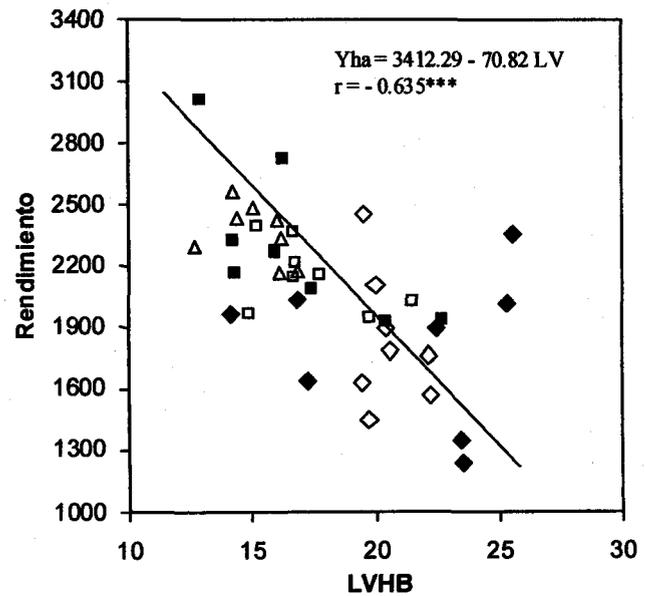


Figura 53. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y la longitud del tallo (cm) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

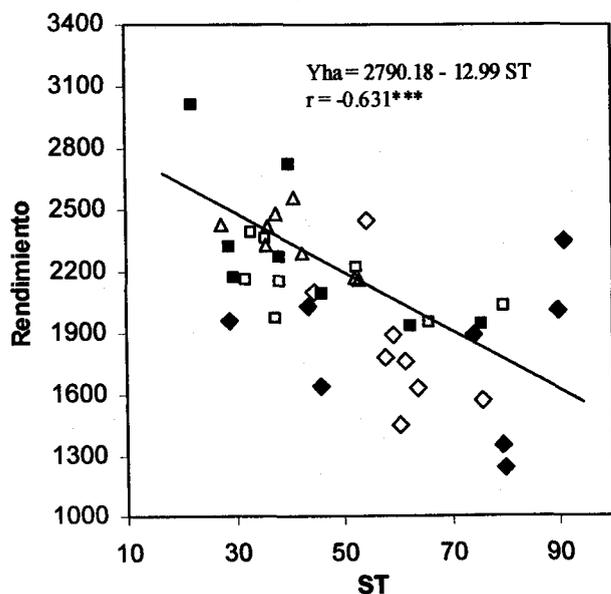


Figura 54. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y la superficie del tallo (cm²) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

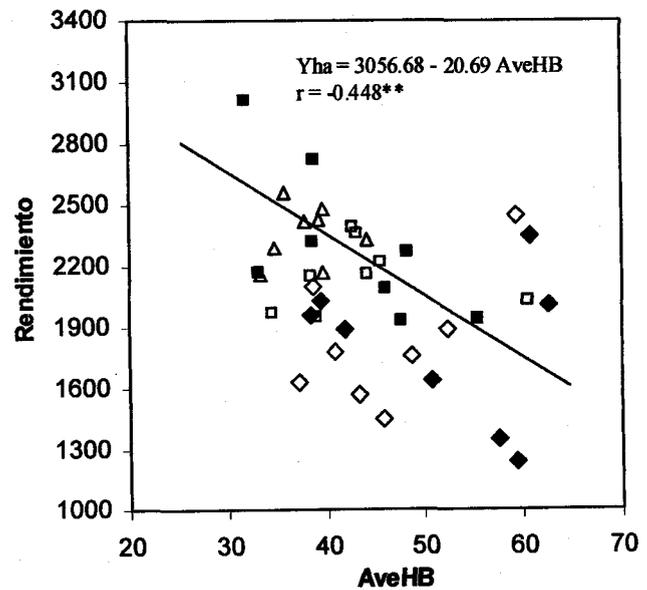


Figura 55. Regresión entre el rendimiento (kg/ha) y el área verde por encima de la hoja bandera (cm²) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

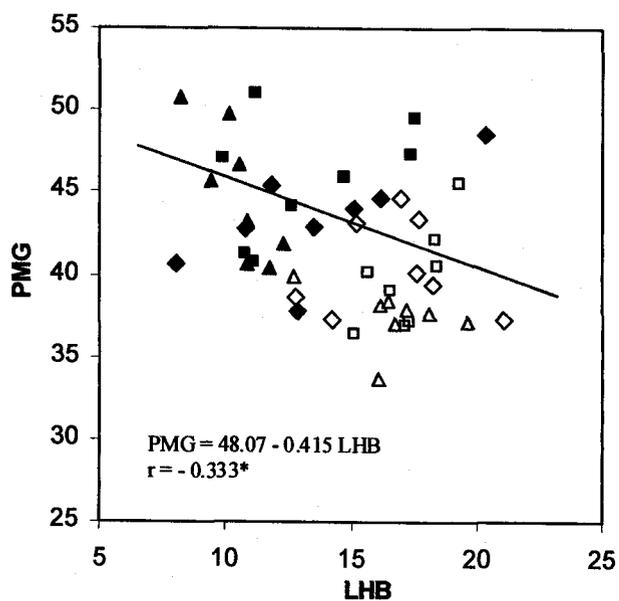


Figura 56. Regresión entre el peso de mil granos (g) y la longitud de la hoja bandera (cm) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

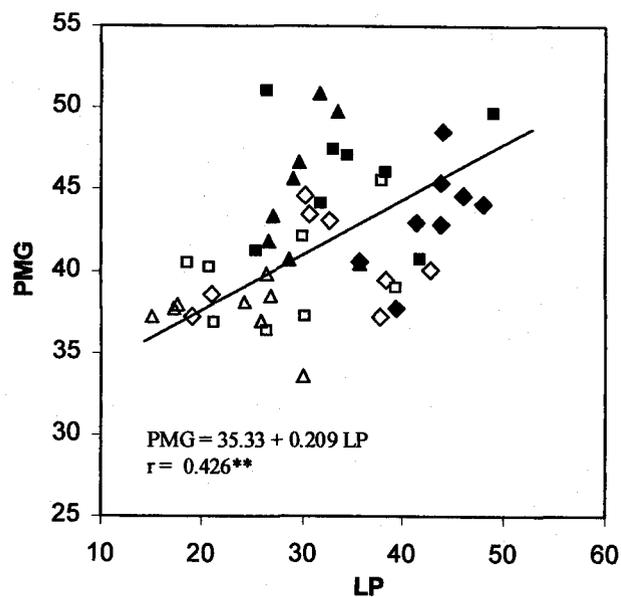


Figura 57. Regresión entre el peso de mil granos (g) y la longitud del pedúnculo (cm) (n = 48) (◆ Antiguas 00; ■ Intermedias 00; ▲ Modernas 00; ◇ Antiguas 01; □ Intermedias 01; △ Modernas 01)

4.7.- RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVA

4.7.1.- Radiación transmitida (medición transversal, It)

El análisis de la varianza (Tabla 35, apéndice 1) cuyo resumen se refleja en la Tabla 15, indica que para las distintas épocas consideradas no aparecen diferencias significativas entre las variedades antiguas, modernas e intermedias en cuanto a la radiación transmitida por el dosel foliar. Aunque se observa un valor ligeramente más bajo para las variedades antiguas ($490 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que para las modernas ($547 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$), esta diferencia no llega a ser significativa. Nótese, sin embargo, que sí existen diferencias significativas entre las variedades españolas e italianas, siendo en éstas últimas ligeramente inferior el valor medio de radiación transmitida.

Analizando separadamente ambos orígenes (Tablas 69 y 80, apéndice 2), no se observan tampoco diferencias significativas entre las distintas épocas en el caso de las variedades italianas, aunque sí entre las españolas (Tabla 16, Figura 58). Como se ha puesto de manifiesto en la Tabla 15, los valores alcanzados por las variedades italianas, son inferiores a los de las españolas.

4.7.2.- Radiación transmitida (medición longitudinal, II)

Para la radiación interceptada medida longitudinalmente en la parcela, tampoco se muestran diferencias significativas entre las distintas épocas cuando analizamos ambos orígenes de forma conjunta (Tabla 36, apéndice 1). Al igual que en el caso anterior (Tabla 15), las variedades antiguas presentan valores medios ligeramente inferiores que las intermedias y modernas (445 , 490 y $487 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente), pero sin llegar tampoco a ser significativas.

Tabla 15. Comparación de los valores medios en antesis de radiación fotosintéticamente activa, coeficiente de extinción lumínica e índices relacionados, considerando ambos orígenes conjuntamente (valores medios del año 2001)

	I t	II	K t	KI	K med	FRI t	FRI I	LAI	SAI	EAI	GAI
Antiguas	490a	445a	0.372a	0.405a	0.389a	61.79a	65.16a	0.84a	1.42a	0.36b	2.65a
Intermedias	521a	490a	0.345a	0.372a	0.359a	60.34a	62.97a	0.70b	1.41a	0.54a	2.65a
Modernas	547a	487a	0.356a	0.404a	0.380a	58.13a	62.68a	0.69b	1.25b	0.58a	2.53a
Italia	494b	451b	0.373a	0.408a	0.390a	62.11a	65.49a	0.74a	1.43a	0.50a	2.68a
España	544a	497a	0.343a	0.380a	0.361a	58.07b	61.72b	0.74a	1.29b	0.49a	2.54a

a-c: Medias seguidas por idéntica letra dentro de cada columna y apartado no difieren al nivel de probabilidad del 0,05 según test de mínimas diferencias significativas.

Tabla 16. Comparación de los valores medios en antesis de radiación fotosintéticamente activa, coeficiente de extinción lumínica e índices relacionados, considerando ambos orígenes por separado (valores medios del año 2001).

	I t	II	K t	KI	K med	FRI t	FRI I	LAI	SAI	EAI	GAI
España											
Antiguas	503a	448b	0.371a	0.413a	0.392a	60.40a	64.85a	0.89a	1.33a	0.31b	2.54ab
Intermedias	544ab	486ab	0.305a	0.352a	0.329b	58.54a	62.80a	0.79a	1.39a	0.55a	2.73a
Modernas	588b	555a	0.357a	0.380a	0.368ab	55.26a	57.50b	0.55b	1.14b	0.60a	2.31b
Italia											
Antiguas	478a	441a	0.379a	0.403a	0.391a	63.18a	65.48a	0.78a	1.50a	0.42b	2.71a
Intermedias	498a	495a	0.385a	0.392a	0.389a	62.13a	63.14a	0.61a	1.43a	0.53a	2.58a
Modernas	507a	417a	0.355a	0.429a	0.392a	61.01a	67.87a	0.82a	1.36a	0.57a	2.76a

a-c: Medias seguidas por idéntica letra dentro de cada columna y apartado no difieren al nivel de probabilidad del 0,05 según test de mínimas diferencias significativas.

Al considerar España e Italia aisladamente (Tablas 70 y 81, apéndice 2), sí se observan diferencias significativas en el caso de las variedades españolas, entre antiguas y modernas, pero no entre ninguna de éstas con las intermedias (Tabla 16 y Figura 59). Entre las italianas, no aparecen diferencias significativas entre ninguna de las tres categorías.

4.7.3.- Coeficiente de extinción lumínica (medidas transversales, Kt)

El análisis de la varianza (Tabla 37, apéndice 1) no indica significación para el factor época, lo cual queda reflejado en la Tabla 15. De esta forma, considerando variedades españolas e italianas conjuntamente, no se observan diferencias significativas entre ninguna de las épocas objeto de estudio. Tampoco son significativas las diferencias entre los valores medios para España e Italia, como muestra la Tabla 15, alcanzándose en ambos casos valores muy similares (0.343 y 0.373, respectivamente,).

La Tabla 16 y Figura 60, donde se analizan ambos orígenes por separado, mantiene el patrón anterior, no mostrando diferencias significativas en ningún caso, ni entre variedades españolas ni italianas, entre ninguna de las épocas consideradas (Tablas 71 y 82, apéndice 2).

4.7.4.- Coeficiente de extinción lumínica (medidas longitudinales, KI)

Al igual que en el caso anterior, el coeficiente de extinción calculado a partir de las medidas longitudinales en la parcela, tampoco muestra diferencias significativas entre épocas, ni al considerar ambos orígenes de forma conjunta) ni de forma aislada (Tablas 38, 72 y 83, apéndices 1 y 2). Como puede observarse en las Tablas 15 y 16, los valores alcanzados son muy homogéneos en todos los casos, oscilando alrededor de 0.400 y sin presentar una tendencia clara a la reducción o aumento entre variedades antiguas o modernas (Figura

61). Tampoco se muestran diferencias entre los valores medios alcanzados por variedades españolas e italianas.

4.7.5.- Valor medio del coeficiente de extinción lumínica (Kmed)

Al analizar ambos orígenes de forma conjunta (Tabla 39, apéndice 1 y Tabla 15) no aparecen diferencias significativas entre las distintas épocas, como tampoco entre los valores medios para España e Italia. Sin embargo, al analizar ambos orígenes por separado (Tablas 73 y 84, apéndice 2 y Tabla 16) se observan diferencias significativas únicamente entre antiguas e intermedias en el caso de las variedades españolas. Las variedades intermedias presentan un valor ligeramente inferior a las modernas y antiguas. En el caso de las variedades italianas no se manifiestan diferencias significativas en ningún caso (Tabla 16).

4.7.6.- Fracción de radiación interceptada (medición transversal, FRIt)

La fracción de radiación interceptada por el cultivo, medida como la diferencia entre la radiación incidente y la transmitida y expresada en porcentaje, no muestra significación para el factor época, al considerar ambos orígenes de forma conjunta, como se observa en el análisis de la varianza correspondiente (Tabla 40, apéndice 1). Ello se refleja en la Tabla 15, donde no se aprecian diferencias significativas entre los valores medios alcanzados por las variedades antiguas, intermedias y modernas (61.79, 60.34 y 58.13 por ciento, respectivamente). Nuevamente, aparecen diferencias significativas entre las variedades españolas e italianas (Tabla 15), siendo el porcentaje de radiación interceptada por el dosel foliar significativamente mayor en éstas últimas. Al analizar ambos orígenes por separado, vuelve a repetirse la inexistencia de significación para el factor época en el análisis de la varianza (Tablas 74 y 85, apéndice 2), tanto en las variedades españolas como en las italianas, lo cual se

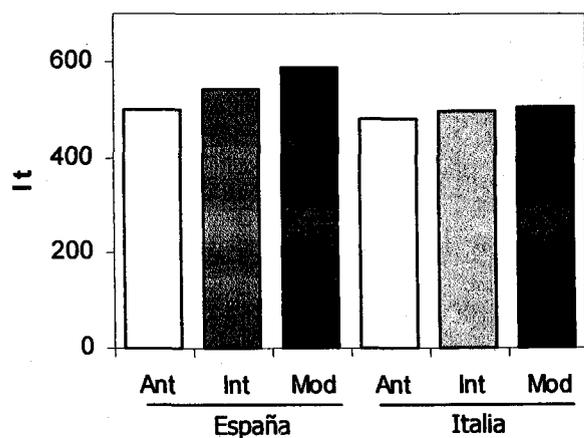


Figura 58. Comparación de los valores medios de radiación transmitida ($\mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en medición transversal, en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

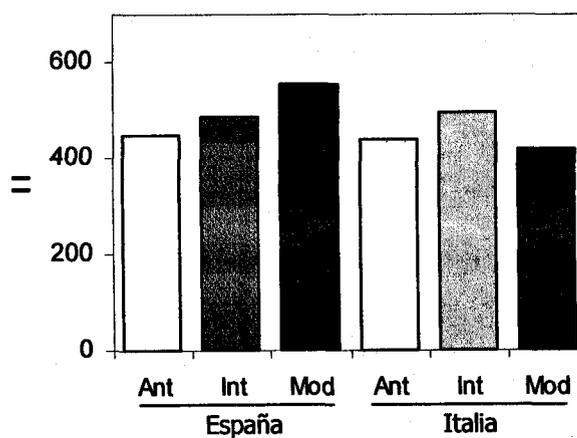


Figura 59. Comparación de los valores medios de radiación transmitida ($\mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en medición longitudinal, en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

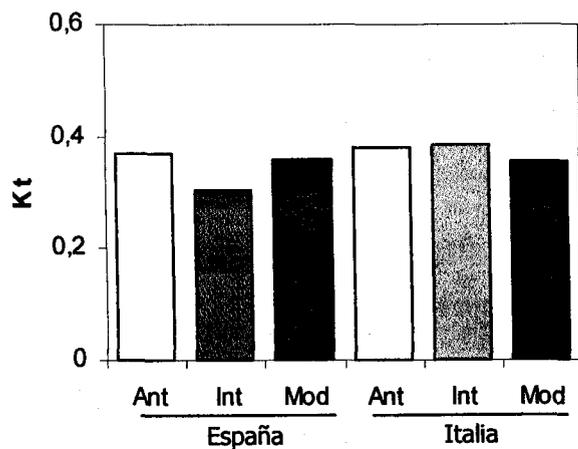


Figura 60. Comparación de los valores medios del coeficiente de extinción lumínica (medición transversal), en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

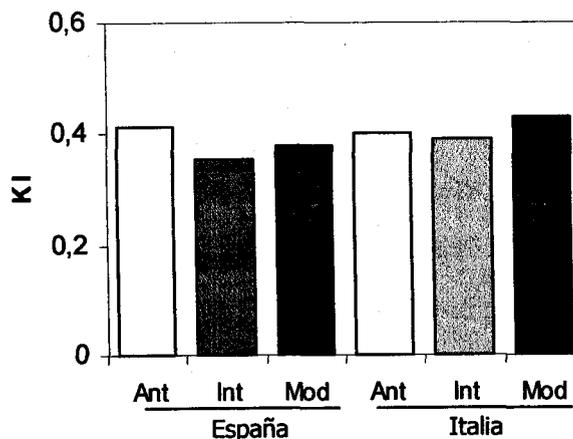


Figura 61. Comparación de los valores medios del coeficiente de extinción lumínica (medición longitudinal), en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

muestra en la Tabla 16 y la Figura 62 de comparación de valores medios para las distintas épocas considerando ambos orígenes aisladamente.

4.7.7.- Fracción de radiación interceptada (medición longitudinal, FRII)

La fracción de radiación interceptada realizando las medidas de forma longitudinal, no muestra, al igual que la radiación interceptada transversal, diferencias significativas entre los valores medios alcanzados en las distintas épocas (Tabla 41, apéndice 1 y Tabla 15). Sí existen, al igual que en el caso anterior, diferencias significativas entre las variedades españolas e italianas, siendo nuevamente superior la fracción de radiación interceptada por las variedades italianas.

El análisis de la varianza para ambos orígenes por separado (Tablas 75 y 86, apéndice 2) sí muestra significación para el factor época en el caso de las variedades españolas, aunque no en las italianas, lo cual se refleja en la Tabla 16. Nótese sin embargo, los valores ligeramente superiores de las variedades italianas, lo cual está en consonancia con la Tabla 15, en la que como se ha comentado, sí se aprecian diferencias significativas entre el valor medio de las variedades españolas e italianas.

4.7.8.- Diferencias entre medidas longitudinales y transversales

Los análisis de la varianza realizados para comprobar la existencia de diferencias entre las medidas realizadas transversal y longitudinalmente, son significativos para todos los parámetros (I transmitida, k y FRI), tanto en el caso de España como de Italia. Únicamente, para el coeficiente de extinción en las variedades italianas, no se observó significación en dicho análisis (Datos no incluidos).

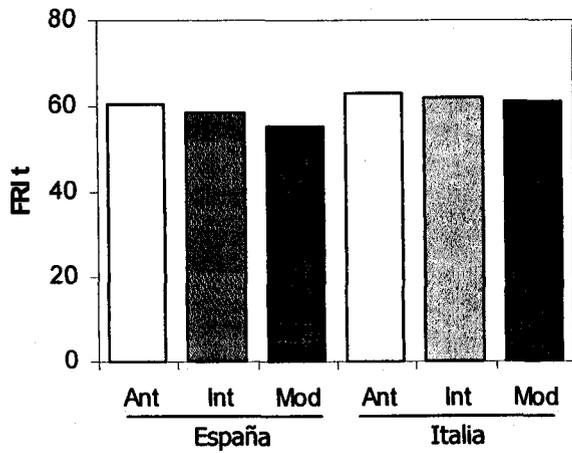


Figura 62. Comparación de los valores medios de la fracción de radiación interceptada (%) (medición transversal) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

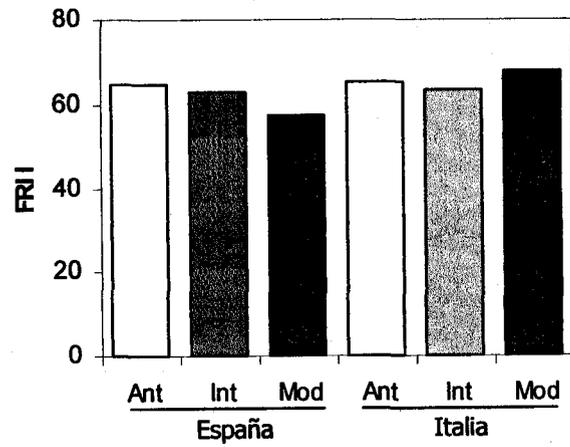


Figura 63. Comparación de los valores medios de la fracción de radiación interceptada (%) (medición longitudinal) en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

4.8.- ÍNDICES DE ÁREA FOTOSINTÉTICA

4.8.1.- Índice de área foliar (LAI)

El análisis de la varianza realizado para el estudio de este índice, muestra significación en la variabilidad inducida por el factor época (Tabla 42, apéndice 1). Como puede observarse en la Tabla 15, existe una reducción significativa en el índice de área foliar desde las variedades antiguas a las modernas, oscilando los valores medios alcanzados desde 0.84 a 0.69, respectivamente. Las diferencias se manifiestan entre antiguas y modernas y entre antiguas e intermedias, pero no entre intermedias y modernas. Nótese la inexistencia de diferencias significativas entre variedades españolas e italianas, alcanzando ambas el mismo valor medio (Tabla 15).

Al considerar ambos orígenes por separado, España e Italia, sí se aprecian diferencias significativas entre las variedades españolas correspondientes a las distintas épocas, aunque no entre las variedades italianas, donde el análisis de la varianza no muestra significación para el factor época (Tablas 76 y 87, apéndice 2), lo cual queda reflejado en la Tabla 16 y la Figura 64. En las variedades españolas el valor de LAI tiende a reducirse desde las variedades antiguas a las modernas, siendo significativamente diferente entre todas las épocas, excepto entre antiguas e intermedias. En el caso de las variedades italianas, no se aprecia la misma tendencia a la reducción de LAI observada en las variedades españolas, sino que al contrario, incluso aumenta ligeramente en las variedades modernas (Tabla 16).

Los bajos valores medios de LAI en este año han sido causados por la intensa sequía padecida por el cultivo desde el inicio del encañado hasta la antesis, lo que limitó considerablemente el crecimiento y la expansión de las hojas.

4.8.2.- Índice de área de los tallos (SAI)

El área del tallo tiende a disminuir significativamente desde las variedades antiguas a las modernas, como consecuencia de la disminución en la altura de la planta, resultado de la mejora genética del trigo duro. En la Tabla 43 (apéndice 1) y Tabla 15 en la que se comparan ambos orígenes de forma conjunta, se observan diferencias significativas entre las variedades antiguas y modernas, así como entre intermedias y modernas, aunque no entre antiguas e intermedias. También se muestra significación entre los valores medios de las variedades españolas e italianas, siendo menor en éstas últimas.

Al analizar por separado ambos orígenes (Tablas 77 y 88, apéndice 2), nuevamente encontramos variabilidad para el factor época, pero sólo en el caso de las variedades españolas y dentro de éstas, entre intermedias y modernas y entre antiguas y modernas, no existiendo diferencias significativas entre antiguas e intermedias (Tabla 16 y Figura 65). Las variedades italianas, aunque muestran una tendencia a la reducción de los valores del índice de área de tallos, al igual que en el caso anterior desde variedades antiguas a modernas, las diferencias no llegan a ser significativas.

4.8.3.- Índice de área de las espigas (EAI)

El índice de área de las espigas, por el contrario aumenta significativamente desde las variedades antiguas a las modernas (Tabla 44, apéndice 1 y Tabla 15). Considerando conjuntamente variedades españolas e italianas, aparecen diferencias significativas entre antiguas e intermedias y entre antiguas y modernas, aunque no entre intermedias y modernas, las cuales presentan unos valores muy similares. No aparecen sin embargo entre los valores medios de las variedades españolas e italianas (Tabla 15).

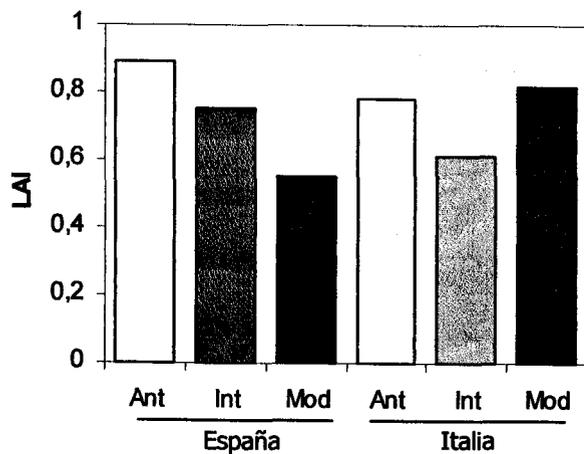


Figura 64. Comparación de los valores medios del índice de área foliar en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

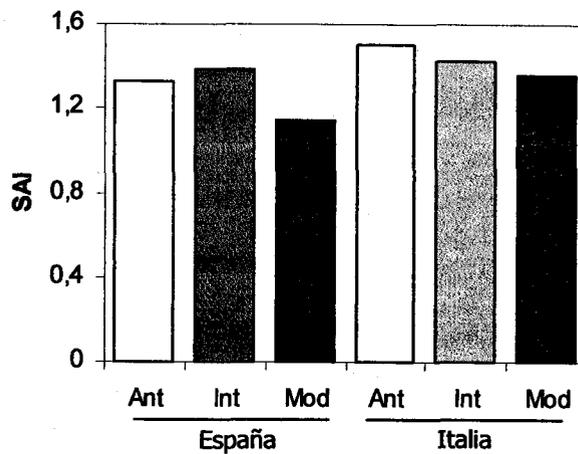


Figura 65. Comparación de los valores medios del índice de área de los tallos en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

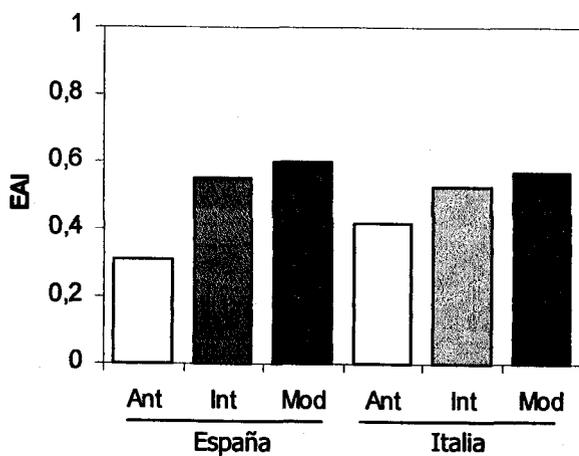


Figura 66. Comparación de los valores medios del índice de área de las espigas en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

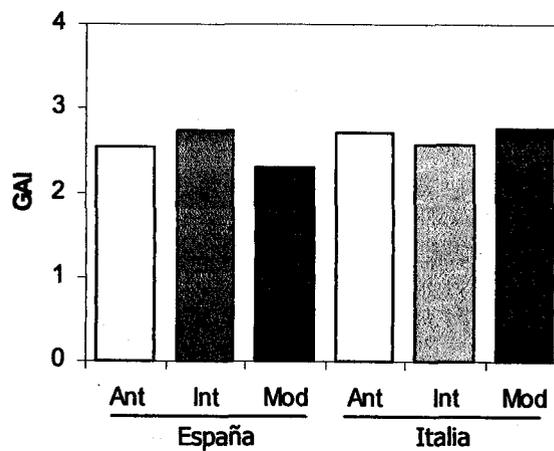


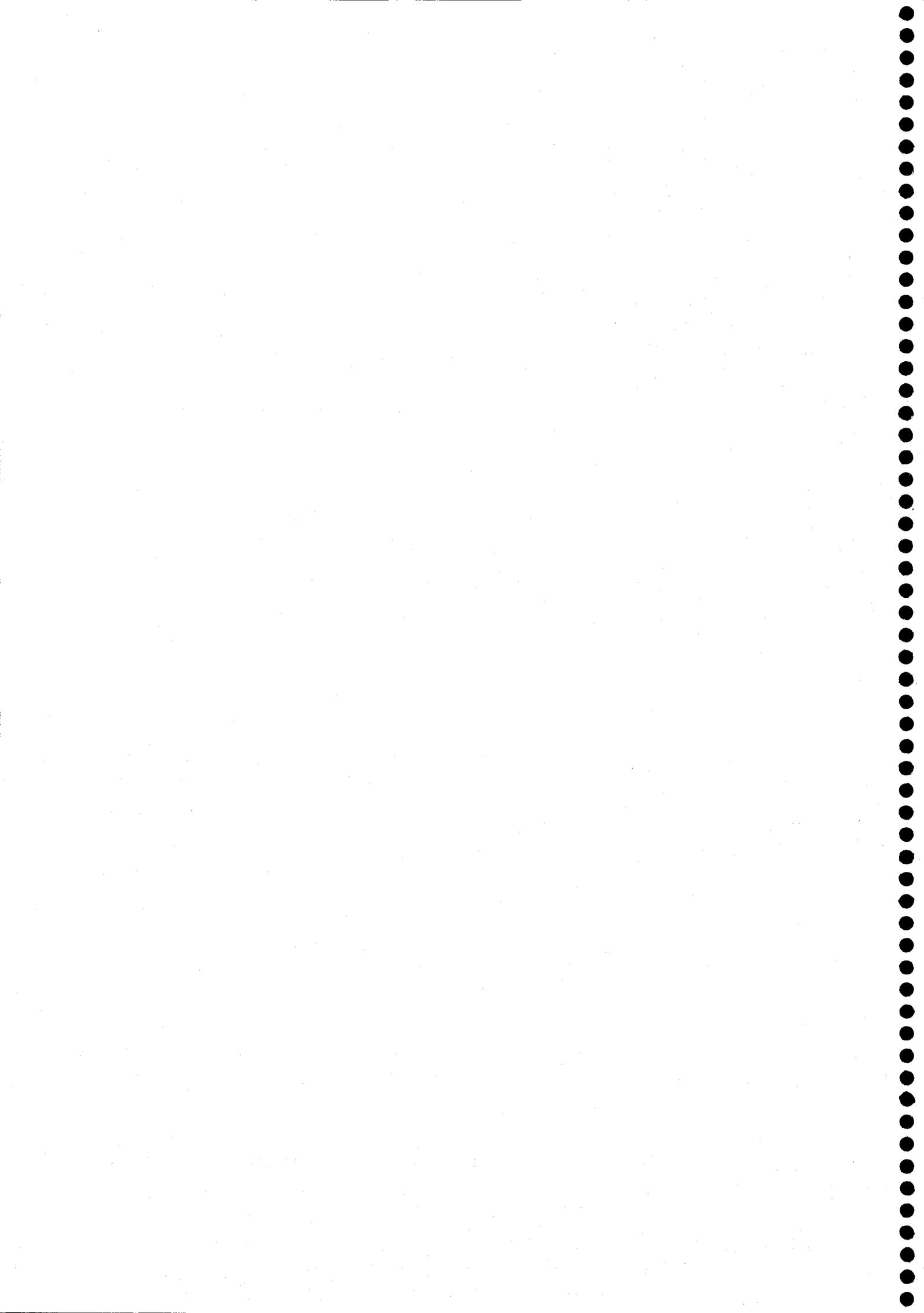
Figura 67. Comparación de los valores medios del índice de área verde en las variedades antiguas, intermedias y modernas.

