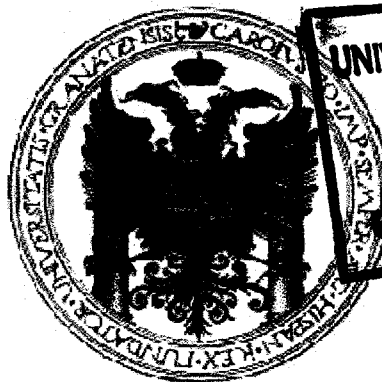


+ 4/10

UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL

UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 18/5/99
ENTRADA NUM. 1649



BIBLIOTECA UNIVERSITARIA
GRANADA
Nº Documento 613377279
Nº Copia 115469207

TESIS DOCTORAL

FORMACIÓN DEL RENDIMIENTO E IDENTIFICACIÓN DE
PARÁMETROS FISIOLÓGICOS DE RESISTENCIA A LA
SEQUÍA EN TRIGO DURO (*Triticum durum* Desf.)
BAJO CONDICIONES MEDITERRÁNEAS

SLIMAN EL HANI
Granada, 1999

FORMACIÓN DEL RENDIMIENTO E IDENTIFICACIÓN
DE PARÁMETROS FISIOLÓGICOS DE RESISTENCIA A
LA SEQUÍA EN TRIGO DURO (*Triticum durum* Desf.)
BAJO CONDICIONES MEDITERRÁNEAS

SLIMAN EL HANI

Memoria presentada para optar al grado de
DOCTOR EN CIENCIAS, Sección
Biológicas.



Fdo. Sliman EL Hani

Vº Bº
El Director del trabajo



Fdo. Dr. Luis F. García del Moral Garrido
Profesor Titular
Dpto. Biología Vegetal
Facultad de Ciencias
Universidad de Granda

Granada, Mayo de 1999

Este trabajo ha sido realizado bajo la dirección del Dr. Luis F. García del Moral Garrido en el Dpto. de Biología Vegetal de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Granada y forma parte de las actividades del Proyecto de investigación "Estudio de criterios morfofisiológicos de selección como aproximación analítica de la mejora del trigo duro para resistencia a la sequía" financiado por CICYT a través el Plan Nacional de I + D Agrario (Ref.: AGF96-1137-CO2-C2).

En primer lugar quisiera expresar mi mayor agradecimiento al Dr. Luis F. García del Moral Garrido, director de la tesis. Sus constantes consejos, su colaboración y su gran confianza que desde el principio puso en mí son, sin duda, las principales causas de que este trabajo se haya podido llevar a cabo.

Mi profundo agradecimiento a toda mi familia, en especial a mis padres y mi hermano Jamal, por todo lo que han hecho para que yo pueda seguir adelante mi carrera científica.

Quiero agradecer también a Dessyanti Noor, por su gran apoyo moral durante la realización de esta tesis.

Mis agradecimientos al Dr. José María Ramos Clavero, por su ayuda y por sus consejos, al Dr. Lamarti Ahmed y la Dra. Asma Boujenna los que me pusieron en contacto con el grupo de "Fisiología y Tecnología de los cultivos".

Agradezco la colaboración de mis compañeros del Departamento, Yahia Rharrabti y María Francisca Nieto Castro por la ayuda prestada en los trabajos de campo y de laboratorio. Agradezco al Dr. José Marinetto Quiles, del CIFA de Granada por su colaboración en la realización de los ensayos de campo. También agradezco a la Dra. Concepció Royo i Calpe, del IRTA de Lérida por la selección del material vegetal y por el suministro de la semilla de las variedades para la siembra. Asimismo al Dr. José Luis Araus de la Universidad de Barcelona por su colaboración en la realización del análisis de la discriminación isotópica.

Quiero expresar mi gratitud a Manuel Pelaez Aguilera, Araceli Cabello García y al Dr. Ignacio Fernández-Figares Ibañez por su ayuda en la realización de los ensayos de campo.

Por último agradezco a la Universidad de Granada, por concederme las becas con cargo a proyectos de investigación, que se están desarrollando actualmente en el Departamento de Biología vegetal, permitiendo la realización de este trabajo.

A mi familia y Dessy.

I. OBJETIVOS	2
II. INTRODUCCIÓN	4
II.1. IMPORTANCIA DEL TRIGO DURO EN EL ÁMBITO MUNDIAL Y NACIONAL.....	4
II.2. PRINCIPALES FACTORES AMBIENTALES QUE LIMITAN EL RENDIMIENTO DEL TRIGO DURO BAJO CONDICIONES MEDITERRÁNEAS.....	5
II.3. ORIGEN, DISTRIBUCIÓN Y CLASIFICACIÓN DEL TRIGO.....	6
II.4. DESARROLLO DE LA PLANTA DE TRIGO.....	9
II.4.1. PERIODO VEGETATIVO.....	10
II.4.1.1. Germinación y emergencia.....	10
II.4.1.2. Ahijamiento.....	11
II.4.2. PERÍODO REPRODUCTIVO.....	14
II.4.2.1. Encañado y desarrollo del área foliar.....	14
II.4.2.2. Espigado.....	17
II.4.3. PERÍODO DE MADURACIÓN.....	19
II.5. PRINCIPALES FACTORES QUE REGULAN EL DESARROLLO DEL TRIGO.....	20
II.6. RENDIMIENTO EN GRANO Y SUS COMPONENTES.....	26
II.7. PRODUCTIVIDAD Y ADAPTABILIDAD.....	28
II.8. MECANISMOS DE ADAPTACIÓN A LA SEQUÍA.....	29
II.8.1. EL AJUSTE FENOLÓGICO COMO MECANISMO DE ADAPTACIÓN A LA SEQUÍA.....	31
II.9. EFECTO DE LA SEQUÍA SOBRE EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES.....	32
II.9.1. SEQUÍA DURANTE EL AHIJAMIENTO.....	32
II.9.2. SEQUÍA EN ANTESIS.....	33
II.9.3. SEQUÍA DURANTE LA MADURACIÓN.....	34
II.10. ALGUNOS CARACTERES MORFOFISIOLÓGICOS RELACIONADOS CON LA RESISTENCIA A LA SEQUÍA.....	36
II.11. PARÁMETROS FISIOLÓGICOS RELACIONADOS CON EL RENDIMIENTO DE LOS CEREALES.....	39
II.11.1. TÉCNICAS DE MEDIDA DE FLUORESCENCIA PARA EL ESTUDIO DE LA FOTOSÍNTESIS.....	39
II.11.2. TEMPERATURA DE LA CUBIERTA.....	41
II.11.3. CONTENIDO DE CLOROFILAS.....	42
II.11.4. DISCRIMINACIÓN ISOTÓPICA DEL CARBONO (Δ).....	42

III. MATERIAL Y MÉTODOS	46
III.1. LOCALIZACIÓN DE LOS ENSAYOS.....	46
III.2. CARACTERIZACIÓN EDAFO-CLIMÁTICA DE LOS EXPERIMENTOS.....	47
III.2.1. CARACTERÍSTICAS EDAFICAS.....	47
III.2.2. CARACTERÍSTICAS CLIMÁTICAS.....	47
III.3. MATERIAL VEGETAL.....	51
III.4. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	53
III.5. CARACTERÍSTICAS AGRONÓMICAS.....	53
III.6. TOMA DE MUESTRAS EN EL CAMPO.....	54
III.7. DETERMINACIÓN DE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO.....	55
III.8. MEDIDA DE LOS PARÁMETROS FISIOLÓGICOS.....	56
III.8.1. FLUORESCENCIA RÁPIDA DE LA CLOROFILA.....	56
III.8.2. TEMPERATURA DE LA CUBIERTA VEGETAL.....	57
III.8.3. CONTENIDO TOTAL DE CLOROFILAS.....	58
III.8.4. COMPOSICION ISOTÓPICA DEL C.....	59
III.9. CALCULO DE LOS COEFICIENTES DE SENDERO.....	60
III.10. ESTUDIO ESTADÍSTICO.....	62
IV. RESULTADOS	64
IV.1. RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES.....	64
IV.1.1. RENDIMIENTO POR Ha Y POR PLANTA.....	64
IV.1.2. NÚMERO DE ESPIGAS POR SUPERFICIE Y POR PLANTA.....	69
IV.1.3. NÚMERO DE ESPIGUILLAS POR ESPIGA.....	72
IV.1.4. NÚMERO DE GRANOS POR ESPIGUILLA.....	74
IV.1.5. NÚMERO DE GRANOS POR ESPIGA.....	74
IV.1.6. PESO MEDIO DE LOS GRANOS.....	77
IV.2. RENDIMIENTO Y COMPONENTES EN EL TALLO PRINCIPAL Y AHIJAMIENTOS.....	79
IV.2.1. TALLO PRINCIPAL.....	80
IV.2.2. AHIJAMIENTOS.....	81
IV.3. TOTAL DE TALLOS EN AHIJADO.....	82
IV.4. SUPERVIVENCIA DE TALLOS.....	85
IV.5. PESO ESPECÍFICO.....	87
IV.6. INDICE DE COSECHA.....	87

IV.7. LONGITUD DEL TALLO PRINCIPAL.....	90
IV.8. RELACIONES ENTRE EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES.....	92
IV.8.1. PRODUCCIÓN POR Ha Y POR PLANTA.....	92
IV.8.2. PRODUCCIÓN EN EL TALLO PRINCIPAL Y AHIJAMIENTOS.....	96
IV.9. ESTUDIO MEDIANTE COEFICIENTES DE SENDERO DE LA FORMACIÓN DEL RENDIMIENTO EN EL AMBIENTE DE SECANO Y REGADÍO.....	98
VI.10. PARÁMETROS FISIOLÓGICOS.....	104
VI.10.1. CONTENIDO DE CLOROFILAS.....	104
VI.10.2. FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA.....	107
VI.10.3. TEMPERATURA DE LA CUBIERTA.....	115
VI.10.4. RELACIÓN ENTRE LOS PARÁMETROS FISIOLÓGICOS.....	119
VI.11. RELACIONES ENTRE LA PRODUCCIÓN DE GRANO Y LOS PARÁMETROS FISIOLÓGICOS.....	120
VI.12. DISCRIMINACIÓN ISOTÓPICA DEL CARBONO (Δ).....	123
V. DISCUSIÓN.....	128
VI. CONCLUSIONES.....	142
VII. BIBLIOGRAFÍA.....	145
VIII. APÉNDICE.....	165

INDICE DE TABLAS

Tabla a.	Clasificación y distribución de las especies del género <i>Triticum</i>	7
Tabla b.	Lista de las variedades utilizadas, cruzamiento, pedigrí y origen.	51
Tabla c.	Lista de las variedades utilizadas y criterios de su selección.	52
Tabla 1.	Comparación de los valores medios por genotipo, ambiente y año de rendimiento y sus componentes.	65
Tabla 2.	Comparación de los valores medios por genotipo, ambiente y año de rendimiento y sus componentes en el tallo principal.	79
Tabla 3.	Comparación de los valores medios por genotipo, ambiente y año de rendimiento y sus componentes en los ahijamientos.	81
Tabla 4.	Comparación de los valores medios por genotipo, ambiente y año de total de tallos en ahijado, supervivencia de tallos, peso específico, índice de cosecha y longitud del tallo principal.	84
Tabla 5.	Coefficientes de correlación simple entre el rendimiento por Ha y por planta y sus componentes para el conjunto de genotipos, ambientes y años.	92
Tabla 6.	Coefficientes de correlación simple entre el rendimiento por Ha y por planta y los componentes del tallo principal para el conjunto de genotipos, ambientes y años.	96
Tabla 7.	Coefficientes de correlación simple entre el rendimiento por Ha y por planta y los componentes de los ahijamientos para el conjunto de genotipos, ambientes y años.	96
Tabla 8.	Comparación de los valores medios por genotipo, ambiente y año de la cantidad de clorofila, parámetros de fluorescencia y temperatura de la cubierta.	105
Tabla 9.	Coefficientes de correlación lineal para el contenido de clorofilas en la hoja bandera, parámetros de fluorescencia de la clorofila y temperatura de la cubierta para el conjunto de genotipos, ambientes y años.	120

Figura 21.	Regresión entre NES y cosecha por Ha.	94
Figura 22.	Regresión entre PMG y cosecha por Ha.	94
Figura 23.	Regresión entre NeE y cosecha por planta.	95
Figura 24.	Regresión entre NGE y cosecha por planta.	95
Figura 25.	Regresión entre NEP y cosecha por planta.	95
Figura 26.	Regresión entre PMG y cosecha por planta.	95
Figura 27.	Media del contenido de clorofilas, por variedad, ambiente y año.	106
Figura 28.	Media de fluorescencia basal, por variedad, ambiente y año.	108
Figura 29.	Media de fluorescencia máxima, por variedad, ambiente y año.	109
Figura 30.	Media de fluorescencia variable, por variedad, ambiente y año.	110
Figura 31.	Media de relación Fv/Fm, por variedad, ambiente y año.	111
Figura 32.	Media de relación Fv/Fo, por variedad, ambiente y año.	112
Figura 33.	Media de la mitad del tiempo de Fm, por variedad, ambiente y año.	113
Figura 34.	Media de la temperatura de la cubierta, por variedad, ambiente y año.	116
Figura 35.	Rango de variación sobre la temperatura media en cada genotipo en el regadío 1997.	117
Figura 36.	Rango de variación sobre la temperatura media en cada genotipo en el secano 1997.	117
Figura 37.	Rango de variación sobre la temperatura media en cada genotipo en el regadío 1998.	118
Figura 38.	Rango de variación sobre la temperatura media en cada genotipo en el secano 1997.	118
Figura 39.	Regresión entre el contenido de clorofila y la cosecha.	121

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Localización geográfica de los ensayos.	46
Figura 2.	Pluviometría y temperatura (Regadío 1996-97).	49
Figura 3.	Pluviometría y temperatura (Secano 1996-97).	49
Figura 4.	Pluviometría y temperatura (Regadío 1997-98).	50
Figura 5.	Pluviometría y temperatura (Secano 1997-98).	50
Figura 6.	Media del rendimiento Ha^{-1} , por variedad, ambiente y año.	66
Figura 7.	Media del rendimiento por planta, variedad, ambiente y año.	67
Figura 8.	Media de espigas por superficie, por variedad, ambiente y año.	70
Figura 9.	Media de espigas por planta, por variedad, ambiente y año.	71
Figura 10.	Media de espiguillas por espiga, por variedad, ambiente y año.	73
Figura 11.	Media del número de granos por espiguilla, por variedad, ambiente y año. .	75
Figura 12.	Media del número de granos por espiga, por variedad, ambiente y año.	76
Figura 13.	Media del peso medio de grano, por variedad, ambiente y año.	78
Figura 14.	Media del total de tallos en ahijado, por variedad, ambiente y año.	83
Figura 15.	Media del porcentaje de supervivencia de tallos, por variedad, ambiente y año.	86
Figura 16.	Media del peso específico, por variedad, ambiente y año.	88
Figura 17.	Media del índice de cosecha, por variedad, ambiente y año.	89
Figura 18.	Media de la longitud del tallo principal, por variedad, ambiente y año.	91
Figura 19.	Regresión entre NeE y cosecha por Ha.	94
Figura 20.	Regresión entre NGE y cosecha por Ha.	94

Figura 40.	Regresión entre la temperatura de la cubierta y la cosecha.	121
Figura 41.	Regresión entre la fluorescencia variable y la cosecha.	122
Figura 42.	Regresión entre la fluorescencia máxima y la cosecha.	122
Figura 43.	Regresión entre Fv/Fo y la cosecha.	122
Figura 44.	Regresión entre Fv/Fm y la cosecha.	122
Figura 45.	Media de discriminación isotópica del ¹³ C en grano, por variedad y ambiente durante la campaña 1996/97.	125
Figura 46.	Regresiones entre la discriminación isotópica y rendimiento grano en los dos ambientes, regadío y seco durante la campaña 1996/97.	126
Figura 47.	Regresiones entre la temperatura de la cubierta y la discriminación isotópica en el regadío y seco durante la campaña 1996/97.	126

ABREVIATURAS

Δ :	Discriminación isotópica del isótopo ^{13}C (‰).
ANOVA:	Análisis de varianza (<i>Analysis of variance</i>).
DSA:	Días desde siembra a antesis.
Fm:	Fluorescencia máxima.
Fo:	Fluorescencia basal.
FSII:	Fotosistema II.
Fv/Fm:	Relación entre fluorescencia variable y fluorescencia máxima.
Fv/Fo:	Relación entre fluorescencia variable y fluorescencia basal.
Fv:	Fluorescencia variable ($Fv = Fm - Fo$).
IC:	Índice de cosecha.
LE:	Longitud de la espiga (cm).
LTP:	Longitud del tallo principal (cm).
MDS:	Mínimas diferencias significativas.
NeE:	Número de espiguillas por espiga.
NEP:	Número de espigas por planta
NES:	Número de espigas por m^2 .
NGE:	Número de granos por espiga.
NGe:	Número de granos por espiguilla.
PE:	Peso específico del grano (Kg/Hl).
PMG:	Peso de mil granos (g).
SPAD:	Contenido de clorofilas totales en unidades SPAD.
T aire:	Temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$).
$T_{1/2}$:	Mitad del tiempo de emisión de fluorescencia máxima.
Temp:	Temperatura de la cubierta ($^{\circ}\text{C}$).
WUE:	Eficiencia en el uso de agua (<i>Water use efficiency</i>)
Yesp:	Producción por espiga (g).
YHa:	Cosecha de grano por hectárea (Kg/Ha).
Ypl:	Cosecha de grano por planta (g).



I. Objetivos

I. OBJETIVOS

El objetivo general de esta Memoria de Tesis Doctoral ha consistido en el estudio de diversos criterios morfofisiológicos en relación con la resistencia a la sequía en trigo duro para ambientes áridos y semiáridos

Este objetivo general se concreta en los siguientes objetivos específicos:

1. Estudiar el rendimiento en grano y sus componentes en 25 genotipos con diferente respuesta al grado de humedad del medio en dos ambientes contrastantes durante dos campaña agrícolas.
2. Valorar la contribución del tallo principal y de los ahijamientos al rendimiento de grano.
3. Analizar la formación del rendimiento bajo condiciones de secano y regadío mediante análisis por coeficientes de sendero.
4. Investigar la relación con la resistencia a la sequía de una serie de parámetros fisiológicos de tipo integrativo, susceptibles de ser utilizados como criterios de selección en un programa analítico de mejora del trigo duro para condiciones mediterráneas.



II. Introducción

II. INTRODUCCIÓN

II.1. IMPORTANCIA DEL TRIGO DURO EN EL ÁMBITO MUNDIAL Y NACIONAL

El trigo duro (*Triticum durum* Desf.) es la especie más cultivada de trigo tetraploide. La producción mundial anual ha crecido de forma progresiva en los últimos años, pasando de 142,8 miles de toneladas en 1975 a 1.111,1 sobre una superficie de 106,2 miles de Ha a 642 miles, respectivamente (Anuario de producción F.A.O., 1997).

En España la superficie dedicada al trigo ha evolucionado significativamente, pasando de 109.400 Ha en 1988 a 613.770 en 1998, lo que representa el 8,3% de la superficie cerealícola española (AETC, 1998). 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 ha estado alrededor de los 36.000 millones de pesetas anuales solamente en concepto de subvenciones directas de la CEE. Esta situación ha provocado un aumento de actividad en los sectores implicados. En particular existe en este momento una gran demanda de variedades de trigo duro adaptadas a las condiciones agroclimáticas españolas.

Las dos amplias áreas de cultivo del trigo duro en España son el Valle del Ebro y Andalucía Oriental. El crecimiento del mismo ha resultado espectacular, pasando desde las 100.000 Ha sembradas anualmente en los años 80, hasta las 600.000 de la actualidad.

Tanto la superficie como la producción de trigo duro están concentradas en la cuenca mediterránea, formando el 58% del área global y el 63% de la producción total mundial, donde el 40% de esta área y el 34% de la producción pertenece al Oeste de Asia y el Norte de África. El resto

(18% de superficie y 29% de producción), corresponde a Europa mediterránea. Los países del tercio norte de América contribuyen con el 19% de la superficie global destinada al trigo duro y con el 24% de la producción mundial. El resto de la superficie (23%) se reparte entre India, Etiopía, Kazajistán y otros países del sur de América. La contribución de estos países a la producción mundial es sólo de 14% (Varughese, 1995).

El trigo duro se destina exclusivamente a la alimentación humana, siendo el cereal que constituye la alimentación básica de los países mediterráneos, donde se utiliza abundantemente para la elaboración de muchos platos tradicionales, tales como el *cus-cus*, el *taboulé* o el *fikey*, así como en la preparación de harinas y pastas típicas.

II.2. PRINCIPALES FACTORES AMBIENTALES QUE LIMITAN EL RENDIMIENTO DEL TRIGO DURO BAJO CONDICIONES MEDITERRÁNEAS

El 95% del trigo duro se produce en España en los secanos de Andalucía, Aragón y Extremadura. Como ocurre en toda el área Mediterránea, los secanos se caracterizan por importantes fluctuaciones del rendimiento, debido normalmente a la duración, frecuencia e intensidad de estreses impredecibles de tipo abiótico (sequía, frío y calor) (Nachit *et al.*, 1992). La sequía es, sin duda, el elemento que más condiciona la producción en los secanos (Royo *et al.*, 1999). Ello se ilustra mediante la producción de trigo duro en España que en 1995, uno de los años más secos del siglo, fue de 423.100 t (660 Kg/Ha), mientras que al año siguiente, bastante más favorable climatológicamente, fue de 1.705.300 t (2.630 Kg/Ha) (AETC, 1998). Ello supone que las variaciones del rendimiento han oscilado en los últimos años hasta en un 400%.

Además, si el cambio climático ocurre en los términos anunciados, el efecto de los estreses de tipo abiótico, como la sequía, será todavía de mayor importancia en algunas áreas (Araus *et al.*, 1997a). De hecho, las

condiciones hídricas del trigo duro en el área Mediterránea, que durante milenios ha sido bastante regular, parece estar cambiando en los últimos años (Araus y Buxó, 1993). Todo ello pone de manifiesto el interés de trabajar en la obtención de variedades capaces de producir más y de forma más estable en condiciones de secano (Srivastava, 1991).

Si bien el déficit hídrico puede afectar al cultivo durante todas las fases de su ciclo, este suele hacerse agudo a partir de la antesis (Edmeades *et al.*, 1989), lo que se ha dado en llamar sequía terminal (Loss y Siddique, 1994). Los daños causados por el estrés en la planta dependen de la intensidad del mismo, el momento en que aparece, su duración, el estado vegetativo y el genotipo (Jones y Qualset, 1984). La planta suele responder mediante una secuencia de cambios en su morfología y fisiología. La adaptación al estrés se manifiesta en la planta a cuatro niveles: desarrollo, morfológico, fisiológico y metabólico.

II.3. ORIGEN, DISTRIBUCIÓN Y CLASIFICACIÓN DEL TRIGO.

Según los estudios de Vavilov, las especies del género *Triticum* han tenido su centro de diferenciación en Turquía, Afganistán e India. Otras investigaciones más recientes afirman que el trigo tuvo su origen en la zona situada en Asia Menor y Afganistán (López Bellido, 1991).

El éxito del cultivo de trigo se extendió en todas direcciones, desde el Medio Oriente al resto del mundo. Entre las primeras áreas de expansión figura la Cuenca Mediterránea, que según algunos autores, ha jugado un papel determinante en la diferenciación de los trigos, en particular del trigo duro. En la península Ibérica el cultivo se extendió a partir del año 4000 a.C., destacando las zonas del valle del Duero occidental, región lusitánica y bajo Guadalquivir (López Bellido, 1991).

El trigo pertenece al orden Graminales, familia Gramíneas (Poaceas), subfamilia Festucoidae, tribu Triticaceae (Hordeae), género *Triticum*. Este comprende alrededor de 30 tipos de trigo que tienen suficientes diferencias genéticas como para ser consideradas especies distintas o subespecies. De ellos, aproximadamente la mitad se han cultivado o se cultivan en alguna parte del mundo y el resto son silvestres.

Linneo, en 1753, realizó una primera clasificación de los trigos. Sakamura, en 1918, los clasificó por tipos o grupos de acuerdo con el número de cromosomas, agrupándolos en tres series:

- ✓ Diploides, con 14 cromosomas y genoma AA ($2n=14$).
- ✓ Tetraploides, con 28 cromosomas y genoma AABB ($2n=28$)
- ✓ Hexaploides, con 42 cromosomas y genoma AABBDD ($2n=42$)

Estas tres series están genéticamente unificadas por tener 14 cromosomas o un múltiple de 14. En la tabla a. se resume la clasificación y la distribución de las especies del género *Triticum*.

Tabla a. Clasificación y distribución de las especies del género *Triticum* (Feldman y Sears, 1981; Allan 1987 y Kimber y Sears, 1988). Fuente: López Bellido, (1991).

Especie	Genoma	Nombre común	Distribución
DIPLOIDES ($2n=14$)			
<i>T. monococcum</i> <i>var. boeoticum</i>	AA	Einkorn silvestre	Sudoeste asiático. Balcanes.
<i>T. monococcum</i> <i>var. monococcum</i>	AA	Einkorn cultivado. Escaña.	Sudoeste asiático.
<i>T. dichasians</i>	CC	—	Sudoeste asiático. Grecia.
<i>T. tauschii</i>	DD	—	Sudoeste asiático. Asia central.
<i>T. comusum</i>	MM	—	Grecia. Turquía.
<i>T. speltooides</i>	SS	—	Sudoeste asiático.
<i>T. umbellutum</i>	UU	—	Sudoeste asiático.