Al estudiar ambos orígenes por separado (Tablas 78 y 89, apéndice 2 y Tabla 16), se observa la misma tendencia al aumento del índice de área de las espigas desde variedades antiguas a las modernas, tanto en el caso de las variedades españolas como de las italianas (Figura 66). Las variedades intermedias y modernas, presentan valores similares, tanto en las españolas como en las italianas, no existiendo significación entre dichas categorías. Sí difieren significativamente las variedades antiguas de las intermedias y modernas, en ambos orígenes, España e Italia (Tabla 16).

4.8.4.- Índice de área verde (GAI)

El índice de área verde no muestra significación para el factor época, como puede observarse en el análisis de la varianza (Tabla 45, apéndice 1), cuando se consideran ambos orígenes conjuntamente. La Tabla 15 refleja este hecho, no mostrándose diferencias significativas entre las épocas consideradas. Así mismo, tampoco difieren entre sí los valores medios alcanzados en España e Italia (Tabla 15).

Al considerar ambos orígenes aisladamente (Tablas 79 y 90, apéndice 2 y Tabla 16), únicamente se observan diferencias significativas entre las variedades españolas intermedias y modernas, pero no en ningún otro caso. Las variedades italianas antiguas y modernas muestran valores similares, reduciéndose ligeramente en las intermedias, aunque sin llegar a presentar diferencias significativas (Tabla 16 y Figura 67).



5.- DISCUSIÓN

1950

5.- DISCUSIÓN

En la mayoría de los cultivos, incluyendo el trigo duro, la mejora genética ha sido el resultado de una selección empírica que utiliza el rendimiento en sí mismo como objetivo a mejorar y como criterio de selección, y que se basa en el método de prueba-error (Loss y Siddique, 1994). Aunque este tipo de selección ha permitido aumentar notablemente los rendimientos en el siglo pasado en ambientes no limitantes (Austin *et al.*, 1989; Slafer *et al.*, 1994; Rajaram, 2001), el incremento bajo condiciones de estrés ha sido mucho más reducido (Perry y D'Antuono, 1989; Siddique *et al.*, 1989a) e incluso ha disminuido en los últimos años (Braun *et al.*, 1998).

Por ello, modernamente se están abriendo nuevas perspectivas para la mejora genética vegetal, debido sobre todo a una mayor comprensión de los procesos de desarrollo en los cereales, al mejor conocimiento de los mecanismos de resistencia utilizados por las plantas, a la mayor disponibilidad de instrumentos para cuantificar la respuesta a la sequía y a la gran variabilidad genética que se ha detectado en dicha respuesta (Whan *et al.*, 1993; Richards, 1995). Ello está cristalizando en nuevos enfoques alternativos a la mejora tradicional, como es la aproximación analítica, basada en la identificación de caracteres morfológicos, agronómicos y fisiológicos que puedan ser utilizados, juntamente con los métodos tradicionales, en un programa de mejora para aumentar la eficacia de la selección (Mahon, 1983; Ludlow y Muchow, 1989) y el rendimiento bajo condiciones de sequía (Richards, 1987, 1996; Turner y Nicolas, 1987; Blum, 1988; Ludlow y Muchow, 1989). La mejora analítica exige el esfuerzo coordinado de mejoradores, fisiólogos y agrónomos, por lo que este

enfoque multidisciplinar va a permitir el desarrollo de programas de mejora genética menos empíricos.

5.1.- FENOLOGÍA

Una de las estrategias de adaptación de los cereales a los ambientes semi-áridos es el mecanismo llamado *escape*, basado en el ajuste del ciclo de la planta, normalmente por acortamiento del periodo vegetativo, para evitar sufrir el estrés terminal. El coste de esta estrategia es un bajo rendimiento en años mejores que la media (Ludlow y Muchow, 1989).

En este estudio se ha encontrado una reducción significativa de 4 días en el periodo hasta la antesis desde las variedades antiguas hasta las modernas. Este acortamiento en el conjunto de variedades ha venido condicionado por las variedades españolas, donde se ha registrado una disminución de 8 días desde las variedades antiguas a las modernas, ya que entre las variedades italianas no se han registrados acortamientos significativos en la fecha de antesis, al menos bajo las condiciones de nuestros ensayos. En conjunto, las variedades españolas han sido 3 días más tardías que las italianas en alcanzar la antesis. En la duración del llenado del grano no han aparecido diferencias significativas inducidas por el proceso de mejora, ni en el conjunto de variedades, ni dentro de las españolas o italianas. Al considerar cada origen separadamente, sin embargo, las variedades italianas han presentado 2 días más de llenado del grano, lo que ha sido consecuencia de su mayor precocidad en antesis, dado que entre los días de siembra a madurez no aparecen diferencias significativas entre ambos orígenes de variedades.

La adaptación de una variedad al ambiente mediterráneo exige que su ciclo no sea excesivamente corto, en cuyo caso podría sufrir daños por heladas primaverales, así como disponer de tiempo insuficiente para un buen

ahijamiento y producción de espigas con elevado número de espiguillas fértiles. Por el contrario, si el ciclo es excesivamente largo, la planta estará sujeta a estrés hídrico terminal, ya que agotará el agua del suelo antes de completar la maduración, por lo cual no alcanzará su máxima productividad. La importancia de este ajuste fenológico (adquirido por disminución de las fases del desarrollo apical) de las variedades a la zona donde van a cultivarse, es algo aceptado comúnmente. Así, un estudio de la adaptación del trigo duro a latitudes comprendidas entre 28° N y 48° N ha demostrado que en las latitudes más bajas (entre las que se encuentra Andalucía), hay una correlación negativa entre la fecha de espigado y el rendimiento en grano, de manera que cada día de retraso en la fecha de espigado el rendimiento se reduce entre 40 y 160 kg/ha (Ruckenbauer, 1987). Este ha sido el caso, en nuestro estudio, para las variedades españolas donde un día de retraso en la fecha de antesis desde las variedades modernas a las antiguas ha supuesto una disminución de 60.2 kg/ha, existiendo una regresión negativa altamente significativa entre rendimiento y días hasta la antesis ($r = -0.709^{***}$, $n=24$). No obstante, en las variedades italianas no se ha registrado este efecto, ya que la regresión entre el rendimiento y los días hasta la antesis no fue significativa ($r = -0.253$ n.s., $n=24$). Esto puede haber sido debido a que en estas variedades, a diferencia de las españolas, el rendimiento ha dependido en mayor medida del número de espigas por m^2 , componente del rendimiento que se decide en el período previo a la antesis (García del Moral *et al.*, 1991a,b; Miralles y Slafer, 1999), y menos de la fertilidad de las espiguillas, la cual puede disminuir notablemente por un retraso en la fecha de espigado, debido a un mayor aborto de las flores fecundadas tras la antesis.

5.2.- RENDIMIENTO Y COMPONENTES

El aumento de rendimiento desde las variedades antiguas hasta las modernas ha sido, en conjunto, de 632 kg/ha, lo que representa un incremento global del

34.7%. Considerando 1920 como fecha representativa de obtención para el conjunto de variedades antiguas y la de 1990 para las modernas, esto representa un aumento anual de 9 kg/ha, es decir, una eficacia de la mejora del 0.50% anual. Este incremento, sin embargo, no ha sido proporcional en los períodos considerados, ya que el aumento global desde las variedades antiguas a las intermedias (alrededor de 1960) ha sido, para el conjunto de variedades, de 410 kg/ha, es decir, del 22.5% con una tasa anual de 10 kg/ha (0.56%). Desde las variedades intermedias a las modernas este incremento ha sido de 222 kg/ha (10%), es decir, 7.4 kg/ha al año, lo que representa una mejora del 0.33% anual.

Mientras que en trigo harinero la contribución de la mejora genética a los aumentos de rendimiento obtenidos durante el pasado siglo está bien documentada, estimándose entre un 30 y un 50% (Bell *et al.*, 1995; Slafer *et al.*, 1994), en trigo duro no existen datos concluyentes. No obstante, algunos escasos estudios comparativos concluyen que los aumentos del rendimiento obtenidos en trigo duro son comparables a los de trigo harinero, si bien los incrementos en zonas óptimas han sido superiores a los obtenidos en zonas semi-áridas (García del Moral *et al.*, en prensa). Los avances alcanzados desde 1960 hasta nuestros días se han cifrado en una tasa anual del 3% para las variedades obtenidas en CIMMYT (México) y del 0.9% para variedades cultivadas en Canadá, no existiendo en la bibliografía a nuestro alcance referencias de ganancia genética anteriores a ese periodo.

En el presente estudio la ganancia genética ha sido diferente entre las variedades mejoradas en España e Italia, reflejando quizás una distinta estrategia en los objetivos generales de mejora en ambos países o una menor expresión del potencial productivo de estas variedades en nuestros ambientes del sur de España. Así, en las variedades españolas la ganancia genética global desde las variedades antiguas a las modernas ha sido del 0.63 % anual (i.e.,

10.9 kg/ha), de nuevo con mayor incidencia desde las variedades antiguas a las intermedias (0.71% anual) que desde éstas a las modernas (0.39% anual). Para las variedades mejoradas en Italia, la ganancia genética encontrada en este trabajo ha sido del 0.38% (i.e., 7.1 kg/ha), también con una mayor eficiencia anual en el período desde las variedades antiguas a las intermedias (0.43%) que desde el periodo intermedio hasta las variedades modernas (0.26%).

El principal factor que ha determinado estos incrementos de rendimiento ha sido el número de granos por m² que, en conjunto, ha aumentado en un 37.5% desde las variedades antiguas a las modernas. Este mayor número de granos por m², a su vez, ha venido condicionado tanto por un aumento del número de espigas por planta (17.6%) y por m² (28.3%), como de granos por espiga (9.3%), para el conjunto de las variedades en los dos años. El aumento en el número de granos por espiga se ha debido a un incremento del 18.1% en la fertilidad de las espiguillas, ya que el número de espiguillas por espiga ha disminuido de forma significativa en un 8.4% a lo largo de la mejora genética, ejemplificada en estas variedades. El peso medio por grano no se ha visto modificado de forma significativa por el proceso de selección en las variedades estudiadas en nuestros ensayos.

Aunque estos resultados se repiten de forma general en el conjunto de variedades italianas y españolas para el número de granos por m², los mecanismos responsables del incremento en producción a lo largo de la mejora genética son ligeramente diferentes para cada origen. Así, en las variedades mejoradas en Italia el incremento de rendimiento puede ser adscrito en mayor medida a un aumento en el número de espigas por m² (31.4%) que en la fertilidad de las espiguillas (6.2%), el cual ha quedado compensado por un descenso del 7.4% en el número de espiguillas por espiga, causando que la cantidad de granos por espiga no se haya modificado a lo largo de la selección

en las variedades de origen italiano. Para las variedades españolas, se ha registrado un aumento del 24.7% en el número de espigas por m² y del 18.6% en el número de granos por espiga, condicionado por un incremento del 30% en la fertilidad de las espiguillas. La disminución en el número de espiguillas por espiga para las variedades españolas ha sido del 11% desde las variedades antiguas a las modernas.

Estos resultados coinciden con lo generalmente encontrado cuando se analizan las causas responsables de la ganancia genética tanto en el trigo harinero (Loss y Siddique, 1994; Slafer *et al.*, 1994; Calderini *et al.*, 1999b), como en la cebada (Riggs *et al.*, 1981; Wych y Rasmusson, 1983; Jedel y Helm, 1994; Abeledo *et al.*, 2002) o el trigo duro (Waddington *et al.*, 1987; McCaig y Clarke, 1994; Pfeiffer *et al.*, 2000; García del Moral *et al.*, en prensa). En efecto, de estos estudios se deduce que la mayor producción de las variedades modernas se ha debido principalmente al incremento en el número de espigas por m² así como de granos por espiga y por m², asociados además a un incremento en la estabilidad del rendimiento (Austin *et al.*, 1980a, 1989; Waddington *et al.*, 1987; Perry y D'Antuono, 1989, Siddique *et al.*, 1989b; Calderini *et al.*, 1995; Slafer y Kernich, 1996; Sayre *et al.*, 1997; Calderini *et al.*, 1999b; Pfeiffer *et al.*, 2000). El incremento del número de granos por unidad de superficie ha sido con diferencia más importante que los cambios producidos en otros componentes (Feil, 1992; Loss y Siddique, 1994; Slafer, Satorre y Andrade, 1994; McCaig y Clarke, 1994). Este mayor número de granos por metro cuadrado de las variedades modernas parece responder a una mejor distribución de la biomasa hacia los órganos reproductivos en la fase previa a la antesis, tanto en trigo duro (Waddington *et al.*, 1987; García del Moral *et al.*, en prensa) como en trigo harinero (Slafer *et al.*, 1990b; Slafer y Andrade, 1991; Calderini *et al.*, 1999b). De hecho, las variedades modernas de trigo muestran mayor peso seco de las espigas en antesis, aunque sin diferencias significativas en la biomasa aérea (Slafer *et al.*, 1990b). Este mayor reparto de asimilados

hacia la espiga parece permitir que los primordios florales más distales de la espiguilla no aborten y puedan dar lugar a grano (Miralles *et al.*, 1998). De esta manera, se ha sugerido que sería posible aumentar el número de granos por superficie incrementando el aporte de asimilados hacia la espiga justo antes de la antesis, bien disminuyendo la competencia con los tallos mediante la reducción del ahijamiento, o maximizando la disponibilidad de asimilados alargando el periodo de crecimiento de la espiga (Slafer *et al.*, 1999)

En general, pero no siempre, el número de granos por metro cuadrado ha estado positivamente relacionado con el número de granos por espiga en estudios comparativos de variedades de diferentes épocas (Waddintong *et al.*, 1986; Perry y D'Antuono, 1989; Siddique *et al.*, 1989b; Slafer y Andrade, 1989, 1993). El número potencial de granos por espiga se determina durante la elongación del tallo, cuando una proporción relativamente pequeña de primordios florales sobrevive para producir flores fértiles en la antesis (Kirby, 1988), la mayoría de las cuales dan lugar a grano posteriormente. Siddique *et al.* (1989b) encontraron que las variedades modernas iniciaban más primordios florales y poseían más flores fértiles por espiguilla, pero que la mayor supervivencia de los primordios parecía jugar un papel decisivo en la diferenciación de variedades antiguas y modernas. Miralles *et al.* (1998) comparando líneas portadoras de genes de enanismo y líneas sin ellos, observaron que el mayor número de granos por espiga estaba asociado a un mayor número de flores fértiles por espiguilla. El número de espiguillas por espiga no aumentó como consecuencia de la introducción de los genes de enanismo, por lo que se sugiere que el aumento del número de granos por espiga, es debido a la menor mortalidad de primordios florales en las variedades con genes de enanismo.

Contrastando con el aumento en el número de granos, el peso del grano individual no se ha modificado en el proceso de mejora del trigo duro o

harinero (Austin *et al.*, 1980a; Waddington *et al.*, 1987; García del Moral *et al.*, en prensa). Algunos estudios en trigo harinero incluso muestran que el peso del grano se ha reducido (Slafer y Andrade, 1989; Loss *et al.*, 1989). Poco se conoce sobre el control del peso final del grano. Puede ser que los genes de enanismo utilizados en las variedades modernas limiten el crecimiento del grano, pues se ha visto que estos genes inducen un menor tamaño de las células en trigo harinero, como consecuencia de la insensibilidad a las giberelinas conferida por los mismos. Se ha sugerido, por tanto que el uso de genes de enanismo diferentes a los *Rht* y sensibles a las giberelinas podría aumentar el tamaño del grano (Slafer *et al.*, 1999).

Otros cambios fisiológicos asociados han consistido en un acortamiento del periodo vegetativo del meristemo apical, con una inducción más temprana de la doble arruga y del estadio de espiguilla terminal, causando una mayor duración por tanto, del periodo de inducción de primordios florales, lo que ha permitido que se inicien más flores por espiguilla en las variedades modernas (Siddique *et al.*, 1989a, b). Este factor, junto con un incremento en el peso de la espiga en relación al tallo (que ha disminuido la competencia por los recursos disponibles, incrementando la supervivencia de las espiguillas y por tanto el número de granos por espiguilla), han sido los responsables del incremento observado en el número de granos por espiga en trigo harinero (Kirby *et al.*, 1989; Miralles *et al.*, 1998).

Del análisis de la formación del rendimiento mediante coeficientes de sendero, se confirma que para las variedades antiguas e intermedias, el rendimiento ha venido determinado de forma directa por el número de espigas por metro cuadrado y en menor medida por el número de granos por espiga y por el peso medio del grano. En las variedades modernas, por el contrario, el rendimiento ha dependido en mayor medida del número de granos por espiga, seguido del número de espigas por m² y del peso medio por grano. Asimismo, el análisis

por senderos ha revelado la existencia de un fuerte mecanismo de compensación, bajo condiciones de sequía terminal, entre la formación de un elevado número de sumideros (es decir, de granos por m²) y la capacidad de llenarlos durante el periodo de maduración.

En general existe consenso en que el crecimiento del grano está limitado por la capacidad del sumidero (Borghí *et al.*, 1986; Slafer y Savin, 1994) o por una colimitación entre la fuente y el sumidero durante el llenado del grano (Slafer *et al.*, 1996; Voltas *et al.*, 1997). De los resultados de Kruk *et al.*, (1997) se deduce que la defoliación parece incluso limitar, en mayor medida, la capacidad de fuente en las variedades modernas de trigo que en las antiguas, reduciendo en mayor proporción el peso medio por grano, mientras que éste no se vio afectado en las variedades antiguas. La conclusión es que la relación negativa entre el número de granos y peso de los mismos es en general debida a factores no competitivos. Por tanto, sería factible aumentar la producción aumentando la capacidad del sumidero, pero indudablemente las variedades modernas están mostrando un grado creciente, aunque aún pequeño, de limitación de fuente para el completo llenado de los granos.

La capacidad de translocación de asimilados no parece constituir un factor limitante al llenado del grano en las variedades antiguas de trigo duro, ya que un estudio reciente sobre las mismas variedades empleadas en esta Memoria ha demostrado que el área de los haces vasculares (xilema y floema) no se ha modificado significativamente en el curso de la mejora genética (López-Garrido *et al.*, 2001).

En este estudio los coeficientes de sendero han aportado información adicional sobre las relaciones entre el rendimiento y sus componentes y de estos entre sí, relaciones que no aparecían en el estudio mediante correlación. Esta mayor capacidad de resolución surge del hecho de que ambos métodos, senderos y

correlación, miden magnitudes distintas. En efecto, mientras el análisis por correlación simplemente identifica asociaciones mutuas entre variables, el análisis por senderos describe la importancia relativa de cada una de ellas y especifica la dirección en que se ejerce la influencia, resultando especialmente útil para poner de manifiesto efectos de compensación entre componentes del rendimiento a lo largo de la ontogenia de la planta (García del Moral *et al.*, 1991b).

5.3.- INDICE DE COSECHA Y ALTURA DE LA PLANTA

Una de las causas que más ha determinado los aumentos en el rendimiento de los cereales ha sido un mayor índice de cosecha en las variedades modernas (Slafer y Andrade, 1991; Loss y Siddique, 1994; Pecetti y Annicchiarico, 1998; García del Moral *et al.*, en prensa). Esta modificación ha sido consecuencia de la reducción en la altura de la planta junto con una mayor removilización del carbono depositado en los tallos antes de la antesis hacia los granos durante el periodo de llenado de los mismos (Austin *et al.*, 1980 a). En nuestro estudio, el índice de cosecha ha aumentado en un 17.8% desde las variedades antiguas a las modernas considerando variedades italianas y españolas conjuntamente. Este aumento, al igual que en el caso del rendimiento, ha sido más acusado (12.3%) desde las variedades antiguas a las intermedias que desde éstas a las modernas (4.9%). De nuevo, en nuestro estudio, han existido diferencias en el impacto de la mejora genética sobre el índice de cosecha en las variedades españolas e italianas. En efecto, el incremento en el índice de cosecha ha sido mucho más acusado en las variedades españolas (29.8%) que en las italianas (7.4%). Esto posiblemente se ha debido a que las variedades españolas antiguas partían de un índice de cosecha notablemente más bajo (30.2) que las italianas (35.0), llegando a alcanzar un valor también más alto en las variedades modernas (39.1) que en las italianas (37.6).

La disminución en la altura de la planta ha sido una de las más claras y contrastadas consecuencias de la mejora genética en los cereales. La gran mayoría de las variedades modernas son significativamente más bajas que las antiguas y ejemplos de este cambio han sido publicados en Argentina (Slafer y Andrade, 1989; Calderini, Dreccer y Slafer, 1995), Australia (Siddique *et al.*, 1989b), Italia (Canevara *et al.*, 1994; Pecetti y Annicchiarico, 1998), Reino Unido (Austin *et al.*, 1980 a; Austin, Ford y Morgan, 1989), Estados Unidos (Cox *et al.*, 1988) y Canadá (McCaig y Clarke, 1994). Este continuo decrecimiento en la altura de la planta ha resultado de la continua selección hacia una mayor resistencia al encamado y, desde la década de los 60, de la introducción de los genes de enanismo.

Nuestros resultados indican una reducción en la altura de la planta del 34.2% desde las variedades antiguas a las modernas para el conjunto de variedades de los dos orígenes. Esta reducción, de nuevo, ha sido mucho más acusada desde las variedades antiguas a las intermedias (25.3%) que desde éstas a las modernas (11.9%). Entre las variedades españolas el porcentaje de reducción en la altura de la planta (35.9%) ha sido, de nuevo, más acusado que en las italianas (32.4%). Es de resaltar, sin embargo, que mientras en los genotipos de origen español la mayor parte de la reducción en altura de la planta ha ocurrido desde las variedades antiguas a las intermedias (31.7%), con sólo un 6.1% de reducción desde éstas a las modernas, en los genotipos de origen italiano esta reducción ha sucedido mucho más gradualmente, siendo del 18.1% desde las variedades antiguas a la intermedias y de 17.5% desde este grupo a los genotipos modernos.

Esta disminución del tamaño de la planta, que en el pasado ha supuesto el principal camino para el incremento de la producción, no parece que pueda seguir utilizándose como criterio de selección en el futuro, ya que una mayor reducción de la altura de la planta tendría consecuencias negativas para la

producción de grano. En efecto, la relación entre índice de cosecha y producción es curvilínea, lo cual implica que tal índice difícilmente puede sobrepasar el 50%, valor próximo a su límite teórico, estimado alrededor del 60% por Austin *et al.* (1980a). Además, la altura de la planta en las variedades modernas oscila entre 70 y 100 cm, valores en los que la producción es máxima (Miralles y Slafer, 1995). Mayores reducciones en la altura de la planta afectarían la eficiencia en el uso de la radiación del cultivo, debido a una peor distribución de la luz en la cubierta (Calderini *et al.*, 1999b).

En general se considera que, en el pasado, la mejora genética no ha cambiado la biomasa aérea, sino más bien la fracción de la misma que es dirigida hacia las espigas (Austin *et al.*, 1980 a; Perry y D'Antuono, 1989; Slafer y Andrade, 1989; Slafer *et al.*, 1990a; García del Moral *et al.*, en prensa), aunque en el caso de los trigos duros derivados del CIMMYT, la biomasa en condiciones de cultivo óptimas parece haber incrementado un 30% en 25 años (Waddington *et al.*, 1987). En un estudio realizado por Calderini *et al.* (1997), se concluye que la biomasa en antesis ha tendido incluso a disminuir en las variedades modernas de trigo harinero en Argentina, más debido a una reducción en la longitud de las fases de desarrollo que a variaciones en la arquitectura del dosel foliar, ya que no encontraron diferencias significativas en el coeficiente de extinción de la luz en la hoja, en la eficiencia en el uso de la radiación o en el nivel de crecimiento del cultivo en el periodo de preantesis.

5.4.- PARÁMETROS FISIOLÓGICOS

5.4.1.- Fluorescencia de la clorofila

La fluorescencia de la clorofila ha sido propuesta como un criterio rápido de selección para resistencia a la sequía en cebada (Nogués *et al.*, 1994) y trigo duro (Ali-Dib *et al.*, 1994; Flagella *et al.*, 1995; Araus *et al.*, 1998a), ya que se

ha demostrado que, por un lado, existe la suficiente variabilidad genética en estos parámetros como para ser utilizada en programas de hibridación y por otro, que existe una relación muy estrecha entre capacidad de resistencia al estrés hídrico y emisión de fluorescencia (Havaux *et al.*, 1988; Sarrafi *et al.*, 1993; Araus *et al.*, 1998a). En efecto, condiciones de elevada irradiación y déficit hídrico, que causan cierre estomático y limitan la captación de CO₂, pueden provocar la fotoinhibición del Fotosistema II (FSII) por una excesiva densidad de flujo fotónico, limitando el transporte de e⁻ y el rendimiento fotosintético. En esta situación, una disminución en la relación Fv/Fm por debajo de los valores considerados normales en plantas no sometidas a estrés (típicamente alrededor de $0,832 \pm 0,004$ para la mayoría de las plantas, Björkman y Demmig, 1987), es un buen indicador del estado de fotoinhibición del FSII. No obstante, al examinar la variación en Fv/Fm es importante distinguir entre disminuciones causadas por aumento de Fo o por disminución en Fm (Araus *et al.*, 1998a). De esta forma, un aumento en Fo (la emisión de fluorescencia cuando los centros de reacción están abiertos, es decir cuando puede aceptarse la energía luminosa para la separación de cargas, y la atenuación fotoquímica *-quenching-* es mínima) indica destrucción de los centros de reacción del FSII, o desacoplamiento de la transferencia de energía desde el complejo antena a los centros de reacción. Por el contrario, la disminución en Fv causada por una menor Fm puede indicar un incremento en la atenuación no fotoquímica de la fluorescencia, constituyendo en este caso un mecanismo fotoprotector, al permitir la disipación del exceso de excitación bajo condiciones de elevada irradiancia (Bolhar-Nordekamp *et al.*, 1989; Demmig-Adams *et al.*, 1996; Araus *et al.*, 1998a).

En nuestro estudio no han aparecido diferencias significativas para la fluorescencia basal (Fo), máxima (Fm) o variable (Fv), ni para los cocientes Fv/Fm o Fo/Fm, entre el conjunto de variedades antiguas y modernas ni tampoco entre variedades españolas e italianas, aunque sí se han encontrado

diferencias significativas entre genotipos dentro de cada época y origen. Es de resaltar, sin embargo, que la mitad del tiempo para la emisión de fluorescencia máxima ($t_{1/2}$) sí que ha presentado una reducción significativa y gradual desde las variedades antiguas a las intermedias o modernas, tanto en el conjunto de genotipos como en las variedades italianas y españolas por separado. $t_{1/2}$ es un indicador del tamaño del pool de aceptores de e^- en el lado reductor del FSII (Bolhar-Nordekampf *et al.*, 1989), y su variación puede reflejar tanto alteraciones en la cantidad del pool de plastoquinona, como alteraciones en el flujo de e^- causadas por fotooxidación o estrés hídrico, que prolongarían la emisión de Fm (Demmig-Adams *et al.*, 1989). Por ello, $t_{1/2}$ ha sido sugerido como un criterio más sensible de resistencia a la sequía que la relación Fv/Fm bajo condiciones mediterráneas (Araus *et al.*, 1998a). En nuestro estudio, y dado que no se han obtenido diferencias significativas en los demás parámetros de fluorescencia (especialmente en F_o y en la relación Fv/Fm), esta disminución en $t_{1/2}$ puede reflejar diferencias tanto debidas a un mejor estado hídrico de las hojas bandera en las variedades modernas, como a diferencias en la ontogenia foliar, derivadas de la mayor precocidad en las variedades modernas, más maduras que las antiguas en el momento de la medida. Esto parece confirmarse por la relación negativa altamente significativa entre $t_{1/2}$ tanto con la discriminación isotópica (Δ) del ^{13}C ($r = -0.710^{***}$, $n=48$) como con el rendimiento en grano ($r = -0.499^{***}$, $n=48$), indicando un mejor comportamiento de los genotipos más precoces, aunque sobre estas últimas relaciones también influyen otros parámetros, como la fecha de antesis y la contribución de reservas vegetativas al llenado de los granos, como se discutirá posteriormente. Estos resultados coinciden con lo encontrado por Araus *et al.* (1998a) en un conjunto de genotipos cultivados bajo condiciones de secano y regadío en el ICARDA (Siria), donde también la elevada regresión negativa entre $t_{1/2}$ y el rendimiento en grano o Δ , pudieron ser explicadas en parte por la diferente precocidad de los genotipos en cada ambiente.

En nuestro estudio la variación en los valores de Fv (y por tanto de la relación Fv/Fm) se ha asociado en mayor medida con variaciones de Fm que de Fo, resultados que coinciden con lo encontrado en trabajos con diferentes variedades de trigo duro estudiadas en la provincia de Granada bajo condiciones de secano y regadío (Elhani, 1999; Rharrabti, 2001). Los resultados obtenidos en el presente estudio indican una elevada regresión negativa entre la depresión de la temperatura del dosel foliar en antesis (CTDa) y los valores de Fo ($r = -0.672^{***}$, $n=48$) medidos en la misma fecha. Los estreses ambientales, particularmente las elevadas intensidades luminosas y las altas temperaturas tienden a aumentar Fo y disminuir Fv y Fv/Fm (Schreiber y Bilger, 1987). De hecho, en nuestro estudio el peso medio por grano se ha correlacionado negativamente y significativamente con Fo ($r = -0.587^{***}$, $n=48$), indicando que aquellos genotipos que se mantuvieron más frescos emitieron menos Fo y tuvieron un mayor peso medio por grano, aunque sobre la magnitud de este componente del rendimiento influyó también la movilización de carbohidratos desde las reservas asimiladas anteriormente a la antesis.

En nuestros ensayos, no ha existido una correlación estadísticamente significativa entre el rendimiento y los parámetros de fluorescencia, a excepción del $t_{1/2}$, lo que indica que la producción de grano no ha estado limitada por la asimilación fotosintética durante el llenado del grano, sino que, como se ha comentado, ha venido condicionada por las variaciones en el número de granos por m^2 , componente que queda determinado antes del llenado del grano. Esto se confirma en nuestro estudio por la falta de correlación significativa entre el peso medio por grano y el rendimiento para el conjunto de variedades en los dos años ($r = -0.040$ n.s., $n=48$).

5.4.2.- Contenido de clorofilas

Dado que bajo condiciones normales, la mayor parte de los carbohidratos del grano proceden de la actividad fotosintética de la hoja bandera (Thorne, 1974),

se ha propuesto que el contenido de clorofilas de esta hoja podría ser un buen criterio de selección de genotipos de alto rendimiento bajo condiciones no estresantes (Araus *et al.*, 1997b), ya que, a su vez, el contenido de clorofila determina diversos parámetros relacionados directamente con el rendimiento fotosintético, tales como la estructura foliar y la discriminación isotópica del C (Araus *et al.*, 1997b), la tasa de fotosíntesis (Ma *et al.*, 1995) o la absorción de radiación fotosintéticamente activa (Earl y Tollenaar, 1997).

Nuestros resultados indican que el contenido de clorofilas en la hoja bandera en antesis no ha presentado diferencias significativas para el conjunto de variedades antiguas e intermedias, aunque sí ha aumentado significativamente en las variedades modernas. Entre las variedades de origen italiano o español, sin embargo, no aparecen diferencias significativas, aunque entre las variedades italianas se observa una tendencia más clara que en las españolas hacia un aumento de la cantidad de clorofilas a medida que se progresa en la mejora genética. En nuestro estudio, la relación entre el contenido de clorofilas y la producción de grano ha sido significativa ($r= 0.425^{**}$, $n=48$), confirmando estudios anteriores en la zona (ElHani, 1999; Rharrabti *et al.*, 2001). Con el peso medio por grano, esta relación no ha sido significativa, debido muy probablemente a la elevada contribución de carbohidratos desde las reservas vegetativas para el llenado de los granos, como se ha indicado anteriormente. Igualmente, tampoco ha sido encontrada ninguna relación significativa con los parámetros de fluorescencia, incluido t_{72} .

Aunque bajo condiciones mediterráneas la relación entre el contenido de clorofilas y el rendimiento no parece lo suficientemente consistente como para recomendarlo como criterio de selección para todos los ambientes (Araus *et al.*, 1997b), sin embargo bajo condiciones de secano un alto contenido de clorofila durante el llenado del grano se ha relacionado con altos rendimientos (Villegas *et al.*, 2000), lo que sumado a su elevada heredabilidad (Rharrabti, 2001)

puede constituir un criterio complementario de selección para ambientes semi-áridos.

De hecho, para trigos australianos mejorados durante este siglo, Watanabe *et al.*, (1994) han encontrado que el aumento del rendimiento en condiciones de invernadero se ha acompañado de mayores tasas de asimilación de CO₂ y superiores contenidos de clorofila y de nitrógeno en las hojas, mientras que el nivel de transporte de electrones por unidad de clorofila, la proporción clorofila a/clorofila b y el contenido de fotosistema II por unidad de clorofila, han disminuido. Por otro lado, el contenido de clorofila determinado mediante el SPAD puede ser útil también para una rápida y cómoda detección de genotipos de trigo duro con alto contenido de proteína en ambientes áridos y semiáridos del área mediterránea (Rharrabti *et al.*, 2001).

5.4.3.- Temperatura del dosel foliar

La temperatura de la cubierta vegetal está relacionada con la magnitud de la transpiración, siendo dependiente de una serie de mecanismos que incluyen la absorción radical de agua, el control estomático de la transpiración, la fenología, el contenido en pigmentos, la anatomía foliar y los mecanismos de disipación de energía bajo alta irradiación (Gusta y Chen, 1987; Blum, 1988; Blum *et al.*, 1989; Pinter *et al.*, 1990; Romagosa y Araus, 1991a). Cuando los estomas se cierran debido a un bajo contenido de agua en los tejidos, la temperatura de la hoja sube por encima de la temperatura ambiental (Ludlow y Muchow, 1989), incrementando las pérdidas de carbohidratos debidas a la respiración, y el daño fotooxidativo causado por la elevada radiación que suele acompañar los periodos de déficit hídrico. Por tanto, la temperatura de la cubierta es una medida integrativa de un grupo de mecanismos que incluyen desde la absorción radical de agua hasta el control estomático de la transpiración.

La temperatura del dosel vegetal sirve, por ejemplo, para seleccionar por profundidad radicular, mantenimiento de elevados potenciales hídricos, mayor conductancia estomática y, en general, evitación de la deshidratación (Clarke y McCaig, 1982; Blum *et al.*, 1989). Incluso en ausencia de estrés hídrico, la temperatura del dosel foliar está estrechamente asociada con el rendimiento (Reynolds *et al.*, 1994), como ocurre en las variedades recientemente introducidas por el CIMMYT (Fischer *et al.*, 1998) o el CSIRO australiano (Condon y Hall, 1997). El método resulta útil en ambientes secos y muy cálidos. En condiciones adecuadas la disminución en la temperatura de la cubierta (CTD, Canopy Temperature Depression) ha demostrado predecir adecuadamente el rendimiento del trigo, habiéndose obtenido coeficientes de correlación genética entre 0,6 y 0,8 (Reynolds y Pfeiffer, 2000). En esas condiciones además se han obtenido importantes mejoras del rendimiento en trigo harinero tras la selección por elevada CTD (Reynolds *et al.*, 1999).

Nuestros resultados indican que la depresión de la temperatura de la cubierta vegetal en anthesis (CTDa, calculada en este estudio como la diferencia entre la temperatura del aire y la de dosel foliar), fue significativamente inferior en las variedades intermedias y modernas respecto de las antiguas. En promedio, las variedades más antiguas mantuvieron su cubierta vegetal en anthesis 2.27° C más baja que la temperatura del aire, mientras que en las modernas esta diferencia fue sólo de 1.36°. Para el conjunto de genotipos, CTDa aparece positiva y significativamente correlacionada con el peso medio por grano ($r=0.695^{***}$, $n=48$), lo que parece indicar que aquellos genotipos que mantienen sus hojas más frescas durante la maduración poseen una mejor oportunidad para llenar los granos. Sin embargo, en nuestro estudio, la potente correlación negativa encontrada entre CTDa y Δ ($r=-0.937^{***}$, $n=48$), así como su elevada relación positiva con $t_{1/2}$ ($r=0.666^{***}$, $n=48$) y la ausencia de correlación entre CTDa y el rendimiento ($r=-0.167$ n.s., $n=48$), parecen

cuestionar la utilidad de CTDA como criterio de selección en nuestros ambientes. Estos resultados coinciden con los obtenidos en otros ensayos realizados en España, que demuestran que bajo condiciones mediterráneas CTDA no predice adecuadamente el rendimiento del trigo duro (Royo *et al.*, 2002), probablemente porque no se dan las necesarias condiciones de altos déficits de presión de vapor o de agua disponible en el suelo. Además las estimaciones de la heredabilidad para este carácter en diferentes ambientes de España son bastante bajas (Villegas, 2000; Rharrabti, 2001; Royo *et al.*, en prensa).

En relación con la eficiencia en el uso del agua, las plantas compensan la reducción del área foliar con un aumento de la conductancia estomática (Richards, 1996). Así, las modernas variedades de trigo usan el agua de forma más eficiente para la producción de grano, aunque no para la producción de biomasa (Siddique *et al.*, 1990). Este incremento se ha asociado al aumento paralelo en el índice de cosecha y en precocidad (Perry y D'Antuono, 1989). De acuerdo con los resultados de Siddique *et al.*, (1990), las variedades modernas de trigo utilizan menos agua en el periodo de preantesis, con lo cual les queda mayor cantidad en el periodo de maduración. Del análisis de las relaciones entre el potencial hídrico foliar y la conductancia estomática, estos autores sugieren un comportamiento "oportunista" para las variedades modernas en relación con el agua disponible, de tal forma que presentan elevados valores de conductancia foliar (y altos valores de transpiración y fotosíntesis, por tanto) cuando la humedad del suelo es favorable, pero reducen marcadamente la conductancia foliar a medida que la humedad del suelo disminuye. Las variedades antiguas, por el contrario, parecen manifestar una estrategia "conservativa" en el uso del agua, presentando bajos niveles de conductancia foliar incluso cuando el suelo está húmedo y respondiendo con una gradual reducción de la misma, en respuesta a una reducción del potencial hídrico foliar y humedad del suelo.

5.4.4.- Discriminación isotópica del ^{13}C (Δ)

Diversos estudios en trigo harinero (Richards y Condon, 1993) y trigo duro (Araus *et al.*, 1998b; Villegas *et al.*, 2000; Royo *et al.*, 2002; Royo *et al.*, en prensa) han demostrado la utilidad de Δ para la selección de trigo duro en ambiente mediterráneo. Además de su fuerte relación con la eficiencia en el uso del agua y con el rendimiento, hay toda una serie de características de Δ que la hacen adecuada para ser utilizada como criterio de selección en programas de mejora para trigo duro: suficiente variabilidad genética, alta heredabilidad (de 0,76 a 0,85 dependiendo del tejido muestreado, Araus *et al.*, 1998b, Merah *et al.*, 2001) y baja interacción genotipo x ambiente (Richards, 1996).

En este sentido, nuestros resultados indican una regresión positiva y significativa entre Δ y el rendimiento de grano para el conjunto de variedades cuando se analizan los dos años por separado ($r= 0.460^{***}$, $n=24$, año 2000; y $r= 0.565^{***}$, $n=24$, año 2001), dado que la amplia variación anual en los valores de Δ hace que en el conjunto de los dos años esta relación, aunque positiva no llegue a ser estadísticamente significativa ($r= 0.210$ n.s., $n=48$). Diversos estudios realizados sobre trigo duro bajo las condiciones agroclimáticas españolas (Villegas *et al.*, 2000; Royo *et al.*, 2002; Araus *et al.*, en prensa; Royo *et al.*, en prensa), han subrayado que la relación entre Δ y el rendimiento es mucho mayor bajo condiciones de regadío, mientras que bajo condiciones de secano esta relación tiende a ser prácticamente nula. No obstante, la relación de Δ con la producción de grano encontrada en la bibliografía es muy variable, en función de las condiciones ambientales bajo las que se realizaron los experimentos, la fenología del cultivo y el tipo y edad del órgano analizado. Así, mientras en condiciones no limitantes la correlación entre ambas variables es positiva (Condon *et al.*, 1987; Romagosa y Araus, 1991b; Morgan *et al.*, 1993; Merah *et al.*, 2001; Royo *et al.*, 2002), bajo condiciones

de estrés hídrico puede ser positiva (Ehdaie *et al.*, 1991), negativa (Hubick y Farquhar, 1989; Richards, 1991) o no significativa (Morgan *et al.*, 1993). En nuestro estudio, la regresión positiva de Δ con el rendimiento puede obedecer a las diferencias en fenología entre las variedades antiguas, intermedias y modernas, ya que las variedades más tardías, de menor rendimiento, se ven sometidas a mayor estrés terminal y a mayor ajuste estomático durante el llenado del grano y, por tanto, discriminan menos que las precoces. Esto parece confirmarse por la regresión negativa encontrada entre duración del ciclo hasta la madurez y Δ para el conjunto de variedades en cada año, especialmente en el año 2001 ($r = -0.590^{**}$, $n=24$), ya que en el año 2000 esta relación, aunque también de signo negativo, no fue significativa ($r = -0.211$ n.s., $n=24$).

Los valores de composición isotópica en ^{13}C y, por tanto, de discriminación (Δ) encontrados en este estudio se encuentran dentro del rango señalado para el trigo duro bajo condiciones de secano en el área mediterránea (Araus *et al.*, 1997b; ElHani, 1999; Rharrabti, 2001; Royo *et al.*, 2002). Nuestros resultados indican un aumento significativo en Δ a lo largo de la mejora genética, lo que puede deberse a un menor control estomático de la transpiración durante el llenado del grano en estas variedades, a diferencias genotípicas en la capacidad fotosintética o a una mayor contribución de las reservas vegetativas para el llenado del grano. En efecto, de acuerdo con la teoría que predice que en plantas C_3 , Δ está positivamente relacionada con la presión parcial de CO_2 en los espacios intercelulares y negativamente relacionada con la eficiencia en el uso del agua (Farquhar y Richards, 1984; Condon *et al.*, 1990; Morgan *et al.*, 1993), la variabilidad intergenotípica en Δ puede venir causada por diferencias tanto en la conductancia estomática como en la capacidad fotosintética. En trigo, la evidencia experimental (Condon *et al.*, 1990; Morgan *et al.*, 1993), indica que ambos factores, conductancia estomática y diferencias en la capacidad fotosintética contribuyen aproximadamente en la misma extensión a la variabilidad encontrada en Δ . Para los trigos harineros mejorados en CIMMYT

desde 1962 a 1968, Fischer *et al.* (1998) encuentran una relación positiva y significativa entre el incremento de rendimiento y la conductancia estomática, la tasa máxima de fotosíntesis y Δ .

En nuestro trabajo, y dado que no se han encontrado diferencias significativas en los parámetros de fluorescencia, no parece que las diferencias en Δ hayan sido condicionadas por variaciones en la capacidad fotosintética, sino más bien por un mayor aporte de reservas vegetativas para el llenado del grano en las variedades modernas. Esto parece, venir confirmado por la elevada correlación negativa entre Δ y el peso medio por grano ($r = -0.704^{***}$, $n=48$) encontrada para el conjunto de variedades en los dos años. En efecto, bajo condiciones de sequía, un alto porcentaje de los carbohidratos del grano procede de las reservas acumuladas en el período de pre-antesis (Austin *et al.* 1980b; Ramos *et al.*, 1985; Shepherd *et al.*, 1987; Fernández-Figares *et al.*, 2000; Yang *et al.*, 2000, 2001), es decir, asimiladas bajo condiciones menos limitantes y que al ser translocadas al grano en proporción variable en cada genotipo pueden desviar su composición isotópica, alterando así su correlación con el rendimiento. De hecho existe amplia variación intergenotípica en la capacidad de translocar reservas vegetativas a los granos de trigo en crecimiento (Bidinger *et al.*, 1977; Blum *et al.*, 1983).

De acuerdo con Araus *et al.* (1997b), la modificación de Δ a través del aumento en la capacidad fotosintética, en lugar de la disminución en la conductancia estomática, sería una estrategia más favorable para incrementar el rendimiento del trigo, al no afectar a la temperatura de la cubierta ni, por tanto, a la relación entre Δ y eficiencia de la transpiración. De hecho, en nuestro estudio, ha sido encontrada una correlación negativa entre la temperatura de las hojas tras la antesis y los valores de Δ en el grano, tal como cabría esperar de la relación positiva entre Δ y conductancia estomática (Condon *et al.*, 1987). Resultados similares han sido señalados por Araus *et al.* (1993b) para trigo

harinero. La discriminación fotosintética contra el ^{13}C también ha sido propuesta como un método de investigar la refijación del CO_2 procedente de la respiración en brácteas, aristas y glumas de los cereales (Araus *et al.*, 1992; Araus *et al.*, 1993a).

5.5.- CARACTERES MORFOFISIOLÓGICOS

Los estudios clásicos atribuyen un papel mayoritario a los carbohidratos producidos por encima del nudo de la hoja bandera para el llenado del grano de los cereales bajo condiciones favorables a la maduración y de buen suministro hídrico (Watson, 1956; Simpson, 1968; Thorne, 1974; Evans y Wardlaw, 1976). Estos órganos comprenden el limbo y la vaina de la hoja bandera, la espiga y su pedúnculo, y contribuyen al peso final del grano en función de la duración e intensidad de su fotosíntesis, así como de su capacidad para translocar sus asimilados hacia los granos en crecimiento (García del Moral y Ramos, 1989).

En nuestro estudio, al considerar el conjunto de variedades, la mayoría de los parámetros, excepto la hoja bandera, se han modificado significativamente a lo largo de la mejora. La longitud y el área del pedúnculo de la espiga han sufrido una disminución del 28.3% y 29.1% respectivamente. Esta reducción ha sido incluso mayor para el resto del tallo, cuya longitud se ha reducido en un 35.9%, así como su área proyectada (43.8%). Igualmente la longitud y el área de la vaina de la hoja bandera han sufrido reducciones significativas del 28.8% y 21.7%, respectivamente, para el conjunto de genotipos. En promedio, el área verde por encima del nudo de la hoja bandera ha disminuido también significativamente en un 23.1 % desde las variedades antiguas a las modernas. Esto ha sido consecuencia de la reducción en el tamaño de la planta que se ha registrado a lo largo del proceso de mejora y a la potente relación alométrica que liga el tamaño de la planta y de sus diferentes órganos (Hunt, 1978).

Resultados similares se encuentran también al considerar cada origen separadamente.

En el estudio por correlación, y como era de esperar, estos parámetros morfofisiológicos aparecen negativamente relacionados con la producción de grano, cuando se consideran los tres grupos de variedades conjuntamente. El peso de mil granos, sin embargo, aparece significativa y positivamente relacionado con la longitud del pedúnculo de la espiga ($r= 0.426^{***}$, $n=48$), muy posiblemente debido a la elevada contribución de las reservas vegetativas al llenado de los granos y a la asimilación fotosintética que pueda realizar en las fases finales del crecimiento del grano, ya que junto con las aristas, el pedúnculo de la espiga es el último órgano en perder el color verde durante la maduración de los cereales (García del Moral y Ramos, 1989).

Para eliminar la influencia de la mejora genética sobre estas relaciones se ha realizado el mismo estudio por correlación en cada grupo de variedades por separado. Dentro de las variedades antiguas no ha aparecido significación estadística para ninguna de las relaciones entre los parámetros morfofisiológicos con el rendimiento o el peso medio por grano. En el grupo de variedades intermedias, el rendimiento se encuentra negativa y significativamente relacionado con la longitud de la vaina de la hoja bandera y con la superficie verde del tallo, es decir, las mismas relaciones y del mismo signo que existen al considerar todas las variedades conjuntamente. Para el peso de mil granos, no fue significativa ninguna de las relaciones consideradas. En el grupo de variedades modernas, las relaciones más importantes, y de nuevo de signo negativo, aparecen entre el peso de mil granos y la longitud y superficie de la hoja bandera, así como con la superficie de los tallos. De estas relaciones parece deducirse que, bajo condiciones de sequía terminal, una elevada superficie de los órganos fotosintéticos parece constituir un factor negativo, al exponer una mayor superficie transpirante agravando el déficit

hídrico durante la maduración y limitando la fotosíntesis por un ajuste estomático durante más tiempo.

5.6.- INTERCEPTACIÓN DE RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVA

Un aspecto interesante relacionado con la disminución en la altura de la planta durante el proceso de mejora genética es su repercusión sobre la arquitectura del dosel foliar y la interceptación y uso de la radiación. En general, el aumento en el índice de cosecha ha ido acompañado por un menor peso de los tallos por unidad de superficie, pero con similar índice de área foliar (LAI) y peso de hojas por m². De esta forma, diversos estudios no encuentran diferencias significativas en el LAI de variedades antiguas y modernas de trigo harinero en el Reino Unido (Austin *et al.*, 1980 a), Estados Unidos (Deckerd, Bush y Kofoid, 1985), Alemania (Feil y Geisler, 1988), o Argentina (Calderini, Dreccer y Slafer, 1997; Miralles y Slafer, 1997). En Australia, por el contrario, Siddique *et al.* (1989a) y Yanusa *et al.* (1993) concluyen que LAI es menor en las variedades modernas durante el periodo desde espiguilla terminal hasta emergencia de las aristas. Entre la bibliografía consultada, solamente en el trabajo de Canevara *et al.* (1994) aparece una débil tendencia hacia un mayor LAI en las variedades modernas de trigo harinero.

En nuestro estudio, el índice de área verde no ha resultado estadísticamente modificado por la mejora genética en las variedades estudiadas, debido a que la reducción en el índice de área foliar y de área de tallos causada por la disminución de altura de la planta y del número de hojas, ha sido compensada por un aumento en el índice de área de las espigas, derivado del mayor número de éstas por m² en las variedades modernas. Esto ha conducido a que no aparezcan diferencias significativas en la fracción de radiación interceptada por el cultivo ni en la cantidad de luz transmitida a nivel del suelo. Los valores de coeficiente de extinción lumínica (K) encontrados en nuestro estudio están en el

rango de los señalados para el trigo en la bibliografía (Abbate *et al.*, 1997), no apareciendo diferencias entre las variedades antiguas y modernas. Ello indica que el gradiente de atenuación luminosa en el interior del dosel foliar no se ha modificado por la disminución en altura de la planta. Al parecer, solamente en genotipos enanos (con alturas inferiores a 40 cm) se encuentra una reducción significativa del coeficiente de extinción lumínica (Miralles, comunicación personal).

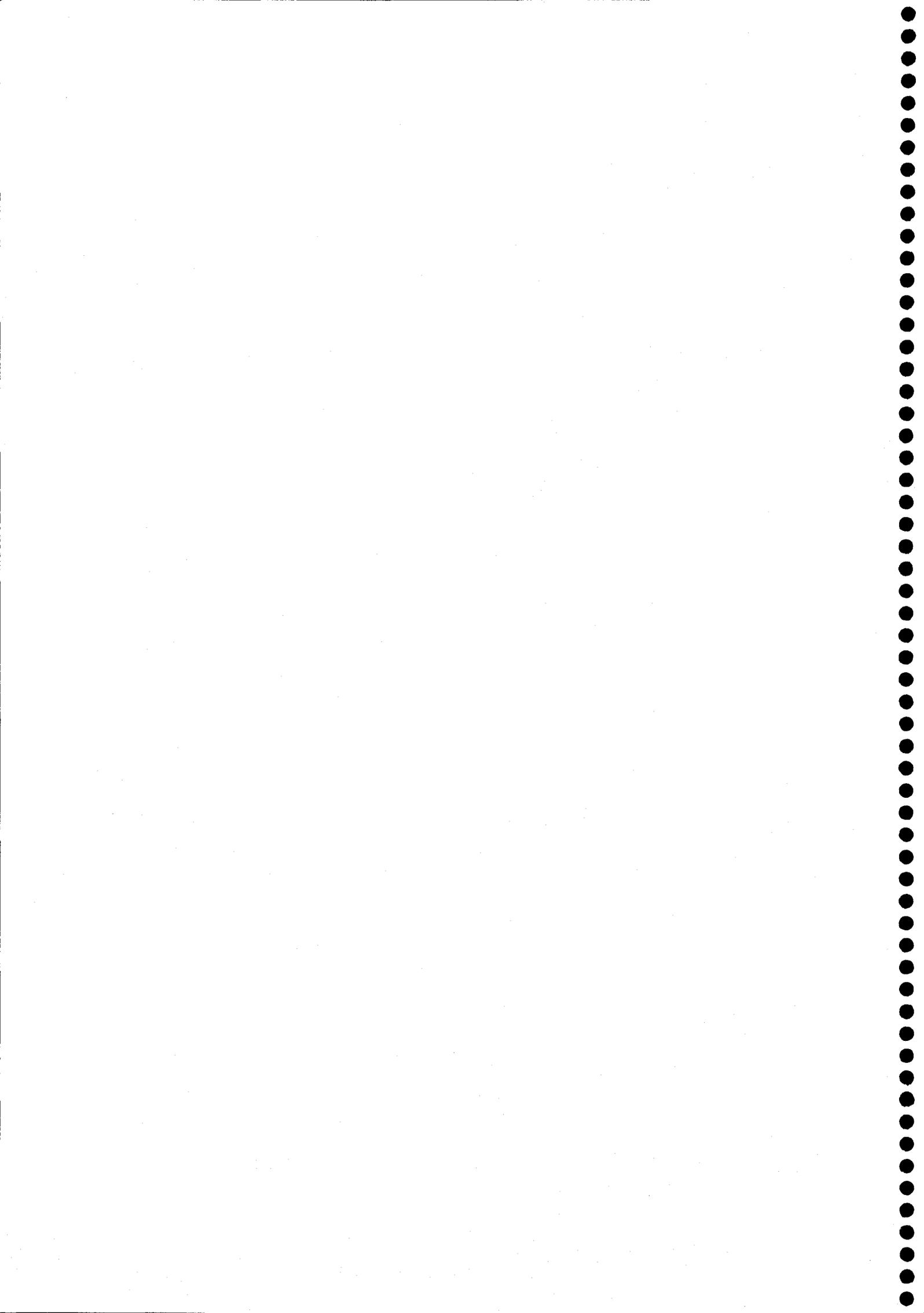
Estos resultados coinciden con lo generalmente encontrado en cereales, donde incluso en aquellos casos en que el índice de área verde y la cobertura vegetal son superiores en las variedades modernas, ello no parece haberse reflejado en una mayor proporción de radiación fotosintéticamente activa interceptada en antesis, ni tampoco en una superior eficiencia en la conversión de la radiación absorbida en materia seca (Siddique *et al.*, 1989a; Slafer *et al.*, 1990a; Abbate *et al.*, 1997, 1998). En lo referente a la interceptación de la radiación cuando esta es analizada entre la emergencia de las plántulas y la antesis, diversos trabajos en trigo harinero indican que las variedades antiguas y modernas se comportan de forma similar en la eficiencia de interceptación de la radiación incidente (Deckerd, Busch y Kofoid, 1985; Slafer, Andrade y Satorre, 1990; Calderini, Dreccer y Slafer, 1997; Miralles y Slafer, 1997), aunque Siddique *et al.* (1989a) encuentran que las variedades australianas más modernas interceptan menos radiación durante el periodo de preantesis.