Tabla a. (continuación)

Espece	Genoma	Nombre común	Distribución
TETRAPLOIDES (2n=28)			
<i>T. turgidum</i> var. <i>dicoccoides</i>	AABB	Emmer silvestre	Sudoeste asiático.
<i>T. turgidum</i> var. <i>dicoccum</i>	AABB	Emmer cultivado. Escaña almidonera.	Sudoeste asiático.
<i>T. turgidum</i> var. <i>durum</i>	AABB	Trigo duro.	Sudoeste asiático. Asia central. Turquía. Africa septentrional. S. de Europa. EEUU. Canadá.
<i>T. turgidum</i> var. <i>turgidum</i>	AABB	Trigo redondillo.	S. de Europa. Africa Septentrional.
<i>T. turgidum</i> var. <i>polonicum</i>	AABB	Trigo de Polonia.	Europa meridional. Africa septentrional.
<i>T. turgidum</i> var. <i>carthlicum</i>	AABB	Trigo Persa.	Caucaso.
<i>T. timopheevii</i> <i>araraticum</i>	AAGG	—	Sudoeste asiático.
<i>T. cylindricum</i>	DDCC	—	Sudoeste asiático. Balcanes. Asia Central.
<i>T. ventricosum</i>	DDMM	—	S. de Europa. Africa septentrional.
<i>T. triunciale</i>	UUCC	—	Sudoeste asiático. Europa meridional.
<i>T. ovatum</i>	UUMM	—	Sudoeste asiático. Asia central. S. de Europa. Sudoeste asiático. Africa septentrional.
<i>T. kotschyi</i>	UUSS	—	Sudoeste asiático. Africa septentrional.
HEXAPLOIDES (2n=42)			
<i>T. aestivum</i> var. <i>aestivum</i>	AABBDD	Trigo harinero.	Todo el mundo.
<i>T. aestivum</i> var. <i>spelta</i>	AABBDD	Dinkel. Escanda. Encaña mayor. Espelta.	Europa central.
<i>T. aestivum</i>	AABBDD	Trigo ramificado.	Sudoeste asiático. S. de Europa. EEUU.
<i>T. aestivum</i> var. <i>compactum</i>	AABBDD	Trigo perdigón.	India.
<i>T. syriacum</i>	DDMMSS	—	Sudoeste asiático.
<i>T. juvenale</i>	DDMMUU	—	Sudoeste asiático. Asia central.
<i>T. triaristatum</i>	UUMMMM	—	Sudoeste asiático. S. de Europa. Africa septentrional.

Para la identificación de las especies y variedades de trigo se han empleado, tradicionalmente, ciertos caracteres anatómicos observables en las espigas y los granos en su madurez, como son: pilosidad, color de glumas, color del grano, compacidad de la espiga, etc. También el trigo es clasificado por sus características agronómicas y por su calidad, según la utilización.

II.4. DESARROLLO DE LA PLANTA DE TRIGO.

Desde la germinación hasta la recolección los cereales, en general, se desarrollan siguiendo una serie de etapas. La duración de estas etapas 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 especial 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).

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

- ✓ Período vegetativo (formación de hojas), que va desde la germinación hasta el fin de ahijado.
- ✓ Período reproductivo (formación de tallos), que transcurre desde el encañado hasta la fecundación.
- ✓ Período de maduración, que se extiende 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; López Bellido, 1991):

- ✓ Escala de Jonard, se basa en el estado de desarrollo del ápice terminal (evolución de la espiga).
- ✓ Escalas de Feekes-Large; Keller-Baggiolini y Zadocks-Chang-Konzak, que se basan en la morfología externa de la planta

II.4.1. PERIODO VEGETATIVO

Durante el crecimiento vegetativo del trigo se puede distinguir dos subfases principales:

- ✓ Germinación de la semilla y emergencia de la plántula.
- ✓ Ahijamiento.

II.4.1.1. 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).

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 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 meristemos 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 enzimas, principalmente α -amilasas y proteasas liberadas en la capa de aleurona como respuesta a las giberelinas producidas en el escutelo (Simmons, 1987 y 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 altura de la planta, lo que al principio representó un problema con los trigos enanos. La selección por coleóptilos largos fue sólo parcialmente efectiva para mejorar la emergencia (Allan *et al.*, 1962; Evans, 1983).

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

11.4.1.2. AHIJAMIENTO

Cuando la planta tiene cuatro hojas comienza el ahijado, 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 siguiendo una secuencia de producción y

ordenación de los tallos. 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 (Biscoe *et al.*, 1975).

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).

La capacidad de ahijamiento depende de la variedad, de la densidad de semilla y de las condiciones ambientales, especialmente disponibilidad de agua y nitrógeno (Thorne, 1962; Cannell, 1969; Kirby y Faris, 1972; Simmons, 1982 y López Bellido, 1991). 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 y García del Moral *et al.*, 1991).

La formación sucesiva de los tallos en los cereales implica que los componentes del rendimiento de una espiga 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. Asimismo, 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 constituidos más tarde (López Bellido, 1991).

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. Los tallos que mueren primero son aquellos que no han iniciado la diferenciación de espiguillas, una vez que ha tenido lugar la total diferenciación de la espiga sobre el tallo principal (espiguilla terminal totalmente diferenciada). La consecutiva formación de tallos es fruto de una considerable diversidad en el desarrollo del cultivo, que puede explicarse, entre otras causas, por la ocurrencia de anomalías morfológicas en la misma planta, por ejemplo las malformaciones en la espiga después del tratamiento con herbicidas hormonales. 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 (López Bellido, 1991).

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 y Hadjichristodoulou, 1985). Mientras que un ahijado excesivo es indeseable para obtener máximos rendimientos, los tallos y las espigas compiten cuando el cultivo es demasiado denso y el nivel de otros

componentes disminuye (López Bellido, 1991). Las causas de una excesiva densidad de plantas son las siembras tempranas y la alta dosis de semilla y de abonado nitrogenado. 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.

II.4.2. PERÍODO REPRODUCTIVO

La determinación precisa de este cambio de fase 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 (López Bellido, 1991). Este periodo transcurre desde el inicio del encañado hasta que la espiga se encuentra totalmente fuera de la vaina con grano formado y acuoso. Tiene lugar a lo largo de dos fases, encañado y espigado.

II.4.2.1. ENCAÑADO Y DESARROLLO DEL ÁREA FOLIAR

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 (López Bellido, 1991)

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 el encañado comienza.

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.

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 hemeroperíodo 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, forman los esbozos de espiga una vez formada la séptima hoja; sin embargo, en días cortos, tiene lugar después de haberse formado la hoja veinticinco (López Bellido, 1991).

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 de tallo.

El intervalo de tiempo entre la emergencia de hojas consecutivas varía con la temperatura (Gallagher, 1979a), existiendo una relación lineal entre número de hojas y tiempo térmico, definido como la temperatura acumulada por encima de una temperatura base de 0°C (Baker *et al.*, 1980; Cao y Moss, 1989). Algunos autores sugieren que la tasa de aparición de hojas en cultivos de trigo depende directamente de la tasa a la cual cambia el fotoperíodo 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 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.

La magnitud alcanzada por el área foliar depende del número de primordios foliares que se produzcan por el meristemo apical; de la duración del período 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. El estrés hídrico puede reducir considerablemente la tasa de expansión foliar dando lugar a bajos índices de área foliar (Hsiao *et al.*, 1976). La tasa de expansión foliar también depende de la radiación, fotoperíodo 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 prematura senescencia de los tallos (Kirby y Faris, 1972). Por el contrario, Lauer y Simmons (1989) 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 (Clement Grandcourt y Prats, 1969).

II.4.2.2. ESPIGADO

La emergencia de la espiga comienza cuando la espiguilla terminal puede verse por encima de la hoja bandera, considerándose que se ha completado, es decir, la espiga ha aparecido totalmente, cuando la espiguilla basal sobrepasa dicha hoja (Zadoks *et al.*, 1974). La floración o anthesis normalmente tiene lugar tres o cuatro días después de la emergencia de la espiga, aunque pueden reducirse a uno o dos días si el tiempo es cálido. La floración, se manifiesta con la aparición de las anteras amarillas fuera de las espiguillas, primero en la parte central de la espiga y luego en los dos extremos; en este momento se considera que tiene lugar la floración completa del trigo (Zadoks *et al.*, 1974).

La floración, que dura unos pocos minutos, comienza en las espiguillas centrales y continúa hacia ambos extremos de la espiga

(Simmons, 1987). 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. 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 serán diferentes para los cereales de climas templados y cálidos (López Bellido, 1991)

En el trigo, bajo condiciones normales de cultivo, sólo las 3 ó 4 primeras flores de cada espiguilla llegan a la fase de antesis y dos o tres forman granos. De hecho existen más primordios florales en la espiguilla que no llegan a diferenciarse ni desarrollarse. La formación de flores representa, por tanto, una sobreproducción seguida de una reducción de su número a un nivel soportable por la planta. En las variedades altamente productivas este porcentaje de reducción es más bajo (López Bellido, 1991).

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).

El área foliar alcanza su valor máximo 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.

El rendimiento de grano es particularmente reducido en estos casos, no sólo durante el periodo de formación del polen, sino también durante la antesis y la fecundación. El desarrollo del polen es también sensible a la intensidad de luz. Una baja intensidad lumínica durante la formación del polen reduce su producción en las anteras. La duración de la viabilidad del polen depende asimismo de las condiciones meteorológicas.

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 durante la antesis y la fecundación, se forman menos granos por espiga, por lo que el riego aumenta la fertilidad de las flores.

II.4.3. PERÍODO DE MADURACIÓN

Después de la antesis ocurre la fecundación, seguida de un período de latencia, de gran importancia, ya que cuanto más se alarga dicho estado se forma un número mayor de granos por espiga, especialmente si las temperaturas son bajas (Wattal, 1965; López Bellido, 1991).

El crecimiento del grano, desde la iniciación hasta la madurez, sigue un curso complejo compuesto por tres fases principales (Evans y Wardlaw, 1976; Evans, Wardlaw y Fischer, 1983; García del Moral y Ramos, 1989; López Bellido, 1991):

- ✓ Etapa de multiplicación celular activa: después de la fecundación se forma el núcleo endospermico, a un ritmo que depende de la temperatura (Hoshikawa, 1961). Después de la formación de la pared celular ocurre un rápido incremento en la cantidad de células que componen el endospermo y, a continuación, en el tamaño de las mismas a medida que empieza el almacenamiento de almidón. El grano crece rápidamente,

incrementando su volumen y peso en agua y materia seca hasta alcanzar el tamaño definitivo al final de la misma. Si se le oprime libera un líquido blanco, diciéndose que el grano es lechoso. Esta fase dura en el trigo de 12 a 15 días.

- ✓ Etapa de acumulación de carbohidratos y proteínas. Se almacenan en el grano las reservas hidrocarbonadas y proteicas, en tanto que su peso en agua permanece constante. A este período se le denomina fase de estabilización hídrica. Al final del mismo concluye la migración de reservas y el contenido en agua del grano es de aproximadamente el 40-50% del peso fresco. Este periodo dura de 2 a 4 semanas, según la temperatura y la incidencia del déficit hídrico, y en el mismo el grano incrementa su peso en forma casi lineal (Evans y Rawson, 1970), al tiempo que los tegumentos del grano se solidifican y éste adquiere el estado pastoso.
- ✓ Etapa de desecación. Se verifica la pérdida de agua del grano, pasando éste del estado pastoso-duro a duro. En esta última fase, desciende el contenido de agua, al principio lentamente y luego, una vez que llega alrededor de un 40%, en forma súbita hasta alcanzar un 5-14% (Asana y Bagga, 1966; López Bellido, 1991). Se alcanza entonces el estado de madurez y el grano se encuentra en condiciones óptimas para la recolección.

La acumulación de reservas antes de la antesis contribuye al rendimiento de grano en una proporción variable con la especie y el medio. Esta contribución puede representar entre un 5-10% en el trigo, en condiciones favorables.

II.5. PRINCIPALES FACTORES QUE REGULAN EL DESARROLLO DEL TRIGO

El desarrollo de los cereales se encuentra muy influido por los factores ambientales, principalmente fotoperíodo, temperatura y humedad

edáfica (Frank y Bauer, 1995; Kirby, 1995; Slafer y Rawson, 1995 a y b; 1996 a y b).

El estímulo fotoperiódico lo perciben las hojas, las cuales envían una señal al ápice del tallo (Gott *et al.*, 1955; Evans, 1987); por tanto, las plantas no responden al fotoperíodo hasta que no emergen de la superficie del suelo (Hay y Kirby, 1991). Sin embargo, 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 y b; Del Pozzo *et al.*, 1987; Porter *et al.*, 1987; Slafer y Savin, 1991).

Normalmente, los fotoperíodos largos incrementan significativamente el nivel de iniciación de primordios de espiguilla en trigo (Rahman y Wilson, 1977) y cebada (Kirby y Appleyard, 1980), pero tienden a reducir la longitud de las fases del desarrollo, por lo que el resultado final es una disminución tanto en el número de hojas como de espiguillas sobre el tallo principal (Rawson y Richards, 1993; Kernich *et al.*, 1995). De igual forma, los fotoperíodos largos generalmente reducen el tiempo desde la siembra a la emergencia de la espiga (Dwyer y Steward, 1987; Roberts *et al.*, 1988; Kernich *et al.*, 1996), siendo el período de formación de dobles arrugas a primordio de aristas el más sensible a este factor (Slafer y Rawson, 1994b). En un reciente estudio con 5 genotipos de triticale de diversa precocidad (Yañez, 1997), se encontró que, para que ocurriese el paso de la fase vegetativa a la de doble arruga, fue necesaria una longitud mínima del meristemo apical, la cual fue, a su vez, inversamente proporcional a la duración del fotoperíodo.

La temperatura ejerce una influencia muy importante sobre el desarrollo de las plantas. El funcionamiento tanto de los tejidos somáticos como de los tejidos reproductivos depende, entre otros factores, de la temperatura. Numerosos autores mencionados por Gusta y Chen (1987) han estudiado la fisiología de las plantas en condiciones extremas de

temperatura, siendo la respiración, la permeabilidad de la membrana y la actividad enzimática algunos de los parámetros afectados por el cambio de temperatura. Levitt (1980), ha encontrado que la inactivación de enzimas a altas temperaturas es el factor determinante de la reducción del crecimiento, mientras que el trastorno de la membrana puede alterar el movimiento de agua, iones y solutos orgánicos, la fotosíntesis y la respiración (Christiansen, 1978).

Recientemente, Jame (1998) ha concluido de un estudio realizado sobre trigo y cebada que la temperatura y el fotoperíodo son los dos principales factores que regulan la tasa de aparición de las hojas. En trigo, la exposición a vientos calurosos durante el estado de zurrón, o la exposición a altas temperaturas durante la antesis puede reducir drásticamente el número de granos por espiga (Smika y Shawcroft, 1980).

La sensibilidad del trigo al frío depende de la variedad, del estado de desarrollo de la planta y de las condiciones de actuación de las bajas temperaturas. Los trigos de invierno son más resistentes al frío que los de primavera, aunque el trigo presenta una gama muy amplia de resistencia, entre -8 y -16°C .

La temperatura controla la respuesta del desarrollo en los cereales, especialmente en las variedades que requieren vernalización para pasar del período vegetativo al reproductivo. En triticale, una temperatura por debajo de 5°C bloquea el paso de la fase vegetativa a la de doble arruga, según se deduce de los resultados obtenidos por Yañez (1997) en cámara de crecimiento de plantas.

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. Así, podemos distinguir variedades de invierno, que precisan hasta un máximo de 50-60

días con temperaturas bajas (comprendidas entre 0 y 5°C); trigos de primavera, que no suelen requerir vernalización; y variedades alternativas, que necesitan algo de vernalización, pero menos que las de invierno (López Bellido, 1991; Gardner *et al.*, 1993).

El cumplimiento de las necesidades de vernalización, también es necesario para que ciertos caracteres, algunos de ellos relacionados con el rendimiento, tengan su máxima expresión (Kirby y Appleyard, 1984). Así, cuando la duración del período de frío es menor que la óptima, el peso de mil granos, el número de granos por espiga, la altura de la planta y la longitud de la espiga se ven afectados negativamente (Dalloul, 1980). Además se produce un retraso en la fecha de espigado y en la diferenciación floral.

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, aunque retrasan el desarrollo de los tallos hijos, suelen favorecer el ahijamiento, ya que disminuyen el crecimiento de las hojas y, por tanto, la competencia con los ahijamientos (Thorne, 1962; Kirby *et al.*, 1987; López Bellido, 1991). 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). El ambiente cálido afecta también a la capacidad de los granos individuales para utilizar los asimilados disponibles, ya que bajo estas condiciones el crecimiento del grano es rápido al inicio, pero al detenerse antes que con condiciones de temperatura más baja, el peso final del grano tiende a decrecer (Thorne, 1981; Wiegand y Cuéllar, 1981).

En ambiente tipo Mediterráneo ocurre con frecuencia que, durante el periodo de llenado de los granos, se presenten periodos de altas temperaturas, casi siempre unidos a sequía. Se sabe que esto causa importantes disminuciones en la cosecha y en la calidad de los granos (Stone y Nicolas, 1995 a y b; Savin y Nicolas, 1996). En estas circunstancias, la mayor parte de los asimilados con destino a los granos provienen de las reservas del periodo vegetativo almacenadas en los tallos (García del Moral y Ramos, 1989; Kameli y Lösell, 1993).

La germinación y la nascencia están fuertemente influidas por el potencial hídrico del suelo. La escasez de agua durante las primeras fases de desarrollo del meristemo apical retrasa el inicio de la floración, pero si el déficit se produce durante la diferenciación de la inflorescencia disminuye el número de espiguillas por espiga, lo que provoca una reducción en el número final de granos por espiga (Evans y Wardlaw, 1976).

La formación de los granos de polen es especialmente sensible a la escasez de agua en el suelo. Así, 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 tanto la formación como la 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 principalmente al acortamiento de la fase de antesis a madurez fisiológica (Wheeler *et al.*, 1996).

El momento adecuado para sembrar el trigo depende tanto de las necesidades de vernalización como de la zona de cultivo (Gardner *et al.*,

1993). Las variedades de primavera admiten un tipo de siembra alternativa e incluso otoñal en muchas zonas. 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). El retraso de la fecha de siembra puede disminuir el ahijamiento, sobre todo en variedades con elevada capacidad de formación de tallos (Matthews y Thomson, 1984).

La densidad de siembra es un factor que influye en gran medida sobre la producción y calidad del trigo. 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 velocidad de iniciación de espiguillas no suele afectarse, aunque su duración se acorte, lo que conduce a un menor número total de espiguillas por espiga. La supervivencia de las espiguillas suele aumentar con bajas densidades de siembra (Jedel y Salmon, 1993). Estos hechos son interpretados como una consecuencia del incremento en la cantidad de nutrientes y agua disponibles cuando las plantas están más separadas unas de otras, lo que revela una gran plasticidad en el crecimiento y desarrollo de los cereales (Wych *et al.*, 1985).

La densidad de siembra tiene un efecto importante sobre los componentes del rendimiento (Jedel y Salmon, 1993). Existe 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 de la densidad, aunque en ocasiones se ha observado un efecto positivo del tamaño de los granos al aumentar el número de plantas por metro cuadrado (Willey y Holliday, 1971).

II.6. 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 puede expresar en función de sus componentes, siendo los principales: número de espigas por unidad de superficie, número de granos por espiga y peso final de los granos.

Los distintos componentes del rendimiento se establecen secuencialmente a lo largo del desarrollo de la planta, lo que proporciona a los cereales la capacidad de compensar efectos adversos sobre los primeros componentes del rendimiento mediante la elevación de los siguientes. Precisamente esta es una de las razones que explican la elección de los cereales como cultivo desde tiempos remotos (Evans y Wardlaw, 1976).

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). 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).

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 la fertilidad de las espiguillas; 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 (Willey y Holliday, 1971; Rojo y García del Moral, 1986).

El número de granos por espiguilla queda fijado en la antesis, cuando parte de las flores son fecundadas, dan lugar a granos y estos 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. 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 (Gallagher, 1979b; Cottrell *et al.*, 1985).

El peso final de los granos es el último componente del rendimiento que se forma en el trigo. Es función de la duración de la fase de maduración y depende en gran medida del número de células del endospermo, que es fijado en las fases iniciales del desarrollo del grano (García del Moral y Ramos, 1989). La velocidad de formación de células del endospermo está asociada con el suministro de carbohidratos durante este periodo y con el nivel de citoquininas del grano. En los cereales, el peso final del grano es un componente de la cosecha relativamente estable (Gallagher *et al.*, 1975), 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).

La mayor parte del peso seco del grano proviene, en condiciones climáticas no limitantes, de la fotosíntesis después de la emergencia de la espiga (Thorne, 1966). 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 $\Delta^{13}\text{C}$ 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 preanthesis 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).

II.7. PRODUCTIVIDAD Y ADAPTABILIDAD

La resistencia de las plantas a la sequía está adquiriendo una atención creciente en el contexto de la mejora para condiciones semiáridas. Estudios recientes demuestran que el rendimiento de los cereales en ambientes no limitantes ha aumentado considerablemente en los últimos 50 años (Austin *et al.*, 1989). Sin embargo el incremento ha sido mucho más limitado bajo condiciones de estrés (Perry y D'Antuono, 1989).

Históricamente los aumentos del rendimiento grano han venido acompañados por disminuciones equivalentes en el resto de biomasa aérea o, dicho de otro modo, el índice de cosecha ha aumentado sin cambiar el total de biomasa (Gifford *et al.*, 1984). Algunos investigadores son poco optimistas respecto a posibles futuras mejoras del índice de cosecha (Whan *et al.*, 1993). La biomasa de los trigos obtenidos durante este siglo no ha aumentado o lo ha hecho muy ligeramente (Austin *et al.*, 1980a; Perry y D'Antuono, 1989). Sin embargo, en el CIMMYT la biomasa del trigo duro

cultivado en condiciones óptimas se ha incrementado un 30% en 25 años (Waddington *et al.*, 1987), si bien no ha habido una gran mejora en la capacidad fotosintética de la especie.

Algunos mejoradores piensan que la resistencia a la sequía puede estar fisiológicamente ligada a un reducido potencial de rendimiento (Blum *et al.*, 1988). Muchos de ellos consideran que el camino para mejorar el rendimiento bajo ciertos tipos de estrés ambiental es simplemente mediante el aumento del potencial de rendimiento, más que mediante la mejora de la adaptación al estrés (Richards, 1987). Otros, sin embargo, están convencidos de que cualquier aumento significativo de la producción en condiciones de estrés depende más de la capacidad de adaptar los cultivos a las fluctuaciones climáticas que de obtener genotipos con un alto potencial de rendimiento (Jones y Qualset, 1984).

Ceccarelli (1989) considera incompatible la obtención de genotipos con buena producción en ambientes semiáridos y rendimiento máximo en condiciones óptimas. Dicho autor divide los ambientes sujetos a estrés en dos grupos según el rendimiento medio obtenido por los cereales: de 3 a 4 t/ha y de 0.5 a 2 t /ha. La selección de material adaptado a los primeros podría hacerse en ambientes no limitantes, mientras que la selección *in situ* sería más eficiente para los ambientes más áridos.

II.8 MECANISMOS DE ADAPTACIÓN A LA SEQUÍA

La identificación de los mecanismos que utilizan las plantas para adaptarse a la sequía es de crucial importancia, tanto para los programas de mejora como para la aplicación de prácticas agronómicas que favorezcan dicha adaptación.

La adaptación a la sequía es una compleja interacción entre factores morfológicos y fisiológicos que implican tanto la parte aérea como el sistema radicular de la planta. Levitt (Levitt, 1980) y posteriormente

Ludlow (Ludlow, 1989) agrupan las estrategias de adaptación de las plantas a la sequía en dos categorías:

- ✓ Escape, cuando el ciclo de la planta se adapta a la estación de crecimiento, normalmente mediante un acortamiento del ciclo. El coste de esta estrategia es un bajo rendimiento en años mejores que la media (Ludlow y Muchow, 1989).

- ✓ Resistencia, que a su vez se divide en:
 - Evitación de la deshidratación (*avoidance*), consistente en maximizar el uso del agua y minimizar sus pérdidas mediante el mantenimiento del turgor celular y el volumen celular. Se da en aquellos cultivares que no sólo toleran los años con sequía al final del ciclo, sino que son capaces también de sacar partido de años con primaveras lluviosas y temperaturas suaves. Las plantas lo consiguen manteniendo la absorción de agua, reduciendo las pérdidas de agua y cambiando características de los tejidos tales como la elasticidad o el ajuste osmótico (Ludlow y Muchow, 1989). Gracias a este mecanismo, algunos genotipos son capaces de soportar los periodos secos manteniendo en el ámbito de sus hojas un potencial hídrico (Ψ_H) elevado. Estos mecanismos son de dos tipos: i) Reducción de pérdidas de agua por transpiración (regulación estomática, disminución del área foliar, senescencia y reducción de la radiación interceptada) y ii) Elevado potencial de extracción de agua desde la profundidad gracias a profundos sistemas radicales (Karrou y El Mourid, 1993).

 - Tolerancia a la deshidratación, cuando hay una serie de mecanismos que permiten a la planta hacer frente a un bajo contenido de agua. Normalmente ello se consigue mediante el ajuste osmótico y una mayor tolerancia protoplásmica a la desecación, manteniendo la

actividad metabólica (Ludlow y Muchow, 1989 y Karrou y El Mourid, 1993).

Estas estrategias son muy útiles en ambientes Mediterráneos y las plantas de trigo son capaces de utilizar las tres (Loss y Siddique, 1994).

II.8.1. EL AJUSTE FENOLÓGICO COMO MECANISMO DE ADAPTACIÓN A LA SEQUÍA

El acortamiento de la duración del crecimiento es un atributo adaptativo bajo ciertas condiciones de estrés ambiental que indudablemente está asociado a un reducido potencial de rendimiento en algunas plantas (Blum y Arkin, 1984).