También existe controversia en cuanto a la eficiencia en el uso de la radiación (RUE) durante la preantesis, la cual parece que incrementó con la mejora genética en las variedades australianas (Siddique *et al.*, 1989a; Yanusa, 1993), mientras que no se modificó en Argentina (Slafer, Andrade y Satorre, 1990; Calderini, Dreccer y Slafer, 1997). La eficiencia en el uso de la radiación (RUE) durante la postantesis parece que se ha mantenido en valores semejantes a los de preantesis en las variedades modernas, mientras que en las antiguas existe

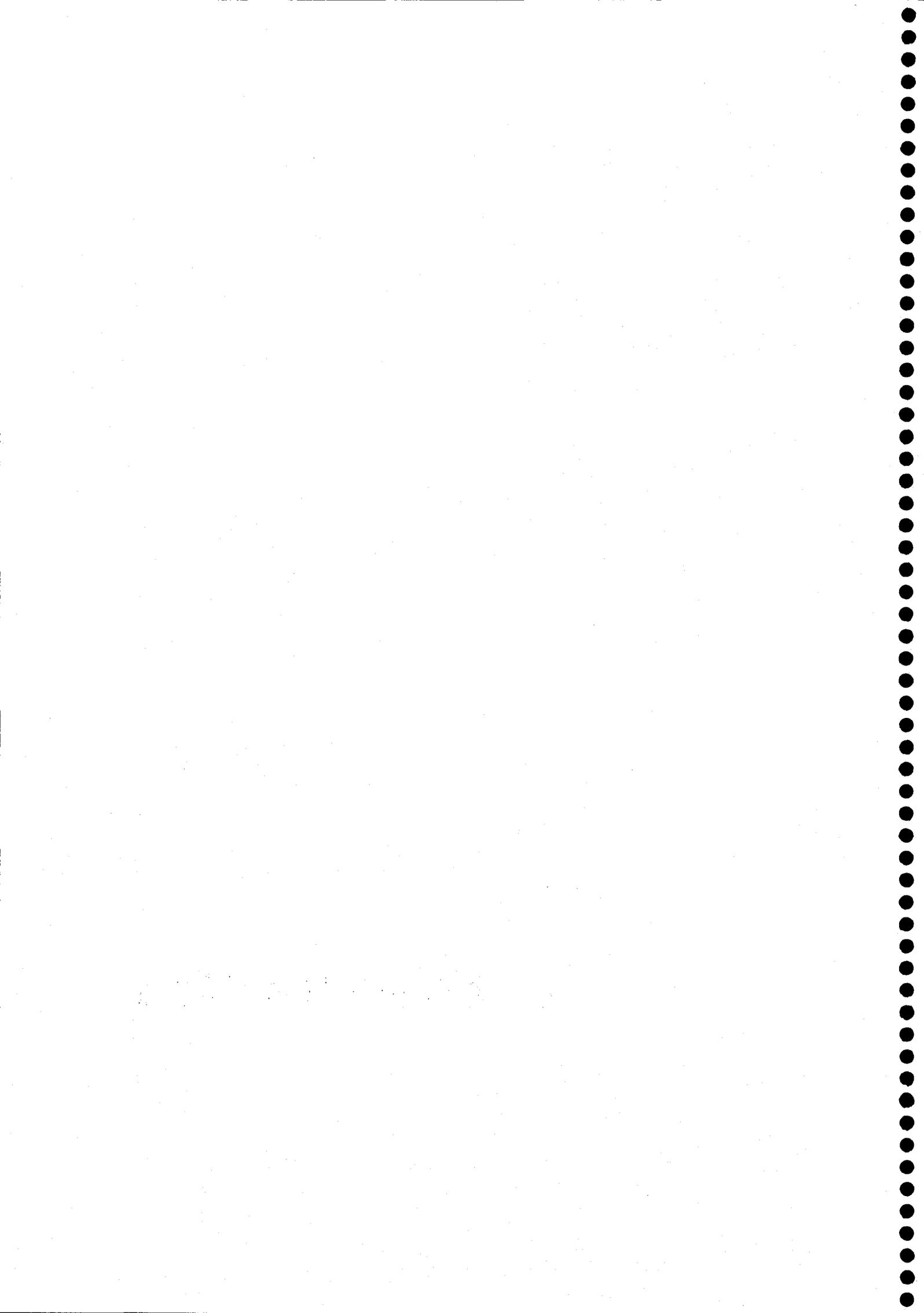
un importante decrecimiento tras la antesis (Fischer, 1984; Calderini, Dreccer y Slafer, 1997). Parece ser que la capacidad de sumidero, mayor en variedades modernas portadoras de genes de enanismo, es el principal factor que regula la eficiencia en el uso de la radiación en postantesis (Miralles y Slafer, 1997), por lo que se ha propuesto que aumentando la capacidad de sumidero, podría incrementarse la eficiencia en el uso de la radiación (Reynolds *et al.*, 2000; Reynolds y Pfeiffer, 2000; Pfeiffer *et al.*, 2000).

No obstante, los escasos trabajos sobre trigo duro señalan que a pesar de que en las nuevas variedades derivadas del CIMMYT no se ha producido una gran mejora en la capacidad fotosintética (Waddington *et al.*, 1987), ello no ha limitado el incremento en su rendimiento, lo que parece indicar que la fotosíntesis por unidad de superficie no es el factor limitante para aumentar la productividad del trigo duro (Richards, 1996). Sin embargo, Loomis y Amthor (1996) han estimado en trigo un valor potencial en el uso de la radiación de 3.8 g/MJ PAR (radiación fotosintéticamente activa), valor substancialmente mayor que el medido en variedades modernas y que sugiere, por tanto, que la eficiencia en el uso de la radiación es un carácter potencialmente mejorable en trigo, dado que se ha encontrado suficiente variación genotípica en la interceptación y uso de la radiación por la cubierta vegetal (Green, 1989).

Como se ha discutido, si la mejora del trigo duro ha de enfocarse hacia el aumento de biomasa (Budak y Yildirim, 1999; Villegas *et al.*, 2001), ello se podría conseguir aumentando la cantidad de radiación interceptada por el cultivo, así como la eficiencia en el uso de la misma (Slafer *et al.*, 1999). Para incrementar la radiación interceptada, es necesario aumentar el índice de área foliar, lo que podría conseguirse mediante aumento del vigor de las plántulas en los primeros estadios de crecimiento del cultivo, especialmente bajo condiciones subóptimas (Reynolds *et al.*, 1999; Rebetzke y Richards, 1999; Slafer *et al.*, 1999).



6.- CONCLUSIONES



6.- CONCLUSIONES

1.- Se ha observado un acortamiento del ciclo del cultivo desde las variedades antiguas a las modernas, aunque sólo en las españolas, el cual ha venido determinado por una reducción de los días desde siembra hasta antesis, ya que la duración del periodo de llenado del grano se mantuvo invariable. Las variedades italianas han mostrado mayor precocidad en alcanzar la antesis, por lo que han tenido un periodo de llenado del grano ligeramente superior.

2.- Las variedades modernas han superado en rendimiento a las antiguas, siendo la ganancia genética anual ligeramente superior en las variedades españolas y la diferencia entre épocas, más notable entre antiguas e intermedias en ambos orígenes. Este incremento ha venido determinado fundamentalmente por un aumento del número de granos por m², consecuencia de un mayor número de espigas por planta y por unidad de superficie y en menor proporción, por un aumento del número de granos por espiga. El estudio por coeficientes de sendero, ha puesto de manifiesto, la mayor influencia sobre el rendimiento del número de espigas por m² en las variedades antiguas e intermedias, mientras que en las modernas ha sido preponderante el número de granos por espiga.

3.- Se ha observado una notable reducción en la altura de la planta, desde variedades antiguas a modernas, más acentuada en las españolas y más gradual en italianas, acompañada de la consiguiente disminución en la longitud y superficie de órganos fotosintéticos tales como la vaina de la hoja bandera, pedúnculo de la espiga y tallos. El índice de cosecha ha aumentado, indicando

un mayor reparto de fotoasimilados hacia los granos durante el periodo de llenado, en las variedades modernas.

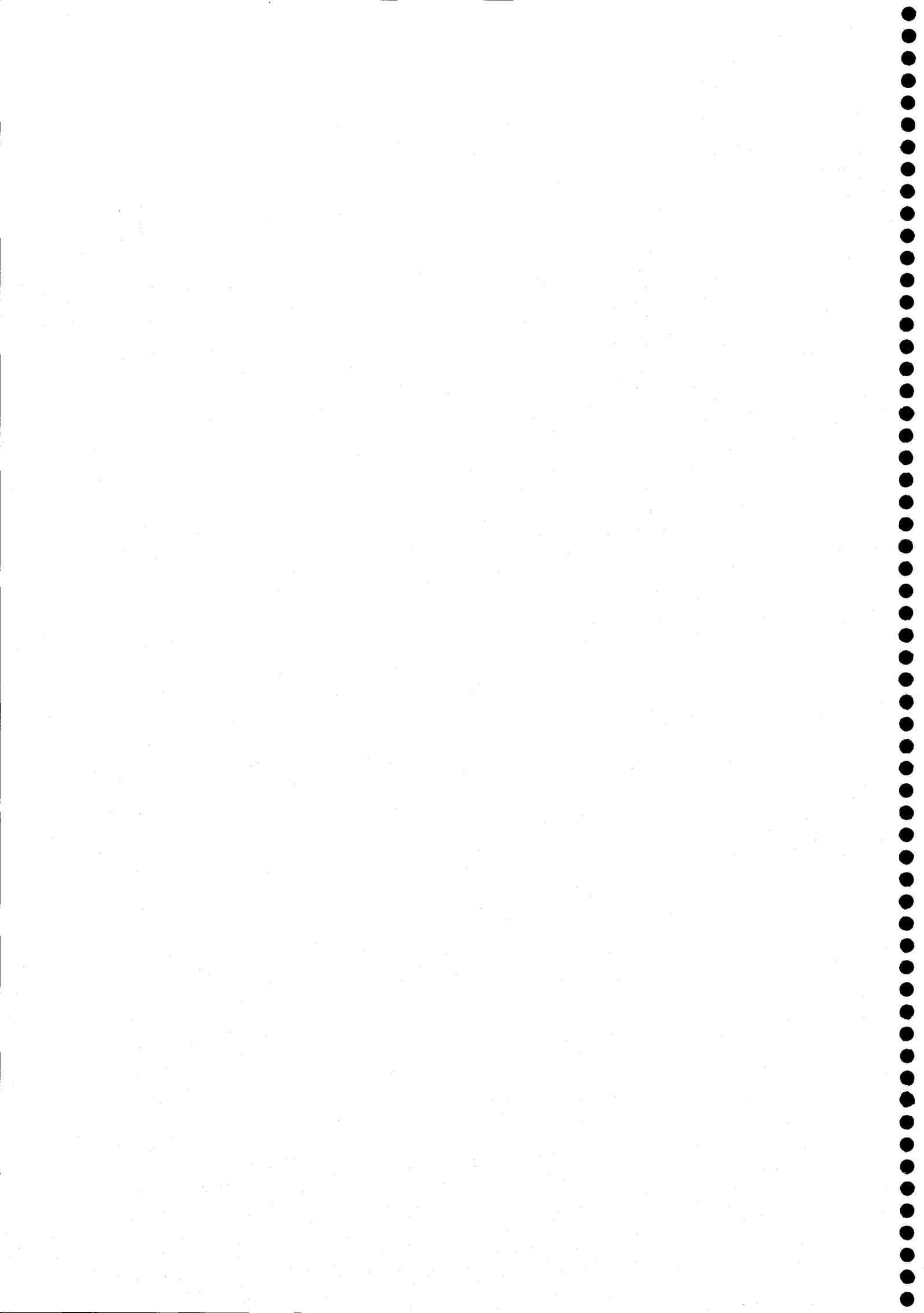
4.- No se han encontrado diferencias significativas entre las épocas consideradas en los parámetros de fluorescencia medidos, a excepción de la mitad del tiempo para alcanzar la fluorescencia máxima ($t_{1/2}$) que disminuyó en las variedades intermedias y modernas, posiblemente debido a las diferencias en precocidad existentes entre éstas y las antiguas. Las diferencias entre genotipos en la fluorescencia variable se han debido en mayor medida a variaciones en la fluorescencia máxima que en la fluorescencia basal.

5.- El contenido de clorofilas medido en la hoja bandera, ha aumentado significativamente en las variedades modernas y se encontró una correlación positiva y significativa con el rendimiento, por lo que este parámetro puede ser considerado como criterio complementario de selección en programas de mejora.

6.- La depresión de la temperatura de la cubierta del dosel foliar, ha mostrado diferencias significativas entre las épocas consideradas, siendo mayor en las variedades antiguas, pero no se ha relacionado con el rendimiento, lo cual puede cuestionar su uso como criterio de selección, al menos en ambiente de secano.

7.- Se ha puesto de manifiesto un incremento de la discriminación isotópica del ^{13}C desde las variedades antiguas a las modernas, indicando con ello un posible menor control estomático en estas últimas durante el llenado del grano, o un mayor aporte de reservas vegetativas sintetizadas antes de la antesis hacia la espiga en crecimiento. Este parámetro mostró una elevada correlación con el rendimiento, lo cual confirma su uso como criterio de selección.

8.- No se ha producido variación significativa en el índice de área verde, debido al efecto compensatorio del índice de área de las espigas sobre el índice de área foliar e índice de área de los tallos, los cuales sí se han visto reducidos desde las variedades antiguas a las modernas. Ello ha determinado la inexistencia de diferencias significativas en la fracción de radiación interceptada por el dosel foliar, así como en la radiación transmitida. Tampoco se han hallado diferencias significativas entre variedades antiguas y modernas en el coeficiente de extinción lumínica, indicando que la reducción en altura de la planta no ha modificado el gradiente de atenuación de la luz en el interior del dosel foliar.





7.- BIBLIOGRAFÍA

1950-1951

7.- BIBLIOGRAFÍA

- ABBATE, P.E.; ANDRADE, F.H.; CULOT, J.P.; BINDRABAN, P.S. 1997. Grain yield in wheat: effects of radiation during spike growth period. *Field Crops Res.*, 54. 245-257.
- ABBATE, P.E.; ANDRADE, F.H.; LAZARO, L.; BARIFFI, J.H.; BERARDOCCO, H.G.; INZA, V.H.; MARTURANO, F. 1998. Grain yield increase in recent Argentine wheat cultivars. *Crop Sci.*, 38. 1203-1209.
- ABAYOMI, Y.A.; WRIGHT, D.. 1999. Effects of water stress on growth and yield of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Trop. Agric.*, 76. 120-125.
- ABELEDI, L.G.; CALDERINI, D.F.; SLAFER, G.A. 2002. Physiological changes associated with breeding progress. En: G.A. Slafer; J.L. Molina-Cano; R.Savin; J.L. Araus; I. Romagosa; (Eds.). *Barley Science: Recent Advances from Molecular Biology to Agronomy of Yield and Quality*. Ed. New York: Food Product Press. 361-386.
- ACEVEDO, E.; CRAUFURD, P.Q.; AUSTIN, R.B.; PEREZ-MARCO, P. 1991. Traits associated with high yield in barley in low- rainfall environments. *J. Agric. Sci., Camb.*, 116. 23-36.
- ACEVEDO, E.; FERERES, E. 1993. Resistance to abiotic stresses. En: Hayward, N.O.; Bosemark, E.; I. Romagosa. (Eds.). *M.D. Plant Breeding. Principles and prospects*. Chapman & Hall, Londres. U.K.
- AETC. 2001. Encuesta de calidad de los trigos duros españoles. Cosecha 2001. Asociación Española de Técnicos Cerealistas – Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación.
- ALI-DIB, T.; MONNEVEUX, Ph.; ARAUS J.L.; 1991. Breeding durum wheat for drought tolerance; analytical, synthetical approaches and their connection. En: I. Panayotov; S. Pavlova. (Eds.). *Wheat Breeding, prospects and future approaches and their connections*. Agricultural Academy. Bulgaria, pp. 224-240.
- ALI-DIB, T.; MONNEVEUX, Ph.; ACEVEDO, E.; NACHIT, M.M. 1994. Evaluation of proline analysis and chlorophyll fluorescence quenching measurements

- as drought tolerance indicators in durum wheat (*Triticum turgidum* L. Var. *durum*). *Euphytica*, 79. 65-73
- ALLAN, R.E.; VOGEL, O. A.; PETERSON, C. J. 1962. Seedling emergence rate of fall sown wheat and its association with plant height and coleoptile length. *Agron J.*, 54. 347-350.
- ANGUS, J.F.; CUNNINGHAM, R.B.; MONCUR, M.W. y MACKENZIE, D.H. 1981a. Phasic development in field crops. I. Thermal response in the seeding phase. *Field Crops Res.*, 3. 365-378.
- ANGUS, J.F.; MACKENZIE, D.H.; MORTON, R. y SCHAFER, C.A. 1981b. Phasic development in field crops. I. Thermal and photoperiodic responses of spring wheat. *Field Crops Res.*, 4. 269-283.
- APARICIO, N. 2000. Influencia del tamaño de la semilla sobre el vigor inicial y su relación con el rendimiento del trigo duro (*Triticum turgidum* L. var *durum*) en ambiente mediterráneo. Tesis de Master of Science, Instituto Agronómico Mediterráneo, Zaragoza. 102 p.
- ARAUS, J.L., SANTIVERI, P.; BOSCH-SERRA, D.; ROYO, C. y ROMAGOSA, I. 1992. Carbon isotope ratios in ear parts of triticale. Influence of grain filling. *Plant Physiol.*, 100. 1033-1035.
- ARAUS, J.L.; BROWN, H.R.; FEBRERO, A.; BORT, J. y SERRET, M.D. 1993a. Ear photosynthesis, carbon isotope discrimination and the contribution of respiratory CO₂ to differences in grain mass in durum wheat. *Plant Cell Environ.*, 16. 383-392.
- ARAUS, J.L.; REYNOLDS, M.P.; ACEVEDO, E. 1993b. Leaf posture, grain yield, growth, leaf structure and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Sci.*, 33. 1273-1279.
- ARAUS, J.L.; FEBRERO, A.; BUXÓ, R.; CAMALICH, M.D.; MARTÍN, D.; MOLINA, F.; RODRÍGUEZ-ARIZA, M.O.; ROMAGOSA, I. 1997a. Changes in carbon isotope discrimination in grain cereals from different regions of the western Mediterranean Basin during the past seven millennia. Palaeoenvironmental evidence of a differential change in aridity during the late Holocene. *Glob. Change Biol.*, 3. 107-118.
- ARAUS, J.L.; AMARO, T.; ZUHAIR, Y.; NACHIT, M.M. 1997b. Effect of leaf structure and water status on carbon isotope discrimination in field grown durum wheat. *Plant Cell and Environment*, 20. 1484-1494.

- ARAUS, J.L.; BORT, J.; CECCARELLI, S.; GRANDO, S. 1997c. Relationship between leaf structure and carbon-isotope discrimination in field grown barley. *Plant Physiol. Bioch.*, 35. 533-541.
- ARAUS, J.L.; AMARO, T.; VOLTAS J.; NAKOUL, H.; NACHIT, M.M. 1998a. Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Field Crops Res.*, 55. 209-223.
- ARAUS, J.L.; AMARO, T.; CASADESÚS, J.; ASBATI, A.; NACHIT, M.M. 1998b. Relationships between ash content, carbon isotope discrimination and yield in durum wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, 25. 835-842.
- ARAUS, J.L.; ALI DIB, T; NACHIT, M. 1999. Some insights about morphophysiological traits associated with cereal yield increases in mediterranean environments. En: SEWANA (South Europe, West Asia & North Africa) durum network workshop. ICARDA. Aleppo, Syria.
- ARAUS, J. L.; CASADESUS, J.; BORT, J.; NACHIT, M.M.; VILLEGAS, D.; APARICIO, N.; ROYO C. 2000. Some remarks on ecophysiological traits for breeding. En: C. Royo, M.M. Nachit, N. di Fonzo, J.L. Aarus (Eds.). *Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region. New Challenges, Zaragoza, Spain, Options Mediterranéennes. Serie A. Séminaires Méditerranéens, No. 40. 57-62.*
- ARAUS, J. L.; VILLEGAS, D.; APARICIO, N.; GARCÍA DEL MORAL, L.F.; EL HANI, S.; RHARRABTI, Y.; ROYO C. (En prensa). Environmental factors determining the relationship between carbon isotope discrimination and yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Crop Sci.*
- AUSTIN, R.B. 1989. Maximizing crop production in water-limited environments. En: F.W.G. Baker (Ed.). *Drought Resistance in Cereals. ICSU Press. CAB International. 13-25.*
- AUSTIN, R.B.; EDRICH, J.A.; FORD, M.A.; BLACKWELL, R.D. 1977. The nitrogen economy of winter wheat. *J. Agric. Sci. Camb.*, 88. 159-167.
- AUSTIN, R.B.; BINGHAM, J.; BLACKWELL, R.D.; EVANS, L.T.; FORD, M.A.; MORGAN, C.L.; TAYLOR, M. 1980a. Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *J.Agric. Sci.*, 94. 675-689.
- AUSTIN, R.B.; MORGAN, C.L.; FORD, M.A.; BLACKWELL, R.D. 1980b. Contributions to grain yield from pre-anthesis assimilation in tall and dwarf barley phenotypes in two contrasting seasons. *Ann. Bot.*, 45. 309-319.

- AUSTIN, R.B.; FORD, M.A.; MORGAN, C.L. 1989. Genetic improvements in the yield of winter wheat: a further evaluation. *J.Agric. Sci.*, 112. 295-301.
- BHATT, J.M.; 1973. Significance of path coefficient analysis in determining the nature of character association. *Euphytica*, 22. 338-343
- BAKER, C.K.; GALLAGHER, J.N.; MONTEITH, J.L. 1980. Daylength change and leaf appearance in winter wheat. *Plant Cell Env.*, 3. 285-287.
- BELL, M.A.; FISCHER, R.A.; BYERLEE, D.; SAYRE, K. 1995. Genetic and agronomic contributions to yield gains: A case study for wheat. *Field Crops Research*, 44. 55-65.
- BIDINGER, F.R.; MUSGRAVE, R.B.; FISCHER, R.A. 1977. Contribution of stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. *Nature*, 270. 431-433.
- BJÖRKMAN, O.; DEMMIG, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170. 489-504.
- BLUM, A. 1985. Photosynthesis and transpiration in leaves and ears of wheat and barley varieties. *J. of Exp. Bot.*, 36. 432-440.
- BLUM, A. 1988. *Plant breeding for stress environments*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- BLUM, A.; POIARKOVA, H.; GOLAND, G.; MAYER, J. 1983. Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of post-anthesis stress. I. Effects on translocation and kernel growth. *Field Crops Res.*, 6. 51-58.
- BLUM, A.; MAYER, J.; GOLAN, G. 1988. The effect of grain number per ear (sink size) on source activity and its water-relations in wheat. *J. Exp. Bot.*, 39. 106-114.
- BLUM, A.; SHPILER, L. ; GOZLAN, G.; MAYER, J. 1989. Yield stability and canopy temperature of wheat genotypes under drought stress. *Field Crops Res.*, 22. 289-296.
- BOLHAR-NORDENKAMPF, H.R.; LONG, S.P.; BAKER, N.R.; ÖQUIST, G.; SCHREIBER, U.; LECHNER, E.G. 1989. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecol.*, 3. 497-514.

- BONNET, O.T. 1983. Las inflorescencias de maíz, trigo, centeno cebada y avena. Su iniciación y desarrollo. Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina. 112 p.
- BORGHI, B.; CORBELLINI, M.; CATTANEO, M.; FORNASARI, M.A.; ZUCHELLI, L. 1986. Modification of the sink/source relationship in bread wheat and its influence on grain yield and protein content. J. Agron. & Crop Sci. 157. 245-254.
- BRAUN, H.J.; PAYNE, T.S.; MORGOUNOV, A.I.; VAN GINKEL, M.; RAJARAM, S. 1998. The challenge. one billion tons of wheat by 2020. Proceedings of the 9th International Wheat Genetics Symposium. (A.E. Slinkard, ed.). University Extension Press. Vol. 1. Saskatchewan, Canada. 33-40.
- BRIGSS, K.G.; KIPLAGAT, O.K.; JOHNSON-FLANAGAN, A.M. 1999. Effects of pre-anthesis moisture stress on floret sterility in some semi-dwarf and conventional height spring wheat cultivars. Can. J. Plant Sci., 6. 515-520.
- BULMAN, P.; HUNT, L.A. 1988. Relationships among tillering, spike number and grain yield in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in Ontario. Can. J. Plant Sci., 68. 583-596.
- BUDAK, N.; YILDIRIM, M.B. 1999. Correlations among the yield and yield components at segregating populations derived from selection based on harvest index in bread wheat. Cereal Res. Commun., 27. 267-272.
- CALDERINI, D.F.; DRECCER, M.F.; SLAFER, G.A. 1995. Genetic-Improvement in Wheat Yield and Associated Traits- A Reexamination of Previous Results and the Latest Trends. Plant Breed., 114. 108-112.
- CALDERINI, D.F.; TORRES LEON, S.; SLAFER, G.A. 1995. Consequences of wheat breeding on nitrogen and phosphorus yield, grain nitrogen and phosphorus concentration and associated traits. Ann. Bot., 76. 315-322.
- CALDERINI, D.F.; DRECCER, M.F.; SLAFER, G.A. 1997. Consequences of Breeding on Biomass, Radiation Interception and Radiation-Use Efficiency in Wheat. Field Crop Res., 52. 271-281.
- CALDERINI, D.F.; ABELEDO, L.G.; SAVIN, R.; SLAFER, G.A. 1999a. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. J. Agric. Sci., 132. 453-459.

- CALDERINI, D.F.; REYNOLDS, M.P.; SLAFER, G.A. 1999b. Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. En: E.H. Satorre, G.A. Slafer (Eds.). Wheat. Ecology and Physiology of Yield Determination. Haworth Press, Inc. Binghamton, NY. 351-377.
- CALDERINI, D.F.; SLAFER, G.A. 1999. Has yield stability changed with genetic improvement of wheat yield?. *Euphytica*, 107. 51-59.
- CALDERINI, D.F.; SAVIN, R.; ABELEDO, R.G.; REYNOLDS, M.P.; SLAFER, G.A. 2001. The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat. *Euphytica*, 119. 199-204.
- CAMPBELL, W.F.; WAGENET, R. J.; BAMATRAF A.M.; TURNER D.L. 1980. Path coefficient analysis of correlation between stress and barley yield components. *Agron. J.*, 72. 1012-1016.
- CANEVARA, M.G.; ROMANI, M.; CORBELLINI, M.; PERENZIN, M.; BORGHI, B. 1994. Evolutionary trends in morphological, physiological, agronomical and qualitative traits of *Triticum aestivum* L. cultivars bred in Italy since 1900. *Eur. J. Agron.*, 3. 175-185.
- CAO, W.; MOSS, D.N. 1989. Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci.*, 29. 1018-1021.
- CASAL, J.J.; SÁNCHEZ, R.A.; DEREGIBUS, V.A.. 1987. The effect of light quality on shoot extension growth in three species of grasses. *Annals of Botany*, 59. 1-7.
- CASTELLI, F.; CONTILLO, R.; MICELI, F. 1996. Non-destructive determination of leaf chlorophyll content in 4 crop species. *Journal of Agronomy and crop Science-zeitschrift fur Acker und Pflanzenbau*, 1996, Vol 177, Iss 4. 275-283.
- CIMMYT. 1996. CIMMYT 1995/96 Word wheat facts and trends. Mexico, D.F. CIMMYT.
- CIUDAD, F.J. 2002. Análisis y modelización de las respuestas a vernalización y fotoperiodo en cebada (*Hordeum vulgare* L.). Tesis Doctorales, Universidad de León. 201 p.
- CLARKE, J.M.; T.N. MCCAIG. 1982. Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat. *Crop Sci.*, 22. 503-506.

- CONDON, A.G.; RICHARDS, R.A.; FARQUHAR, G.D. 1987. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. *Crop Sci.*, 27. 996-1001.
- CONDON, A.G.; FARQUHAR, G.D.; RICHARDS, R.A. 1990. Genotypic variation in carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in wheat. Leaf gas exchange and whole plant studies. *Aust. J. Plant Physiol.*, 17. 9-22.
- CONDON, A.G.; RICHARDS, R.A.; FARQUHAR, G.D. 1992. The effect of variation in soil water availability, vapor pressure deficit and nitrogen nutrition on carbon isotope discrimination in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 43. 935-947.
- CONDON, A.G.; HALL, A.E. 1997. Adaptation to diverse environments. Variation in water-use efficiency within crop species. En: Jackson, L.E. (Ed.). *Ecology in Agriculture*. Academic Press. 79-116.
- CONNOR, D.J.; THEIVEYANATHAN, S.; RIMMINGTON, G.M. 1992. Development, growth, water-use and yield of a spring and a winter wheat in response to time of sowing. *Austr. J. Agric. Res.*, 43. 493-516.
- COTTRELL, J.E.; EASTON, R.H.; DALE, J.E.; WADSWORTH, A.C.; ADAM, J.S.; CHILD, R.D.; HOAD, G.V. 1985. A comparison of spike and spikelet survival in main stem and tillers of barley. *Ann. Appl. Biol.*, 106. 365-377.
- COX, T.S.; QUALSET, C.O.; RAINS, D.W. 1985. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. I. Dry matter and nitrogen accumulation. *Crop Sci.*, 25. 430-435.
- COX, T.S.; SHROYER, R.J.; BEN-HUI, L.; SEARS, R.G.; MARTIN, T.J. 1988. Genetic improvement in agronomic traits of hard red winter wheat cultivars from 1919 to 1987. *Crop Sci.*, 28. 756-760.
- CRAUFURD, P.Q.; AUSTIN, R.B.; ACEVEDO, E.; HALL, M.A. 1991. Carbon isotope discrimination and grain yield in barley. *Field Crop Research*, 27. 301-313.
- DAVIDSON, D.J.; CHEVALIER, P.M. 1990. Preanthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Sci.*, 30. 832-836.
- DECKERD, E.L.; BUSCH, R.H.; KOFOID, K.D. 1985. Physiological aspects of spring wheat improvement. En: J.E. Harper, L.E. Schrader, and R.W. Howell (Eds.), *Exploitation of Physiological and Genetic Variability to*

- Enhance Crop Productivity. Am. Soc. Plant Physiol., Rockland, Maryland. 45-54.
- DEL POZZO, A.H.; GARCIA-HUIDOBRO, J.; NOVOA, R.; VILLASECA, S. 1987. Relationship of base temperature to development of spring wheat. *Exp. Agric.*, 23. 21-30.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W.W. III; WINTER, K.; MEYER, A.; SCHREIBER, U.; PEREIRA, J.S.; KRÜGER, A.; CZYGAN, F.C.; LANGE, O.L. 1989. Photochemical efficiency of photosystem II, photon yield of O₂ evolution, photosynthetic capacity and carotenoid composition during the midday depression of net CO₂ uptake in *Arbutus unedo* growing in Portugal. *Planta* 177 (3). 377-387.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W.A.; BARKER, D.; LOGAN, B.A.; BOWLING D.R.; VERHOEVEN, A.S. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol. Plant.*, 98. 253-264.
- DI MARCO, G.; MASSACCI, A.; GABRIELLI, R. 1988. Drought effects on photosynthesis and fluorescence in hard wheat cultivars grown in the field. *Physiol. Plant.*, 74. 385-390.
- DOTLACIL, L.; HERMUTH, J.; TISOVA, V.; BRINDZA, J.; DEBRE F. 2000. Yield potential and stability in selected winter wheat landraces and obsolete cultivars of European origin. *Rostl. Vyroba*, 46. 153-158.
- EHDAIE, B.; HALL, A.E.; FARQUHAR, G.D.; NGUYEN, H.T; WAINES, J.G. 1991. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Sci.*, 31. 1282-1288.
- EARL, H.J.; TOLLENAAR, M. 1997. Maize leaf absorbance of photosynthetically active radiation and its estimation using a chlorophyll meter. *Crop Sci.*, 37. 436-440.
- EL MOURID, M.; MEKNI, M.S.; BENICHO, M.; OUATTAR, S. 1991. The use of 1-(Malonylamino) cyclopropane-1-Carboxylic acid (MACC) and infrared thermometer to assess water stress in winter cereals. En: *Physiology-breeding of winter cereal for stressed Mediterranean environments*. Ed. INRA, Les Colloques n° 55, Paris. 243-254
- ELHANI, S. 1999. Formación del rendimiento e identificación de parámetros fisiológicos de resistencia a la sequía en trigo duro (*Triticum durum* Desf.)