La importancia del ajuste fenológico de las variedades a la zona donde van a cultivarse es algo aceptado comúnmente. 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 de grano, de manera que cada día de retraso en la fecha de espigado el rendimiento se reduce entre 40 y 160 Kg/Ha. Sin embargo en las regiones norteñas (entre las que se encuentra el Valle del Ebro), la fecha de espigado no parece tener influencia alguna sobre el rendimiento (Ruckenbauer, 1987).

La adaptación de una variedad a un ambiente determinado exige que su ciclo no sea excesivamente corto, en cuyo caso podría sufrir daños por heladas primaverales y disponer de tiempo insuficiente para un profuso ahijamiento y producción de espigas grandes. 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 su ciclo, por lo cual no alcanzará su máxima productividad.

En trigo duro la duración del período vegetativo tiene una influencia positiva sobre el número de granos por espiga y el peso del grano, los cuales a su vez tienen un efecto positivo sobre el rendimiento (Gebeyehou *et al.*, 1982b). Parece que existe una correlación negativa entre la duración del período vegetativo y el de llenado de grano en trigo duro (Knott y Gebeyehou, 1987).

II.9. EFECTO DE LA SEQUÍA SOBRE EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES

Una de las formas de abordar el estudio del efecto de la sequía sobre el rendimiento es fraccionarlo en sus componentes (número de espigas por unidad de superficie, número de granos por espiga y peso medio del grano). Algunos componentes pueden ser más afectados por los estreses que otros, dependiendo de la duración, momento e intensidad de los mismos (Aggarwal y Sinha, 1987; Giunta *et al.*, 1993). La heredabilidad del número de espigas fértiles por planta es baja, la del número de granos por espiga es del orden del 62% (Martín y Cubero, 1979) y la del peso de mil granos se sitúa alrededor del 70% (Bagnara *et al.*, 1972).

Ensayos llevados a cabo recientemente en Italia en trigo duro han demostrado que una sequía severa durante el cultivo afecta sobre todo al número de granos por unidad de superficie, debido fundamentalmente a una disminución de la fertilidad, mientras que una sequía moderada puede causar sólo una reducción del peso medio del grano (Giunta *et al.*, 1993). En trigo harinero el rendimiento en condiciones de sequía no parece estar limitado por la capacidad del sumidero (Blade y Baker, 1991).

II.9.1. SEQUÍA DURANTE EL AHIJAMIENTO

Cuando la planta está sometida a estrés hídrico durante la fase de ahijamiento los componentes afectados suelen ser la producción de espigas y la fertilidad de las mismas. Sin embargo si la sequía aparece al final del

ahijamiento la recuperación de la planta es más difícil y el componente que más se reduce suele ser el número de granos por espiga (Blum *et al.*, 1990).

La dinámica del ahijamiento es un aspecto de la mayor importancia para entender modificaciones del rendimiento y también para predecirlas en modelos de simulación (Day y Atkin, 1985). Sin embargo, el ahijamiento es una característica muy difícil de estudiar por la gran influencia que el ambiente ejerce sobre el mismo. Actualmente hay una cierta controversia sobre la importancia del ahijamiento como índice de selección, especialmente en condiciones de sequía (Day y Atkin, 1985). Algunos autores defienden la obtención de plantas con una elevada capacidad de ahijamiento y, por consiguiente, de producción de espigas (Hadjichristodoulou, 1985). Otros, por el contrario, son partidarios de los ideotipos con un único tallo (Islam y Sedgley, 1981). En trigo duro un aumento del número de espigas por unidad de superficie parece ir asociado a una menor duración del llenado del grano, menor número de granos por espiga y granos menos pesados (Gebeyehou *et al.*, 1982b).

II.9.2. SEQUÍA EN ANTESIS

El déficit hídrico alrededor de antesis puede conducir a una pérdida de rendimiento, ya que la esporogénesis masculina en las gramíneas es muy susceptible a la sequía durante el período que va desde la aparición de los estambres hasta la fertilización (Saini y Aspinall, 1981). Un severo déficit hídrico en antesis disminuye enormemente el número de espigas, de espiguillas y la fertilidad de las espiguillas supervivientes (Aspinall, 1984). Se produce también una merma en el índice de cosecha que depende, entre otros factores, de la proporción relativa de biomasa en pre y post-antesis y de la removilización de asimilados de preantesis al grano (Ludlow y Muchow, 1989).

II.9.3. SEQUÍA DURANTE LA MADURACIÓN

El período de maduración suele dividirse en dos fases:

- Crecimiento del grano (*grain enlargement*), que abarca desde la fecundación hasta unos 20 días después. Se denomina también fase de multiplicación celular intensa ya que es un período de actividad mitótica durante el cual aumentan las estructuras celulares sobre todo por el aflujo de agua. En esta fase se fija la capacidad potencial del grano para acumular materia seca (Jenner *et al.*, 1991).
- Llenado del grano (*grain filling*), que comienza 10-15 días después de la antesis y ocupa los últimos 20-30 días hasta que el grano comienza a secarse (Jenner *et al.*, 1991). Se llama también fase de enriquecimiento en glúcidos y próticos. A partir de este momento el grano perderá humedad hasta alcanzar la humedad adecuada para su recolección.

El crecimiento y llenado del grano puede dividirse en dos componentes: tasa de llenado y duración del mismo. Ambos muestran influencia genética y ambiental (Sofield *et al.*, 1977). En trigo duro hay variabilidad genética, tanto para la tasa como para la duración del llenado (Gebeyehou *et al.*, 1982a). La tasa de llenado refleja la tasa de reacciones bioquímicas implicadas en la síntesis de almidón y proteínas, mientras que la duración refleja el programa de desarrollo del grano (Jenner *et al.*, 1991).

Las condiciones climáticas adversas propias de la época de llenado (temperaturas a menudo por encima de los 30°C, baja humedad relativa, poca disponibilidad de agua en el suelo, etc.) fuerzan a la planta a reducir drásticamente la duración del llenado (Blanco *et al.*, 1988). En trigo harinero se ha visto que por cada °C de aumento en la temperatura media diaria durante el llenado, este se reduce entre 2,8 y 3,1 días (Wiegand y Cuellar, 1981).

En trigo duro se ha encontrado una estrecha relación entre la duración del llenado y el rendimiento grano (Bogyo *et al.*, 1969). Las elevadas temperaturas aumentan la velocidad de crecimiento del grano. Sin embargo, este aumento en la velocidad no compensa la reducción en la duración del llenado (Wardlaw *et al.*, 1989) por lo cual el tamaño del grano suele ser menor en ambientes de clima mediterráneo que en zonas de clima templado. Wiegand y Cuellar (1981) han demostrado que en trigo harinero el peso del grano disminuye entre 1,5 y 2,8 mg por grano cada °C de aumento de la temperatura media diaria durante la fase de llenado.

Una larga duración del llenado puede conseguirse únicamente mediante la precocidad a espigado. Sin embargo la fecha de espigado no es un carácter simple y está directamente relacionada con la duración de los demás estadios de crecimiento. En trigo duro parece haber poca correlación genética entre la tasa de llenado del grano y la duración del mismo. En muchos casos la duración del llenado tiene mayor importancia que la propia tasa (Gebeyehou *et al.*, 1982a).

La sequía durante el llenado, en particular si como es normal va acompañada de altas temperaturas, acelera la senescencia foliar, reduce la duración del llenado y disminuye el peso medio de los granos (Austin, 1989). Por ello se cree que los cultivares con capacidad de compensar una senescencia precoz deben ser en principio, más tolerantes a la sequía (Turner y Nicolas, 1987).

El llenado del grano presenta mayor resistencia al estrés que otros procesos de la planta (Aspinall, 1984). Durante el llenado la fotosíntesis de la hoja no es la única fuente de asimilados ya que la fotosíntesis en la espiga (Blum, 1985) y la movilización de reservas del tallo (Austin *et al.*, 1977) son también importantes fuentes de asimilados. En condiciones de estrés hídrico terminal, la removilización de asimilados producidos antes de la antesis tiene una notable contribución al rendimiento (70 al 95%

dependiendo del grado de estrés hídrico) (Sinha, 1987; Kobata *et al.*, 1992).

II.10. ALGUNOS CARACTERES MORFOFISIOLÓGICOS RELACIONADOS CON LA RESISTENCIA A LA SEQUÍA

La mejora para ambientes áridos y semiáridos basándose en selecciones únicamente del rendimiento grano es muy difícil debido a la variabilidad en la cantidad y en la distribución de la pluviometría de un año a otro (Ludlow y Muchow, 1989). Los fisiólogos han propuesto el uso de caracteres morfológicos y fisiológicos relacionados con la resistencia a la sequía como criterios de selección, de manera que utilizándolos juntamente con los métodos tradicionales en un programa de mejora, se pueda aumentar la eficacia de la selección (Mahon, 1983; Ludlow y Muchow, 1989) y el rendimiento en condiciones de sequía (Richards, 1987; Turner y Nicolas, 1987; Blum, 1988, Ludlow y Muchow, 1988). Sin embargo, para que dichos caracteres sean útiles deben reunir las siguientes condiciones (Araus y AliDib, 1995): i) poseer una heredabilidad superior a la del rendimiento, ii) estar correlacionados con el rendimiento y/o su estabilidad, iii) tener una relación causal con el mismo, iv) ser fácilmente medibles y v) ser fáciles de usar en generaciones segregantes.

La utilidad de estos caracteres como criterio de selección es un tema controvertido. Passioura (1981) considera poco probable que un carácter simple de una planta tenga suficiente efecto para causar un incremento estadísticamente significativo en el rendimiento. La frecuente falta de éxito de la selección para un carácter simple en ambientes impredecibles donde la frecuencia, momento y severidad de los estreses son desconocidos, ha sido puesta de manifiesto por Ceccarelli *et al.* (1991). Sin embargo, los efectos ambientales sobre el rendimiento son generalmente mayores que sobre caracteres morfológicos o fisiológicos. Muchas veces es preciso el uso de diversos mecanismos como el riego, el uso de distintas fechas de siembra, la aplicación de desecantes químicos y otros, para examinar un

parámetro en un rango de estrés hídrico (Loss y Siddique, 1994). Los parámetros morfofisiológicos parecen útiles en zonas con rendimientos superiores a 2 t/ha. En zonas menos productivas resulta más eficiente la selección directa por rendimiento, ya que la estabilidad del rendimiento suele ser prioritaria en esos ambientes (Loss y Siddique, 1994).

El rápido establecimiento del cultivo y el vigor inicial se consideran en general caracteres deseables en ambientes mediterráneos. 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 antesis 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 postrado 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 nuestro clima puede suponer un rápido consumo de agua por el cultivo y el 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. Las reservas en preantesis pueden estimarse de forma indirecta mediante la medición de la longitud del último entrenudo.

La aclimatación a la sequía suele asociarse con un aumento de la concentración de solutos, entre ellos el potasio (Gupta *et al.*, 1989). El contenido de minerales, tales como K y Si, o el contenido de cenizas en las hojas o en los granos maduros puede ser un criterio de selección para resistencia a la sequía (Febrero *et al.*, 1994).

Algunos parámetros pueden combinarse en una simple medida. Por ejemplo la temperatura de la cubierta se puede usar para seleccionar para profundidad radical, mantenimiento de elevados potenciales hídricos, aumento de la conductancia estomática y, en general, evitación de la sequía (Clarke y McCaig, 1982; Blum *et al.*, 1989; Pinter *et al.*, 1990). La temperatura de la cubierta en condiciones de estrés parece estar negativa y significativamente correlacionada con el rendimiento grano y la biomasa en trigo (Blum *et al.*, 1989).

El estudio de la posible relación entre el rendimiento potencial y la resistencia a la sequía es muy difícil, ya que ambos atributos son muy complejos en términos de su control fisiológico (Blum *et al.*, 1988). El uso de líneas isogénicas para ello es prácticamente imposible ya que difícilmente pueden obtenerse líneas isogénicas con distinto potencial de rendimiento (Blum *et al.*, 1988). Sin embargo sí que se han usado frecuentemente las isolíneas para conocer el valor de algunos aspectos morfológicos de resistencia a la sequía (Richards, 1987) y para el estudio de la relación entre un carácter adaptativo y la productividad (Ferguson, 1975). Ello debe ser restringido a caracteres controlados por uno o pocos

genes, ya que las líneas isogénicas no pueden desarrollarse para caracteres cuantitativos (Ludlow y Muchow, 1989).

II.1 1. PARÁMETROS FISIOLÓGICOS RELACIONADOS CON EL RENDIMIENTO DE LOS CEREALES.

Recientemente, numerosos estudios sobre la respuesta de la planta a los estreses abióticos están teniendo una gran importancia en los trabajos de mejora genética. La sequía es el principal factor limitante del rendimiento en la cuenca mediterránea, sobre todo en los secanos (Royo *et al.*, 1999), por lo que la incrementar la resistencia a este estrés se ha convertido en uno de los objetivos más buscados por la mayoría de los científicos. 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.*, 1991; Nogués *et al.*, 1994 y Araus *et al.*, 1998a), de la temperatura de la cubierta vegetal (Steinmetz *et al.*, 1991, El mourid *et al.*, 1989, Elhani *et al.*, 1998a) y del contenido de clorofilas totales (Elhani *et al.*, 1998b, Castelli *et al.*, 1996) son algunos métodos capaces de informar sobre la magnitud del proceso fotoquímico de las plantas bajo condiciones de sequía.

II.1 1.1. TÉCNICAS DE MEDIDA DE FLUORESCENCIA PARA EL ESTUDIO DE LA FOTOSÍNTESIS.

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 emitida de nuevo a través de fluorescencia. La luz remitida 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 período de oscuridad (entre 20 y 30 minutos), la emisión de fluorescencia aumenta rápidamente desde un nivel mínimo (F_o), 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 ha sido demostrado que es proporcional al rendimiento cuántico 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).

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 la fluorescencia de la clorofila ha sido propuesta como un método rápido 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 en numerosas plantas (Schreiber y Bilger, 1987), incluyendo trigo duro para resistencia a la sequía (Havaux *et al.*, 1988).

II.1 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 carbohidratos por respiración; disminuye la transpiración destinada a refrigerar la hoja, mejorando de esta manera 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). 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).

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).

II.1 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).

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). 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 C (Araus *et al.*, 1997b y c), la tasa de fotosíntesis (Ma *et al.*, 1995) o la absorción de radiación fotosintéticamente activa (Earl y Tollenaar, 1997).

II.1 1.4. DISCRIMINACIÓN ISOTÓPICA DEL CARBONO (Δ)

En plantas C_3 , como el caso de los cereales de clima templado, la determinación del carbono ^{13}C en grano proporciona una medida integrada (aunque destructiva) de la relación entre la presión intercelular y la presión atmosférica del CO_2 (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 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 de Δ en granos, en principio, es posible conocer el estado hídrico de la planta durante el llenado del grano (Araus *et al.*, 1997a).

Se ha demostrado que existe una gran variabilidad genética para Δ en trigo duro (Araus *et al.*, 1993a, 1998) y que en condiciones adecuadas de cultivo posee 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). 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 de carbono, modificando la $\delta^{13}\text{C}$ de las plantas (Farquhar *et al.*, 1989b), lo que comportaría valores de $\delta^{13}\text{C}$ mayores (más positivos) en las plantas crecidas con NO_3^- en comparación con las crecidas 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 en trigo (Morgan *et al.*, 1993; Araus *et al.*, 1993b, 1998), tanto en condiciones de secano como de regadío, si bien en secano esta correlación es menor. 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, 1995).





*III. Material
y Métodos*

III. MATERIAL Y MÉTODOS

III.1. LOCALIZACIÓN DE LOS ENSAYOS

Los ensayos se han realizado durante dos campañas agrícolas (1996/97-1997/98) en dos localidades de la provincia de Granada:

Un regadío ubicado en el Centro de Investigación y Formación Agraria de Granada (C.I.F.A.), situado cerca de Purchil (Fig. 1) a una altitud de 600 m aproximadamente, con las coordenadas $37^{\circ} 11'$ de latitud N y $3^{\circ} 40'$ de longitud O.

Un secano localizado en Ochíchar (Fig. 1), aldea cercana a Ventas de Huelma, a una altitud de 1000 m aproximadamente, con las coordenadas $37^{\circ} 3'$ de latitud N y $3^{\circ} 52'$ de longitud O.

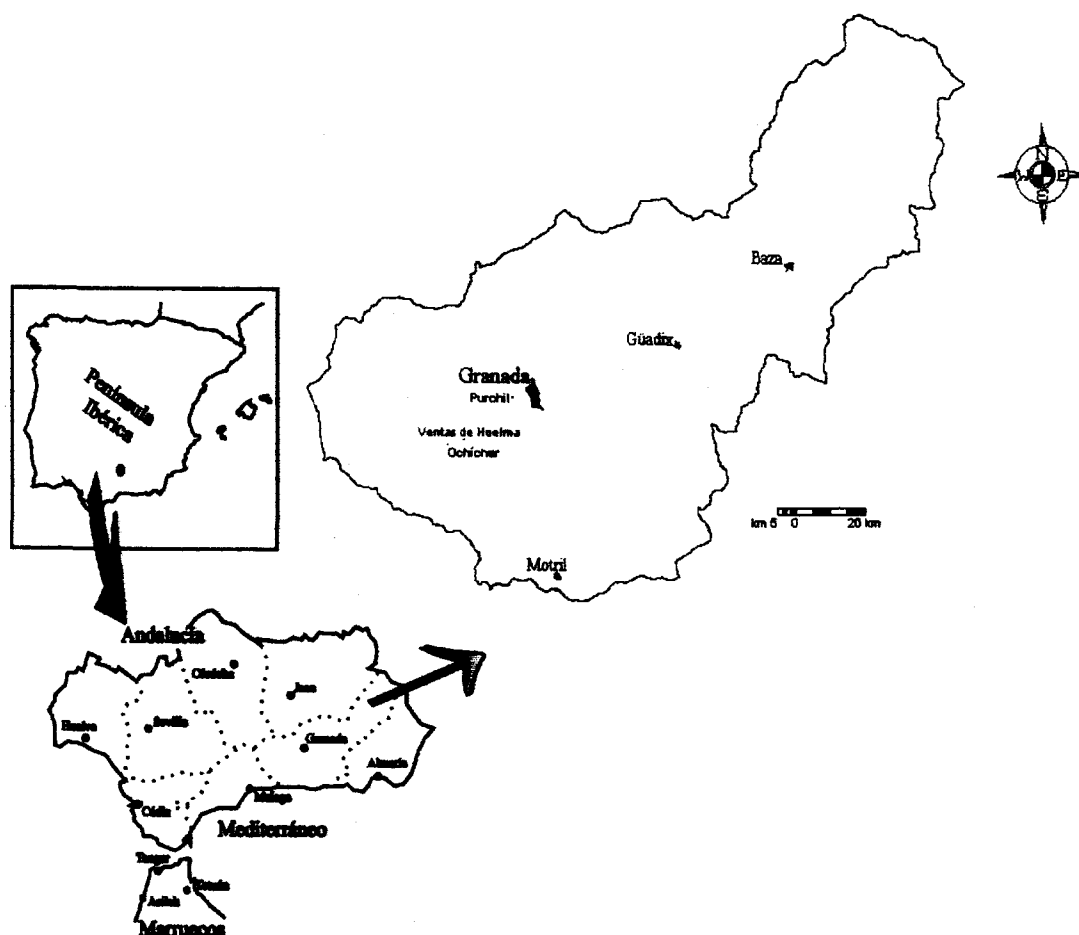


Figura 1. Localización geográfica de los ensayos

III.2. CARACTERIZACIÓN EDAFO-CLIMÁTICA DE LOS EXPERIMENTOS

III.2.1. CARACTERÍSTICAS EDAFICAS

Según la clasificación de la F.A.O., el suelo de las parcelas experimentales del regadío pertenece al tipo de los fluvisoles calcáreos. Se trata de suelos desarrollados sobre materiales aluviales constituidos por arenas, conglomerados, arcillas y limos, poco o nada consolidados. Son suelos profundos, poco diferenciados, con un contenido medio-alto de materia orgánica y con textura franco-limosa. Suelen ser muy fértiles y destinados normalmente a cultivos en condiciones de regadío. El suelo del ambiente del secano, Ochíchar, pertenece al tipo de regosoles calcáreos asociados a cambisoles cálcicos.

Desde el punto de vista de su morfología son suelos de perfil A-C y A-B-C, respectivamente. Respecto a los regosoles calcáreos, como consecuencia de su contenido en carbonato cálcico, su textura es limo-arcillosa a arcillosa y, generalmente, su contenido es bajo en materia orgánica. Para los cambisoles cálcicos, texturalmente, se presentan amplias variaciones, si bien predominan las texturas limo-arenosa a limo-arcillo-arenosa. En cuanto al contenido en materia orgánica, los valores medios oscilan entre 2 y 3%. Estos suelos son destinados a cultivos de cereales y almendros, con gran predominio de los primeros (Pérez Pujalte y Prieto Fernández, 1980).

III.2.2. CARACTERÍSTICAS CLIMÁTICAS

Los datos climáticos de los ensayos realizados en Purchil se han obtenido a partir de una estación meteorológica instalada en el Centro de Investigación y Formación Agraria (C.I.F.A.), mientras que los datos de la zona del secano, han sido los del aeropuerto de Granada, situado a unos 17 Km de Ochíchar. Las características climáticas de cada ambiente y año se han representado en las figuras 2 a 5.

La climatología de la campaña 1996-97 (Figuras 1 y 3) se ha caracterizado por un otoño e invierno muy lluviosos, en especial los meses de noviembre, diciembre y enero; seguido de una primavera bastante seca, con muy escasas precipitaciones durante el mes de febrero y ninguna en el mes de marzo. La pluviometría total recogida ha sido de 610,6 mm en el regadío y 481,2 mm en el secano, es decir un 32,9% y un 4,7% más que la media de los últimos 20 años (459,4 mm).

Las temperaturas han sido bastante suaves, no llegando a descender por debajo de cero en ninguno de los dos ambientes a lo largo de todo el ciclo del cultivo. Durante el crecimiento de los granos es de notar que la temperatura máxima fue algo más suave en el secano que en el regadío.

Durante la campaña 1997-98 la lluvia recogida ha sido un 7,7% menos que la de la campaña anterior, pero con una mejor distribución, puesto que la mayor cantidad de lluvia recogida en la campaña 1996-97 ha sido antes de la siembra, mientras que en la campaña 1997-98 las precipitaciones han ocurrido después de la siembra, siendo también los meses de febrero y marzo mejores que los del año anterior, aunque con escasas precipitaciones, que no superan los 50 mm. Respecto a las temperaturas, se observa en las figuras 4 y 5 que la temperatura durante el mes de marzo ha sido más alta en el regadío que en el secano. Durante el periodo del llenado del grano las temperaturas han sido más altas en el secano (a partir de 20 de mayo de 1998), que en el regadío puesto que en éste el periodo del llenado del grano fue más temprano (alrededor del 20 de abril de 1998).

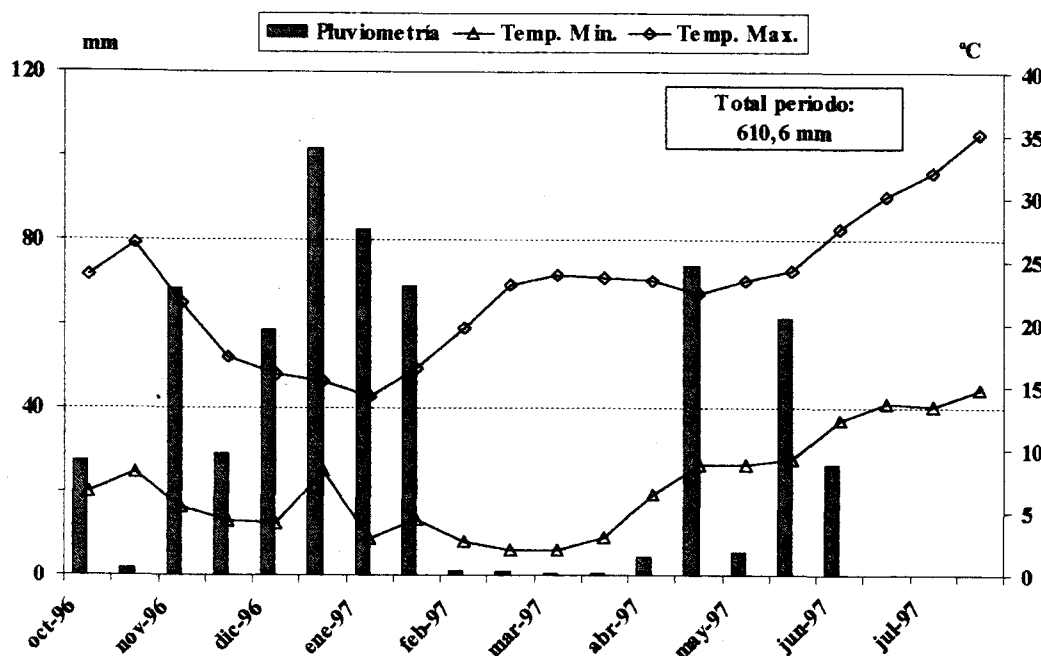


Figura 2. Pluviometría y temperatura (Regadío 1996-97)

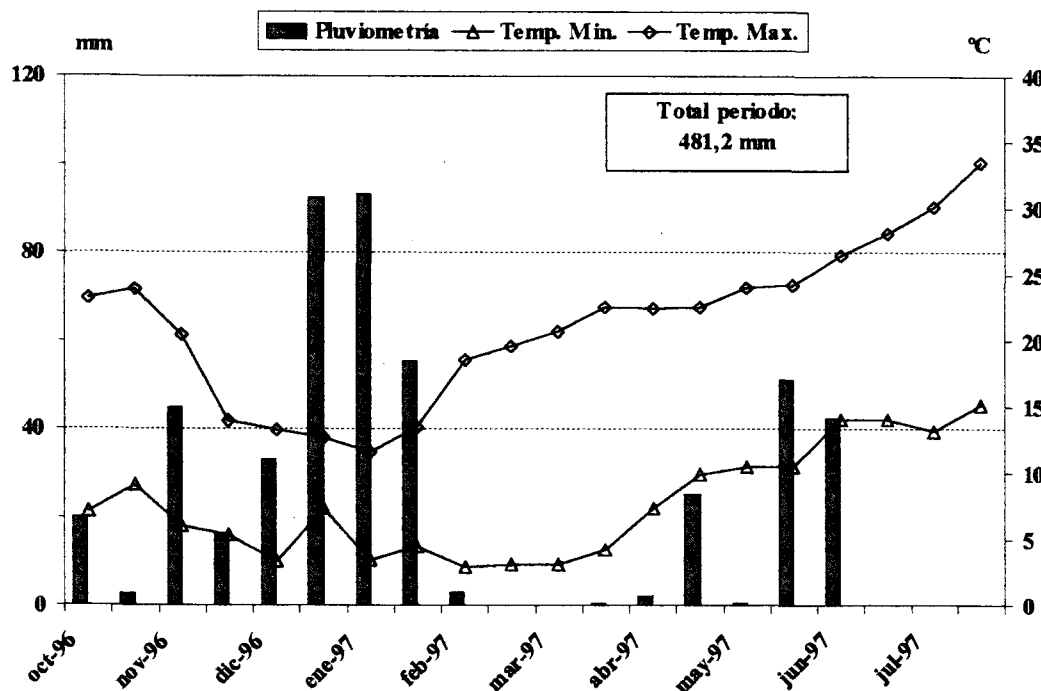


Figura 3 Pluviometría y temperatura (Secano 1996-97)

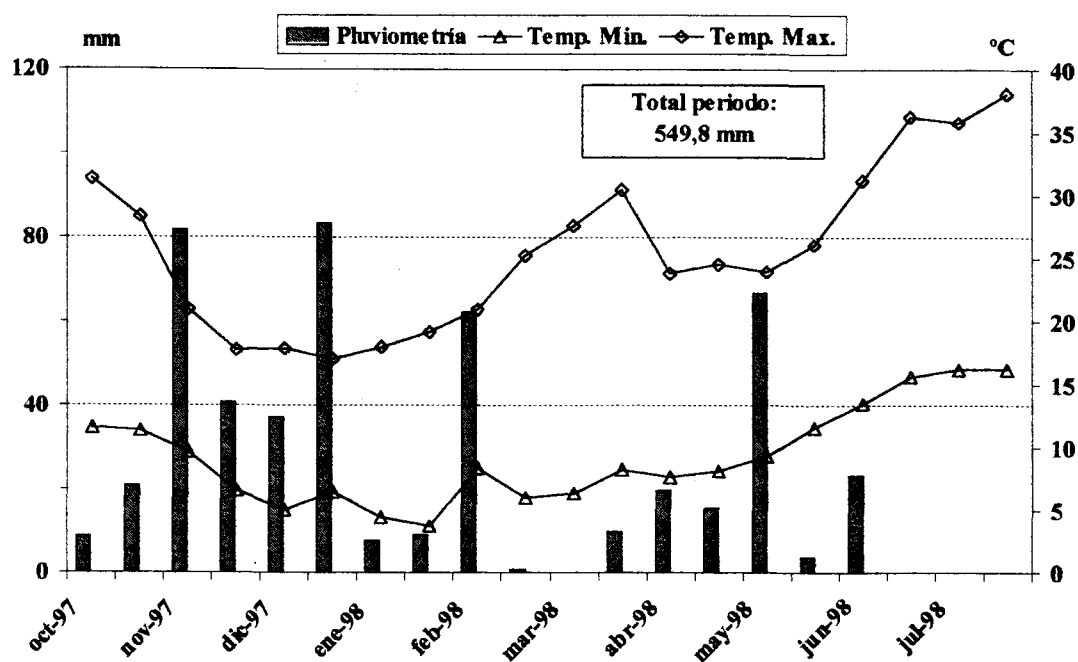


Figura 4. Pluviometría y temperatura (Regadío 1997-98)

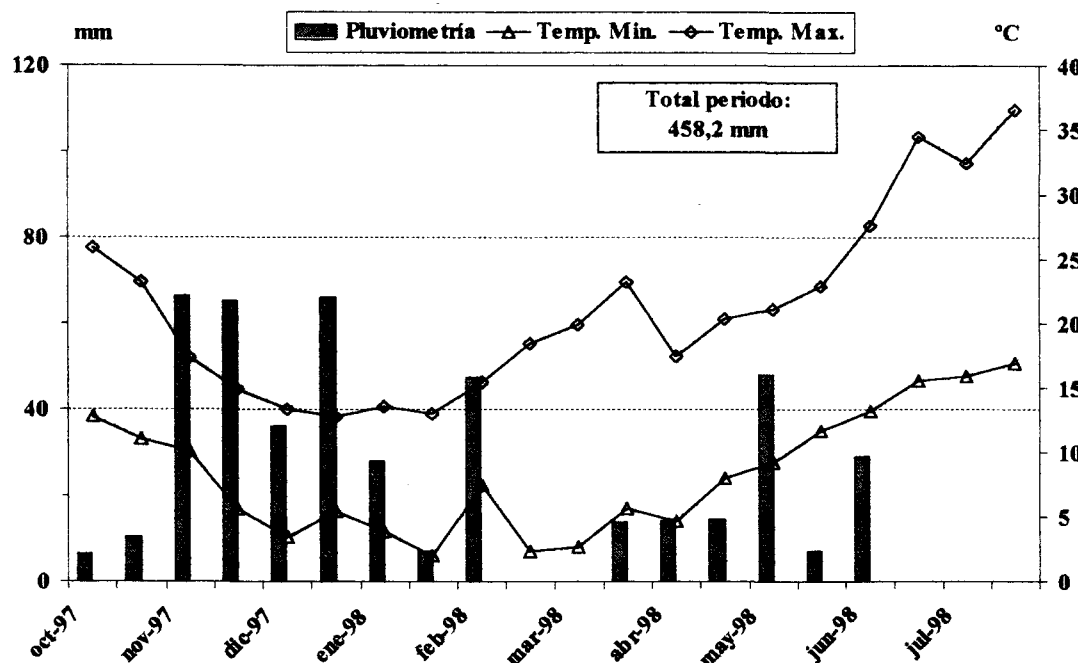


Figura 5. Pluviometría y temperatura (Secano 1997-98)

III.3. MATERIAL VEGETAL

El material vegetal utilizado en esta memoria ha consistido en 25 variedades de trigo duro, cuyo origen y pedigrí se recogen en la tabla b.

Tabla b. Lista de las variedades utilizadas, cruzamiento, pedigrí y origen

Variedad	Cruzamiento	Pedigrí	Origen
Aw12/Bit	Aw12/Bit	ICD84-0322-ABL-5AP-TR-AP-6AP-0TR	ICARDA
Bicre/3	Bicre/3/Cham1//Gta/Stk	ICD87-0459-0TR-ABL-9AP-0TR-4AP-0AP	ICARDA
Chacan	Cham1/5/Cando/4/BY*2/Tace//II27655/3/TME//ZBW*2	ICD88-1104-ABL-0TR-5AP-OAP-3AP-0AP	ICARDA
Chahba 88	Shwa//21563/AA/bit	CD 27672-4AP-3AP-0AP	ICARDA
Gdo	GdoVZ512/Cit//Ruff/Fg3/Src3	ICD88-1233-ABL-0TR-4AP-0AP-1AP-0AP	ICARDA
H.mouline	H.mouline (Mor)/Chahba 88	ICD89-0264-AL-4AP-0AP-1AP-0AP	ICARDA
Haurani	—	—	ICARDA
ID-1049	—	—	Comercial
Jabato	—	—	Comercial
Korifla	DS15/Geier	CD 523-3Y-1Y-2M-0Y-0AP	ICARDA
Krs/haucan	Krs/haucan	ICD88-1400-ABL-4AP-0AP-3AP-0AP	ICARDA
Lagost-3	Lahn//Gs/Stk	ICD89-0471-ABL-0TR-8AP-0TR-25AP-0TR	ICARDA
Lahn	Shwa/3/21563/AA/Fg	CD 20626-1AP-2AP-1AP-0KE-0AP	ICARDA
Massara-1	—	—	ICARDA
Mexa	—	—	Comercial
Mousabil-2	Mousabil-2	ICD89-0263-AL-4AP-0AP-5AP-0AP	ICARDA
Mrb3/Chen	Mrb3/Chen	ICD85-0642-ABL-28AP-0TR-AP-0TR	ICARDA
Omrabi-3	Jori c69/Hau	L0589-4L-2AP-3AP-0AP	ICARDA
Omruf-3	Mrb15/Ru	ICD86-0436-ABL-0TR-3AP-0TR	ICARDA
Quadalete	Quadalete//Erp/Mal/3/Unknown	ICD87-0993-ABL-1AP-0TR-7AP-0TR	ICARDA
Sebah	Sbu/Lahn	ICD86-0041-ABL-13AP-0TR-7AP-0TR	ICARDA
Stojocri-3	Stk/4/Jo/3Jo/Cr//Cit71	ICD83-0050-3AP-4AP-TR-1AP-0TR	ICARDA
Vitrón	—	—	Comercial
Waha	—	—	ICARDA
Zeina-2	GdoVZ 512/Cit//Ruff/Fg3/Src3	ICD88-1233-ABL-8AP-0AP-3AP-0AP	ICARDA

Las abreviaturas utilizadas para cada variedad y los criterios por los que se han seleccionado para este estudio se relacionan en la tabla c.

Tabla c. Lista de las variedades utilizadas y criterios de su selección

Variedad	Abreviatura	Característica por la que se selecciona
Aw12/Bit	Aw12	Baja temperatura de cubierta
Bicre/3	Bcr	—
Chacan	Chan	—
Chahba 88	Chhb88	—
Gdo	Gdo	Resistente a roya de la hoja
H.mouline	Hmn	—
Haurani	Hrni	Testigo antiguo, bajo potencial productivo
ID-1049	ID	Variedad pública reciente, de alto rendimiento
Jabato	Jbt	Variedad comercial española bien adaptada en Andalucía
Korifla	Krf	Muy cultivada y usada en SEWANA para trabajos científicos
Krs/haucan	Krs	—
Lagost-3	Lgt-3	Tolerante al calor
Lahn	Lhn	Tolerante al calor
Massara-1	Mra-1	Testigo de ICARDA
Mexa	Mexa	Muy cultivada en España. Muy precoz
Mousabil-2	Msbl-2	—
Mrb3/Chen	Mrb3-C	—
Omrabi-3	Mrb3	Tolerante al calor. Baja Δ
Omruf-3	Mrf-3	—
Quadalete	Qlte	Gran capacidad de ahijamiento
Sebah	Sbh	Alto peso de mil granos
Stojocri-3	Stj-3	—
Vitrón	Vitrón	La más cultivada en España
Waha	Waha	Sensible al frío. Alta Δ . Testigo de ICARDA
Zeina-2	Zna-2	Resistente a septoria

III.4. DISEÑO EXPERIMENTAL

El diseño estadístico utilizado en las dos campañas fue de bloques al azar con 4 repeticiones y un tamaño de parcela de 6 m² en la campaña 1996-97 y de 12 m² en la campaña 1997-98. En todos los experimentos las parcelas fueron de 6 surcos, con una separación entre parcelas de 30 cm.

III.5. CARACTERISTICAS AGRONÓMICAS

En las dos localidades durante la primera campaña (1996-97) la siembra se efectuó en una fecha bastante tardía, el 5 de febrero en el regadío y el 13 del mismo mes en el seco, debido al intenso temporal de lluvias desde comienzos de noviembre de 1996 hasta finales de enero de 1997. En la segunda campaña (1997-98) la siembra se realizó en una fecha más temprana, el 11 de diciembre de 1997 en el regadío y el 21 de enero de 1998 en el seco, retraso este último de nuevo debido a las intensas lluvias registradas a partir del 11 de diciembre.

La siembra se realizó con una sembradora de ensayos y con una densidad ajustada, en función del peso de mil granos, a 350 plantas m⁻².

En la primera campaña, antes de la siembra, se aplicaron 200 Kg/Ha de un fertilizante complejo 15:15:15 (N:P:K) en seco y 400 Kg/Ha de 18:15:15 en regadío. La fertilización de cobertura (hacia mitad de ahijado), consistió en la aplicación de 150 Kg/Ha en seco y 250 Kg/Ha en regadío de nitrosulfato amónico del 26%. Para el control de malas hierbas se utilizó Trifluralin + Linuron a las dosis normalmente utilizadas en la zona. En el regadío se suministraron dos riegos, coincidiendo con el final de ahijado y mitad del encañado, aportando cada uno una cantidad de agua equivalente a una precipitación de 150 mm.

En la segunda campaña, antes de la siembra, se aplicaron 300 Kg/Ha de un fertilizante complejo 15:15:15 (N:P:K) en seco y 400 Kg/Ha en regadío. En éste se aplicó un 40% de MCPA Sal amina para el control de maleza, mientras que en el seco el control fue manual. En esta campaña sólo se aplicó una dosis de riego al principio del encañado simulando una precipitación de 300 mm.

Durante las dos campañas no existió daño provocado por insectos, mientras que el daño de pájaros fue moderado. Las enfermedades se manifestaron moderadamente.

III.6. TOMA DE MUESTRAS EN EL CAMPO

Durante las dos campañas se tomaron los siguientes datos:

- ✓ Número de plantas nacidas por unidad de superficie, tomando las plantas contenidas en 50 cm de uno de los surcos centrales de cada parcela.
- ✓ Estadio fenológico según la escala de Zadoks (1974) de 5 plantas representativas de las escogidas del medio metro de cada parcela.
- ✓ Total de tallos por superficie en ahijado para conocer la capacidad de ahijamiento de las variedades estudiadas.
- ✓ Durante la fase antesis-madurez fisiológica, se recolectaron al azar 5 espigas de los tallos principales 2 veces por semana, de las que se tomaron 6 granos de sus espiguillas centrales, formando una muestra de 30 granos que sirvieron para obtener la curva de crecimiento del grano. El peso seco se obtuvo secando la muestra durante 48 horas a una temperatura de 70 °C.

III.7. DETERMINACIÓN DE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO.

En el último muestreo previo a la recolección se tomaron las plantas contenidas en un metro de surco determinado al azar en cada parcela con objeto de obtener los siguientes parámetros de cosecha:

- ✓ Número de plantas m^{-2}
- ✓ Número de espigas m^{-2}

Posteriormente, en el laboratorio, se seleccionaron las 10 plantas más homogéneas de las contenidas en el metro de surco central escogido en cada parcela y se obtuvieron los siguientes parámetros de producción:

- ✓ Número de espigas por planta.
- ✓ Longitud del tallo principal, sin contar la espiga.
- ✓ Índice de cosecha, obtenido a partir del peso de la paja y del grano por separado de las 10 plantas por parcela. Este índice 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 los asimilados entre paja y grano:

$$IC = \frac{\text{Peso grano}}{\text{Peso grano} + \text{Peso paja}}$$

Además, separadamente para el tallo principal y los ahijamientos, se obtuvieron:

- ✓ Longitud de la espiga, medida desde el collar hasta el ápice de la última espiguilla.
- ✓ Número de espiguillas por espiga.
- ✓ Número de granos por espiga, desgranando a mano las espigas de las diez plantas.

- ✓ Peso del grano de las espigas del tallo principal y de los ahijamientos (rendimiento por planta).

A partir de estos valores y mediante los apropiados cálculos, se obtuvo el número de granos por espiguilla, también separadamente para el tallo principal y los ahijamientos. Los valores por planta del número de espiguillas por espiga, de granos por espiguilla y de granos por espiga, fueron obtenidos como la media ponderada del tallo principal y de los ahijamientos.

Finalmente, sobre una muestra de grano procedente de la cosechadora de ensayos se obtuvieron los siguientes parámetros del rendimiento:

- ✓ Peso medio de 1000 granos, determinado por pesada de 3 grupos de 300 granos seleccionados mediante un contador fotoeléctrico de granos de la casa Pfeuffer,
- ✓ Peso específico, pesando los granos limpios contenidos en 250 ml y expresándolos en Kg/Hl.
- ✓ El contenido de humedad en el grano se determinó mediante desecación de cada muestra a 70-75°C durante 48 horas.

La producción total de grano se obtuvo mediante la recolección con cosechadora de cada parcela, pesándose posteriormente el grano limpio. El valor de la cosecha se corrigió expresándolo al 12% de humedad.

III.8. MEDIDA DE LOS PARÁMETROS FISIOLÓGICOS.

III.8.1. FLUORESCENCIA RÁPIDA DE LA CLOROFILA.

Las medidas se han realizado usando un fluorímetro [*Plant Efficiency Analyser*, PO2.002 (PEA) de la casa Hansatech Instruments Ltd, England]. Para ello, en cada ambiente y aproximadamente unas dos semanas después

de 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 de $2400 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, correspondientes a una luz actínica no modulada, con un pico a 650 nm de λ , recogiéndose la fluorescencia emitida durante un tiempo de 12 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 fluorescencia variable y fluorescencia máxima (F_v/F_m).

En nuestro estudio además de estos parámetros indicados arriba emplearemos la relación (F_v/F_0) la cual permite una estimación máxima de la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (González-Moro *et al.*, 1997).

III.8.2. TEMPERATURA DE LA CUBIERTA VEGETAL

La temperatura de la cubierta vegetal se ha determinado mediante un termómetro de infrarrojos [INFRATRACE KM800S de la casa Kane May], en la misma época que las medidas de fluorescencia rápida de la clorofila. Para ello se han realizado 5 lecturas por parcela, calculándose posteriormente la media. El ángulo de medida fue 30° respecto al horizontal.

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 a la ley de Stefan-Boltzmann:

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

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.

III.8.3. CONTENIDO TOTAL DE CLOROFILAS

Las clorofilas totales se han determinado mediante el medidor portátil [SPAD-502, *Soil-Plant Analysis Development* (SPAD), Minolta Camera Co., Osaka, Japan]. 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, uno rojo (con un pico de emisión a 650 nm de λ) y otro infrarrojo (cuya máxima emisión se sitúa a 940 nm de λ). 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 misma época que las de fluorescencia y termometría, es decir unas dos semanas después de la antesis. En cada genotipo y repetición se realizaron al menos 5 lotes de medidas sobre la hoja bandera de plantas seleccionadas al azar y que no presentasen síntomas de enfermedades o deterioro. Los datos utilizados para este estudio corresponden a la media de cada lote, obtenida mediante

la función "average" del equipo. Los valores presentados son unidades SPAD, es decir, relativas.

III.8.4. COMPOSICION ISOTÓPICA DEL C.

Para el análisis de la discriminación isotópica del ^{13}C (Δ), se trituro una muestra de grano limpio de cada parcela procedente de la cosechadora, siendo etiquetadas y enviadas para su análisis a los servicios Científico-Técnicos de la Universidad de Barcelona. Para determinar la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, se ha empleado un Analizador Elemental Carlo Erba 1108 acoplado a un Espectrómetro de Masas de Relación Isotópica modelo Delta C de Finnigan Mat.

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

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = [(R \text{ muestra}/R \text{ estándar}) - 1] \times 1000$$

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

Se ha utilizado un estándar secundario calibrado contra carbonato cálcico de belemnites (PDB) procedente de la formación Peedee de Carolina del Norte USA. La precisión del análisis fue menos 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).

III.9. CALCULO DE LOS 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 coefficients analysis*), ideado por Wright (1921, 1923) y posteriormente elaborado y difundido por Li (1955, 1956, 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. Este es el caso del sistema constituido por el rendimiento de un cultivo y sus componentes, como en los cereales, 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 induce en los demás).

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 así la verdadera influencia de cada variable independiente sobre la dependiente (García del Moral *et al.*, 1992).

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). En esta memoria el análisis por coeficientes de sendero se ha realizado utilizando una combinación de los métodos propuestos por García del Moral *et al.* (1992) y Dofing y Knight (1992). En todos los casos los datos fueron transformados a logaritmos decimales, con objeto de convertir las relaciones entre variables de multiplicativas en aditivas, siendo posteriormente tipificados antes de calcular los coeficientes de sendero (García del Moral *et al.*, 1992).

III.10. ESTUDIO ESTADÍSTICO

El análisis estadístico de los datos se ha basado en la realización de análisis de la varianza (ANOVA) y test de mínimas diferencias significativas (MDS), para el estudio del efecto del genotipo, ambiente y año. La interdependencia de unos parámetros con otros y con la cosecha, se ha analizado mediante técnicas de regresión y correlación simple (Steel y Torrie, 1985). Para el análisis estadístico de los datos se ha utilizado el programa "Statgraphics Plus" Versión 2.0 para Windows.



IV. Resultados

IV. RESULTADOS

En primer lugar se presentarán los resultados de la producción de grano y sus componentes, obtenidos mediante análisis de la varianza y comparación por mínimas diferencias significativas. Los análisis se han realizado para el conjunto de genotipos, ambientes y años, y sus resultados, para cada una de las variables estudiadas, se presentan ordenados en el apéndice de tablas incluido al final de esta memoria.

A continuación, se estudiarán las relaciones entre la cosecha y sus componentes mediante técnicas de regresión y coeficientes de sendero, para identificar aquellos componentes del rendimiento que mayor influencia han ejercido sobre las variaciones en la producción de grano por Ha y por planta. Finalmente, se presentarán los resultados correspondientes a los parámetros fisiológicos y su significación en relación con la producción de grano.

IV.1. RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES.

En la tabla 1 se presentan los valores medios de la producción de grano y componentes por genotipo, ambiente y año. Al objeto de facilitar su consulta, en la tabla 1 se presentan los genotipos ordenados alfabéticamente. En las tablas 1a a 1h del apéndice se encuentran los correspondientes resultados del análisis de la varianza. Para permitir la comparación entre genotipos, en las figuras 6 a 13 se presentan los valores medios de rendimiento y componentes por genotipo, ambiente y año.

IV.1.1. RENDIMIENTO POR Ha Y POR PLANTA.

El rendimiento por Ha y por planta ha presentado diferencias estadísticas para cada uno de los factores estudiados, siendo significativas las interacciones dobles y triple, con excepción de la interacción genotipo×ambiente para la cosecha por Ha (Tablas 1a y 1b, apéndice).

Tabla 1. Comparación de los valores medios por genotipo, ambiente y año de rendimiento y sus componentes

Genotipo	Y (Kg/Ha)	Ypl (g)	NES	NEP	NeE‡	NGe‡	NGE‡	PMG (g)
Aw12	2622 e-g	2,43 a-b	481 a-e	2,15 a-e	12,40 a-e	2,14 b-g	26,62 a-d	40,94 e-g
Bicre3	3167 a-b	2,33 a-c	498 a-d	1,89 f-j	12,41 a-e	2,18 a-e	26,94 a-d	45,15 b-c
Chacan	2660 d-g	2,01 e-h	476 b-e	1,76 h-j	12,47 a-e	2,06 d-h	25,70 b-e	39,57 f-h
Chahba88	2773 c-g	2,14 c-f	455 c-e	1,78 h-j	12,38 b-e	2,25 a-d	27,35 a-c	42,17 d-f
Gdo	3042 a-d	2,12 c-f	524 a	1,94 d-i	12,86 a-c	2,01 e-h	26,06 a-e	40,38 e-g
Haurani	1849 h	1,69 i-j	393 f	1,64 j	12,68 a-d	2,04 e-h	24,84 b-f	35,33 j
H.mouline	2799 b-g	1,62 e-j	503 a-c	1,83 g-j	12,24 b-f	2,17 b-f	26,69 a-d	36,66 i-j
ID-1049	2782 b-g	2,28 a-d	446 e	1,84 g-j	13,00 a-c	2,37 a	29,97 a	37,10 h-j
Jabato	3289 a	2,54 a	476 b-e	2,22 a-c	13,24 a	2,07 c-h	27,86 a-c	42,05 d-f
Korifla	2793 b-g	2,11 c-f	478 a-e	1,86 g-j	12,83 a-c	1,97 g-j	24,91 b-f	43,72 c-d
Krs	2741 c-g	1,95 e-i	496 a-d	1,91 e-i	12,90 a-c	1,98 f-j	25,49 c-f	40,91 e-g
Lagost3	2638 e-g	2,14 c-f	457 c-e	2,05 b-g	12,37 b-e	1,74 k	21,83 e-g	47,30 a-b
Lahn	2852 b-f	2,16 b-f	456 c-e	1,99 c-h	11,76 e-g	1,92 h-k	22,86 d-g	48,29 a
Massara1	2699 c-g	1,76 g-j	526 a	2,13 a-f	11,00 g	1,81 i-k	19,41 g	40,17 e-g
Mexa	2492 f-g	1,67 j	456 c-e	1,79 h-j	12,45 a-e	1,90 h-k	22,53 e-g	42,27 d-e
Mousabil2	2834 b-g	1,91 f-j	517 a-b	1,78 h-j	12,64 a-d	1,94 h-j	24,34 c-f	40,84 e-g
Mrb3	2978 a-e	2,03 d-g	514 a-b	2,18 a-d	11,40 f-g	2,03 e-h	23,36 d-g	40,82 e-g
Omrabi3	2876 b-f	2,19 b-e	507 a-b	2,27 a-b	11,83 d-g	2,02 e-h	23,58 c-f	41,48 d-g
Omruf3	2899 b-e	2,14 c-f	479 a-e	1,85 g-j	12,32 b-e	2,33 a-b	27,84 a-b	39,19 g-i
Quadalete	2648 e-g	2,10 c-f	492 a-e	2,23 a-c	11,67 e-g	1,79 j-k	20,93 f-g	46,30 a-c
Sebah	2505 f-g	2,11 c-f	446 e	1,88 f-j	13,09 a-b	2,26 a-c	28,36 a-b	41,29 d-g
Stojocri3	2452 g	1,98 e-h	479 a-e	2,01 c-h	12,47 a-e	1,89 h-k	23,60 d-g	45,27 b-c
Vitron	2938 a-e	1,75 h-j	479 a-e	1,78 h-j	12,21 c-f	1,92 h-k	23,31 d-g	42,34 d-e
Waha	3061 a-c	2,49 a	484 a-e	2,38 a	13,02 a-c	1,99 e-i	25,70 b-e	41,24 d-g
Zeina2	2951 a-e	1,90 f-j	454 d-e	1,70 i-j	12,90 a-c	2,05 d-h	26,29 a-d	39,97 e-g
Ambiente								
Regadio	3544 a	2,67 a	512 a	2,39 a	13,74 a	2,02 a	27,63 a	42,05 a
Secano	2003 b	1,48 b	446 b	1,52 b	11,10 b	2,05 a	22,51 b	41,22 b
Año								
1997	2285 b	1,94 b	459 b	2,08 a	11,16 b	2,17 a	24,05 b	39,99 b
1998	3263 a	2,21 a	499 a	1,83 b	13,68 a	1,90 b	26,08 a	43,27 a

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

‡: Medias ponderadas para los valores del tallo principal y ahijamientos.