- bajo condiciones mediterráneas. Tesis doctoral. Universidad de Granada. 176 p.
- ELHANI, S.; NIETO-CASTRO, M.; GARCÍA DEL MORAL, L.F. 1998a. Canopy temperature effects on chlorophyll fluorescence in durum wheat. 11th Federation of European Societies of plant Physiology, Varna, Bulgaria. 7-11 Septiembre de 1998.
- ELHANI, S.; NIETO-CASTRO, M.; GARCÍA DEL MORAL, L.F. 1998b. Contenido de clorofilas en relación con la producción de grano en trigo duro (*Triticum durum* Desf.). Actas del VII Simposio Nacional- III Ibérico sobre Nutrición Mineral de las Plantas. Madrid 23-25 de septiembre de 1998, CSIC. 285-290.
- ELHANI, S.; RHARRABTI, Y.; ROCA, L.F.; GARCÍA DEL MORAL, L.F. 2000. Evolution of chlorophyll fluorescence parameters in durum wheat as affected by air temperature. En: C. Royo, M.M. Nachit, N. di Fonzo, J.L. Araus (Eds.). Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region. New Challenges, Zaragoza, Spain, Options Méditerranéennes. Serie A. Séminaires Méditerranéens, No. 40. 275-277
- ELLIS, R.H.; RUSSEL, G. 1984. Plant development and grain yield in spring and winter barley. J. Agric. Sci., Camb., 102. 85-95.
- EVANS, L.T. 1983. Fisiología de los cultivos. Hemisferio sur S.A. 402 p.
- EVANS, L.T. 1987. Short day induction of inflorescence. Initiation in some winter wheat varieties. Aust. J. Plant Physiol., 14. 277-286
- EVANS, L.T. 1994. Crop Evolution, Adaptation and Yield. Cambridge University Press. UK. 500 p.
- EVANS, L.T.; DUNSTONE, R.L. 1970. Some physiological aspects of evolution in wheat. Aust. J. Biol. Sci., 23. 725-741.
- EVANS, L. T.; WARDLAW, I.F. 1976. Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. Adv. Agron., 28. 301-359.
- EVANS, L.T.; WARDLAW, I.F.; FISCHER, R.A. 1983. Trigo. En: L.T. Evans (Ed.). Fisiología de los cultivos. Hemisferio Sur, Buenos Aires. 113-164
- EVANS, L.T.; BLUNDELL, C. 1994. Some aspects of photoperiodism in wheat and its wild relatives. Aust. J. Plant Physiol., 21. 551-562.

- EWERT, F.; HONERMEIER, B. 1999. Spikelet initiation of winter triticale and winter wheat in response to nitrogen fertilization. *Eur. J. Agron* 11. 107-113.
- FARIDI, H.; FAUBION, J.M. 1995. Wheat End-Uses Around the World. American Association of Cereal Chemist, St Paul, Minnesota, USA. En: M.J. Gooding; W.P. Davies (Eds.). *Wheat Production and Utilization. Systems, Quality and the Environment*. CAB International. 1997.
- FARQUHAR, G.D.; RICHARDS, R.A. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust. J. Plant Physiol.*, 11. 539-552.
- FARQUHAR, G.D.; WONG, S.C.; EVANS, J.R.; HUBICK, K.T. 1989a. Photosynthesis and gas exchange. En: H.G. Jones, T.J. Flowers y M.B. Jones (Eds.). *Plants under stress*. Cambridge University Press, Cambridge. 47-69
- FARQUHAR, G.D.; EHLERINGER, J.R.; HUBICK, K.T. 1989b. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 14. 271-274.
- FEEKES, W. 1941. De Tarwe en haar milieu. Vers. XVII Tech. Tarwe Comm., Groningen. 560-561.
- FEIL, B.; GEISLER, G. 1988. Untersuchungen zur Bildung und Verteilung der Biomasse bei alten und neuen deutschen Sommerweizensorten. *J. Agron. Crop Sci.*, 161. 148-156.
- FEIL, B. 1992. Breeding progress in small grain cereals- A comparison of old and modern cultivars. *Plant Breed.*, 108. 1-11.
- FERNÁNDEZ-FÍGARES, I.; MARINETTO, J.; ROYO, C.; RAMOS, J.M.; GARCÍA DEL MORAL, L.F. 2000. Amino-Acid composition and protein and carbohydrate accumulation in the grain of Triticale grown under terminal water stress simulated by a senescing agent. *J. Cereal Sci.*, 32. 249-258.
- FISCHER, R.A. 1984. Wheat. En: W.H. Smith; S.J. Banta (Eds.). *Potential Productivity of Field Crops Under Different Environments*. IRRI, Los Baños, Philippines. 129-153.
- FISCHER, R.A.; WOOD, J.T. 1979. Drought resistance in spring wheat cultivars. III. Yield associations with morpho-physiological traits. *Aust. J. Agric. Res.*, 30. 1000-1020.

- FISCHER, R.A.; REES, D.; SAYRE, K.D.; LU, Z.; CONDON, A.G.; LARQUÉ-SAAVEDRA, A. y ZEIGER E. 1998. Wheat yield progress is associated with higher stomatal conductance, higher photosynthetic rate and cooler canopies. *Crop Sci.*, 38. 1476-1475.
- FLAGELLA, Z.; PASTORE, D.; CAMPANILE, R.G. y DI FONZO, N. 1995. The Quantum yield of photosynthetic electron transport evaluated by chlorophyll fluorescence as an indicator of drought tolerance in durum wheat. *J. Agric. Sci. Camb.*, 125. 325-329.
- FLETCHER, G.M.; DALE, E.J. 1974. Growth of tillers buds in barley. Effects of shade treatment and mineral. *Ann. Bot.*, 38. 63-76.
- FLOOD, R.G.; HALLORAN, G.M. 1984. Temperature as a component of the expression of developmental responses in wheat. *Euphytica*, 33. 91-98.
- FOULKES, M.J.; SCOTT, R.K.; SYLVESTER-BRADLEY, R. 2002. The ability of wheat cultivars to withstand drought in UK conditions. Formation of grain yield. *J. Agric. Sci.*, 138. 153-169.
- FRANK, A.B.; BAUER, A. 1995. Phyllochron differences in wheat, barley, and forage grasses. *Crop Sci.*, 35. 19-23.
- FREDERIK, J.R.; BAUER, P.J. 1999. Physiological and Numerical Components of Wheat Yield. En: E.H. Satorre, G.A. Slafer (Eds.). *Wheat. Ecology and Physiology of Yield Determination*. Haworth Press, Inc. Binghamton, NY. 45-65
- FRIEND, D.J.C.; HELSON, V.A.; FISHER, J.E. 1962. Leaf growth in Marquis wheat, as regulated by temperature, light intensity and daylength. *Can. J. Bot.*, 40. 1299-1311.
- GALLAGHER, J.N. 1979. Field studies of cereal leaf growth. I. Initiation and expansion in relation to temperature and ontogeny. *J. exp. Bot.*, 30. 625-636.
- GARCIA DEL MORAL, L.F.; RAMOS, J.M.; RECALDE, L. 1984. Tillering dynamics of winter barley as influenced by cultivar and nitrogen fertilizer. A field study. *Crop. Sci.*, 24. 179-181.
- GARCIA DEL MORAL, L.F.; RAMOS, J.M. 1989. Fisiología de la producción de grano. En: La cebada. J.L. Molina-Cano (Ed.). Mundi-Prensa-MAPA. Madrid. 137-178

- GARCIA DEL MORAL, L.F.; RAMOS, J.M.; GARCIA DEL MORAL, M.B.; JIMENEZ-TEJADA, P. 1991a. Ontogenetic approach to grain production in spring barley based on path-coefficient analysis. *Crop Sci.*, 31. 1179-1185.
- GARCIA DEL MORAL, L.F.; RAMOS, J.M.; GARCIA DEL MORAL, M.B. 1991b. El análisis por coeficientes de sendero y su aplicación al estudio de las relaciones entre el rendimiento y sus componentes en la cebada. *Investigación Agraria. Producción y Protección Vegetales*.
- GARCÍA DEL MORAL, M.B.; GARCÍA DEL MORAL, L.F. 1995. Tiller production and survival in relation to grain yield in spring and winter barley. *Field Crop Res.*, 44. 85-93.
- GARCÍA DEL MORAL, L.F.; ROYO, C.; SLAFER, G.A. (en prensa) 2003. Genetic improvement effects on durum wheat yield physiology. En: Royo, C.; Nachit, M.N.; di Fonzo, N.; Araus, J.L.; Pfeiffer, W.H. and Slafer, G.A. (Eds.). *Durum Wheat Breeding: Current Approaches and Future Strategies*. Haworth Press, New York.
- GEBBING, T.; SCHNYDER, H.; KUHBAUCH W. 1999. The utilization of pre-anthesis reserves in grain filling of wheat. Assessment by steady-state (CO₂)-C-13/(CO₂)-C-12 labelling. *Plant Cell and Envirom.*, 22. 851-858.
- GEBEYEHOU, G.; KNOTT, D.R.; BAKER, R.J. 1982. Relationships among durations of vegetative and grain filling phases, yield components and grain yield in durum wheat cultivars. *Crop Sci.*, 22. 287-290.
- GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N. 1989. The relationships between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophysisc. Acta* 990. 87-92.
- GONZALEZ, F.J.; SLAFER, G.A.; MIRALLES, D.J. 2002. Vernalization and photoperiod responses in wheat pre-flowering reproductive phases. *Field Crop Res.*, 74. 183-195.
- GREEN, C.F. 1989. Genotypic differences in the growth of *Triticum aestivum* in relation to absorbed solar radiation. *Field Crop Res.*, 19. 285-295.
- GUSTA, L.V.; CHEN T.H.H. 1987. The physiology of water and temperature stress. En: E.G. Heyne (Ed.). *Wheat and wheat improvement*. American Society of Agronomy, No. 13. Madison, Wisconsin. 154-164

- HADJICHRISTODOULOU, A. 1985. The stability of the number of tillers of barley genotypes and its relation with consistency of performance under semi-arid conditions. *Euphytica*, 34. 641-649.
- HAMID, Z.A.; GRAFIUS, J.E. 1978. Developmental allometry and its implication to grain yield in barley. *Crop Sci.*, 18. 83-86.
- HARLAN, J.R. 1981. The early history of wheat. Earliest traces to the sack of Rome. *Wheat Science – Today and Tomorrow*. Cambridge University Press, Cambridge. En: M.J. Gooding; W.P. Davies (Eds.). *Wheat Production and Utilization. Systems, Quality and the Environment*. CAB International. 1997.
- HAUN, J.R. 1973. Visual quantification of wheat development. *Agron. J.* 65. 116-119.
- HAVAUX, M. 1993. La fluorescence de la chlorophylle *in vivo*: quelques concepts appliqués à l'étude de la résistance de la photosynthèse aux contraintes de l'environnement. En: Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Diversité génétique et amélioration variétale. Monneveux, Ph. y Ben Salem, M. (Eds.), Ed. INRA, Les Colloques n° 64, Paris. 19-29
- HAVAUX, M.; ERNEZ, M.; LANNOYE, R. 1988. Sélection de variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf) et blé tendre (*Triticum aestivum* L.) adaptées à la sécheresse par la mesure de l'extinction de la chlorophylle *in vivo*. *Agronomie*, 8. 193-199.
- HAY, R.K.M.; KIRBY, E.J.M. 1991. Convergence and synchrony - a review of the coordination of development in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 42. 661-700.
- HEITHOLT, J.J.; CROY, L.I.; MANESS, N.O.; NGUYEN, H.T. 1990. Nitrogen partitioning in genotypes of winter wheat differing in grain N concentration. *Field Crop Res.*, 23. 133-144.
- HERNANDO, J. 1981. Comparación de genotipos de trigo a diferentes densidades de siembra. II. Análisis de componentes de rendimiento por medio de coeficientes de sendero y sus implicaciones en la mejora genética del trigo duro. *An. INIA/Serv. Agric.*, 15. 65-71.
- HOEL, B.O. 1998. Use of a hand-held chlorophyll meter in winter wheat. Evaluation of different measuring positions on the leaves. *Acta Agric. Scand.*, 48. 222-228.

- HSIAO, T.C.; FERERES, E.; ACEVEDO, E.; HENDERSON, D.W. 1976. Water stress and dynamics of growth and yield of crop plants. En: Lange, O.L.; Kappen, L.; Schulze, E.D. (Eds.). Water and plant life, problems and modern approaches. Springer-Verlag, New York, 19. 281-305.
- HUBICK, K.; FARQUHAR, G.D. 1989. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gained to water lost in barley cultivars. *Plant Cell Environ.*, 12. 795-784.
- HUCL, P.; BAKER, R.J. 1989. Tilling patterns of spring wheat genotypes grown in a semiarid environment. *Can. J. Plant Sci.*, 69. 71-79.
- HUNT, R. 1978. *Plant Growth Analysis*. Edward Arnold, London, 67 p.
- JEDEL, P.E; SALMON, D.F. 1993. Seeding rate response of triticale in short-season growing areas. *Can.J. Plant Sci.*, 73. 65-71.
- JEDEL, P.; HELM, J.H. 1994. Assesment of western canadian barleys of historical interest: II. Morphology and Phenology. *Crop Sci.*, 34. 927-932.
- KELLER, Chr.; M. BAGGIOLINI, 1954. Les estades repéres dans la végétation du blé. *Rev. Romande Agric., Vitic., Arboric.* 10. 17-21.
- KEPPLER, B.; RICKMAN, R.W.; PETERSON, C.M. 1982. Quantitative characterization of vegetative development in small cereal grains. *Agron. J.*, 74. 789-792.
- KIRBY, E.J.M. 1988. Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crop Res.*, 18. 127-140.
- KIRBY, E.J.M. 1995. Factors affecting rate of leaf emergence in barley and wheat. *Crop Sci.*, 35. 11-19.
- KIRBY, E.J.M.; FARIS, D. G. 1972. The effect of plant density on tiller growth and morphology in barley. *J. Agric. Sci.*, 78. 281-288.
- KIRBY, E.J.M.; APPLEYARD, M. 1981. Development of the cereal plant. National Agricultural Centre. 1-10.
- KIRBY, E.J.M.; APPLEYARD, M.; FELLOWES, G. 1982. Effect of sowing date on the temperature response of leaf emergence and leaf size in barley. *Plant Cell Env.*, 5. 477-484.

- KIRBY, E.J.M.; APPELYARD, M. 1984. Cereal Development Guide. N.A.C., Stoneleigh, 95 p.
- KIRBY, E.J.M.; APPELYARD, M.; FELLOWES, G. 1985. Effect of sowing date and variety on main shoot leaf emergence and number of leaves of barley and wheat. *Agronomie*, 5. 117-126.
- KIRBY, E.J.M.; APPELYARD, M. 1986. Cereal plant development and its relation to crop management. En: E.J. Gallagher (Ed.). *Cereal Production*. Butterworths, London. 161-173.
- KIRBY, E.J.M.; PORTER, J.R.; DAY, W.; ADAM, J.S.; APPELYARD, M.; AYLING, S.; BAKER, C.K.; BELFORD, R.K.; BISCOE, P.V.; CHAPMAN, A.; FULLER, M.P.; HAMPSON, J.; HAY, R.K.M.; MATTHEWS, S.; THOMPSON, N.J.; WEIR, A.H.; WILLINGTON, V.B.A.; WOOD, D.W. 1987. An analysis of primordium initiation in Avalon winter wheat crops with different sowing dates in England and Scotland. *J. Agric. Sci., Camb.*, 109. 123-134.
- KIRBY, E.J.M.; SIDDIQUE, K.H.M.; PERRY, M.W.; KAESEHAGEN, D.; STERN, W.R. 1989. Variation in spikelet initiation and ear development of old and modern Australian wheat varieties. *Field Crop Res.*, 20. 113-128.
- KIRBY, E.J.M.; SPINK, J.H.; FROST, D.L.; SYLVESTER-BRADLEY, R.; SCOTT, R.K.; FOULKES, M.J.; CLARE, R.W.; EVANS, E.J. 1999. A study of wheat development in the field: analysis by phases. *Europ. J. Agron.*, 11. 63-82.
- KRAUSE, G.H.; WEISS, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. The Basis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 42. 313-349.
- KRENZER, E.G.; NIPP, T.L. 1991. Main stem leaf development and tiller formation in wheat cultivars. *Agron. J.*, 83. 667-670.
- KRUK, B.C.; CALDERINI, D.F.; SLAFER, G.A. 1997. Grain Weight in Wheat Cultivars Released from 1920 to 1990 as Affected by Postanthesis Defoliation. *J. Agric. Sci.*, 128. 73-281.
- LANDES, A.; PORTER, J.R.. 1989. Comparisons of scales used for categorising the development of wheat, barley, rye and oats. *Ann. Appl. Biol.*, 115. 343-360.
- LANDSBERG, J.J. 1977. Effects of weather on plant development. En: J.J. Landsberg; C.V. Cutting (Eds.). *Environmental Effects on Crop Physiology*. Academic Press, London. 289-307.

- LARGE, E.C. 1954. Growth stages in cereals. Illustration of the Feekes scale. *Plant Pathol.*, 3. 128-129.
- LERSTEN, N.R. 1987. Morphology and anatomy of the wheat plant. En: E.G. Heyne (Ed.). *Wheat and wheat improvement*. American Society of Agronomy, 13. Madison, Wisconsin. 33-71
- Li, C.C. 1955. The theory of path coefficients. *Population genetics*. The University of Chicago Press, Chicago. 144-171.
- Li, C.C. 1975. *Path analysis- a primer*. Boxwood Press, Pacific Grove, California. 4th edition 1986.
- LOOMIS, R.S.; AMTHOR, J.S. 1996. Limits to yield revisited. En: M. Reynolds (Ed.). *Increasing Yield Potential in Wheat. Breaking the Barriers*. CIMMYT Int. Symp., CIANO, Cd. Obregon, Mexico. CIMMYT, Mexico, D.F. 76-89.
- LOPEZ BELLIDO, L. 1991. *Cultivos herbáceos*. Vol. I. Cereales. Mundi-Prensa, 539 p.
- LÓPEZ-GARRIDO, E.; MOLINA-QUIRÓS, S.; GARCÍA DE LA PUERTA LÓPEZ, P.; VIDAL-BERNABÉ, M.R.; GARCÍA DEL MORAL, L.F. 2001. Quantification of vascular tissues in the peduncle of durum wheat cultivars improved during the twentieth century. *Int. J. Dev. Biol.* 45 (S1). S47-S48.
- LOSS, S.P.; KIRBY, E.J.M.; SIDDIQUE, K.H.M.; PERRY, M.W. 1989. Grain growth and development of old and modern Australian wheats. *Field Crops Res.*, 21. 131-146.
- LOSS, S.P.; SIDDIQUE, K.H.M. 1994. Morphological and physiological traits associated with wheat yield increases in Mediterranean environments. *Advan. Agron.*, 52. 229-276.
- LUCDEME. Memoria proyecto. 1992. Hoja Padul (1027). Universidad de Granada.
- LUDLOW, M.M.; MUCHOW, R.C. 1989. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in Agronomy*, 43. 107-153.
- MA, B.L.; MORRISON, M.J.; VOLDENG, H.D. 1995. Leaf greenness and photosynthetic rates in soybean. *Crop Sci.*, 35. 1411-1414.

- MA, B.L.; DWYER, L.M. 1997. Determination of nitrogen status in maize senescing leaves. *J. Plant Nut.*, 20. 1-8.
- MCCAIG, T.N.; J.M. CLARKE. 1994. Breeding durum wheat in western Canada. Historical trends in yield and related variables. *Can. J. Plant Sci.*, 75. 55-60.
- MCMASTER, G.S. 1997. Phenology, Development and Growth of the Wheat (*Triticum aestivum* L.) Shoot Apex. A review. *Advances in Agronomy*, 59. 63-118.
- MAHON, J. 1983. Limitations to the use of physiological variability in plant breeding. *Can. J. of Plant Sci.*, 63. 11-21.
- MANUPEERAPAN, T.; DAVIDSON, J.L.; PEARSON, C.J.; CHRISTIAN K.R. 1992. Differences in flowering responses of wheat to temperature and photoperiod. *Austr. J. Agric. Res.* 43., 575-584.
- MARTÍNEZ-CARRASCO, R.; PÉREZ, P.; HANDLEY, L.L.; SCRIMGEOUR, C.M.; IGUAL, M.; MARTÍN DEL MOLINO, I.; SÁNCHEZ DE LA PUENTE. 1998. Regulation of growth, water use efficiency and $\Delta^{13}\text{C}$ by the nitrogen source in *Casuarina equisetifolia* Forst. & Forst. *Plant, Cell Environ.*, 21. 531-534.
- MERAH, O.; DELEENS, E.; MONNEVEUX, P.. 2001. Grain yield, carbon isotope discrimination, mineral and silicon content in durum wheat under different precipitation regimes. *Physiol. Plant.*, 107. 387-394
- MIRALLES, D.J.; SLAFER, G.A. 1995. Yield, biomass and yield components in dwarf, semi-dwarf and tall isogenic lines of spring wheat under recommended and late sowing dates. *Plant Breed.*, 114. 392-396.
- MIRALLES, D.J.; SLAFER, G.A. 1997. Radiation interception and radiation use efficiency of near-isogenic wheat lines with different height. *Euphytica* 97. 201-208.
- MIRALLES, D.J.; KATZ, S.D.; COLLOCA, A.; SLAFER G.A. 1998. Floret development in near isogenic wheat lines differing in plant height. *Field Crop Res.*, 59. 21-30.
- MIRALLES, D.J.; SLAFER, G.A. 1999. Wheat Development. En: E.H. Satorre, G.A. Slafer (Eds.). *Wheat. Ecology and Physiology of Yield Determination.* Haworth Press, Inc. Binghamton, NY. 45-65

- MITCHELL, R.A.C.; WHITE, E.; SILVESTER-BRADLEY, R. 1991. Prediction of flag-leaf emergence in wheat crops. *Field Crop Res.*, 27. 119-130.
- MOLINA-QUIRÓS, S. 2000. Histología y análisis del crecimiento en plantas de trigo duro (*Triticum durum* Desf.) en relación con su resistencia a la sequía. Memoria de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, 106 p.
- MORGAN, J.A.; LECAIN, D.R.; MCCAIG, T.N.; QUICK, J.S. 1993. Gas exchange, carbon isotope discrimination and productivity in winter wheat. *Crop Sci.*, 33. 178-186.
- NACHIT, M.M.; KETATA, H. 1991. Selection for morpho-physiological traits for multiple abiotic stresses resistance in durum wheat (*Triticum turgidum* var. *durum*). En: E. Acevedo; A.P. Conesa; Ph. Monneveux; J.P. Srivastava. (Eds.). *Physiology-Breeding of winter cereals for stressed Mediterranean environments*. Les Colloques 55, INRA, París. 391-400.
- NACHIT, M.M.; SORRELLS, M.E.; ZOBEL, R.W.; GAUCH, H.G.; FISCHER, R.A.; COFFMAN, W.R. 1992. Association of morpho-physiological traits with grain yield and components of genotype-environment interaction in durum wheat. I y II. *J. Genet. and Breed.*, 46. 363-368.
- NEILSEN, D.; HOGHE, E.J.; NEILSEN, G.H.; PARCHONCHUK, P. 1995. Using SPAD-502 values to assess the nitrogen status of apple-trees. *Hortsc.*, 30. 508-512.
- NOGUÉS, S.; ALEGRE, L.; ARAUS, JL.; PEREZ-ARANDA, L.; LANNOYE, R. 1994. Modulated chlorophyll fluorescence and photosynthetic gas exchange as rapid screening methods for drought tolerance in barley genotypes. *Photosynthetica*, 30. 465-474.
- ORTIZ-MONASTERIO, J.L.; SAYRE, K.D.; RAJARAM, S.; McMAHON, M. 1997. Genetic progress in wheat and nitrogen use efficiency under four nitrogen rates. *Crop Sci.*, 37. 898-904.
- ÖQUIST, G.; WASS, R. 1988. A portable, microprocessor operated instrument for measuring chlorophyll fluorescence kinetics in stress physiology. *Physiol. Plant.*, 73. 211-217.
- PACCAUD, F.X.; FOSSATI, A.; CAO, H.S. 1985. Breeding for yield and quality in winter wheat. Consequences for nitrogen uptake and partitioning efficiency. *Z. Pflanzenzucht.*, 94. 89-100.

- PASSIOURA, J.B. 1977. Grain yield, harvest index and water use of wheat. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 43. 117-121.
- PECCETI, L.; ANNICCHIARICO, P. 1998. Agronomic value and plant type of Italian durum wheat cultivars from different eras of breeding. *Euphytica* 99. 9-15.
- PELTONEN, J.; VIRTANEN, A.; HAGGREN, E. 1995. Using a chlorophyll method to optimize nitrogen fertilizer application for intensively-managed small-grain cereals. *J. Agron. Crop Sci.*, 174. 309-318.
- PERRY, M.W.; D'ANTUONO, M.F. 1989. Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982. *Austr. J. Agric. Res.*, 40. 457-472.
- PFEIFFER, W.H.; SAYRE, K.D.; REYNOLDS, M.P. 2000. Enhancing genetic grain yield potential and yield stability in durum wheat. . En: C. Royo, M.M. Nachit, N. di Fonzo, J.L. Araus (Eds.). *Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region. New Challenges, Zaragoza, Spain, Options Mediterranéennes. Serie A. Séminaires Méditerranéens, No. 40. 83-93*
- PINTER, P.J.; ZIPOLI, G.; REGINATO, R.J.; JACKSON, R.D.; IDSO, S.B.; HOHMAN, J.P. 1990. Canopy temperature as an indicator of differential water-use performance among wheat cultivars. *Agric. Water Manage.*, 18. 35-48.
- PORTER, J.R.; KIRBY, E.J.M.; DAY, W.; ADAM, J.S.; APPELYARD, M.; AYLING, S.; BAKER, C.K.; BELFORD, R.K.; BISCOE, P.V.; CHAPMAN, A.; FULLER, M.P.; HAMPSON, J.; HAY, R.K.M.; HOUGH, M.N.; MATTHEWS, S.; THOMPSON, N.J.; WEIR, A.H.; WILLINGTON, V.B.A.; WOOD, D.W. 1987. An analysis of morphological development stages in Avalon winter wheat crops with different sowing dates in ten sites in England and Scotland. *J. Agric. Sci., Camb.*, 109. 107-121.
- PUJOL PALOL, M.; GORCHS ALTARRIBA, G. 1989. Escalas fenológicas para el seguimiento del ciclo de los cereales de invierno. ISBN. 84-404-5807-X. 29 p.
- PUJOL PALOL, M. 1998. Gramíneas. Aplicaciones agronómicas. Edicions UPC. ISBN. 84-8301-251-0. 219 p.
- PURY, Y.P.; QUALSET, C.O.; WILLIAMS W.A. 1982. Evaluation of yield components as selection criteria in barley breeding. *Crop Sci.*, 22. 927-931.

- RAJARAM, S. 2001. Prospects and promise of wheat breeding in the 21(st) century. *Euphytica* 119. 3-15.
- RAMOS, J.M.; GARCIA DEL MORAL, L.F.; RECALDE, L. 1982. The influence of pre-and post-anthesis periods on yields of winter barley varieties in southern Spain. *J. Agric. Sci., Camb.*, 99. 521-523.
- RAMOS, J.M.; GARCIA DEL MORAL, L.F.; RECALDE, L. 1985. Vegetative growth of winter barley in relation to environmental conditions and grain yield. *J. Agric. Sci., Camb.*, 104. 413-419.
- RAMOS, J.M.; GARCIA DEL MORAL, L.F.; MOLINA-CANO, J.L.; SALAMANCA, P.; ROCA DE TOGORES, F. 1989. Effects of an early application of sulphur or etephon as foliar spray on the growth and yield of spring barley in a Mediterranean environment. *J. Agron. & Crop Sci.*, 163. 129-137.
- RASHID, A.; STARK, J.C.; TANVEER, A.; MUSTAFA, T. 1999. Use of canopy temperature measurements as a screening tool for drought tolerance in spring wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 182., 231-237.
- RAWSON, H.M.; HINDMARSH, J.F.; FISHER, R.A.; STOCKMAN, Y.M. 1983. Changes in leaf photosynthesis with plant ontogeny and relationships with yield per ear in wheat cultivars and 120 progeny. *Aust. J. Plant Physiol.*, 10. 503-514.
- REBETZKE, G.J.; RICHARDS, R.A. 1999. Genetic improvement of early vigour in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 50. 291-301.
- REBETZKE, G.J.; CONDON, A.G.; RICHARDS, R.A.; FARQUHAR G.D. 2002. Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rainfed bread wheat. *Crop Sci.*, 42. 739-745
- REILLY, M.L. 1990. Nitrate assimilation and grain yield. En: Y.P. Abrol (Ed.). *Nitrogen in higher plants*. Wiley & Sons, Gran Bretaña. 335-366.
- REYNOLDS, M.P.; ACEVEDO, E.; SAYRE, K.D.; FISCHER, R.A. 1994. Yield Potential in Modern Wheat-Varieties - Its Association with a Less Competitive Ideotype. *Field Crops Res.*, 37. 149-160.
- REYNOLDS, M.P.; SINGH, R.P.; IBRAHIM, A.; AGEEB, O.A.A.; LARQUÉ-SAAVEDRA, A.; QUICK, J.S. 1998. Evaluating physiological traits to complement empirical selection for wheat in warm environments. *Euphytica*, 100. 84-95.

- REYNOLDS, M.P.; SAYRE, K.D; RAJARAM, S. 1999. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post green revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop Science*, 39. 1611-1621.
- REYNOLDS, M.P.; VAN GINKEL, M.; RIBAUT, J.M. 2000. Avenues for genetic modification of radiation use efficiency in wheat. *J. Exp. Botany* 15. 459-473.
- REYNOLDS, M.P.; PFEIFFER, W.H. 2000. Applying physiological strategies to improve yield potential. En: C. Royo, M.M. Nachit, N. di Fonzo, J.L. Araus (Eds.). *Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region. New Challenges, Zaragoza, Spain, Options Méditerranéennes. Serie A. Séminaires Méditerranéens, No. 40. 95-103*
- RHARRABTI, Y. 2001. *Adaptación del Trigo Duro al Ambiente Mediterráneo. Rendimiento, Calidad y Parámetros Morfofisiológicos de Selección para Resistencia a la Sequía. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. Julio 2001. 221 p.*
- RHARRABTI, Y.; VILLEGAS, D.; GARCÍA DEL MORAL, L.F.; APARICIO, N.; ELHANI, S.; ROYO, C. 2001. Environmental and genetic determination of protein content and grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Plant Breeding*, 120. 381-388.
- RICHARDS, R.A. 1987. Physiology and the breeding of winter-grown cereals for dry areas. En: Srivastava, J. P.; Porceddu, E.; Acevedo, E.; Varma, S. (Eds.) *Drought Tolerance in Winter Cereals. John Wiley and Sons Ltd., Chichester, England. 133-150.*
- RICHARDS, R.A. 1991. Crop improvement for temperate Australia. Future opportunities. *Field Crop Res.*, 26. 141-169.
- RICHARDS, R.A. 1995. Defining selection criteria to improve yield under drought. *Proc. of the Int. Congress on Integrated Studies on Drought Tolerance of Higher Plants. Interdrought 95.*
- RICHARDS, R.A. 1996. Defining selection criteria to improve yield during drought. *Plant Growth Regul.*, 20. 157-166.
- RICHARDS, R.A.; CONDON, A.G. 1993. Challengers ahead in using carbon isotope discrimination in plant breeding programs. En: J.R. Ehlinger,

- A.E.H., G.D. Farquhar (Eds.). Stable isotopes and plant carbon-water relations. Academic Press. San Diego. 451-462.
- RIGGS, T.J.; HANSON, P.R.; START, N.D. 1981. Genetic improvements in yield of spring barley and associated changes in plant phenotype. Barley Genetics, IV, Proc. 4th. Int. Barley Genetics Symp. Edimburgh. Edimburgh Univ. Press. 97-103.
- ROJO, G.; GARCIA DEL MORAL, L.F. 1986. Fisiología de la producción de grano y de proteínas en los cultivos de trigo blando (*Triticum aestivum* L.), trigo duro (*T. turgidum* L.) y triticale (X *Triticosecale* Wittmack). An. Edaf. Agrobiol., XLV. 1597-1614.
- ROMAGOSA, I.; ARAUS, J.L. 1991a. La mejora genética vegetal para zonas con déficits hídricos. Rev. Real Acad. Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 85. 349-366.
- ROMAGOSA, I.; ARAUS, J.L. 1991b. Genotype-environment interaction for grain yield and ¹³C discrimination in barley. Barley Genetics VI, 563-567.
- ROYO, C.; MICHELENA, A.; CARRILLO, J.M.; GARCÍA, P.; JUAN-ARACIL, J.; SOLER, C. 1998. Spanish durum wheat breeding programme. En: M.M. Nachit, M. Baum, E. Porceddu, P. Monneveux, E. Picard (Eds.). SEWANA (South Europe, West Asia & North Africa) durum network workshop. Proceedings of the SEWANA Durum Network Workshop, 20-23. March 1995. 80-87. ICARDA, Aleppo, Syria.
- ROYO, C.; GARCÍA DEL MORAL, L.F.; APARICIO, N.; VILLEGAS, D.; CASADESÚS J.; ARAUS, J.L. 2000. Tools for improving the efficiency of durum wheat selection under Mediterranean conditions. En: C. Royo, M.M. Nachit, N. di Fonzo, J.L. Araus (Eds.). Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region. New Challenges, Zaragoza, Spain, Options Méditerranéennes. Serie A. Séminaires Méditerranéens, No. 40. 63-70
- ROYO, C.; VILLEGAS, D.; GARCÍA DEL MORAL, L.F.; ELHANI, S.; APARICIO, N.; RHARRABTI, Y.; ARAUS, J.L. 2002. Comparative performance of carbon isotope discrimination and canopy temperature depression as predictors of genotype differences in durum wheat yield in Spain. Aust. J. Agric. Res. 53. 561-569.
- ROYO, C.; GARCÍA DEL MORAL, L.F.; SLAFER, G.A.; NACHIT, M.N.; ARAUS, J.L. (En prensa). Selection tools for improving yield-associated physiological traits. En: Royo, C.; Nachit, M.N.; Di Fonzo, N.; Araus, J.L.; Pfeiffer, W.H.

- and Slafer, G.A. (Eds.). Durum Wheat Breeding. Current Approaches and Future Strategies. Ed. Haworth Press (New York).
- RUCKENBAUER, P. 1987. Breeding durum wheat for climatic border areas in Europe. En: I.D. Morton (Ed.). Cereals in an European context. First European Conference of Food Science and Technology. New York. 81-91.
- SARRAFI, A.; MENTEWAB, A.; MONNEVEUX, P. 1993. Variabilité génétique de la fluorescence chlorophyllienne chez des haploïdes doubles d'orge et son utilisation dans la sélection pour la résistance au stress hydrique. En: P. Monneveux y M Ben Salem (Eds.). Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. Ed. INRA, Les Colloques n° 64, Paris. 397-402.
- SAYRE, K.D.; RAJARAM, S.; FISCHER, R.A. 1997. Yield potential progress in short bread wheats in Northwest Mexico. *Crop Sci.*, 37. 36-42.
- SCHREIBER, U.; BILGER, W. 1987. Rapid assessment of stress effects on plant leaves by chlorophyll fluorescence measurements. En: J.D. Tenhunen; F.M. Catarino; O.L. Lange; W.D. Oechel (Eds.). Plants response to stress. Springer, Berlin. 27-53
- SCHREIBER, U.; BILGER, W.; NEUBAUER, C. 1995. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. En: Ecophysiology of photosynthesis. E.D. Schulze y M. M. Caldwell (Eds.). Springer, Berlin. 49-70.
- SHARIF, R.; DALE, J.E. 1980. Growth-regulating substances and the growth of tiller buds in barley. Effects of IAA and GA3. *J. Exp. Bot.*, 31. 1191-1197.
- SHARKEY, Th. H. 1993. Fotosíntesis. Metabolismo del carbono en cloroplastos de plantas C3. En: Fisiología y Bioquímica Vegetal. J. Azcón-Bieto y M. Talón (Eds.). McGraw-Hill Interamericana, Madrid. 113-133.
- SHEPHERD, K.D.; COOPER, P.J.M.; ALLAN, A.Y.; DRENNAN, D.S.H.; KEATINGE, J.D.H. 1987. Growth, water use and yield of barley in Mediterranean-type environments. *J. Agric. Sci., Camb.*, 108. 365-378.
- SIBONY, M.; PINTHUS, M.J. 1988. Floret initiation and development in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ann. Bot.*, 61. 473-479.
- SIDDIQUE, K.H.M.; BELDFORD, R.K.; PERRY, M.W.; TENNANT, D. 1989a. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean environments. *Aust. J. Agric. Res.*, 40. 473-487.

- SIDDIQUE, K.H.M.; KIRBY, E.J.M.; PERRY, M.W. 1989b. Ear:stem ratio in old and modern wheat varieties. Relationship with improvement in number of grains per ear and yield. *Field Crops Res.*, 21. 59-78.
- SIDDIQUE, K.H.M.; TENNANT, D.; PERRY, M.W.; BELDFORD, R.K. 1990. Water use and water use efficiency of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Aust. J. Agric. Res.*, 41. 431-447.
- SIMMONS, S.R.; RASMUSSEN, D.C.; WIERSMA, J.V. 1982. Tillering in barley. Genotype, row spacing and seeding rate effects. *Crop Sci.*, 22. 801-805.
- SIMMONS, S.R. 1987. Growth, development and physiology. En: *Wheat and wheat improvement*. E.G. Heyne (Ed.). American Society of Agronomy, 13. Madison, Wisconsin. 77-105.
- SIMPSON, G.H. 1968. Association between grain yield per plant and photosynthetic area above the flag node in wheat. *Can. J. Plant Sci.*, 48. 253-260.
- SING, V.P.; ARORA, A. 2001. Intraspecific variation in nitrogen uptake and nitrogen utilization efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Agron. Crop Sci.*, 186. 239-244.
- SLAFER, G.A.; ANDRADE, F.H. 1989. Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum*) yield in Argentina. *Field Crops Res.*, 21. 289-296.
- SLAFER, G.A.; ANDRADE, F.H.; FEINGOLD, F.E. 1990. Genetic improvement of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in Argentina. Relationships between nitrogen and dry matter. *Euphytica*, 50. 63-71.
- SLAFER, G.A.; ANDRADE, F.H.; SATORRE, E.H. 1990. Genetic improvements effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain yield. *Field Crop Res.*, 23. 255-263.
- SLAFER, G.A.; ANDRADE, F.H. 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum*) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. *Euphytica*, 58. 37-49.
- SLAFER, G.A.; SAVIN, R. 1991. Developmental base temperature in different phenological phases of wheat (*Triticum aestivum*). *J. Exp. Bot.*, 42. 1077-1082.

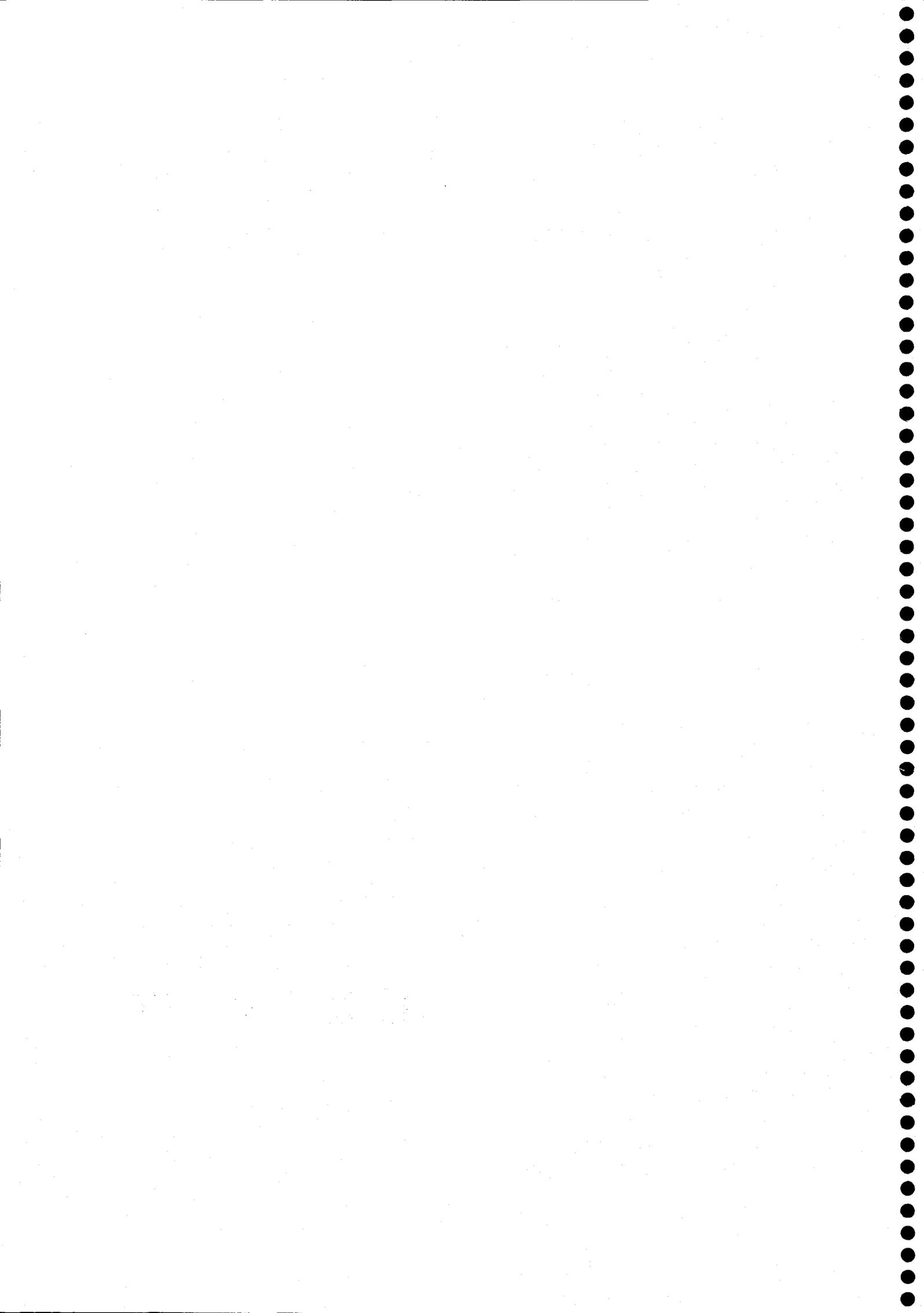
- SLAFER, G.A.; ANDRADE, F.H. 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crop Res.*, 31. 351-367.
- SLAFER, G. A.; RAWSON, H.M. 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors. A re-examination of some assumptions made by physiologist and modellers. *Aust. J. Plant Physiol.*, 21. 393-426.
- SLAFER, G.A.; SAVIN, R. 1994. Source-sink relationship and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Res.*, 37. 29-43.
- SLAFER, G.A.; SATORRE, E.H.; ANDRADE, F.H. 1994. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. En: G. Slafer (Ed.). *Genetic improvements of field crops: current status and development*. Marcel-Dekker, New York. 1-68.
- 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 modellers. *Aust. J. Plant Physiol.*, 21. 393-426.
- SLAFER, G.A.; CALDERINI, D.F.; MIRALLES, D.J. 1996. Generation of yield components and compensation in wheat. opportunities for further increasing yield potential. En: Reynolds, M.P.; Rajaram, S.; McNab, A. (Eds.). *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers*. CIMMYT. 101-133.
- SLAFER, G.A.; KERNICH, G.C. 1996. Have Changes in Yield (1900-1992) Been Accompanied by a Decreased Yield Stability in Australian Cereal Production?. *Aust. J. Agric. Res.*, 47. 323-334.
- SLAFER, G.A.; ARAUS, J.L.; RICHARDS, R.A. 1998. Promising traits for future breeding to increase wheat yield. En: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.). *Wheat. A Physiological-Ecological Approach to Understand Yield and its Determining Processes at the Crop Level of Organisation*. Food Products Press. New York.
- SLAFER, G.A.; ARAUS, J.L.; RICHARDS, R.A. 1999. Physiological Traits That Increase the Yield Potential of Wheat. En: E.H. Satorre; G.A. Slafer (Eds.). *Wheat. Ecology and Physiology of Yield Determination*. Haworth Press, Inc. Binghamton, NY. 45-65
- SMOCEK, J. 1977. Path and correlation analysis of winter wheat plant productivity. *Cer. Res. Comn.*, 5. 439-449.

- SMIKA, D.E.; SHAWCROFT, R.W. 1980. Preliminary study using a wind tunnel to determine the effect of hot wind on a wheat crop. *Field Crops Res.*, 3. 129-135.
- STEINMETZ, S.; LAGOUARDE, J.P.; DELECOLLE, R.; GUERIF, M. SEGUIN, B. 1991. Evapotranspiration and water stress using thermal infrared measurements. A general review and case study on winter durum wheat in southern France. En: *Physiology-breeding of winter cereal for stressed Mediterranean environments*. Ed. INRA, Les Colloques nº 55, Paris. 89-114
- TEWARI, S.N. 1976. Path-coefficient analysis for grain yield and its components in a collection of barley germ plasm. En: Gaul, H. (Ed.). *Barley Genetics III. Proc. 3rd Int. Barley Genetics Symp.* Verlag Karl Tyhremig, Munchen. 686-700.
- THORNE, G.N. 1962. Survival of tillers and distribution of dry matter between ear and shoot of barley varieties. *Ann. Bot.*, 26. 37-54.
- THORNE, G.N. 1974. Physiology of grain yield of wheat and barley. *Rothamsted Exp. Stn. Report for 1973, part 2.* 5-25.
- TOYOTA, M.; TSUTSUNI, I.; KUSUTANI, A.; ASANUMA, K. 2001. Initiation and development of spikelets and florets in wheat as influenced by shading and nitrogen supply at the spikelet phase. *Plant Prod. Sci.*, 4. 283-290.
- TURNER, N.C.; NICOLAS, M.E. 1987. Drought resistance of wheat for light-textured soils in a Mediterranean climate. En: Srivastava, J.P.; Porceddu, E.; Acevedo, E.; Varma, S. (Eds.) *Drought Tolerance in Winter Cereals*. John Wiley, New York, NY. 203-216.
- VILLEGAS, D. 2000. Crecimiento y productividad del trigo duro en ambiente mediterráneo. Identificación de criterios morfofisiológicos útiles para la selección. Tesis doctoral. Universidad de Lleida. 138 p.
- VILLEGAS, D.; N. APARICIO; NACHIT, M.M; ARAUS, J.L; ROYO, C. 2000. Photosynthetic and development traits associated with genotypic differences in durum wheat yield across the Mediterranean basin. *Aust. J. Agric. Res.*, 51. 891-901
- VILLEGAS, D.; ROYO, C.; APARICIO, N.; BLANCO. R. 2001. Biomass accumulation and main stem elongation of durum wheat grown under Mediterranean conditions. *Ann. Bot.*, 88. 617-627.

- VOLTAS, J.; RAMAGOSA, I.; ARAUS, J.L. 1997. Grain size and nitrogen accumulation in sink-reduced barley under Mediterranean conditions. *Field Crops Res.*, 52. 117-126.
- WADDINGTON, S.R.; CARTWRIGHT; WALL. 1983. A quantitative scale of spike initial and pistil development in barley and wheat. *Annals of Botany* 51, 119-130.
- WADDINGTON, S.R.; RANSOM, J.K.; OSMANZAI, M.; SAUNDERS, D.A. 1986. Improvement in the yield potential of bread wheat adapted to Northwest Mexico. *Crop Sci.*, 26. 698-703.
- WADDINGTON, S.R.; OSMANZAI, M.; YOSHIDA, M.; RANSOM, J.K. 1987. The yield of durum wheats released in Mexico between 1960 and 1984. *J. Agric. Sci. Camb.*, 108. 469-477.
- WATANABE, N.; EVANS, J.R.; CHOW, W.S. 1994. Changes in the photosynthetic properties of Australian wheat cultivars over the last century. *Aust. J. Plant Physiol.*, 21. 169-183.
- WATSON, D.J. 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Ann. Bot.*, 11. 41-76.
- WATSON, D.J. 1952. The physiological causes of variation in yield. *Adv. Agron.*, 4. 101-145.
- WATSON, D.J. 1956. Leaf growth in relation to crop yield. En: F.L. Milthorpe (Ed.). *The Growth of leaves*. Butterworths, London. 178-191.
- WHAN, B.R.; CARLTON, G.P.; SIDDIQUE, K.M.H.; REGAN, K.L.; TURNER, N.C.; ANDERSON, W.K. 1993. Integration of breeding and physiology. Lessons from a water-limited environment. En: D.R. Buxton *et al.* (Eds.). *International Crop Science I*. Crop Sci. Soc. Am. Madison, WI.
- WHEELER, T.R.; HONG, T.D.; ELLIS, R.H.; BATTS, G.R.; MORISON, J.L. HADLEY, P. 1996. The duration and rate of grain-growth, and harvest index of wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to temperature and CO₂. *J. Exp. Bot.*, 47. 623-630.
- WIEGAND, C.L.; CUELLAR, J.A. 1981. Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. *Crop Sci.*, 21. 95-101.

- WILLIAMS, R. F., 1960. The physiology of growth in the wheat plant. I. Seedling growth and the pattern of growth at the shoot apex. *Aust. J. Biol. Sci.*, 13. 401-428.
- WRIGHT, S. 1921. Correlation and causation. *J. Agric. Res.*, 20. 557-585.
- WRIGHT, S. 1923. The theory of path coefficients. A reply to Nilés's criticism. *Genetics*, 8. 239-255.
- WYCH, R.D.; D.C RASMUSSEN. 1983. Genetic improvement in malting barley cultivars since 1920. *Crop Science*, 23. 1037-1040.
- YANG, J.C.; ZHANG, J.H.; WANG, Z.Q.; ZHU, Q.S. 2000. Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat. *Crop Sci.*, 40. 1645-1655.
- YANG, J.C.; ZHANG, J.H.; WANG, Z.Q.; ZHU, Q.S. 2001. Water deficit-induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. *Agron. J.*, 93. 196-206.
- YANUSA, I.A.M.; SIDDIQUE, K.H.M.; BELFORD, R.K.; KARIMI, M.M. 1993. Effect of canopy structure on efficiency of radiation interception and use in spring wheat cultivars during the pre-anthesis period in a Mediterranean-type environment. *Field Crop Res.*, 35. 113-122.
- ZADOKS, J.C.; CHANG, T.T.; KONZAK, C.F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.*, 14. 415-421.
- ZHANG, S.W.; WANG, C.F.; FENG, B.L.; MIAO, F.; ZHOU, C.J.; ZHANG, R.P. 2001. Some traits of low temperature germplasm wheat under extremely unfavourable weather conditions. *Progress in natural science*, 11. 911-917.

8.- APÉNDICE 1



APÉNDICE 1

Tabla 1. Análisis de la varianza para DSA

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1877.78	1	1877.78	179.84	0.0000
Rep (Año)	62.6111	4	15.6528	1.50	0.2060
Origen	294.694	1	294.694	28.22	0.0000
Epoca	469.014	2	234.507	22.46	0.0000
Origen*Epoca	401.431	2	200.715	19.22	0.0000
Error	1388.69	133	10.4413		
Total (corr.)	4494.22	143			

Tabla 2. Análisis de la varianza para DAM

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	68.0625	1	68.0625	7.20	0.0082
Rep (Año)	83.3889	4	20.8472	2.21	0.0716
Origen	189.063	1	189.063	20.01	0.0000
Epoca	30.7222	2	15.3611	1.63	0.2006
Origen*Epoca	72.1667	2	36.0833	3.82	0.0244
Error	1256.59	133	9.44805		
Total (corr.)	1699.99	143			

Tabla 3. Análisis de la varianza para DSM

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	2660.84	1	2660.84	540.17	0.0000
Rep (Año)	26.3889	4	6.59722	1.34	0.2587
Origen	11.6736	1	11.6736	2.37	0.1261
Epoca	670.042	2	335.021	68.01	0.0000
Origen*Epoca	292.347	2	146.174	29.67	0.0000
Error	655.146	133	4.92591		
Total (corr.)	4316.44	143			

Tabla 4. Análisis de la varianza para YHa

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	429478	1	429478	3.41	0.0670
Rep (Año)	164643	4	41160.7	0.33	0.8595
Origen	8753.9	1	8753.9	0.07	0.7924
Epoca	9883730	2	4941860	39.25	0.0000
Origen*Epoca	454376	2	227188	1.80	0.1686
Error	16745900	133	125909		
Total (corr.)	27686900	143			

Tabla 5. Análisis de la varianza para Ypl

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	2.98965	1	2.98965	51.12	0.0000
Rep (Año)	0.203238	4	0.0508094	0.87	0.4846
Origen	0.0266013	1	0.0266013	0.45	0.5012
Epoca	1.80649	2	0.903246	15.44	0.0000
Origen*Epoca	0.200237	2	0.100118	1.71	0.1845
Error	7.77817	133	0.0584825		
Total (corr.)	13.0044	143			

Tabla 6. Análisis de la varianza para NEm2

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	6536.07	1	6536.07	2.58	0.0612
Rep (Año)	2535.46	4	633.865	0.25	0.9092
Origen	9040.17	1	9040.17	3.57	0.0612
Epoca	73094.6	2	36547.3	14.42	0.0000
Origen*Epoca	3802.14	2	1901.07	0.75	0.4744
Error	337192	133	2535.28		
Total (corr.)	432200	143			

Tabla 7. Análisis de la varianza para NEP

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	3.12111	1	3.12111	41.85	0.0000
Rep (Año)	0.226111	4	0.0565278	0.76	0.5544
Origen	0.0625	1	0.0625	0.84	0.3616
Epoca	1.20597	2	0.602986	8.09	0.0005
Origen*Epoca	0.04625	2	0.023125	0.31	0.7339
Error	9.91778	133	0.0745698		
Total (corr.)	14.5797	143			

Tabla 8. Análisis de la varianza para NeE

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	499.922	1	499.922	279.28	0.0000
Rep (Año)	8.20788	4	2.05197	1.15	0.3376
Origen	25.1183	1	25.1183	14.03	0.0003
Epoca	42.7551	2	21.3775	11.94	0.0000
Origen*Epoca	3.07596	2	1.53798	0.86	0.4258
Error	238.078	133	1.79006		
Total (corr.)	817.158	143			

Tabla 9. Análisis de la varianza para NGeS

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1.57539	1	1.57539	34.28	0.0000
Rep (Año)	0.0194546	4	0.00486364	0.11	0.9803
Origen	0.047865	1	0.047865	1.04	0.3093
Epoca	1.81219	2	0.906096	19.72	0.0000
Origen*Epoca	0.733886	2	0.366943	7.98	0.0005
Error	6.1122	133	0.0459564		
Total (corr.)	10.301	143			

Tabla 10. Análisis de la varianza para NGE

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	324.709	1	324.709	32.27	0.0000
Rep (Año)	30.158	4	7.53949	0.75	0.5602
Origen	115.4	1	115.4	11.47	0.0009
Epoca	109.956	2	54.978	5.46	0.0052
Origen*Epoca	142.678	2	71.3392	7.09	0.0012
Error	1338.37	133	10.0629		
Total (corr.)	2061.27	143			

Tabla 11. Análisis de la varianza para Grnm²

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	6821450	1	6821450	7.24	0.0080
Rep (Año)	769785	4	192446	0.20	0.9356
Origen	93580.2	1	93580.2	0.10	0.7531
Epoca	64692000	2	32346000	34.34	0.0000
Origen*Epoca	3223510	2	1611760	1.71	0.1846
Error	125263000	133	941824		
Total (corr.)	200863000	143			

Tabla 12. Análisis de la varianza para PMG

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1072.96	1	1072.96	81.62	0.0000
Rep (Año)	1.29498	4	0.323746	0.02	0.9988
Origen	7.46504	1	7.46504	0.57	0.4524
Epoca	61.7371	2	30.8686	2.35	0.0995
Origen*Epoca	12.0613	2	6.03063	0.46	0.6331
Error	1748.32	133	13.1453		
Total (corr.)	2903.84	143			

Tabla 13. Análisis de la varianza para LEP

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0.204003	1	0.204003	0.45	0.5059
Rep (Año)	5.04341	4	1.26085	2.75	0.0308
Origen	3.0976	1	3.0976	6.76	0.0104
Epoca	3.1473	2	1.57365	3.43	0.0352
Origen*Epoca	2.86143	2	1.43071	3.12	0.0474
Error	60.9707	133	0.458426		
Total (corr.)	75.3245	143			

Tabla 14. Análisis de la varianza para I.C.