Los resultados indican (tabla 1) que, para el conjunto de ensayos, los genotipos Jabato, Bicre-3, Waha y Gdo superaron los 3000 Kg/Ha, aunque sin diferencias significativas con los genotipos Mrb3-C, Zeina-2 y Vitron, que, en promedio, superan los 2900 Kg/Ha. Los genotipos menos productivos en el conjunto de ambientes y años, fueron Sebah, Mexa y Stojocri-3, cuyas

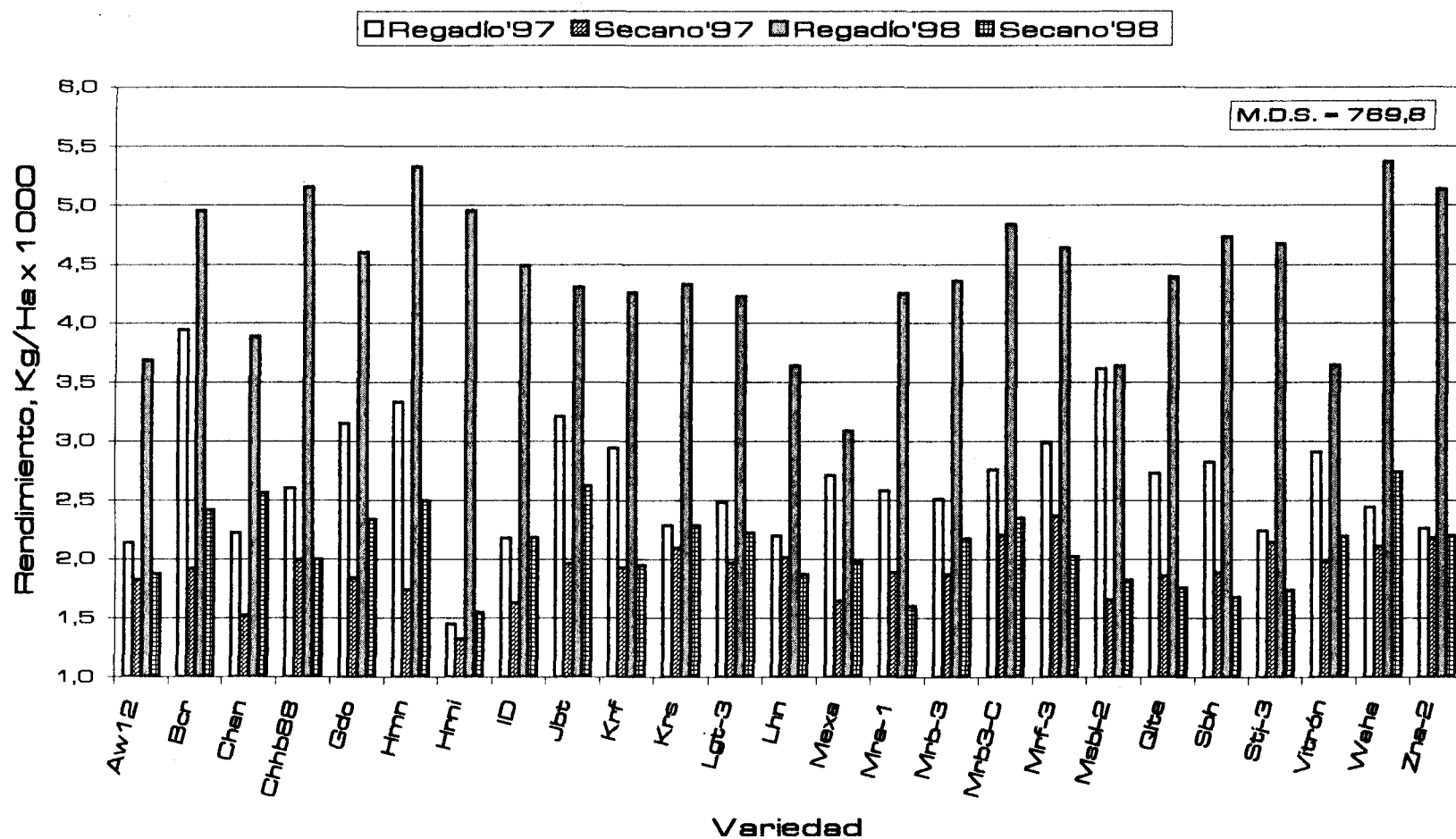


Figura 6. Media del rendimiento Ha^{-1} , por variedad, ambiente y año.

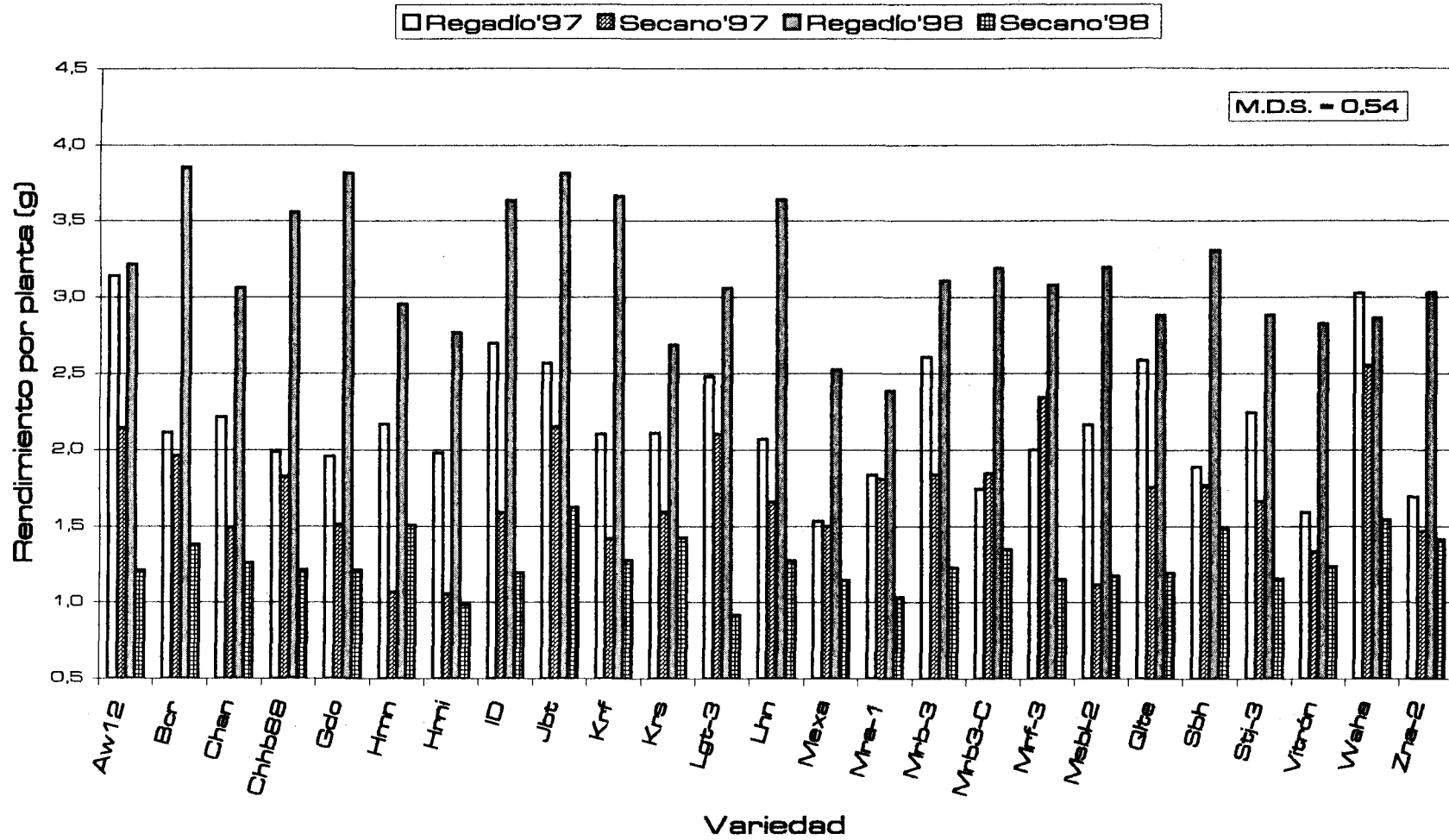


Figura 7. Media del rendimiento por planta, por variedad, ambiente y año.

producciones estuvieron por debajo de 2600 Kg/Ha. El genotipo de peor rendimiento fue Haurani que con 1849 Kg/Ha presentó diferencias significativas frente a todos los demás. El resto de genotipos se estratificó entre estos dos bloques, correspondiendo el límite inferior a Aw12 con 2622 Kg/Ha y el superior a Omruf-3 con 2899 Kg/Ha. En la Fig. 6 se presentan estos resultados para cada genotipo, ambiente y año. Cabe destacar el elevado rendimiento del ambiente de regadío en 1998, año en el que todos los genotipos ensayados superaron los 3000 Kg/Ha.

Con respecto a la producción por planta (Tabla 1), al igual que en la producción por Ha, los genotipos Jabato, Waha y Bicre-3 fueron los de mayor peso de grano por planta, superando los 2,33 g/pl. Sin embargo, los genotipos Gdo y Mrb3-C, que estaban entre los de mayor cosecha por Ha, ahora presentan un rendimiento por planta intermedio, aunque con más de 2,00 g/pl. Son de resaltar los genotipos Zeina-2 y Vitrón, que con un rendimiento por Ha elevado, presentan un peso de grano por planta bastante bajo, no superando 1,90 g/pl. Además de éstos, los genotipos menos productivos por planta (rendimiento inferior a 1,80 g/pl) han sido Mexa, Haurani y Massara-1, genotipos también de bajo rendimiento por Ha. Sin embargo, Stojocri-3 que obtuvo un rendimiento por Ha muy bajo, presenta un peso de grano por planta intermedio (1,98 g/pl). La Fig. 7 recoge los valores de peso de grano por planta en cada genotipo, año y ambiente, donde de nuevo se puede apreciar el superior comportamiento de los genotipos en el regadío de 1998, aunque en la producción por planta este aumento ha sido menor que en el rendimiento por Ha.

Para el conjunto de ensayos, las producciones por Ha y por planta del regadío fueron significativamente superiores en un 76,9% y 80,4%, respectivamente, a las del secano (tabla 1). De los dos años estudiados, el de mayor rendimiento por Ha y por planta fue 1998, superando en el 42,8% y 13,9% la producción por Ha y por planta del año 1997.

IV.1.2. NÚMERO DE ESPIGAS POR SUPERFICIE Y POR PLANTA

En la producción de espigas se han presentado diferencias significativas para todos los factores analizados, incluyendo las interacciones de cualquier orden, exceptuando la interacción genotipo×ambiente para el número de espigas por planta (Tablas 1c y 1d, apéndice). En las figuras. 8 y 9 se presentan los resultados obtenidos por genotipo, ambiente y año, tanto para el número de espigas por m² como para el número de espigas por planta.

Los genotipos de mayor producción de espigas por m² han sido Massara-1, Gdo, Mousabil-2, Mrb3-C, Omrabi-3 y H.mouline (Tabla 1) que superan las 500 espigas/m². Al igual que en la cosecha por Ha, Haurani con 393 espigas/m² ha sido el genotipo de menor densidad de espigas, con diferencias significativas frente a los demás. El resto de genotipos puede agruparse en dos bloques, uno con alrededor de 450 espigas/m² y otro entre 475 y 500 espigas/m².

La producción de espigas por planta (tabla 1) ha oscilado desde 1,64 en Haurani, el genotipo de menor densidad de espigas/m², hasta 2,38 en Waha, genotipo con una densidad media de espigas/m². En términos generales, aquellos genotipos con menor número espigas/m² han presentado también una menor producción de espigas por planta, a excepción del genotipo Mousabil-2 que presenta un número de espigas por planta muy bajo en comparación con su densidad de espigas/m², y los genotipos Lagost-3 y Jabato, cuyo número de espigas por planta fue alto, mientras que su densidad de espigas fue media-baja.

En el conjunto de ensayos, el regadío fue el ambiente que produjo más densidad de espigas por m², superando significativamente en un 14,8% al secano. El número de espigas por planta fue también significativamente superior en un 57,2% en el regadío frente al secano. En el año 1998, la densidad de espigas/m² fue superior significativamente en un 8,7%. La producción de espigas por planta, sin embargo, fue significativamente mayor

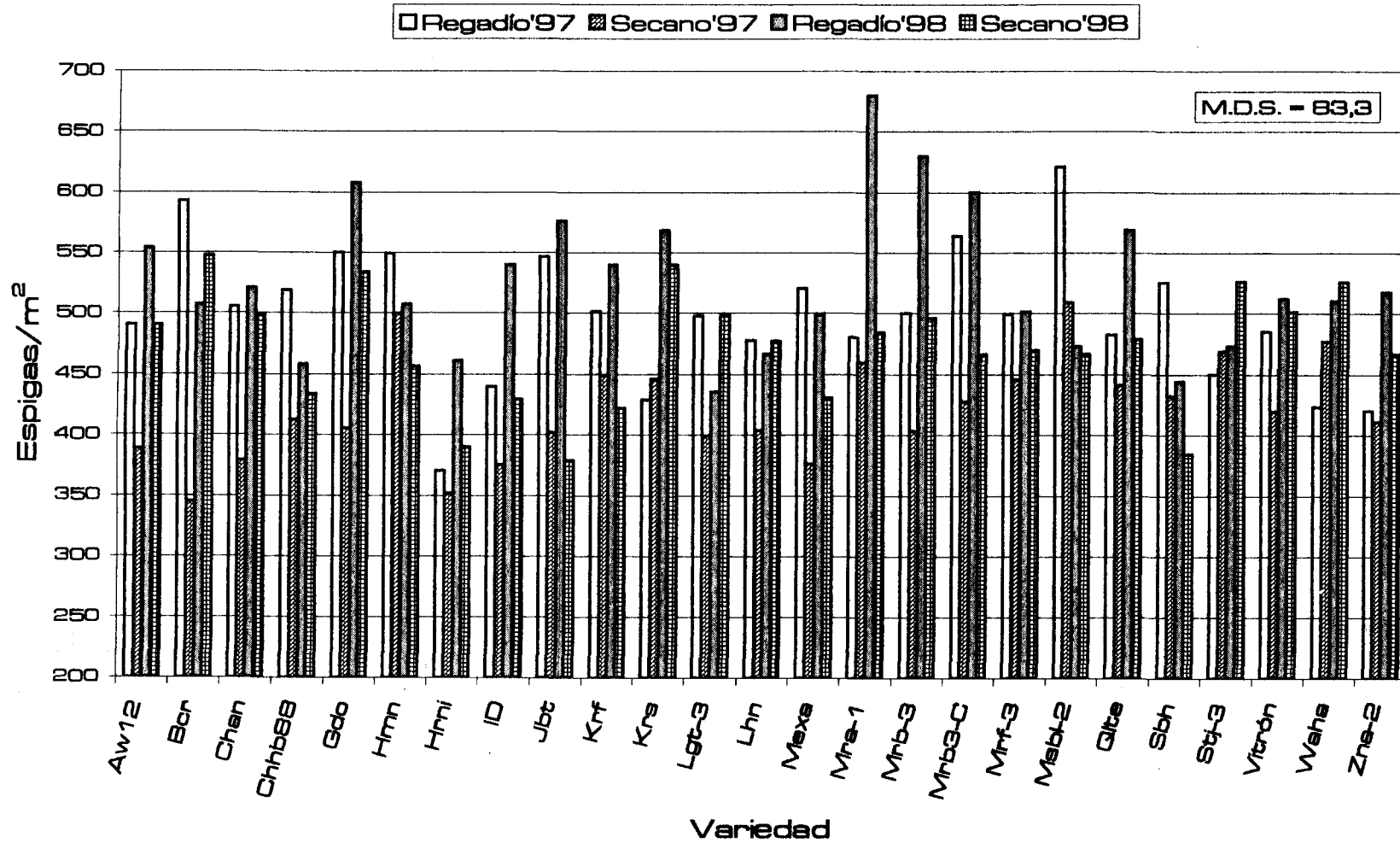


Figura 8. Media de espigas por superficie, por variedad, ambiente y año.

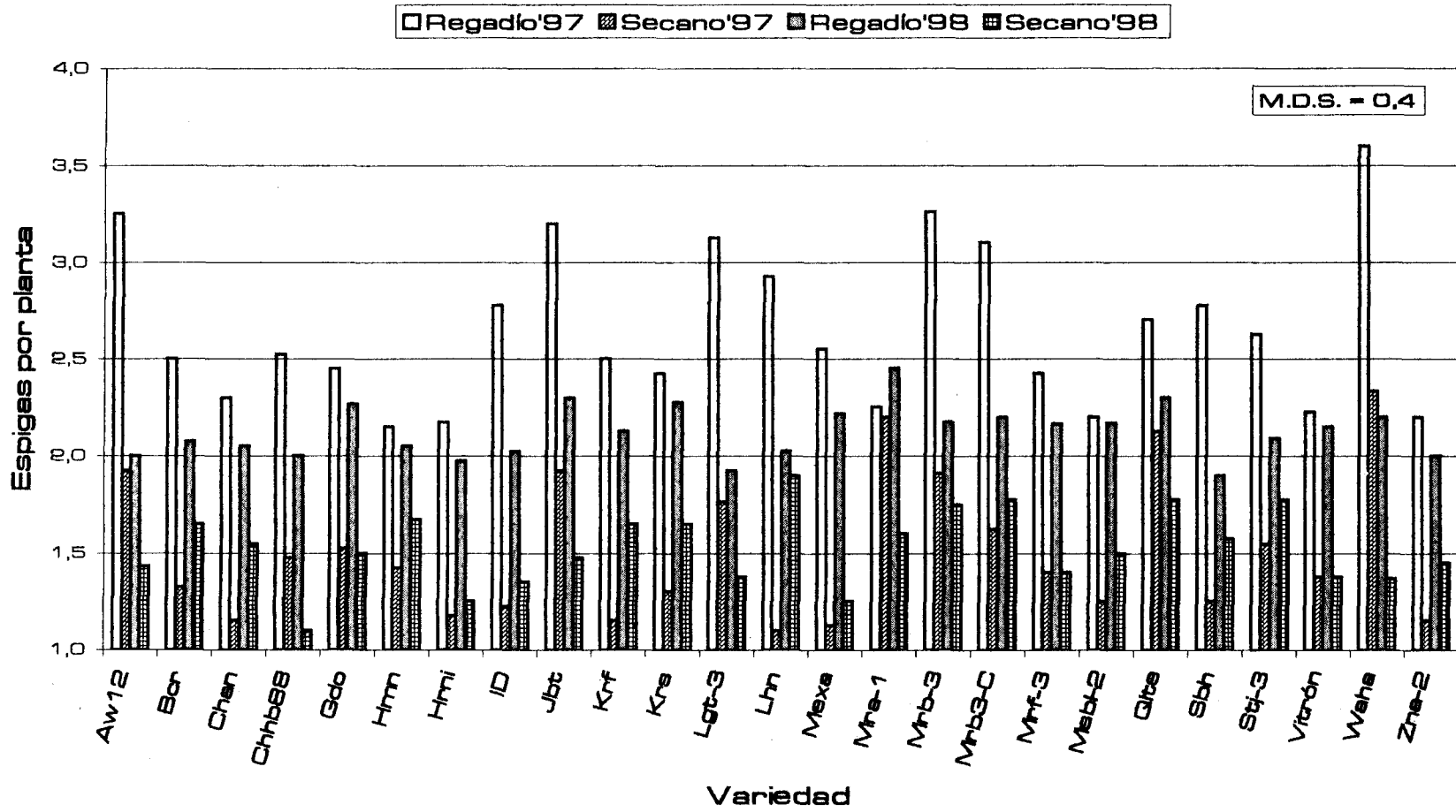


Figura 9. Media de espigas por planta, por variedad, ambiente y año.

en el año 1997, con un aumento del 13,7%. Individualmente, el ambiente más favorable a la formación de un elevado número de espigas por planta, fue el regadío de 1997, donde todos los genotipos superaron ampliamente las dos espigas por planta (Fig. 9).

IV.1.3. NÚMERO DE ESPIGUILLAS POR ESPIGA.

En este componente del rendimiento se ha obtenido variabilidad estadística para todas las fuentes de variación (Tabla 1f, apéndice), incluidas las interacciones. El valor medio ha sido bastante estable entre genotipos (tabla 1), oscilando desde 11,01 en el genotipo Massara-1 hasta 13,25 en Jabato. Para el conjunto de ensayos, el ambiente de regadío permitió la formación de un 23,8% más de espiguillas por espiga que el de seco. Igualmente, en promedio, el año 1998 fue más favorable para la formación de un mayor número de espiguillas por espiga, superando significativamente al año 1997 en un 22,6%. Individualmente, las espigas con mayor número de espiguillas se obtuvieron en el ambiente de regadío de 1998, siendo este componente del rendimiento bastante más estable en los demás (Fig. 10).

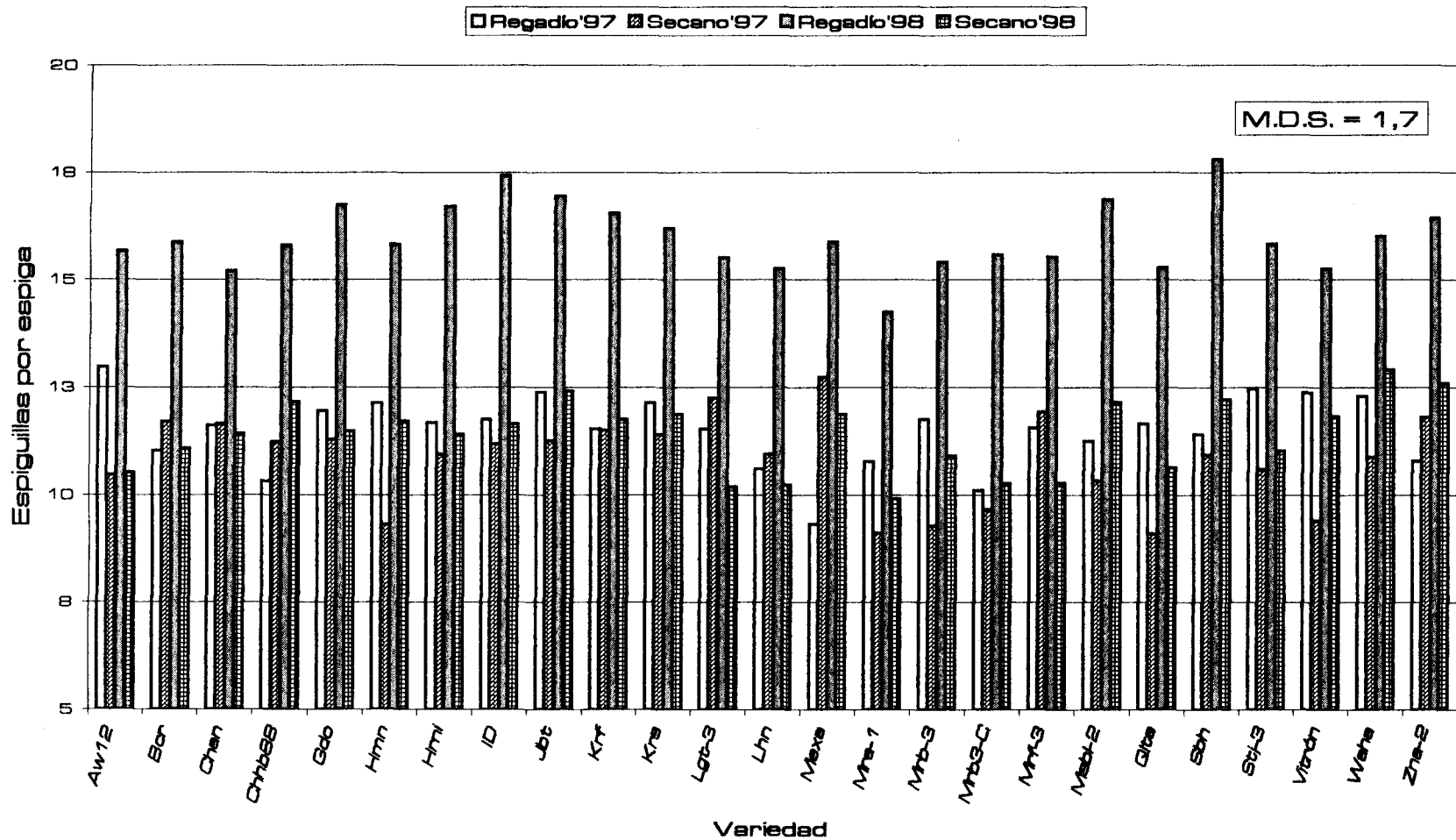


Figura 10. Media de espiguillas por espiga, por variedad, ambiente y año.

IV.1.4. NÚMERO DE GRANOS POR ESPIGUILLA.

Los resultados del análisis de la varianza indican (tabla 1g, apéndice) que este componente ha variado significativamente entre genotipos y años, pero no entre ambientes, ni para la interacción genotipo×año. La representación de este parámetro por genotipo, año y ambiente se encuentra en la Fig. 11.

Entre los genotipos (tabla 1), la fertilidad media de las espiguillas ha variado desde 1,74 granos en Lagost-3 hasta 2,37 en ID-1049. Entre ambientes, como se ha indicado, no existieron diferencias significativas en el número medio de granos por espiguilla, debido a que sus valores se compensaron en cada año (Fig. 11), pero sí entre los años, donde las espiguillas formadas en 1997 presentaron, en promedio, un 14,2% más de fertilidad que las de 1998 (tabla 1).

IV.1.5. NÚMERO DE GRANOS POR ESPIGA.

Del análisis de la varianza se deduce (Tabla 1e, apéndice) que todas las fuentes de variación consideradas han ejercido una influencia significativa sobre el número medio de granos por espiga, siendo también significativas todas las interacciones analizadas. Para el promedio de los genotipos han existido importantes variaciones en este carácter (tabla 1), oscilando desde 30,37 en ID-1049 hasta 19,22 en Massara-1, lo que supone un rango de variación del 58,0%. Los genotipos de mayor número de granos en sus espigas han sido, además de ID-1049, los genotipos Sebah, Omruf-3 y Chabba88, con más de 28 granos por espiga. Los genotipos Quadalete, Mexa y Lagost-3, por el contrario no llegan a alcanzar los 22 granos por espiga (tabla 1).

Entre ambientes, el regadío ha presentado espigas con un 22,7% más de granos que el secano, mientras que entre años la diferencia, aunque significativa, ha sido considerablemente inferior, representando sólo el 8,4% a favor del año 1998 (Tabla 1). De nuevo el ambiente de regadío en 1998 presentó los máximos valores de granos por espiga (Fig. 12), consecuencia,

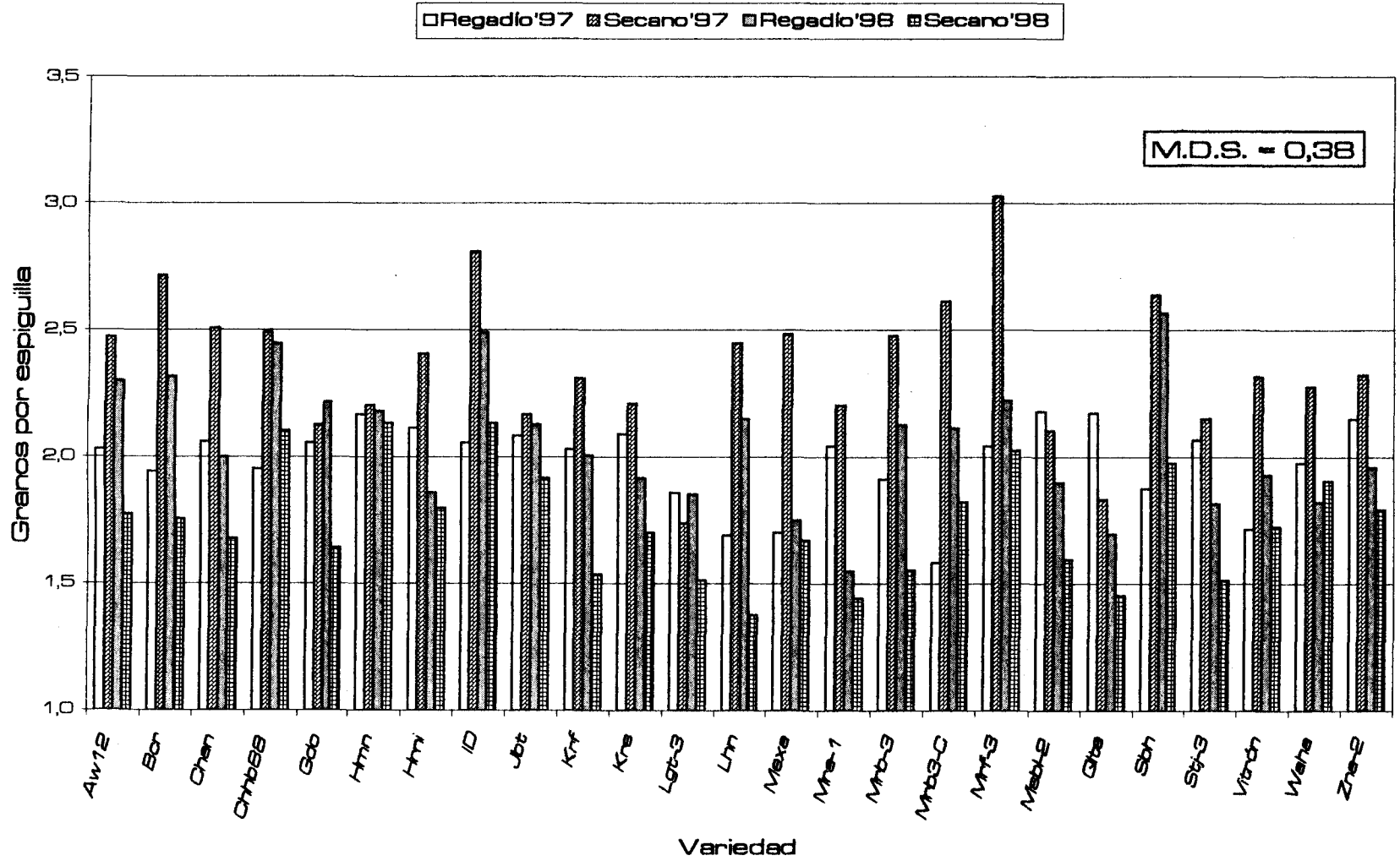


Figura 11. Media del número de granos por espiguilla, por variedad, ambiente y año.

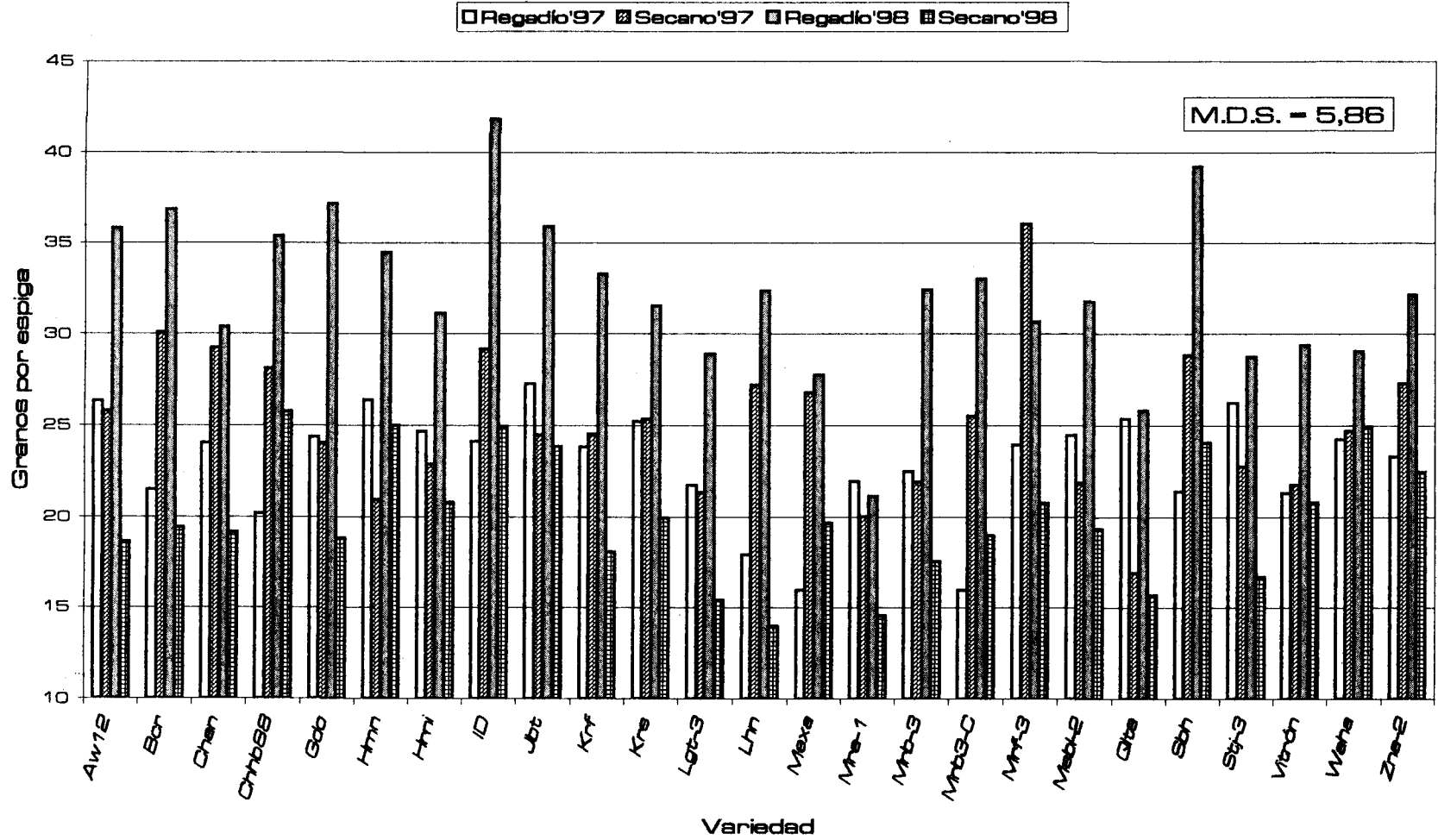


Figura 12. Media del número de granos por espiga, por variedad, ambiente y año.

como se indicó anteriormente, tanto del mayor número de espiguillas por espiga (Fig. 10) como de granos por espiguilla (Fig. 11) de los genotipos en este ambiente y año.

IV.1.6. PESO MEDIO DE LOS GRANOS.

De nuevo en el último componente del rendimiento ha aparecido variabilidad estadística inducida por todas las fuentes de variación estudiadas, así como para sus interacciones (tabla 1h, apéndice). La variación en el peso medio del grano entre genotipos, para el conjunto de ensayos, ha oscilado desde 35,33 mg en Haurani hasta 48,29 mg en Lahn (tabla 1), lo que representa una variación del 36,7%. Los genotipos con mayor peso individual de sus granos han sido, además de Lahn, los genotipos Lagost-3, Quadalete, Stojocri-3 y Bicre-3, con granos que superan los 45 mg. Los genotipos de granos más pequeños han sido, aparte Haurani, H.mouline, ID-1049, Omruf-3 Chacan y Zeina-2, cuyos granos presentan un peso inferior a 40 mg.

Al contrario que en el caso del número de granos por espiga, la variación inducida por el ambiente ha sido menor que la anual, ya que, aunque significativa, sólo ha representado el 2,0% a favor del regadío (Tabla 1). La variación entre años ha sido del 8,2%, presentando el año 1998 los granos más pesados (tabla 1).

De nuevo, al considerar los ensayos individualmente, ha sido el regadío de 1998 el que ha presentado los granos de mayor tamaño, con notables diferencias frente a los demás ensayos (Fig. 13).

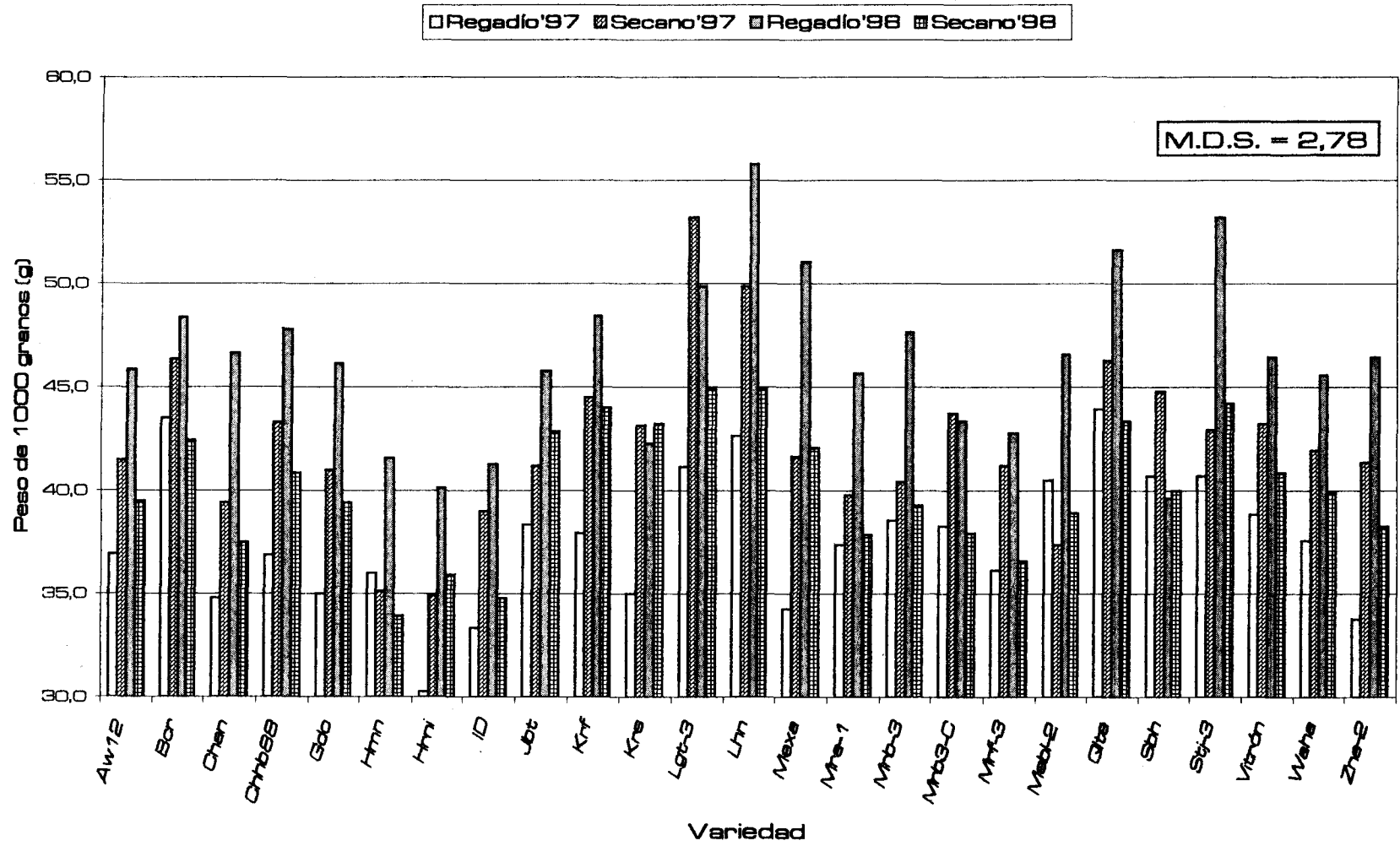


Figura 13. Media del peso medio de grano, por variedad, ambiente y año.

IV.2. RENDIMIENTO Y COMPONENTES EN EL TALLO PRINCIPAL Y AHIJAMIENTOS:

Para evaluar la contribución de los distintos tallos a la producción de grano en cada genotipo, ambiente y año, se analizaron por separado los componentes del rendimiento en los tallos principales y ahijamientos de las 10 plantas seleccionadas.

Tabla 2. Comparación de los valores medios por genotipo, ambiente y año de rendimiento y sus componentes en el tallo principal.

Genotipo	Yesp (g)	NeE	NGe	NGE	PMG (g)	LE (cm)
Aw12	2,03 a-d	14,3 a-b	2,37 c-e	33,9 a-d	43,8 e-g	5,42 c-h
Bicre3	2,12 a	13,5 b-f	2,41 b-d	32,9 b-d	47,9 a-d	5,62 c-d
Chacan	1,77 e-h	13,4 c-f	2,26 e-g	30,4 d-i	44,3 e-g	5,14 h-i
Chahba88	1,98 a-e	13,7 b-e	2,40 b-d	33,1 b-d	45,2 c-f	5,56 c-e
Gdo	1,84 c-h	14,1 b-c	2,29 c-f	32,5 b-e	43,1 e-h	5,60 c-d
Haurani	1,65 h	13,7 b-e	2,27 e-g	30,9 c-h	39,0 i-j	5,00 i
H.mouline	1,69 f-h	13,5 c-f	2,60 a-b	35,3 a-b	37,6 j	5,13 h-i
ID-1049	1,99 a-e	13,7 b-e	2,60 a-b	35,5 a-b	41,5 g-i	5,57 c-e
Jabato	2,03 a-d	14,9 a	2,29 c-f	34,5 a-c	44,1 e-g	5,92 a-b
Korifla	1,84 c-h	13,8 b-e	2,30 c-f	32,2 b-f	43,8 e-g	5,30 e-h
Krs	1,87 c-g	14,1 b-d	2,32 c-f	32,5 b-e	43,9 e-g	5,57 c-e
Lagost3	1,97 a-e	14,1 b-d	2,03 i	28,8 f-i	48,6 a-b	5,68 b-c
Lahn	1,89 c-f	12,7 f	2,34 g-i	27,8 g-i	50,6 a	5,18 f-i
Massara1	1,64 h	12,8 f	2,27 e-g	29,3 e-i	42,0 f-i	5,18 g-i
Mexa	1,64 h	13,3 d-f	2,04 i	27,1 i	45,5 b-e	5,20 f-i
Mousabil2	1,72 f-h	13,6 b-e	2,14 g-i	29,2 e-i	44,3 e-g	5,39 d-h
Mrb3-C	1,84 c-h	13,1 e-f	2,35 c-f	31,1 c-h	43,5 e-g	5,13 h-i
Omrabi3	1,90 b-f	14,0 b-d	2,30 c-f	32,4 b-e	43,8 e-g	5,44 c-g
Omruf3	2,00 a-d	13,8 b-e	2,69 a	37,1 a	40,1 h-j	5,64 b-d
Quadalete	2,05 a-c	13,6 b-e	2,29 c-f	31,2 c-g	48,3 a-c	5,46 c-f
Sebah	2,02 a-d	14,0 b-d	2,47 b-c	34,5 a-c	41,2 g-i	5,50 c-e
Stojocri3	1,85 c-h	13,9 b-d	2,18 f-h	30,7 d-i	44,9 d-f	5,51 c-e
Vitron	1,66 g-h	13,4 c-f	2,07 h-i	27,6 h-i	44,9 d-f	5,51 c-e
Waha	2,12 a-b	15,0 a	2,38 c-e	35,7 a-b	44,6 d-g	5,97 a
Zeina2	1,82 d-h	14,0 b-d	2,20 f-h	30,4 d-i	45,0 c-f	5,58 c-e
Ambiente						
Regadío	2,32 a	15,4 a	2,34 a	36,1 a	45,3 a	6,06 a
Secano	1,44 b	12,1 b	2,27 b	27,6 b	42,8 b	4,83 b
Año						
1997	1,84 b	12,6 b	2,49 a	31,4 a	42,1 b	5,15 b
1998	1,92 a	14,9 a	2,12 b	32,3 a	46,0 a	5,74 a

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

IV.2.1. TALLO PRINCIPAL

Al igual que para la cosecha por planta, los genotipos más productivos en el tallo principal, según los resultados del análisis de varianza (Tabla 2, tallo principal), han sido Bicre-3, Waha, Jabato, Aw12, Sebah y Omruf-3. El genotipo Quadalete cuya cosecha por planta fue intermedia, sin embargo presentó una producción bastante alta para el tallo principal, resultado que obedece a su menor productividad en los ahijamientos (ver más adelante). Las variedades que presentaron los valores mínimos de productividad en la espiga del tallo principal fueron: Mexa, Massara-1, Haurani y Vitrón. La menor producción de grano en Mexa y Vitrón se debió a un inferior número de granos por espiga, condicionado por un bajo número de granos, tanto por espiguilla como por espiga, y no a un inferior número de espiguillas por espiga, ya que estos genotipos presentan valores intermedios para este carácter. Para los genotipos Massara-1 y Haurani su menor producción de grano se debe a que presentan los valores mínimos de número de espiguillas por espiga y de tamaño de la espiga, respectivamente.

Al igual que la cosecha por planta, la cosecha grano en el tallo principal de las plantas del regadío fue significativamente mayor que la del secano (Tabla 2), debido a que todos los componentes del rendimiento fueron superiores en el regadío con diferencias estadísticas respecto al secano.

En la campaña 1997/98 el rendimiento en el tallo principal ha sido superior significativamente en un 4,4% respecto a la campaña 1996/97. Esta diferencia ha venido condicionada por un superior número de espiguillas por espiga y peso de mil granos, ya que el número de granos por espiguilla en 1996/97 fue superior a 1997/98, mientras que en el número de granos por espiga no aparecieron diferencias significativas.

Respecto a la longitud de la espiga, el regadío fue el ambiente que tuvo las espigas más largas, con una diferencia de 25,5% frente al secano.

En 1997/98 las espigas fueron de mayor tamaño que las de 1996/97, pero en este caso sólo con una diferencia de 12,4%. Esta diferencia en la longitud de la espiga hizo que se obtuviesen diferencias en el número de espiguillas por espiga a favor del regadío, como se ha comentado.

IV.2.2. AHIJAMIENTOS

Tabla 3. Comparación de los valores medios por genotipo, ambiente y año de rendimiento y sus componentes en los ahijamientos.

Genotipo	Yesp (g)	NeE	Nge	NGE	PMG (g)	LE (cm)
Aw12	0,93 a-c	10,2 c-f	1,62 a-c	17,6 a-d	34,8 a-b	4,06 h-j
Bicre3	0,97 a-b	10,4 b-e	1,41 b-g	16,3 b-f	32,0 b-f	4,38 c-h
Chacan	0,86 b-e	10,1 d-f	1,40 b-g	15,7 b-g	32,3 a-f	4,15 g-j
Chahba88	0,93 a-c	10,1 d-f	1,73 a	17,9 a-d	32,6 a-f	4,23 e-i
Gdo	0,85 b-e	10,8 a-e	1,34 c-h	16,1 b-g	31,8 b-g	4,52 b-e
Haurani	0,73 d-f	10,5 b-e	1,36 c-g	15,0 c-i	27,4 f-h	3,99 i-j
H.mouline	0,78 c-f	10,5 b-e	1,29 d-h	15,4 b-h	30,5 b-h	4,14 h-j
ID-1049	0,95 a-c	11,6 a	1,54 a-e	18,8 a-b	26,0 h	4,86 a
Jabato	1,06 a	11,7 a	1,68 a-b	20,4 a	34,9 a-b	4,82 a-b
Korifla	0,89 a-e	11,2 a-c	1,22 f-h	14,9 c-i	29,1 d-h	4,36 c-h
Krs	0,74 d-f	11,0 a-d	1,16 g-h	12,4 g-i	31,6 b-g	4,38 c-h
Lagost3	0,77 c-f	10,7 a-e	1,23 e-h	14,3 d-j	37,6 a	4,49 b-f
Lahn	0,86 b-e	9,9 e-f	1,21 f-h	13,1 f-j	34,3 a-d	4,23 e-i
Massara1	0,65 f	9,3 f	1,36 c-g	11,3 i-j	34,7 a-c	3,84 j
Mexa	0,63 f	10,2 c-f	1,05 h	10,8 j	27,8 f-h	4,28 d-i
Mousabil2	0,86 b-e	11,4 a-b	1,32 c-h	14,9 c-i	29,9 b-h	4,63 a-c
Mrb3-C	0,73 d-f	9,4 f	1,51 a-f	14,4 d-j	33,6 a-e	4,01 i-j
Omrabi3	0,89 a-d	10,2 c-f	1,50 a-f	15,6 b-h	32,7 a-f	4,16 f-j
Omruf3	0,79 b-f	10,4 b-e	1,46 a-g	16,3 b-f	28,7 e-h	4,58 a-d
Quadalete	0,71 d-f	10,0 d-f	1,19 g-h	12,0 h-j	34,3 a-d	4,26 d-i
Sebah	0,87 b-e	11,6 a	1,38 b-g	17,1 a-e	26,4 g-h	4,52 b-e
Stojocri3	0,77 c-f	10,7 a-e	1,23 e-h	13,5 e-j	32,4 a-f	4,48 c-g
Vitron	0,70 e-f	10,2 c-f	1,37 c-g	14,5 c-j	26,4 g-h	4,27 d-i
Waha	0,89 a-d	11,0 a-d	1,57 a-d	18,1 a-c	32,7 a-f	4,59 a-d
Zeina2	0,77 c-f	10,4 b-e	1,41 b-g	15,0 c-i	29,3 c-h	4,36 c-h
Ambiente						
Regadío	1,11 a	12,42 a	1,66 a	20,59 a	34,79 a	5,03 a
Secano	0,53 b	08,65 b	1,10 b	09,91 b	27,92 b	3,66 b
Año						
1997	0,59 b	8,96 b	1,29 b	12,17 b	25,69 b	3,98 b
1998	1,05 a	12,11 a	1,48 a	18,33 a	37,02 a	4,71 a

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

Al igual que para el tallo principal, los genotipos de mayor rendimiento en los tallos hijos fueron Jabato, Bicre-3, Aw12, ID-1049, Waha y Omrabi-3, con excepción de Quadalete, que se encuentra entre los genotipos de menor producción como son Mexa, Massara-1, Vitrón y Haurani (tabla 3). Esta disminución de rendimiento en Quadalete informa que en este genotipo la mayor fuente de producción es el tallo principal, puesto que este genotipo es uno de los genotipos de rendimiento intermedio.