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	93.6486	1	93.6486	10.08	0.0019
Rep (Año)	23.2624	4	5.8156	0.63	0.6450
Origen	32.4502	1	32.4502	3.49	0.0639
Epoca	831.377	2	415.688	44.72	0.0000
Origen*Epoca	271.626	2	135.813	14.61	0.0000
Error	1236.17	133	9.29448		
Total (corr.)	2488.53	143			

Tabla 15. Análisis de la varianza para LTP

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1773.11	1	1773.11	15.98	0.0001
Rep (Año)	368.014	4	92.0035	0.83	0.5087
Origen	633.361	1	633.361	5.71	0.0183
Epoca	24297.4	2	12148.7	109.52	0.0000
Origen*Epoca	1366.82	2	683.408	6.16	0.0028
Error	14753.5	133	110.928		
Total (corr.)	43192.2	143			

Tabla 16. Análisis de la varianza para Fo

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	420600	1	420600	466.34	0.0000
Rep (Año)	3735.44	4	933.861	1.04	0.3915
Origen	4.41662	1	4.41662	0.00	0.9443
Epoca	23337.39	2	1168.7	1.30	0.2721
Origen*Epoca	3854.88	2	1927.44	2.14	0.1220
Error	119954	133	901.909		
Total (corr.)	550486	143			

Tabla 17. Análisis de la varianza para Fm

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	14453300	1	14453300	264.86	0.0000
Rep (Año)	389213	4	97303.2	1.78	0.1359
Origen	141230	1	141230	2.59	0.1100
Epoca	69409.5	2	34704.7	0.64	0.5310
Origen*Epoca	83171	2	41585.5	0.76	0.4687
Error	7257640	133	54568.7		
Total (corr.)	2239400	143			

Tabla 18. Análisis de la varianza para Fv

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	9942750	1	9942750	199.68	0.0000
Rep (Año)	428965	4	107241	2.15	0.0777
Origen	139655	1	139655	2.80	0.0963
Epoca	59806.7	2	29903.3	0.60	0.5500
Origen*Epoca	79482.4	2	39741.2	0.80	0.4523
Error	6622460	133	49793		
Total (corr.)	17273100	143			

Tabla 19. Análisis de la varianza para Fv/Fo

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	2.47142	1	2.47142	12.81	0.0005
Rep (Año)	2.16394	4	0.540985	2.80	0.0283
Origen	0.506809	1	0.506809	2.63	0.1075
Epoca	0.28141	2	0.141705	0.73	0.4842
Origen*Epoca	0.530179	2	0.265089	1.37	0.2569
Error	25.6636	133	0.192959		
Total (corr.)	31.6173	143			

Tabla 20. Análisis de la varianza para Fv/Fm

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0.0057707	1	0.0057707	13.08	0.0004
Rep (Año)	0.00460707	4	0.00115177	2.61	0.0383
Origen	0.00081283	1	0.00081283	1.84	0.1770
Epoca	0.000543949	2	0.000271974	0.62	0.5414
Origen*Epoca	0.0009299	2	0.0004649	1.05	0.3514
Error	0.058673	133	0.0004411		
Total (corr.)	0.0713375	143			

Tabla 21. Análisis de la varianza para $t_{1/2}$

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0.238434	1	0.238434	67.68	0.0000
Rep (Año)	0.0242286	4	0.00605716	1.72	0.1494
Origen	0.00263708	1	0.00263708	0.75	0.3885
Epoca	0.223939	2	0.111969	31.78	0.0000
Origen*Epoca	0.00853505	2	0.00426752	1.21	0.3011
Error	0.468544	133	0.00352289		
Total (corr.)	0.966318	143			

Tabla 22. Análisis de la varianza para SPAD

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	53.7187	1	53.7187	8.36	0.0045
Rep (Año)	51.6891	4	12.9223	2.01	0.0967
Origen	7.11064	1	7.11064	1.11	0.2948
Epoca	80.8869	2	40.4435	6.29	0.0025
Origen*Epoca	35.5858	2	17.7929	2.77	0.0664
Error	828.812	133	6.4249		
Total (corr.)	1060.85	143			

Tabla 23. Análisis de la varianza para CTDa

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	39.6429	1	39.6429	71.89	0.0000
Rep (Año)	6.70148	4	1.67537	3.04	0.0196
Origen	0.470912	1	0.470912	0.85	0.3571
Epoca	20.7113	2	10.3556	18.78	0.0000
Origen*Epoca	2.54613	2	1.27307	2.31	0.1034
Error	73.3378	133	0.551412		
Total (corr.)	143.41	143			

Tabla 24. Análisis de la varianza para la composición isotópica en ¹³C

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	17.4167	1	17.4167	179.18	0.0000
Rep (Año)	2.25724	4	0.564311	5.81	0.0002
Origen	0.087025	1	0.087025	0.90	0.3458
Epoca	5.17962	2	2.58981	26.64	0.0000
Origen*Epoca	0.230517	2	0.115258	1.19	0.3087
Error	12.9281	133	0.0972036		
Total (corr.)	38.0992	143			

Tabla 25. Análisis de la varianza para la discriminación isotópica del ^{13}C

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	18.7538	1	18.7538	178.95	0.0000
Rep (Año)	2.4275	4	0.606876	5.79	0.0003
Origen	0.0938668	1	0.0938668	0.90	0.3457
Epoca	5.57904	2	2.78952	26.62	0.0000
Origen*Epoca	0.247249	2	0.123625	1.18	0.3106
Error	13.938	133	0.104797		
Total (corr.)	41.0395	143			

Tabla 26. Análisis de la varianza para LHB

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	713.538	1	713.538	102.28	0.0000
Rep (Año)	46.6636	4	11.6659	1.67	0.1601
Origen	15.5382	1	15.5382	2.23	0.1380
Epoca	81.4614	2	40.7307	5.84	0.0037
Origen*Epoca	6.15816	2	3.0790	0.44	0.6441
Error	927.832	133	6.9761		
Total (corr.)	1791.19	143			

Tabla 27. Análisis de la varianza para LP

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	2578.7	1	2578.7	67.62	0.0000
Rep (Año)	105.32	4	26.3299	0.69	0.5998
Origen	81.1646	1	81.1646	2.13	0.1470
Epoca	2654.78	2	1327.39	34.81	0.0000
Origen*Epoca	785.178	2	392.589	10.29	0.0001
Error	5071.87	133	38.1344		
Total (corr.)	11277.0	143			

Tabla 28. Análisis de la varianza para LT

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	46.436	1	46.436	0.96	0.3298
Rep (Año)	367.283	4	91.8209	1.90	0.1143
Origen	399.049	1	399.049	8.25	0.0047
Epoca	8561.9	2	4280.95	88.54	0.0000
Origen*Epoca	1085.55	2	542.776	11.23	0.0000
Error	6430.85	133	48.3522		
Total (corr.)	16891.1	143			

Tabla 29. Análisis de la varianza para LV

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	2.92002	1	2.92002	0.47	0.4950
Rep (Año)	89.573	4	22.3933	3.59	0.0082
Origen	29.0051	1	29.0051	4.65	0.0328
Epoca	873.551	2	436.776	70.03	0.0000
Origen*Epoca	139.456	2	69.728	11.18	0.0000
Error	829.511	133	6.23692		
Total (corr.)	1964.02	143			

Tabla 30. Análisis de la varianza para SHB

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	283.967	1	283.967	40.94	0.0000
Rep (Año)	20.2408	4	5.0602	0.73	0.5733
Origen	0.171949	1	0.17195	0.02	0.8751
Epoca	12.9802	2	6.4900	0.94	0.3949
Origen*Epoca	6.1653	2	3.08265	0.44	0.6421
Error	922.513	133	6.93619		
Total (corr.)	1246.04	143			

Tabla 31. Análisis de la varianza para SP

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	544.73	1	544.73	46.16	0.0000
Rep (Año)	63.2997	4	15.8249	1.34	0.2581
Origen	0.5901	1	0.5901	0.05	0.8234
Epoca	901.47	2	450.753	38.20	0.0000
Origen*Epoca	241.669	2	120.85	10.24	0.0001
Error	1569.47	133	11.8005		
Total (corr.)	3321.26	143			

Tabla 32. Análisis de la varianza para ST

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	212.275	1	212.275	0.83	0.3628
Rep (Año)	5896.67	4	1474.17	5.79	0.0003
Origen	468.105	1	468.105	1.84	0.1774
Epoca	18946.4	2	9473.22	37.21	0.0000
Origen*Epoca	6496.22	2	3248.11	12.76	0.0000
Error	33858.3	133	254.574		
Total (corr.)	65878.0	143			

Tabla 33. Análisis de la varianza para SV

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0.09396	1	0.09396	0.00	0.9473
Rep (Año)	309.519	4	77.3798	3.61	0.0079
Origen	4.3258	1	4.3258	0.20	0.6539
Epoca	456.206	2	228.103	10.65	0.0001
Origen*Epoca	177.149	2	88.5744	4.13	0.0181
Error	2849.53	133	21.425		
Total (corr.)	3796.82	143			

Tabla 34. Análisis de la varianza para AveHB

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	38.2121	1	38.2121	0.60	0.4408
Rep (Año)	784.157	4	196.039	3.07	0.0187
Origen	0.8045	1	0.8045	0.01	0.9108
Epoca	3020.33	2	1510.17	23.62	0.0000
Origen*Epoca	502.855	2	251.427	3.93	0.0219
Error	8502.86	133	63.9313		
Total (corr.)	12849.2	143			

Tabla 35. Análisis de la varianza para It

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	38831.2	2	19415.6	2.60	0.0822
Origen	45075	1	45075	6.03	0.0168
Repetición	223632	2	111816	14.97	0.0000
Origen*Epoca	9881.4	2	4940.7	0.66	0.5196
Error	478105	64	7470.39		
Total (corr.)	795524	71			

Tabla 36. Análisis de la varianza para IL.

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	30866.8	2	15433.4	2.73	0.0731
Origen	36856.1	1	36856.1	6.51	0.0131
Repetición	97388.1	2	48694	8.60	0.0005
Origen*Epoca	77757.8	2	38878.9	6.87	0.0020
Error	362372	64	5662.07		
Total (corr.)	605241	71			

Tabla 37. Análisis de la varianza para K t.

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.00883549	2	0.00441775	0.97	0.3860
Origen	0.0165473	1	0.0165473	3.62	0.0616
Repetición	0.00819182	2	0.00409591	0.90	0.4134
Origen*Epoca	0.0231528	1	0.0115764	2.53	0.0875
Error	0.29266	64	0.00457282		
Total (corr.)	0.323857	71			

Tabla 38. Análisis de la varianza para K L.

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.016845	2	0.00842251	1.19	0.3122
Origen	0.0145683	1	0.0145683	2.05	0.1571
Repetición	0.00369913	2	0.00184957	0.26	0.7716
Origen*Epoca	0.00984587	2	0.00492294	0.69	0.5038
Error	0.454672	64	0.00710425		
Total (corr.)	0.499626	71			

Tabla 39. Análisis de la varianza para K med.

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.0113678	2	0.00568388	1.13	0.3298
Origen	0.0155397	1	0.0155397	3.09	0.0838
Repetición	0.00503988	2	0.00251994	0.50	0.6087
Origen*Epoca	0.00979037	2	0.00489518	0.97	0.3838
Error	0.322316	64	0.00503618		
Total (corr.)	0.364054	71			

Tabla 40. Análisis de la varianza para FRI t.

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	162.536	2	81.268	2.96	0.0588
Origen	293.86	1	293.86	10.72	0.0017
Repetición	46.7267	2	23.3633	0.85	0.4313
Origen*Epoca	28.3958	2	14.1979	0.52	0.5983
Error	1755.03	64	27.4224		
Total (corr.)	2286.55	71			

Tabla 41. Análisis de la varianza para FRI L.

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	88.3499	2	44.175	1.80	0.1743
Origen	257.005	1	257.005	10.45	0.0019
Repetición	173.254	2	86.6268	3.52	0.0354
Origen*Epoca	391.661	2	195.83	7.96	0.0008
Error	1574.59	64	24.6029		
Total (corr.)	2484.86	71			

Tabla 42. Análisis de la varianza para LAI

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.336866	2	0.168433	4.59	0.0317
Origen	0.000941844	1	0.000941844	0.03	0.8733
Repetición	0.0313156	2	0.0156578	0.43	0.6547
Origen*Epoca	0.720949	2	0.360474	9.82	0.0002
Error	2.3499	64	0.0367172		
Total (corr.)	3.43997	71			

Tabla 43. Análisis de la varianza para SAI

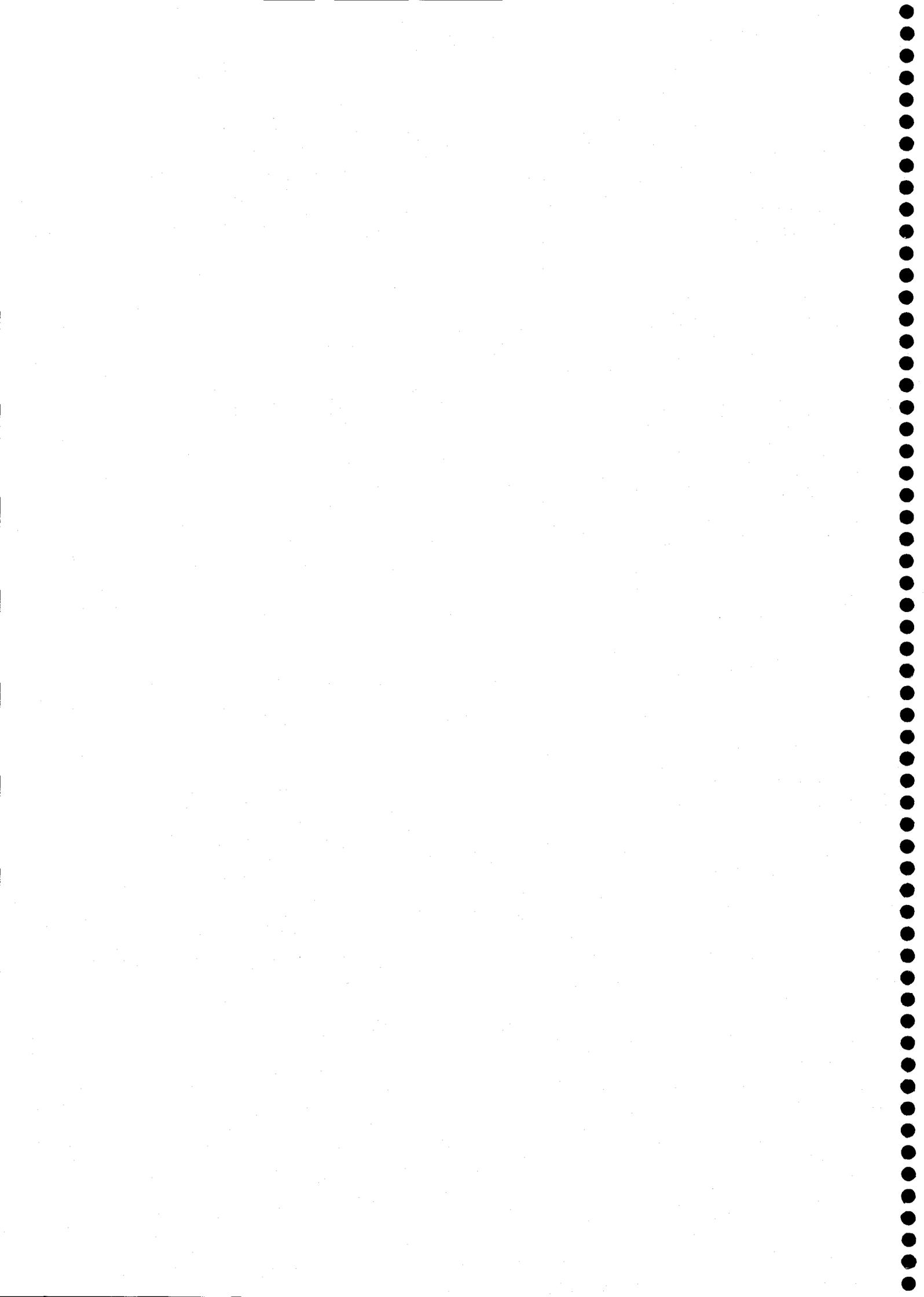
Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.419509	2	0.209754	3.83	0.0268
Origen	0.365162	1	0.365162	6.67	0.0121
Repetición	0.184681	2	0.0923403	1.69	0.1931
Origen*Epoca	0.0960435	2	0.0480217	0.88	0.4207
Error	3.50225	64	0.0547226		
Total (corr.)	4.56764	71			

Tabla 44. Análisis de la varianza para EAI

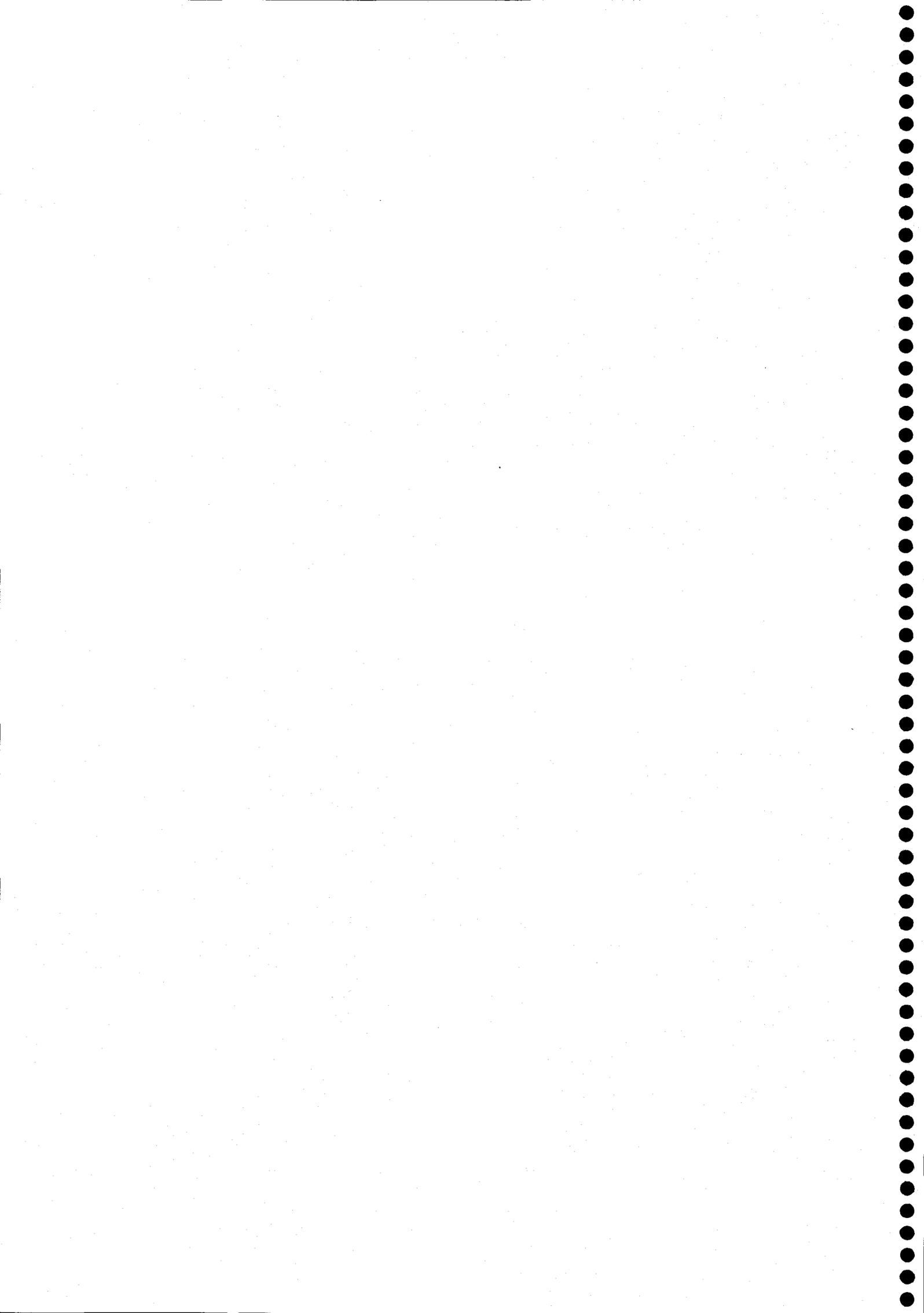
Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.656592	2	0.328296	21.47	0.0000
Origen	0.00587615	1	0.00587615	0.38	0.5375
Repetición	0.12509	2	0.0625449	4.09	0.0213
Origen*Epoca	0.0802064	2	0.0401032	2.62	0.0804
Error	0.978546	64	0.0152898		
Total (corr.)	1.84631	71			

Tabla 45. Análisis de la varianza para GAI

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.231143	2	0.115572	0.64	0.5282
Origen	0.336136	1	0.336136	1.88	0.1757
Repetición	0.955623	2	0.477811	2.67	0.0773
Origen*Epoca	1.10984	2	0.554921	3.10	0.0521
Error	11.4729	64	0.179265		
Total (corr.)	14.1057	71			



9.- APÉNDICE 2



APÉNDICE 2

Tabla 1. Análisis de la varianza para DSA. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	833,681	1	833,681	135,152728	0,0000
Rep (Año)	24,5556	4	6,1389	0,99521169	0,418
Genotipo	1072,15	11	97,4681818	15,8011165	0,0000
Epoca	858,861	2	429,4305	18,1203649	s***
Gen dentro Epoca	213,289	9	23,6987778	3,84194249	s***
Error	339,264	55	6,16843636		
Total (corr.)	2269,6506	71			

Tabla 2. Análisis de la varianza para DAM. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	60,5	1	60,5	8,26252353	0,0655
Rep (Año)	52,4444	4	13,1111	1,79059128	0,054
Genotipo	182,944	11	16,6312727	2,27134351	0,2026
Epoca		2	0	0	n.s
Gen dentro Epoca	182,944	9	20,3271111	2,77608651	n.s
Error	402,722	55	7,32221818		
Total (corr.)	698,6104	71			

Tabla 3. Análisis de la varianza para DSM. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1343,35	1	1343,35	397,374564	0,0000
Rep (Año)	14,2222	4	3,55555	1,05176248	0,3892
Genotipo	1124,15	11	102,195455	30,2303005	0,0000
Epoca	922,861	2	461,4305	20,6314031	s***
Gen dentro Epoca	201,289	9	22,3654444	6,61589216	s***
Error	185,931	55	3,38056364		
Total (corr.)	2667,6532	71			

Tabla 4. Análisis de la varianza para DSA. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1050,35	1	1050,35	181,450334	0,0000
Rep (Año)	53,4444	4	13,3611	2,30816019	0,0694
Genotipo	507,708	11	46,1552727	7,97342756	0,0000
Epoca	11,5833	2	5,79165	0,10506401	n.s
Gen dentro Epoca	496,1247	9	55,1249667	9,52296244	s***
Error	318,375	55	5,78863636		
Total (corr.)	1929,8774	71			

Tabla 5. Análisis de la varianza para DAM. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	15,125	1	15,125	1,93565538	0,1697
Rep (Año)	42,2778	4	10,56945	1,35264878	0,2112
Genotipo	320,153	11	29,1048182	3,72475359	0,0005
Epoca	31,4444	2	15,7222	0,49011287	n.s
Gen dentro Epoca	288,7086	9	32,0787333	4,10534697	s***
Error	429,764	55	7,81389091		
Total (corr.)	807,3198	71			

Tabla 6. Análisis de la varianza para DSM. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1317,56	1	1317,56	607,822382	0,0000
Rep (Año)	17,2222	4	4,30555	1,98625463	0,1094
Genotipo	183,1111	11	16,6464636	7,67941739	0,0000
Epoca	39,5278	2	19,7639	1,23882861	n.s
Gen dentro Epoca	143,5833	9	15,9537	7,35982872	s***
Error	119,222	55	2,16767273		
Total (corr.)	1637,1153	71			

Tabla 7. Análisis de la varianza para Yha. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	926282	1	926282	10.1999548	0.0023
Rep (Año)	512902	4	128225.5	1.41198285	0.2422
Genotipo	11354000	11	1032181.82	11.3660935	0.0000
Epoca	7288060	2	3644030	8.06609788	s***
Gen dentro Epoca	4065940	9	451771.111	4.97477538	s***
Error	4994680	55	90812.3636		
Total (corr.)	17787864	71			

Tabla 8. Análisis de la varianza para Ypl. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1.32367	1	1.32367	41.2061842	0.0000
Rep (Año)	0.0368469	4	0.00921173	0.28676334	0.8853
Genotipo	2.70961	11	0.24632818	7.66825903	0.0000
Epoca	1.40724	2	0.70362	4.86235094	s**
Gen den Epoca	1.30237	9	0.14470778	4.50478997	s***
Error	1.76677	55	0.03212309		
Total (corr.)	5.8368969	71			

Tabla 9. Análisis de la varianza para NEm². España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	5791.6	1	5791.6	2.84363227	0.0974
Rep (Año)	4205.72	4	1051.43	0.51624426	0.7241
Genotipo	103544	11	9413.09091	4.62175722	0.0001
Epoca	32469	2	16234.5	2.05572283	n.s
Gen dentro Epoca	71075	9	7897.22222	3.87747703	s***
Error	112018	55	2036.69091		
Total (corr.)	225559.32	71			

Tabla 10. Análisis de la varianza para NEP. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1.125	1	1.125	22.1333114	0.0000
Rep (Año)	0.05611	4	0.0140275	0.2759778	0.8923
Genotipo	2.05611	11	0.18691909	3.6774564	0.0006
Epoca	0.635278	2	0.317639	2.01202605	n.s
Gen dentro Epoca	1.420832	9	0.15787022	3.10594737	s***
Error	2.79556	55	0.05082836		
Total (corr.)	6.03278	71			

Tabla 11. Análisis de la varianza para NeE. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	245.365	1	245.365	95.9929651	0.0000
Rep (Año)	6.43758	4	1.609395	0.62963584	0.6434
Genotipo	66.4013	11	6.03648182	2.36162366	0.0181
Epoca	32.7019	2	16.35095	4.3668003	s**
Gen dentro Epoca	33.6994	9	3.74437778	1.46489485	n.s
Error	140.584	55	2.55607273		
Total (corr.)	458.78788	71			

Tabla 12. Análisis de la varianza para NGes. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0.772686	1	0.772686	16.0323418	0.0002
Rep (Año)	0.044363	4	0.01109075	0.23012025	0.9203
Genotipo	3.56472	11	0.32406545	6.72398378	0.0000
Epoca	2.40768	2	1.20384	9.36403236	s***
Gen dentro Epoca	1.15704	9	0.12856	2.66747147	s**
Error	2.65075	55	0.04819545		
Total (corr.)	7.032519	71			

Tabla 13. Análisis de la varianza para NGE. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	137.926	1	137.926	11.6496026	0.0012
Rep (Año)	9.51164	4	2.37791	0.2008447	0.9368
Genotipo	514.732	11	46.7938182	3.95233232	0.0003
Epoca	245.931	2	122.9655	4.11713312	s*
Gen dentro Epoca	268.801	9	29.8667778	2.52262875	s**
Error	651.175	55	11.8395455		
Total (corr.)	1313.34464	71			

Tabla 14. Análisis de la varianza para Grnm². España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	903872	1	903872	1.58378525	0.2135
Rep (Año)	2631170	4	657792.5	1.1525991	0.3418
Genotipo	77042900	11	7003900	12.2723942	0.0000
Epoca	47501800	2	23750900	7.23595601	s**
Gen dentro Epoca	29541100	9	3282344.44	5.75139921	s***
Error	31388700	55	570703.636		
Total (corr.)	111966642	71			

Tabla 15. Análisis de la varianza para PMG. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	561.777	1	561.777	73.2508825	0.0000
Rep (Año)	8.0072	4	2.0018	0.26101748	0.9017
Genotipo	463.059	11	42.0962727	5.48899141	0.0000
Epoca	10.164	2	5.082	0.1009903	n.s
Gen dentro Epoca	452.895	9	50.3216667	6.56151194	s***
Error	421.807	55	7.66921818		
Total (corr.)	1454.6502	71			

Tabla 16. Análisis de la varianza para LEP. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0.0396681	1	0.0396681	0.12660497	0.7233
Rep (Año)	3.95231	4	0.9880775	3.15355472	0.021
Genotipo	12.9645	11	1.17859091	3.76159859	0.0005
Epoca	4.18334	2	2.09167	2.14379763	n.s
Gen dentro Epoca	8.78116	9	0.97568444	3.11400097	s***
Error	17.2327	55	0.31332182		
Total (corr.)	34.1891781	71			

Tabla 17. Análisis de la varianza para I.C.. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	34.9349	1	34.9349	4.04534918	0.0492
Rep (Año)	14.5556	4	3.6389	0.42137293	0.7925
Genotipo	1180.39	11	107.308182	12.4259427	0.0000
Epoca	1020.11	2	510.055	28.6404729	s***
Gen dentro Epoca	160.28	9	17.8088889	2.06221212	s**
Error	474.97	55	8.63581818		
Total (corr.)	1704.8505	71			

Tabla 18. Análisis de la varianza para LTP. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1669.94	1	1669.94	37.9032185	0.0000
Rep (Año)	83.0868	4	20.7717	0.47146262	0.7564
Genotipo	18608.1	11	1691.64545	38.3958749	0.0000
Epoca	16791.5	2	8395.75	41.5951503	s***
Gen dentro Epoca	1816.6	9	201.844444	4.58133471	s***
Error	2423.19	55	44.058		
Total (corr.)	22784.3168	71			