El rendimiento de los tallos hijos entre ambientes, al igual que en el caso del tallo principal, ha sido mayor en el regadío, con diferencias significativas, debido a que todos los componentes del rendimiento de las espigas de los ahijamientos fueron superiores en el ambiente de regadío que en el de seco (tabla 3).

Entre años, los ahijamientos de 1998 han sido más productivos que los formados en 1997, de igual manera que en el caso del tallo principal, pero ahora presentando diferencias significativas en el número de granos por espiga (tabla 3).

La longitud de las espigas de los ahijamientos en el regadío fue superior a las del seco, con una diferencia del 37,4%. Entre años, las espigas de 1998 superaron en longitud a las de 1997 con una diferencia de 18,3%. Tanto por ambiente como por año ha habido diferencias estadísticas, (Tabla 3).

IV.3. TOTAL DE TALLOS EN AHIJADO

Para este parámetro se han encontrado diferencias estadísticas para el conjunto de genotipos, ambientes y años, así como para todas las interacciones (tabla 4a, apéndice). Con objeto de facilitar la comparación entre genotipos, en la figura 14 se presentan los datos correspondientes a cada ambiente, año y genotipo.

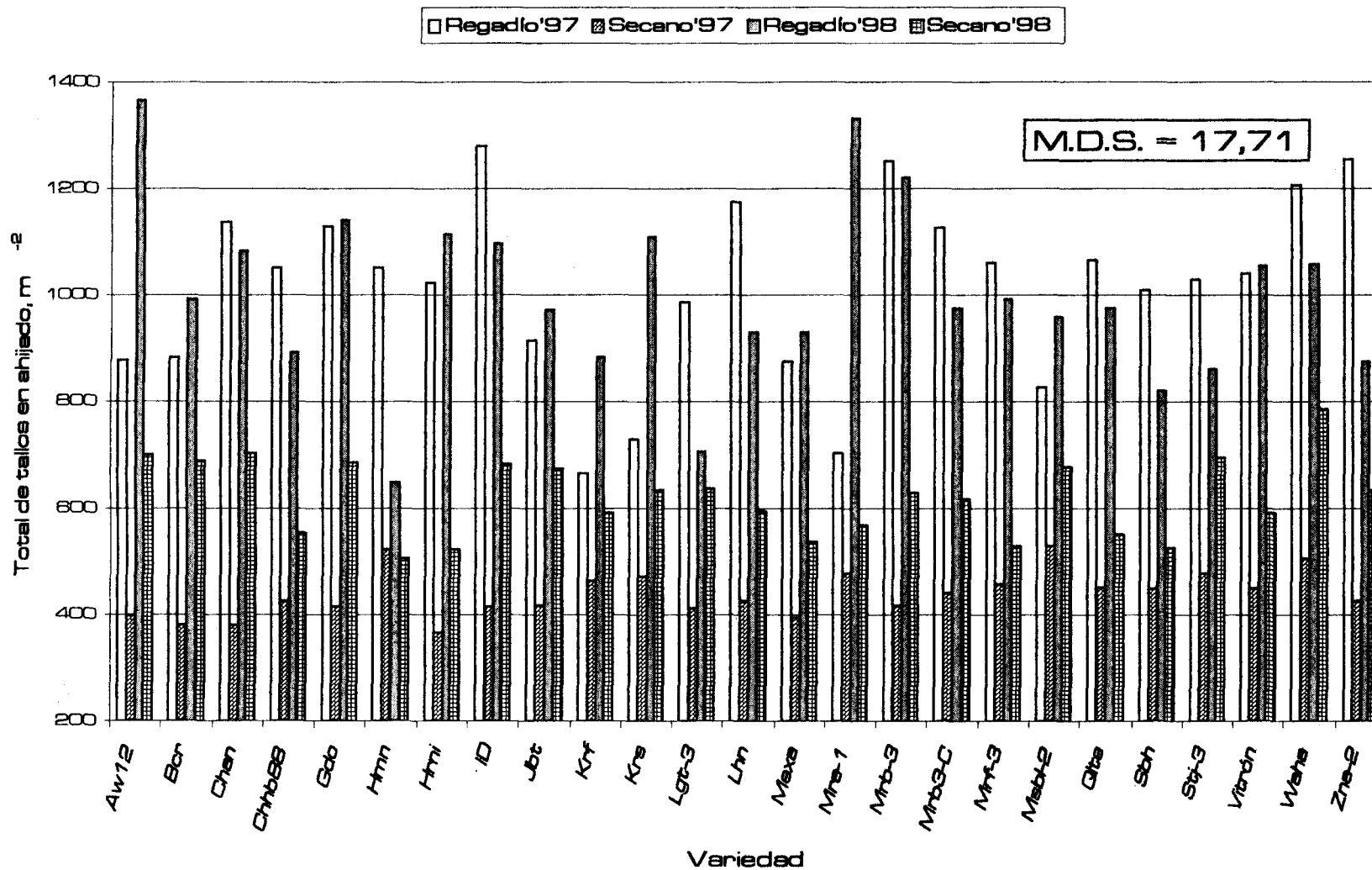


Figura 14. Media del total de tallos en ahijado, por variedad, ambiente y año.

En conjunto, los genotipos con mayor número de tallos por m² al finalizar el ahijado fueron Waha, Omrabi-3, ID-1049, Gdo, Aw12 y Chacan, que superaron los 825 tallos por m². Los genotipos con menor densidad de ahijado fueron, para el conjunto de ensayos, Korifla, H.mouline, Mexa y Lagost-3, que no alcanzaron los 700 tallos por m².

Tabla 4. Comparación de los valores medios por genotipo, ambiente y año de total de tallos en ahijado, supervivencia de tallos, peso específico, índice de cosecha y longitud del tallo principal

Genotipo	Total de tallos en ahijado	Supervivencia (%)	Peso específico (Kg/Hl)	Índice de cosecha (%)	Longitud del tallo (cm)
Aw12	835 a-e	66,6 e-h	82,4 b-c	40,3 a-e	68,6 a-b
Bicre3	736 g-k	73,0 b-e	84,4 a	41,4 a-b	65,4 b-d
Chacan	826 a-f	67,0 d-h	81,8 c-e	40,4 a-e	64,6 c-f
Chahba88	730 g-k	69,2 c-g	82,3 b-c	40,2 a-e	59,4 j
Gdo	842 a-d	69,7 c-f	82,6 b-c	40,5 a-d	66,1 b-d
Haurani	756 e-j	62,9 g-i	79,5 h	36,7 e-h	70,1 a
H.mouline	683 j-k	79,7 a	81,2 d-f	41,2 a-c	60,2 h-j
ID-1049	869 a-c	59,7 i	82,5 b-c	39,2 a-g	63,2 d-i
Jabato	745 f-j	68,2 d-h	82,2 b-c	42,1 a	59,7 i-j
Korifla	650 k	76,9 a-b	79,8 a-h	38,4 a-h	61,6 e-j
Krs	735 g-k	72,9 b-e	83,1 b	39,1 a-g	62,6 d-j
Lagost3	685 i-k	72,3 b-f	80,6 f-g	37,1 d-h	61,7 e-j
Lahn	780 d-h	67,4 d-h	83,1 b	37,7 b-h	62,8 d-j
Massara1	770 d-i	75,5 a-c	83,1 b	37,3 d-h	64,0 d-g
Mexa	684 i-k	72,6 b-e	77,9 i	35,2 h	63,5 d-h
Mousabil2	748 f-j	73,1 b-d	81,6 c-e	39,3 a-g	59,2 j
Mrb3-C	789 c-g	71,7 b-f	82,5 b-c	37,2 d-h	67,9 a-c
Omrabi3	880 a-b	67,4 d-h	82,0 c-e	37,5 c-h	65,9 b-d
Omruf3	759 d-j	71,4 b-f	81,6 c-e	36,0 f-h	65,1 b-e
Quadalete	761 d-j	72,8 b-e	82,0 c-e	39,6 a-f	61,2 f-j
Sebah	701 h-k	70,0 c-f	80,6 f-g	37,4 d-h	60,3 h-j
Stojocri3	765 d-j	68,6 d-g	81,2 e-f	35,7 g-h	65,1 b-e
Vitron	783 c-h	68,7 d-g	82,3 b-c	39,1 a-g	60,0 h-j
Waha	889 a	61,7 h-i	82,2 b-d	41,6 a	60,6 g-j
Zeina2	797 b-g	66,0 f-i	81,2 d-f	38,7 a-h	65,7 b-d
Ambiente					
Regadio	1006 a	53,0 b	80,3 b	39,3 a	73,0 a
Secano	529 b	86,6 a	83,2 a	38,2 b	53,7 b
Año					
1997	726 b	73,9 a	81,5 b	41,6 a	55,4 b
1998	810 a	65,7 b	82,0 a	35,9 b	71,3 a

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

Entre ambientes, el regadío presentó un número total de tallos al finalizar el ahijado superior en un 90% al secano. Igualmente, el año 1998 fue más favorable a la formación de tallos por superficie, superando en un 12% al año 1997.

IV.4. SUPERVIVENCIA DE TALLOS

Este parámetro se ha calculado como el porcentaje de tallos con espiga en la recolección, referido al máximo número de tallos formados al finalizar el ahijado y constituye un índice del éxito del ahijamiento en la formación de espigas.

De nuevo se ha encontrado variabilidad estadística para todas las fuentes de variación en el correspondiente análisis de la varianza (Tabla 4b, apéndice). De esta forma, para el conjunto de ensayos, los genotipos con mayor porcentaje de supervivencia han sido H.mouline, Korifla y Massara-1, que superan el 75% de supervivencia de sus tallos para formar espiga en la cosecha. Por el contrario, el de menor supervivencia de tallos fue ID-1049, que no alcanzó el 60%, seguido de Waha y Haurani con un 62%. La comparación de los genotipos en cada ambiente y año se presenta en la Fig. 15.

Respecto al ambiente, la mayor supervivencia de tallos se encontró en el secano, el ambiente de menor densidad de ahijamientos, que, en promedio, superaron en un 63% la supervivencia de los tallos formados en el regadío.

Entre años las diferencias, aunque significativas, fueron mucho menores que entre ambientes, donde el año 1997 superó en un 12,5% la supervivencia de los ahijamientos de 1998.

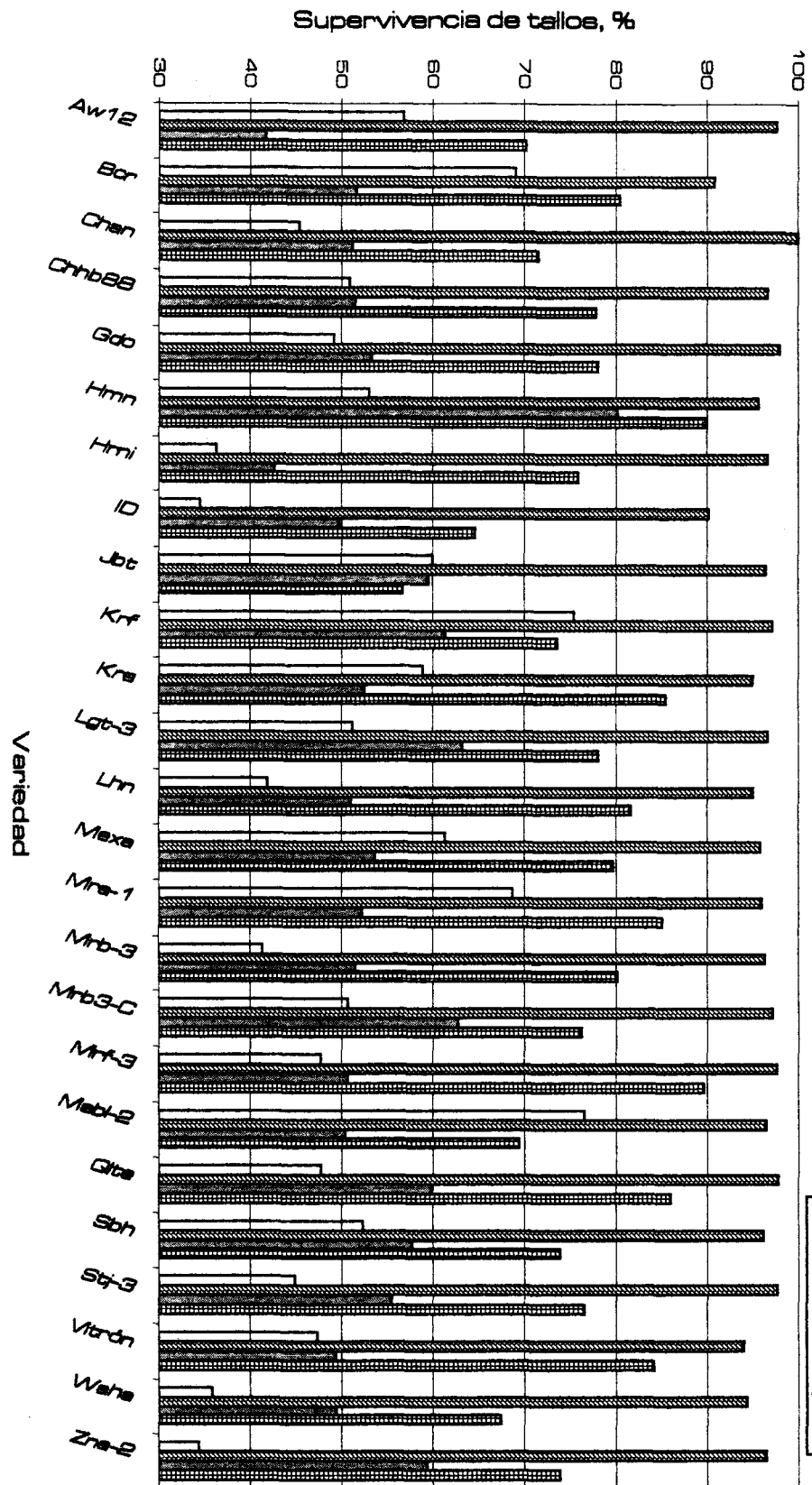


Figura 15. Media del porcentaje de supervivencia de tallos, por variedad, ambiente y año.

IV.5. PESO ESPECÍFICO

Para este parámetro de calidad del grano se han encontrado diferencias estadísticas muy claras para todas las fuentes de variación estudiadas: genotipo, ambiente y año (tabla 4d, apéndice).

El genotipo que presenta el mayor peso específico, en el conjunto de los ambientes y años, ha sido Bicre-3 con diferencias estadísticas frente a todos los demás. Le siguen Massara-1, Lahn y Krs, con valores superiores a 83 Kg/Hl, mientras que Mexa fue el genotipo de menor peso específico, también con diferencias estadísticas frente al resto de los genotipos, seguido de Haurani y Korifla que no superaron 80 Kg/Hl.

El ambiente que presentó un peso específico significativamente superior para el conjunto de los dos años, fue el secano con una diferencia de 3,6% respecto al regadío. Entre años, 1998 rindió un grano con un peso específico significativamente superior en el 0,6% frente al año 1997.

Para los ensayos considerados individualmente, el mayor peso específico correspondió a los granos del regadío de 1998 (Fig. 16), debido principalmente a su más elevado peso de mil granos, como se ha indicado anteriormente (Fig. 13).

IV.6. INDICE DE COSECHA

Para el índice de cosecha se han encontrado diferencias significativas entre genotipos, ambientes y años, siendo significativas también todas las interacciones (tabla 4 e, apéndice). En la figura 17 se han representado los valores medios por genotipo y ensayo

Para el conjunto de estos experimentos, los genotipos con mayor valor de índice de cosecha fueron Jabato, Waha, Bicre-3 y H.mouline que superaron el 41%. En cambio, los genotipos con menor índice de cosecha han sido Mexa, Stojocri-3 y Omruf-3, que no superaron el 36%.

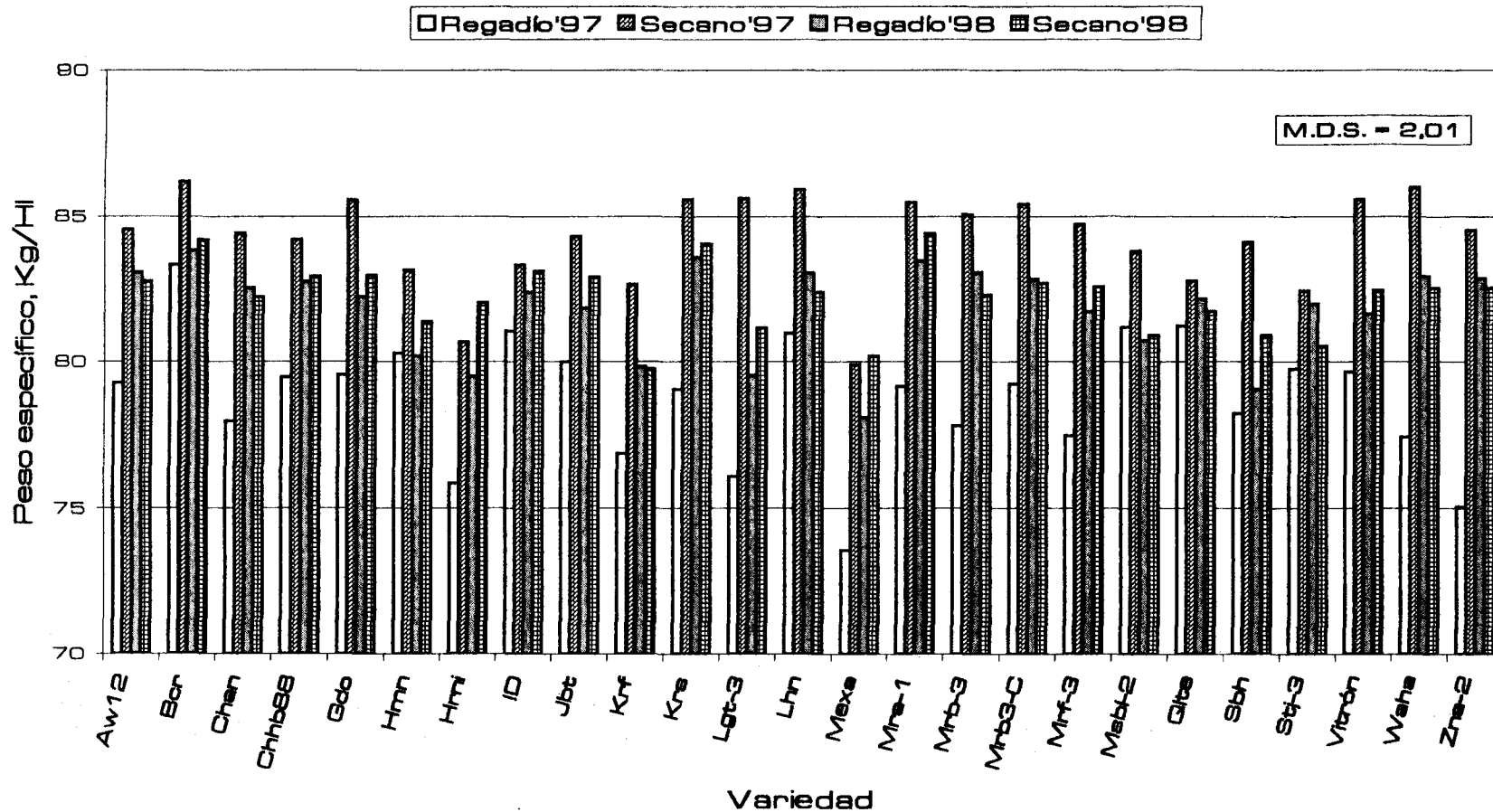


Figura 16. Media del peso específico, por variedad, ambiente y año.

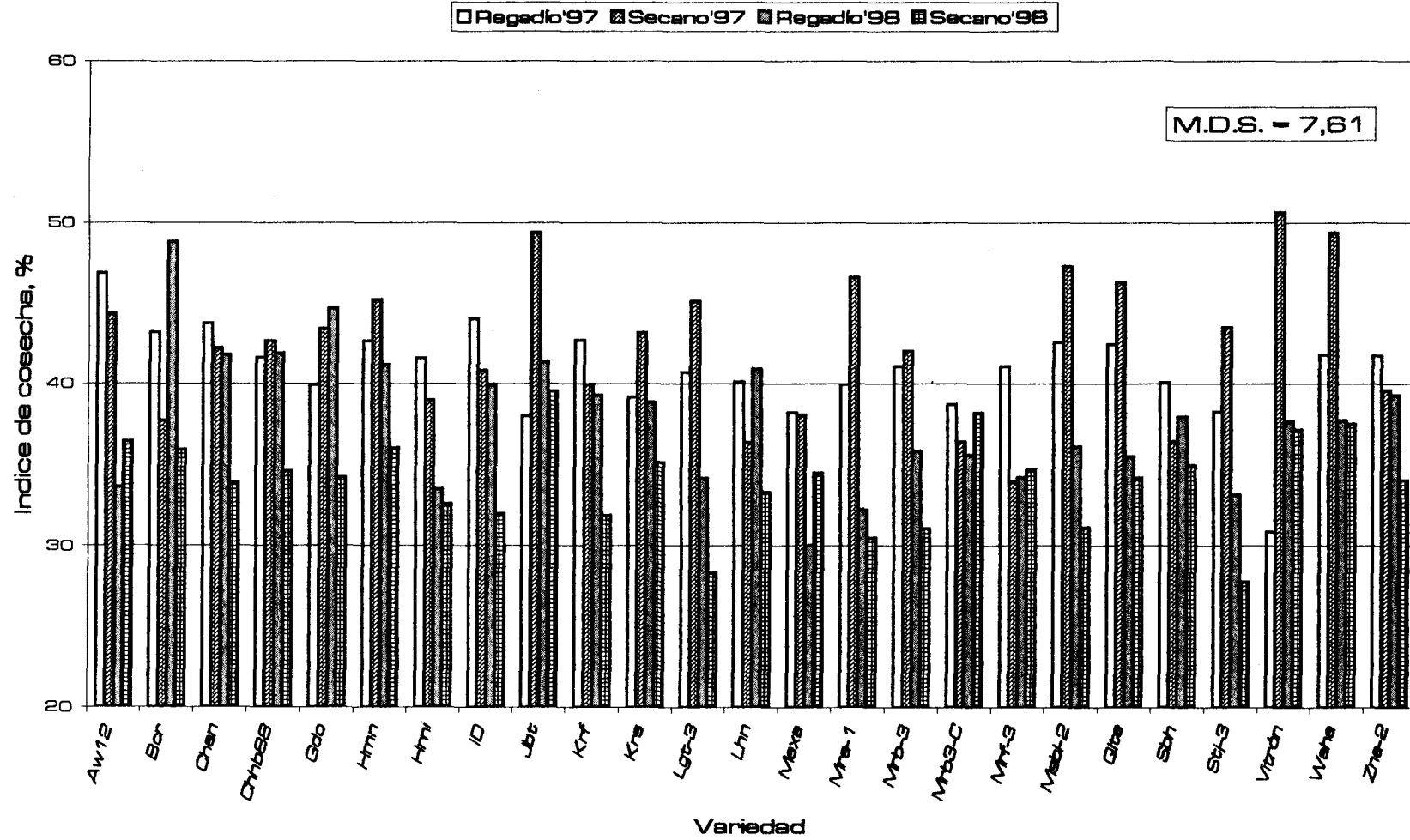


Figura 17. Media del índice de cosecha, por variedad, ambiente y año.

Entre años, la diferencia en índice de cosecha ha sido muy importante, siendo las plantas recogidas durante la campaña 1996/97 las que presentaron los valores más elevados, con una diferencia del 15,6% respecto a las de la campaña 1997/98 (tabla 4). Ello se ha debido principalmente a la longitud de las plantas, que fue significativamente inferior en la primera campaña (como se discute más adelante), y no a un mayor rendimiento por planta o peso medio por grano, cuyos valores fueron significativamente superiores en la segunda campaña (tabla 1).

Al estudiar los valores por ambiente y año (Fig. 17) se observa la tendencia general de que los mayores valores de índice de cosecha fueron presentados por el ambiente de secano en 1997, debido fundamentalmente a que la producción de paja fue muy baja, mientras que la producción de grano por planta se mantuvo a un nivel intermedio (Fig. 7).

IV.7. LONGITUD DEL TALLO PRINCIPAL

Para la altura de la planta se han encontrado diferencias estadísticas entre genotipos, ambientes y años, siendo significativas las interacciones de cualquier orden (tabla 4 c, apéndice). Los datos correspondientes a los 4 ensayos se han representado en la figura 18.

Los genotipos de mayor talla fueron Haurani (genotipo de menor producción por Ha), Aw12, Mrb3-C y Gdo, superando 66 cm. Los genotipos más bajos fueron Mousabile-2, Chahba88 y Jabato (el genotipo de mayor producción por Ha), que en el conjunto de ensayos no superaron los 60 cm.