Tabla 19. Análisis de la varianza para Yha. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1269.96	1	1269.96	0.01631055	0.8988
Rep (Año)	98772.8	4	24693.2	0.31714354	0.8653
Genotipo	5507870	11	500715.4	6.43086655	0.0000
Epoca	3050040	2	1525020	5.58426742	S**
Gen dentro Epoca	2457830	9	273092.2	3.50742048	S***
Error	4282370	55	77861.3		
Total (corr.)	9890282.76	71			

Tabla 20. Análisis de la varianza para Ypl. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1.6763	1	1.6763	32.6098413	0.0000
Rep (Año)	0.2729	4	0.068225	1.32721257	0.2781
Genotipo	2.32431	11	0.21130091	4.11053458	0.0002
Epoca	0.5994	2	0.2997	1.56373376	n.s
Gen dentro Epoca	1.72491	9	0.19165667	3.72838602	s***
Error	2.82726	55	0.05140473		
Total (corr.)	7.10077	71			

Tabla 21. Análisis de la varianza para NEm². Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1461.6	1	1461.6	1.07744848	0.3038
Rep (Año)	4669.7	4	1167.4	0.86058765	0.4934
Genotipo	116860	11	10623.6	7.83143188	0.0000
Epoca	44427.7	2	22213.8	2.7601588	n.s
Gen dentro Epoca	72432.3	9	8048.0	5.93277317	s***
Error	74609.6	55	1356.5		
Total (corr.)	197600.9	71			

Tabla 22. Análisis de la varianza para NEP. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	2.067	1	2.067	33.7965991	0.0000
Rep (Año)	0.195556	4	0.048889	0.79936233	0.5308
Genotipo	2.85778	11	0.25979818	4.2478447	0.0001
Epoca	0.6169	2	0.30845	1.23882136	n.s
Gen dentro Epoca	2.24088	9	0.24898667	4.07107042	s***
Error	3.3638	55	0.06116		
Total (corr.)	8.484136	71			

Tabla 23. Análisis de la varianza para NeE. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	254.6	1	254.6	394.829963	0.0000
Rep (Año)	4.11919	4	1.0297975	1.59699493	0.1881
Genotipo	39.0667	11	3.55151818	5.50764255	0.0000
Epoca	13.1292	2	6.5646	2.27783711	n.s
Gen dentro Epoca	25.9375	9	2.88194444	4.46927737	s***
Error	35.4659	55	0.64483455		
Total (corr.)	333.25179	71			

Tabla 24. Análisis de la varianza para NGes. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0.802844	1	0.802844	49.4755347	0.0000
Rep (Año)	0.649664	4	0.162416	10.0089413	0.4151
Genotipo	1.4603	11	0.13275455	8.18104405	0.0000
Epoca	0.138398	2	0.069199	0.4711325	n.s
Gen dentro Epoca	1.321902	9	0.146878	9.05140674	s***
Error	0.89249	55	0.01622709		
Total (corr.)	3.805298	71			

Tabla 25. Análisis de la varianza para NGE. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	188.774	1	188.774	57.7704887	0.0000
Rep (Año)	34.8783	4	8.719575	2.66845068	0.417
Genotipo	229.15	11	20.8318182	6.37515927	0.0000
Epoca	6.70321	2	3.351605	0.13560297	n.s
Gen dentro Epoca	222.44679	9	24.71631	7.56392992	s***
Error	179.721	55	3.26765455		
Total (corr.)	632.5233	71			

Tabla 26. Análisis de la varianza para Grnm². Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	7523540	1	7523540	14.6492594	0.0003
Rep (Año)	715433	4	178858.2	0.34825905	0.8441
Genotipo	52316900	11	4756081.8	9.26067732	0.0000
Epoca	20413700	2	10206850	2.87938671	n.s
Gen dentro Epoca	31903200	9	6.90216237	6.90216237	s***
Error	28246800	55	513578.2		
Total (corr.)	88802673	71			

Tabla 27. Análisis de la varianza para PMG. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	511.769	1	511.769	90.4493499	0.0000
Rep (Año)	15.4131	4	3.853275	0.68102253	0.6081
Genotipo	603.352	11	54.8501818	9.69414577	0.0000
Epoca	63.6344	2	31.8172	0.53056413	n.s
Gen dentro Epoca	539.7176	9	59.9686222	10.5987719	s***
Error	311.194	55	5.65807273		
Total (corr.)	1441.7281	71			

Tabla 28. Análisis de la varianza para LEP. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0.193235	1	0.193235	0.73726189	0.3943
Rep (Año)	1.78749	4	0.4468725	1.7049813	0.1621
Genotipo	21.6416	11	1.96741818	7.50641675	0.0000
Epoca	1.82539	2	0.912695	0.414522	n.s
Gen dentro Epoca	19.81621	9	2.20180111	8.40067297	s***
Error	14.4154	55	0.26209818		
Total (corr.)	38.037725	71			

Tabla 29. Análisis de la varianza para I.C..Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	60.4518	1	60.4518	8.17446452	0.006
Rep (Año)	37.4376	4	9.3594	1.26560472	0.2946
Genotipo	246.606	11	22.4187273	3.03152413	0.0032
Epoca	82.897	2	41.4485	2.27865603	n.s
Gen dentro Epoca	163.709	9	18.1898889	2.45968857	s**
Error	406.736	55	7.3952		
Total (corr.)	751.2314	71			

Tabla 30. Análisis de la varianza para LTP. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	349.14	1	349.14	6.74308931	0.012
Rep (Año)	356.014	4	89.0035	1.71896245	0.1589
Genotipo	16221.6	11	1474.69091	28.4813327	0.0000
Epoca	8872.79	2	4436.395	5.43320007	s**
Gen dentro Epoca	7348.81	9	816.534444	15.770077	s***
Error	2847.76	55	51.7774545		
Total (corr.)	19774.514	71			

Tabla 31. Análisis de la varianza para Fo. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	217634	1	217634	333,923914	0,0000
Rep (Año)	2027,94	4	506,985	0,77788588	0,5444
Genotipo	25177,3	11	2288,84545	3,51186043	0,0009
Epoca	259,643	2	129,8215	0,04689018	n.s
Gen dentro Epoca	24917,657	9	2768,62856	4,24800942	s***
Error	35846,1	55	651,747273		
Total (corr.)	280685,34	71			

Tabla 32. Análisis de la varianza para Fm. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	6201070	1	6201070	141,275506	0,0000
Rep (Año)	335750	4	83937,5	1,91230107	0,1214
Genotipo	1271070	11	115551,818	2,63255238	0,0089
Epoca	147217	2	73608,5	0,589469	n.s
Gen dentro Epoca	1123853	9	124872,556	2,84490152	s***
Error	2414140	55	43893,4545		
Total (corr.)	10222030	71			

Tabla 33. Análisis de la varianza para Fv. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	4095290	1	4095290	101,392293	0,0000
Rep (Año)	338485	4	84621,25	2,09507569	0,0938
Genotipo	1036420	11	94220	2,33272413	0,0195
Epoca	138568	2	69284	0,69449753	n.s
Gen dentro Epoca	897852	9	99761,3333	2,46991795	n.s
Error	2221480	55	40390,5455		
Total (corr.)	7691675	71			

Tabla 34. Análisis de la varianza para Fv/Fo. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0,449716	1	0,449716	2,84684761	0,0972
Rep (Año)	1,31758	4	0,329395	2,0851768	0,0952
Genotipo	2,59027	11	0,23547909	1,49065874	0,1616
Epoca	0,453017	2	0,2265085	0,95383022	n.s
Gen dentro Epoca	2,137253	9	0,23747256	1,50327802	n.s
Error	8,68834	55	0,15796982		
Total (corr.)	13,045906	71			

Tabla 35. Análisis de la varianza para Fv/Fm. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0,00129584	1	0,00129584	3,53072426	0,0655
Rep (Año)	0,00364914	4	0,00091229	2,48566705	0,054
Genotipo	0,00562344	11	0,00051122	1,39290597	0,2026
Epoca	0,00100319	2	0,0005016	0,97708024	n.s
Gen dentro Epoca	0,00462025	9	0,00051336	1,39873482	n.s
Error	0,020186	55	0,00036702		
Total (corr.)	0,03075442	71			

Tabla 36. Análisis de la varianza para $t_{1/2}$. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0,0968398	1	0,0968398	40,9990686	0,0000
Rep (Año)	0,00696498	4	0,00174125	0,73719094	0,5706
Genotipo	0,219607	11	0,01996427	8,45227465	0,0000
Epoca	0,117443	2	0,0587215	5,17299146	s**
Gen dentro Epoca	0,102164	9	0,01135156	4,80590836	s***
Error	0,12991	55	0,002362		
Total (corr.)	0,45332178	71			

Tabla 37. Análisis de la varianza para CTDa. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	23,0011	1	23,0011	54,7730599	0,0000
Rep (Año)	3,17949	4	0,7948725	1,89284856	0,1247
Genotipo	24,5275	11	2,22977273	5,30981019	0,0000
Epoca	8,15084	2	4,07542	2,23969845	n.s
Gen dentro Epoca	16,37666	9	1,81962889	4,33312503	s***
Error	23,0964	55	0,41993455		
Total (corr.)	73,80449	71			

Tabla 38. Análisis de la varianza para SPAD. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	53,5605	1	53,5605	10,4542785	0,0030
Rep (Año)	19,3141	4	4,828525	0,94246217	0,4861
Genotipo	212,684	11	19,3349091	3,77391033	0,0011
Epoca	66,5537	2	33,27685	2,04948358	n.s
Gen dentro Epoca	146,1303	9	16,2367	3,1691822	s***
Error	281,782	55	5,12330909		
Total (corr.)	567,3406	71			

Tabla 39. Análisis de la varianza para la composición isotópica en ¹³C. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	9,30242	1	9,30242	101,716524	0,0000
Rep (Año)	1,35469	4	0,3386725	3,70318579	0,0097
Genotipo	3,29349	11	0,29940818	3,27385343	0,0017
Epoca	1,73285	2	0,866425	4,9965559	s**
Gen dentro Epoca	1,56064	9	0,17340444	1,89607622	n.s
Error	5,02999	55	0,09145436		
Total (corr.)	18,98059	71			

Tabla 40. Análisis de la varianza para la discriminación isotópica del ¹³C. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	10,0158	1	10,0158	101,525456	0,0000
Rep (Año)	1,45545	4	0,3638625	3,68830309	0,0099
Genotipo	3,54947	11	0,32267909	3,27084623	0,0017
Epoca	1,86716	2	0,93358	4,99445405	s**
Gen dentro Epoca	1,68231	9	0,18692333	1,89475395	n.s
Error	5,42592	55	0,09865309		
Total (corr.)	20,44664	71			

Tabla 41. Análisis de la varianza para Fo. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	203092	1	203092	298,083682	0,0000
Rep (Año)	3110,77	4	777,6925	1,14144055	0,3468
Genotipo	26120,9	11	2374,62727	3,48530538	0,0010
Epoca	5932,6	2	2966,3	1,32238475	n.s
Gen dentro Epoca	20188,3	9	2243,14444	3,29232444	s***
Error	37472,9	55	681,325455		
Total (corr.)	269796,57	71			

Tabla 42. Análisis de la varianza para Fm. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	8330680	1	8330680	148,690694	0,0000
Rep (Año)	135456	4	33864	0,60442385	0,6611
Genotipo	483082	11	43916,5455	0,78384737	0,6546
Epoca	5363,02	2	2681,51	0,05051838	n.s
Gen dentro Epoca	477718,98	9	53079,8867	0,94739987	n.s
Error	3081480	55	56026,9091		
Total (corr.)	12030698	71			

Tabla 43. Análisis de la varianza para Fv. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	5932320	1	5932320	111,139058	111,14
Rep (Año)	166606	4	41651,5	0,78032009	0,78
Genotipo	407115	11	37010,4545	0,69337241	0,7390
Epoca	721,27	2	360,635	0,00798663	n.s
Gen dentro Epoca	406393,73	9	45154,8589	0,84595377	n.s
Error	2935760	55	53377,4545		
Total (corr.)	9441801	71			

Tabla 44. Análisis de la varianza para Fv/Fo. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	2,41069	1	2,41069	10,6965447	0,0019
Rep (Año)	1,20022	4	0,300055	1,33138301	0,2699
Genotipo	2,05827	11	0,18711545	0,83025558	0,6109
Epoca	0,358572	2	0,179286	0,94932982	n.s
Gen dentro Epoca	1,699698	9	0,18885533	0,83797565	n.s
Error	12,3954	55	0,22537091		
Total (corr.)	18,06458	71			

Tabla 45. Análisis de la varianza para Fv/Fm. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0,00510269	1	0,00510269	9,95809338	0,0026
Rep (Año)	0,00207325	4	0,00051831	1,01150653	0,4095
Genotipo	0,00441144	11	0,00040104	0,7826448	0,6557
Epoca	0,00047071	2	0,00023536	0,53751719	n.s
Gen dentro Epoca	0,00394073	9	0,00043786	0,85449761	n.s
Error	0,0281829	55	0,00051242		
Total (corr.)	0,03977028	71			

Tabla 46. Análisis de la varianza para $t_{1/2}$. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0,143918	1	0,143918	43,7777016	0,0000
Rep (Año)	0,0206863	4	0,00517158	1,57311571	0,1944
Genotipo	0,164944	11	0,01499491	4,56122692	0,0001
Epoca	0,115031	2	0,0575155	10,3708353	s***
Gen dentro Epoca	0,049913	9	0,00554589	1,68697639	n.s
Error	0,180811	55	0,00328747		
Total (corr.)	0,5103593	71			

Tabla 47. Análisis de la varianza para CTDa. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	16,8782	1	16,8782	86,5169576	0,0000
Rep (Año)	3,53282	4	0,883205	4,52727243	0,0031
Genotipo	37,9943	11	3,45402727	17,7052015	0,0000
Epoca	15,1066	2	7,5533	2,97014117	n.s
Gen dentro Epoca	22,8877	9	2,54307778	13,0357119	s***
Error	10,7297	55	0,19508545		
Total (corr.)	69,13502	71			

Tabla 48. Análisis de la varianza para SPAD. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	4,20983	1	4,20983	0,91697088	0,3425
Rep (Año)	40,7215	4	10,180375	2,21745473	0,0789
Genotipo	171,88	11	15,6254545	3,40348348	0,0012
Epoca	53,2623	2	26,63115	2,02061202	n.s
Gen dentro Epoca	118,6177	9	13,1797444	2,87076721	s***
Error	252,506	55	4,59101818		
Total (corr.)	469,31733	71			

Tabla 49. Análisis de la varianza para la composición isotópica en ^{13}C . Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	8,13389	1	8,13389	157,966381	0,0000
Rep (Año)	1,11452	4	0,27863	5,41120825	0,0010
Genotipo	6,95114	11	0,63192182	12,2724063	0,0000
Epoca	3,67729	2	1,838645	5,05453976	s**
Gen dentro Epoca	3,27385	9	0,36376111	7,06451971	s***
Error	2,83202	55	0,05149127		
Total (corr.)	19,03157	71			

Tabla 50. Análisis de la varianza para la discriminación isotópica del ^{13}C . Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	8,75905	1	8,75905	157,597683	0,0000
Rep (Año)	1,20002	4	0,300005	5,39785627	0,0010
Genotipo	7,48309	11	0,68028091	12,2399912	0,0000
Epoca	3,95914	2	1,97957	5,05572724	s**
Gen dentro Epoca	3,52395	9	0,39155	7,04498466	s***
Error	3,05682	55	0,05557855		
Total (corr.)	20,49898	71			

Tabla 51. Análisis de la varianza para LHB. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	228,507	1	228,507	48,7151872	0,0000
Rep (Año)	20,257	4	5,06425	1,07964258	0,3755
Genotipo	141,071	11	12,8246364	2,73407187	0,0068
Epoca	49,1435	2	24,57175	2,40565391	n.s
Gen dentro Epoca	91,9275	9	10,2141667	2,17754835	s**
Error	257,987	55	4,69067273		
Total (corr.)	647,822	71			

Tabla 52. Análisis de la varianza para LP. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1791,31	1	1791,31	95,12605	0,0000
Rep (Año)	25,5428	4	6,3857	0,33910737	0,8504
Genotipo	1559,2	11	141,745455	7,52727624	0,0000
Epoca	481	2	240,5	2,00751252	n.s
Gen dentro Epoca	1078,2	9	119,8	6,36188085	s***
Error	1035,7	55	18,8309091		
Total (corr.)	4411,7528	71			

Tabla 53. Análisis de la varianza para LT. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	0,0130915	1	0,0130915	0,00100699	0,9748
Rep (Año)	343,649	4	85,91225	6,60830189	0,0002
Genotipo	9058,44	11	823,494545	63,342545	0,0000
Epoca	7469,53	2	3734,765	21,1546815	s***
Gen dentro Epoca	1588,91	9	176,545556	13,5797436	s***
Error	715,036	55	13,0006545		
Total (corr.)	10117,1381	71			

Tabla 54. Análisis de la varianza para LV. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	8,956	1	8,956	2,88152845	0,0952
Rep (Año)	67,142	4	16,7855	5,40061365	0,001
Genotipo	947,897	11	86,1724545	27,7253662	0,0000
Epoca	762,141	2	381,0705	18,4631156	s***
Gen dentro Epoca	185,756	9	20,6395556	6,64062825	s***
Error	170,944	55	3,10807273		
Total (corr.)	1194,939	71			

Tabla 55. Análisis de la varianza para SHB. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	108,649	1	108,649	31,8628962	0,0000
Rep (Año)	9,846	4	2,4615	0,7218706	0,5807
Genotipo	119,059	11	10,8235455	3,1741618	0,0022
Epoca	6,389	2	3,1945	0,2551744	n.s
Gen dentro Epoca	112,67	9	12,5188889	3,67134586	s***
Error	187,544	55	3,40989091		
Total (corr.)	425,098	71			

Tabla 56. Análisis de la varianza para SP. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	286,76	1	286,76	54,7753667	0,0000
Rep (Año)	31,7165	4	7,929125	1,51457919	0,2106
Genotipo	640,281	11	58,2073636	11,1184604	0,0000
Epoca	338,609	2	169,3045	5,05098418	s**
Gen dentro Epoca	301,672	9	33,5191111	6,40264195	s***
Error	287,936	55	5,2352		
Total (corr.)	1246,6935	71			

Tabla 57. Análisis de la varianza para ST. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	329,776	1	329,776	2,66981079	0,1080
Rep (Año)	5880,9	4	1470,225	11,9026933	0,0000
Genotipo	29168,4	11	2651,67273	21,4674945	0,0000
Epoca	22986,6	2	11493,3	16,7329419	s***
Gen dentro Epoca	6181,8	9	686,866667	5,56075651	s***
Error	6793,62	55	123,520364		
Total (corr.)	42172,696	71			

Tabla 58. Análisis de la varianza para SV. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	68,413	1	68,413	3,85501169	0,0547
Rep (Año)	232,69	4	58,1725	3,27796862	0,0176
Genotipo	807,125	11	73,375	4,13461598	0,0002
Epoca	460,761	2	230,3805	5,98625868	s**
Gen dentro Epoca	346,364	9	38,4848889	2,16858925	s**
Error	976,058	55	17,7465091		
Total (corr.)	2084,286	71			

Tabla 59. Análisis de la varianza para AveHB. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	218,5	1	218,5	4,88736788	0,0312
Rep (Año)	527,708	4	131,927	2,95091891	0,0279
Genotipo	2828,56	11	257,141818	5,75170097	0,0000
Epoca	1642,85	2	821,425	6,23493519	s**
Gen dentro Epoca	1185,71	9	131,745556	2,94686039	s***
Error	2458,89	55	44,7070909		
Total (corr.)	6033,658	71			

Tabla 60. Análisis de la varianza para LHB. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	513,486	1	513,486	92,2389771	0,0000
Rep (Año)	31,4446	4	7,86115	1,41212114	0,2421
Genotipo	276,721	11	25,1564545	4,51892678	0,0001
Epoca	38,476	2	19,238	0,72673928	n.s
Gen dentro Epoca	238,245	9	26,4716667	4,75518214	s***
Error	306,18	55	5,56690909		
Total (corr.)	1127,8316	71			

Tabla 61. Análisis de la varianza para LP. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	869,723	1	869,723	71,8771779	0,0000
Rep (Año)	97,4145	4	24,353625	2,01267511	0,1054
Genotipo	5151,41	11	468,31	38,7028987	0,0000
Epoca	2958,96	2	1479,48	6,07326051	s**
Gen dentro Epoca	2192,45	9	243,605556	20,1324788	s***
Error	665,507	55	12,1001273		
Total (corr.)	6784,0545	71			

Tabla 62. Análisis de la varianza para LT. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	95,0903	1	95,0903	4,24265764	0,0442
Rep (Año)	91,8302	4	22,95755	1,02430032	0,403
Genotipo	4955,22	11	450,474545	20,0988878	0,0000
Epoca	2177,93	2	1088,965	3,52886627	s*
Gen dentro Epoca	2777,29	9	308,587778	13,7683054	s***
Error	1232,71	55	22,4129091		
Total (corr.)	6374,8505	71			

Tabla 63. Análisis de la varianza para LV. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	29,2612	1	29,2612	11,271175	0,0014
Rep (Año)	29,3737	4	7,343425	2,82862728	0,0332
Genotipo	538,646	11	48,9678182	18,8620033	0,0000
Epoca	250,866	2	125,433	3,92277782	s*
Gen dentro Epoca	287,78	9	31,9755556	12,3167226	s***
Error	142,786	55	2,59610909		
Total (corr.)	740,0669	71			

Tabla 64. Análisis de la varianza para SHB. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	179,772	1	179,772	26,6154679	0,0000
Rep (Año)	14,1238	4	3,53095	0,52276153	0,1054
Genotipo	255,38	11	23,2163636	3,43721147	0,0000
Epoca	12,7564	2	6,3782	0,23659611	n.s
Gen dentro Epoca	242,6236	9	26,9581778	3,9911917	s***
Error	371,493	55	6,75441818		
Total (corr.)	820,7688	71			

Tabla 65. Análisis de la varianza para SP. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	258,341	1	258,341	41,6928456	0,0000
Rep (Año)	32,669	4	8,16725	1,31808692	0,2747
Genotipo	1442,17	11	131,106364	21,1588458	0,0000
Epoca	804,56	2	402,28	5,67826728	s**
Gen dentro Epoca	637,61	9	70,8455556	11,4335425	s***
Error	340,796	55	6,19629091		
Total (corr.)	2073,976	71			

Tabla 66. Análisis de la varianza para ST. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	1502,67	1	1502,67	11,0737083	0,0016
Rep (Año)	1304,91	4	326,2275	2,40408617	0,0606
Genotipo	12966,3	11	1178,75455	8,6866604	0,0000
Epoca	2456,1	2	1228,05	1,05159274	n.s
Gen dentro Epoca	10510,2	9	1167,8	8,60593246	s***
Error	7463,34	55	135,697091		
Total (corr.)	23237,22	71			

Tabla 67. Análisis de la varianza para SV. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	75,772	1	75,772	5,26584729	0,0256
Rep (Año)	127,034	4	31,7585	2,2070872	0,0801
Genotipo	713,984	11	64,9076364	4,51081799	0,0001
Epoca	172,594	2	86,297	1,43459059	n.s
Gen dentro Epoca	541,39	9	60,1544444	4,18049039	s***
Error	791,413	55	14,3893273		
Total (corr.)	1708,203	71			

Tabla 68. Análisis de la varianza para AveHB. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Año	36,4775	1	36,4775	0,82375796	0,3680
Rep (Año)	293,67	4	73,4175	1,65796038	0,173
Genotipo	4049,12	11	368,101818	8,31270786	0,0000
Epoca	1880,34	2	940,17	3,90151606	s*
Gen dentro Epoca	2168,78	9	240,975556	5,44186227	s***
Error	2435,5	55	44,2818182		
Total (corr.)	6814,7675	71			

Tabla 69. Análisis de la varianza para It. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	43547.1	2	21773.5	3.59	0.0396
Repetición	177347	2	88673.5	14.62	0.0000
Error	188014	31	6064.97		
Total (corr.)	408908	35			

Tabla 70. Análisis de la varianza para IL. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	70672.5	2	35336.3	6.66	0.0039
Repetición	78454.5	2	39227.3	7.39	0.0024
Error	164531	31	5307.44		
Total (corr.)	313658	35			

Tabla 71. Análisis de la varianza para K t. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.0286634	2	0.0143317	3.30	0.0502
Repetición	0.0142933	2	0.00714664	1.65	0.2092
Error	0.134589	31	0.00434158		
Total (corr.)	0.177546	35			

Tabla 72. Análisis de la varianza para K L. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.0223532	2	0.0111766	1.73	0.1944
Repetición	0.00889559	2	0.00444779	0.69	0.5103
Error	0.20054	31	0.00646905		
Total (corr.)	0.231789	35			

Tabla 73. Análisis de la varianza para K med.. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.0240604	2	0.0120302	2.55	0.0946
Repetición	0.0111888	2	0.0055944	1.18	0.3194
Error	0.146433	31	0.00472363		
Total (corr.)	0.181682	35			

Tabla 74. Análisis de la varianza para FRI t. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	162.785	2	81.3925	2.65	0.0863
Repetición	8.87072	2	4.43536	0.14	0.8659
Error	950.578	31	30.6638		
Total (corr.)	1122.23	35			

Tabla 75. Análisis de la varianza para FRI L. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	345.759	2	172.879	7.18	0.0027
Repetición	63.2679	2	31.634	1.31	0.2832
Error	746.141	31	24.0691		
Total (corr.)	1155.17	35			

Tabla 76. Análisis de la varianza para LAI. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.735176	2	0.367588	16.27	0.0000
Repetición	0.0266147	2	0.0133074	0.59	0.5610
Error	0.700542	31	0.0225981		
Total (corr.)	1.46233	35			

Tabla 77. Análisis de la varianza para SAI. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.395917	2	0.197958	4.22	0.0239
Repetición	0.35432	2	0.17716	3.78	0.0340
Error	1.45286	31	0.0468665		
Total (corr.)	2.2031	35			

Tabla 78. Análisis de la varianza para EAI. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.597421	2	0.29871	19.91	0.0000
Repetición	0.103351	2	0.0516753	3.44	0.0446
Error	0.46521	31	0.0150068		
Total (corr.)	1.16598	35			

Tabla 79. Análisis de la varianza para GAI. España

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	1.09056	2	0.545278	5.44	0.0094
Repetición	1.01938	2	0.509689	5.09	0.0123
Error	3.10639	31	0.100206		
Total (corr.)	5.21632	35			

Tabla 80. Análisis de la varianza para It. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	5165.51	2	2582.76	0.30	0.7455
Repetición	66316.3	2	33158.1	3.81	0.0333
Error	270059	31	8711.58		
Total (corr.)	341541	35			

Tabla 81. Análisis de la varianza para IL. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	37952	2	18976	3.19	0.0551
Repetición	32201.2	2	16100.6	2.70	0.0827
Error	184574	31	5954.0		
Total (corr.)	254727	35			

Tabla 82. Análisis de la varianza para K t. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.00622738	2	0.00311369	0.66	0.5219
Repetición	0.00004981	2	0.00002490	0.01	0.9947
Error	0.134589	31	0.00434158		
Total (corr.)	0.177546	35			

Tabla 83. Análisis de la varianza para K L. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.0083316	2	0.0041658	0.54	0.5884
Repetición	0.00295969	2	0.00147984	0.19	0.8266
Error	0.239379	31	0.00772192		
Total (corr.)	0.250671	35			

Tabla 84. Análisis de la varianza para K med.. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.00004714	2	0.00002357	0.00	0.9955
Repetición	0.00076722	2	0.00038361	0.07	0.9295
Error	0.16222	31	0.0052329		
Total (corr.)	0.163034	35			

Tabla 85. Análisis de la varianza para FRI t. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	28.1468	2	14.0734	0.55	0.5799
Repetición	55.6115	2	27.8058	1.10	0.3469
Error	786.698	31	25.3774		
Total (corr.)	870.457	35			

Tabla 86. Análisis de la varianza para FRI L. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	134.252	2	67.126	2.52	0.0966
Repetición	113.68	2	56.8398	2.14	0.1351
Error	824.753	31	26.6049		
Total (corr.)	1072.68	35			

Tabla 87. Análisis de la varianza para LAI. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.322639	2	0.161319	3.04	0.0624
Repetición	0.00830816	2	0.00415408	0.08	0.9249
Error	1.64575	31	0.0530888		
Total (corr.)	1.9767	35			

Tabla 88. Análisis de la varianza para SAI. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.119635	2	0.0598177	0.99	0.3817
Repetición	0.0137869	2	0.00689344	0.11	0.8922
Error	1.86596	31	0.0601922		
Total (corr.)	1.99938	35			

Tabla 89. Análisis de la varianza para EAI. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.139378	2	0.0696888	4.58	0.0180
Repetición	0.063828	2	0.031914	2.10	0.1396
Error	0.471248	31	0.0152015		
Total (corr.)	0.674453	35			

Tabla 90. Análisis de la varianza para GAI. Italia

Fuente	Suma de cuadrados	gl	Cuadrados medios	F-calc.	Prob.
Epoca	0.211177	2	0.105588	0.45	0.6437
Repetición	0.209879	2	0.104939	0.44	0.6454
Error	7.32556	31	0.236308		
Total (corr.)	7.74661	35			



Biblioteca Universitaria de Granada



01053200