En promedio, el regadío (y en especial durante 1998, Fig. 18), fue el ambiente que permitió un mayor desarrollo en longitud de las plantas, con una diferencia, para el conjunto de los dos años, del 35,9% frente al secano. Esta circunstancia, sin embargo, no afectó al índice de cosecha, puesto que no se encontraron diferencias significativas (como se ha

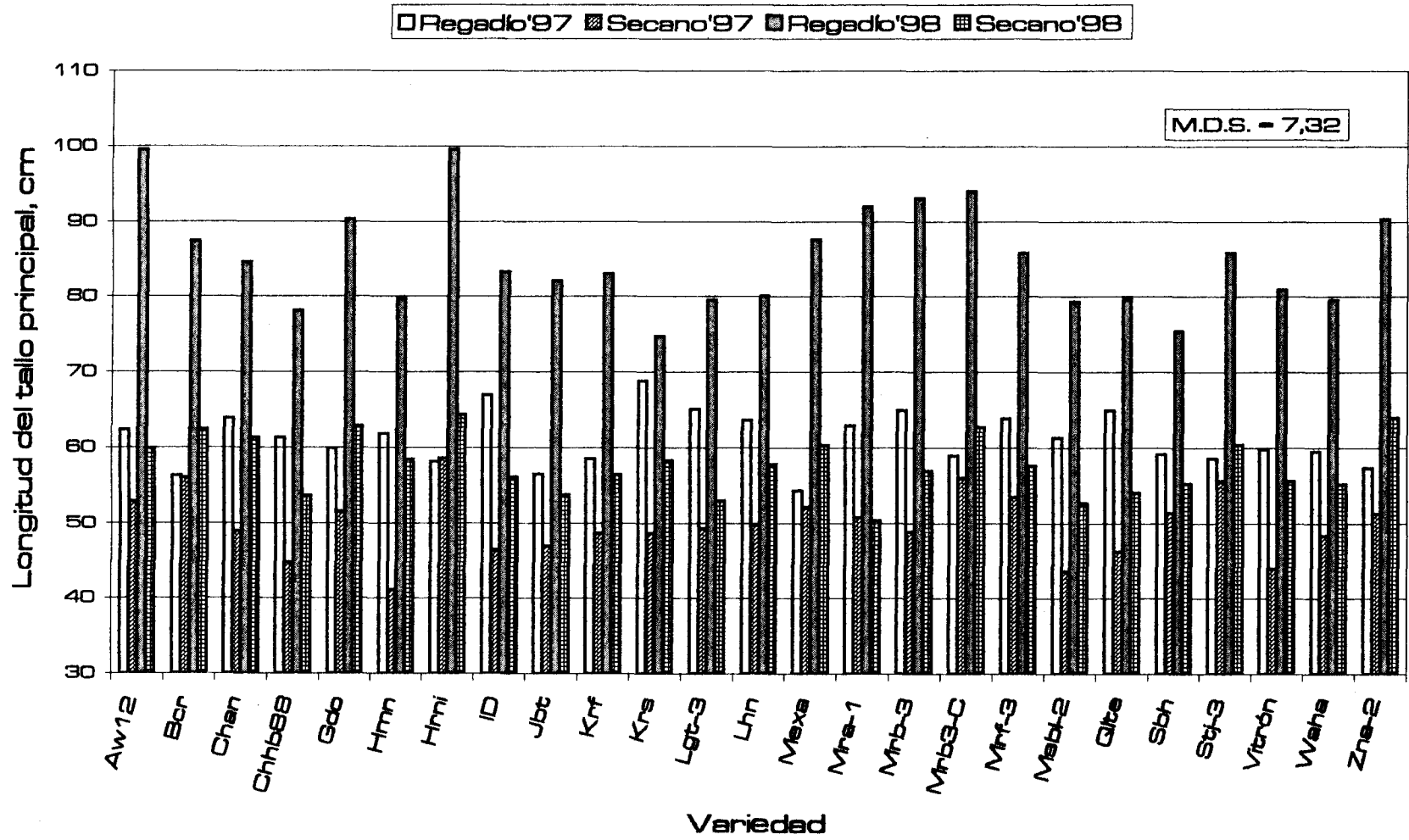


Figura 18. Media de la longitud del tallo principal, por variedad, ambiente y año.

comentado en el apartado anterior), lo que se ha debido a que la mayor talla de las plantas en el regadío fue compensada por su también superior rendimiento por planta.

Respecto a los años, las plantas de la segunda campaña (1997/98) fueron más altas que las de la primera (1996/97) con un 28,7%, lo que constituyó la principal causa del menor índice de cosecha encontrado en 1998 (tabla 4).

IV.8. RELACIONES ENTRE EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES

IV.8.1. PRODUCCIÓN POR H Y POR PLANTA.

Con objeto de estudiar la dependencia de la producción de grano de los componentes del rendimiento, se ha realizado un estudio mediante correlación simple entre la producción de grano por Ha y por planta y sus correspondientes componentes, para el conjunto de genotipos, ambientes y años. Los resultados se presentan en la tabla 5 en forma de coeficientes de correlación, acompañados de su correspondiente nivel de significación.

Tabla 5. Coeficientes de correlación simple entre el rendimiento por Ha y por planta y sus componentes para el conjunto de genotipos, ambientes y años (n = 100).

	NES	NEP	NeE	NGe	NGE	PMG	Y pl
Y Ha	0,646***	0,370***	0,831***	0,001 n.s.	0,654***	0,493***	0,818***
Y pl	0,363***	0,546***	0,807***	0,255*	0,789***	0,444***	•
PMG	0,150 n.s.	-0,078 n.s.	0,479***	-0,026 n.s.	0,341***	•	
NGE	0,090 n.s.	0,042 n.s.	0,800***	0,633***	•		
NGe	-0,357***	-0,215**	0,070 n.s.	•			
NeE	0,341***	0,180 n.s.	•				
NEP	0,432***	•					

*, **, ***: significativos a nivel de $P \leq 0,05$; $P \leq 0,01$ y $P \leq 0,001$, respectivamente.
n.s.: no significativo.

La producción por hectárea para el conjunto de genotipos, ambientes y años, ha dependido principalmente del número de espiguillas por espiga, seguido del número de granos por espiga, número de espigas por m² y peso de mil granos (tabla 5). En cambio, la fertilidad de las espiguillas no ha presentado ninguna relación significativa con la producción por Ha. En las figuras 19 a 22 se representan las regresiones estadísticas entre la cosecha por Ha y sus componentes más destacadas, indicándose la ecuación de regresión y coeficientes de correlación obtenidos.

Con respecto a la producción por planta, se observa (tabla 5) que análogamente a lo ocurrido en el caso de la producción por Ha, ha sido el número de espiguillas por espiga el principal componente responsable de las variaciones de rendimiento observadas, seguido del número de granos por espiga. En este caso, sin embargo, se observa una relación de mayor magnitud con el número de espigas por planta que con el número de espigas por unidad de superficie. El peso de mil granos ha ejercido un efecto moderado sobre las variaciones de rendimiento por planta en el conjunto de ensayos, igual que en el caso de la producción por Ha. La fertilidad de las espiguillas ha presentado una relación significativa, pero de baja magnitud (tabla 5).

Al igual que en el caso de la producción por Ha, presentamos en las figuras 23 a 26 las correlaciones más destacadas entre la producción por planta y sus principales componentes.

A su vez, el número de granos por espiga ha dependido en mayor proporción del número de espiguillas por espiga que de la fertilidad de las espiguillas (tabla 5). El número de espigas por planta ha presentado una correlación estadísticamente significativa pero de magnitud moderada con la densidad de espigas por m². Finalmente, el peso de grano por planta ha presentado una correlación altamente significativa y de magnitud importante con la producción por Ha (tabla 5).

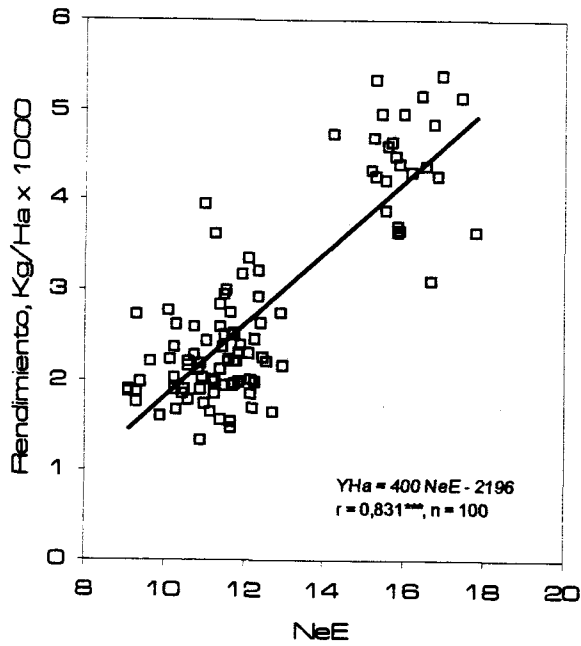


Figura 19. Regresión entre NeE y cosecha por Ha

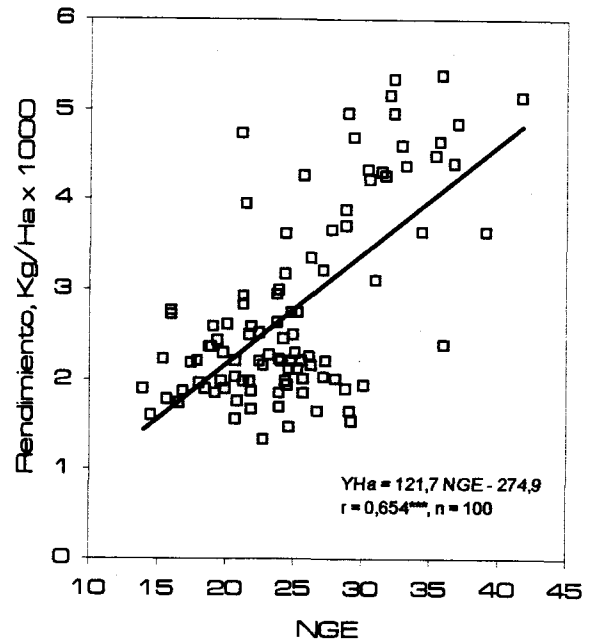


Figura 20. Regresión entre NGE y cosecha por Ha

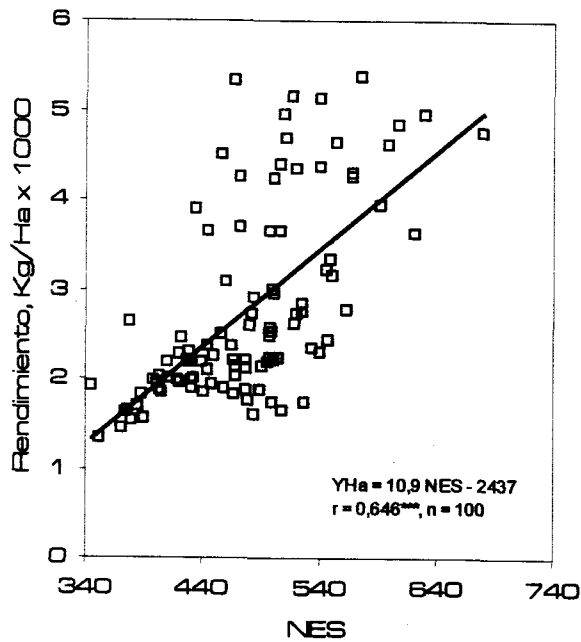


Figura 21. Regresión entre NES y cosecha por Ha

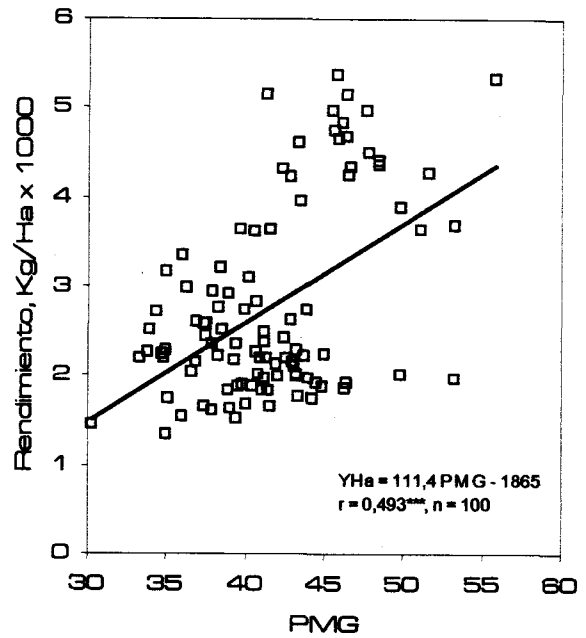


Figura 22. Regresión entre PMG y cosecha por Ha

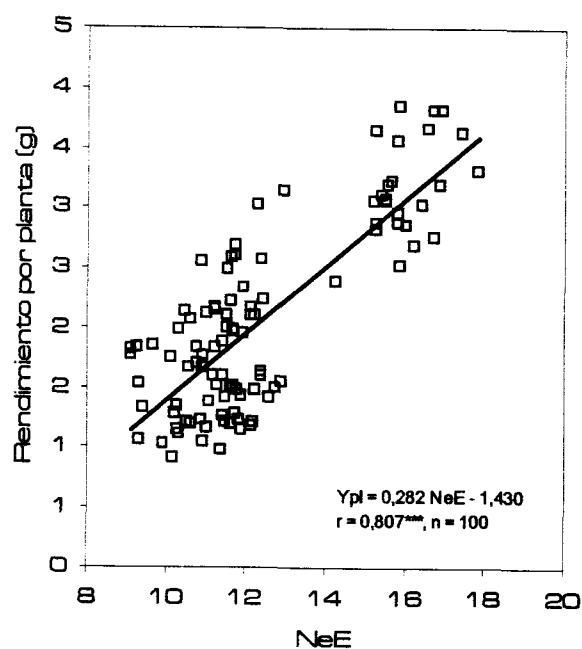


Figura 23. Regresión entre NeE y cosecha por planta

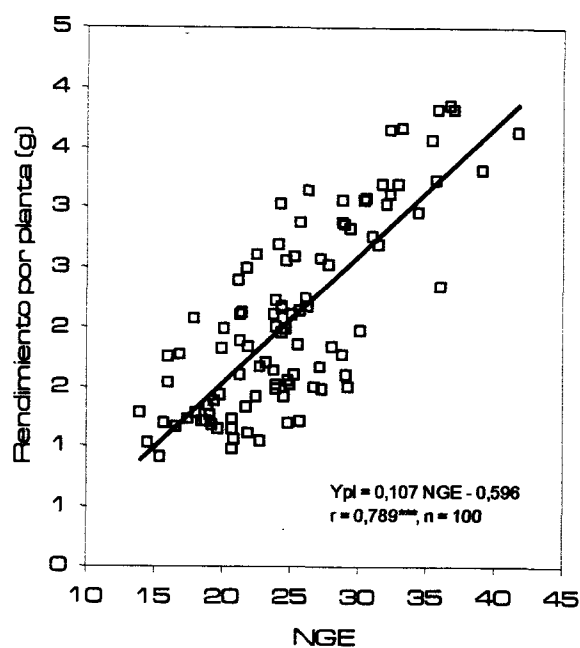


Figura 24. Regresión entre NGE y cosecha por planta

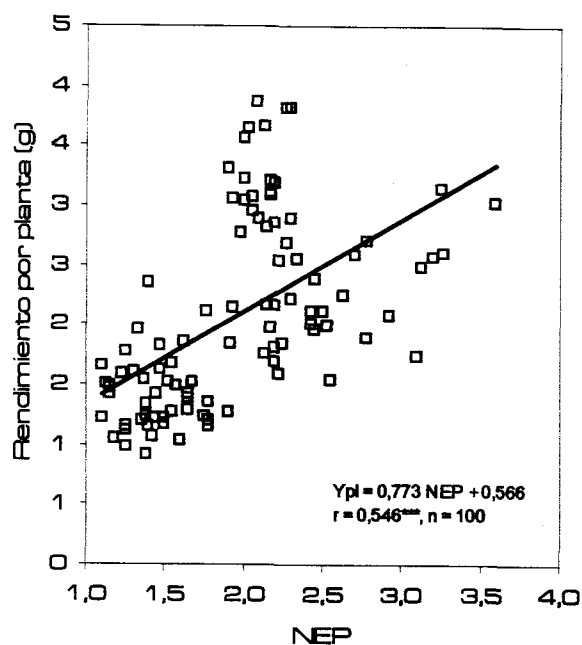


Figura 25. Regresión entre NEP y cosecha por planta

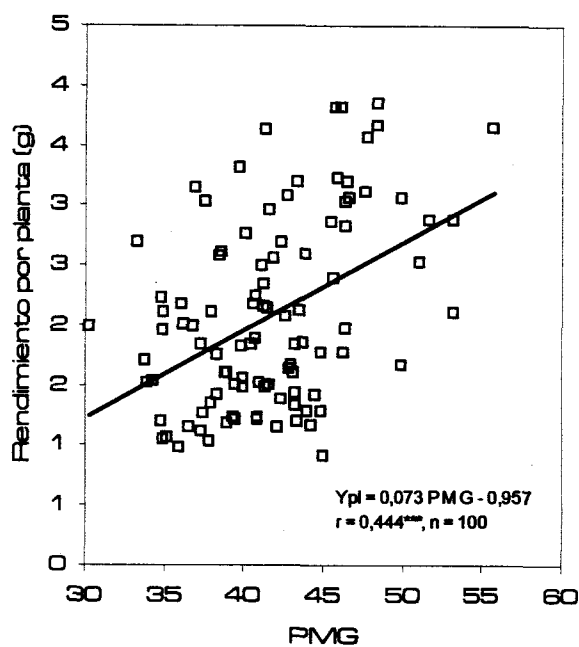


Figura 26. Regresión entre PMG y cosecha por planta

IV.8.2. PRODUCCIÓN EN EL TALLO PRINCIPAL Y AHIJAMIENTOS.

Con objeto de estudiar la contribución de las espigas formadas sobre el tallo principal y sobre los ahijamientos al rendimiento en grano, se han analizado por separado las correlaciones entre el rendimiento por Ha y por planta y los diversos componentes medidos en el tallo principal y ahijamientos. Los resultados de este análisis se encuentran en las tablas 6 y 7 respectivamente.

Tabla 6. Coeficientes de correlación simple entre el rendimiento por Ha y por planta y los componentes del tallo principal para el conjunto de genotipos, ambientes y años (n = 100)

	PGE	NeE	NGe	NGE	PMG
Y Ha	0.740***	0.861***	0.054 n.s.	0.677***	0.550***
Y pl	0.912***	0.883***	0.354***	0.868***	0.570***
PMG	0.633***	0.597***	-0.055 n.s.	0.393***	•
NGE	0.928***	0.814***	0.668***	•	
NGe	0.525***	0.120 n.s.	•		
NeE	0.846***	•			

Tabla 7. Coeficientes de correlación simple entre el rendimiento por Ha y por planta y los componentes de los ahijamientos para el conjunto de genotipos, ambientes y años (n = 100).

	PGE	NeE	NGe	NGE	PMG
Y Ha	0.823***	0.812***	0.553***	0.760***	0.560***
Y pl	0.823***	0.764***	0.600***	0.789***	0.444***
PMG	0.738***	0.608***	0.621***	0.629***	•
NGE	0.953***	0.866***	0.871***	•	
NGe	0.784***	0.609***	•		
NeE	0.900***	•			

***: Significativos a nivel de $P \leq 0,001$.

n.s.: no significativo.

De las tablas 6 y 7 se deduce que la producción por Ha ha dependido en mayor medida del grano formado en las espigas de los ahijamientos que de las espigas principales; en cambio, la producción por planta ha dependido en primer lugar del grano formado en las espigas principales que de las espigas de los ahijamientos. De los componentes del rendimiento, los que mayor influencia han ejercido sobre las variaciones de rendimiento por hectárea y por planta han sido el número de espiguillas por espiga y el número de granos por espiga tanto en el tallo principal como en los ahijamientos. La fertilidad de las espiguillas de los ahijamientos ha ejercido un efecto positivo sobre las variaciones de rendimiento por Ha y por planta, mientras que las del tallo principal no han ejercido ningún efecto significativo sobre la cosecha por Ha, aunque sí han ejercido un efecto significativo de baja magnitud sobre la producción por planta (tablas 6 y 7).

De las relaciones entre la producción por espiga y sus componentes, se deduce que, tanto para las espigas del tallo principal como para los de los hijos, los factores más importantes para la determinación del rendimiento han sido el número de granos por espiga y el número de espiguillas por espiga. El peso medio de grano y la fertilidad de las espiguillas han ejercido efectos de mayor magnitud sobre todo en los ahijamientos (tablas 6 y 7).

IV.9. ESTUDIO MEDIANTE COEFICIENTES DE SENDERO DE LA FORMACIÓN DEL RENDIMIENTO EN EL AMBIENTE DE SECANO Y REGADÍO.

En los diagramas 1 y 2 se presentan los resultados del estudio mediante coeficientes de sendero para el conjunto de los dos años en los ambientes de secano y regadío.

En el regadío (diagrama 1) la producción de grano ha dependido casi en igual proporción de los tres componentes primarios del rendimiento, número de espigas por m^2 , número de granos por espiga y peso medio por grano. En el secano, sin embargo, las variaciones de rendimiento han dependido principalmente del número de espigas por m^2 , seguido, con aproximadamente la mitad de importancia, por el número de granos por espiga (diagrama 2). En este último ambiente, el peso medio por grano no ha ejercido, de forma directa, ninguna influencia significativa sobre las variaciones de rendimiento. El número de espiguillas por espiga, que como se recordará fue el principal determinante de las variaciones de rendimiento en el conjunto de ensayos, sólo ha ejercido un efecto significativo en forma directa en el ambiente de regadío (diagrama 1). La fertilidad de las espiguillas no ha ejercido influencia significativa directa sobre el rendimiento por Ha en ninguno de los dos ambientes estudiados.

De las relaciones entre componentes del rendimiento se deduce que, en el ambiente de regadío (diagrama 1), el número de espigas por m^2 no ha ejercido ningún efecto significativo sobre el número de granos por espiga ni sobre el peso medio por grano. En el secano, por el contrario (diagrama 2), un elevado número de espigas por m^2 ha disminuido significativamente la formación de granos por espiga, aunque sin afectar de forma directa al peso medio por grano, de forma similar a lo ocurrido en el regadío. En este último ambiente, el número de granos por espiga ha influido positivamente al peso medio por grano, mientras que en el secano, por el contrario, el tamaño final del grano ha sido independiente del número de granos formados por espiga.

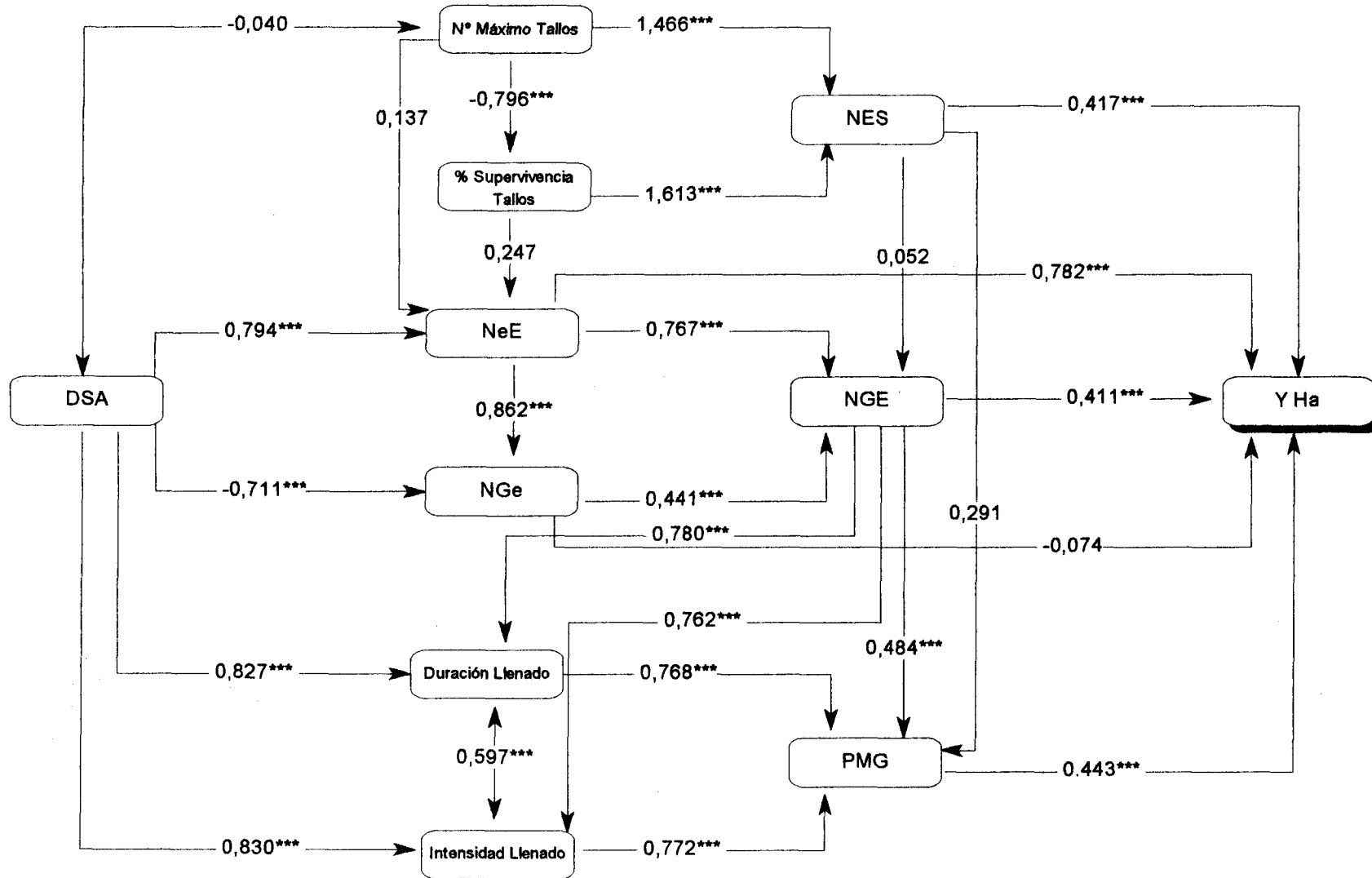


Diagrama 1: Relaciones entre el rendimiento y sus componentes establecidas mediante coeficientes de sendero para el conjunto de dos campañas agrícolas en el ambiente de Regadío. Las flechas dobles indican coeficientes de correlación, mientras que las sencillas corresponden a coeficientes de sendero.

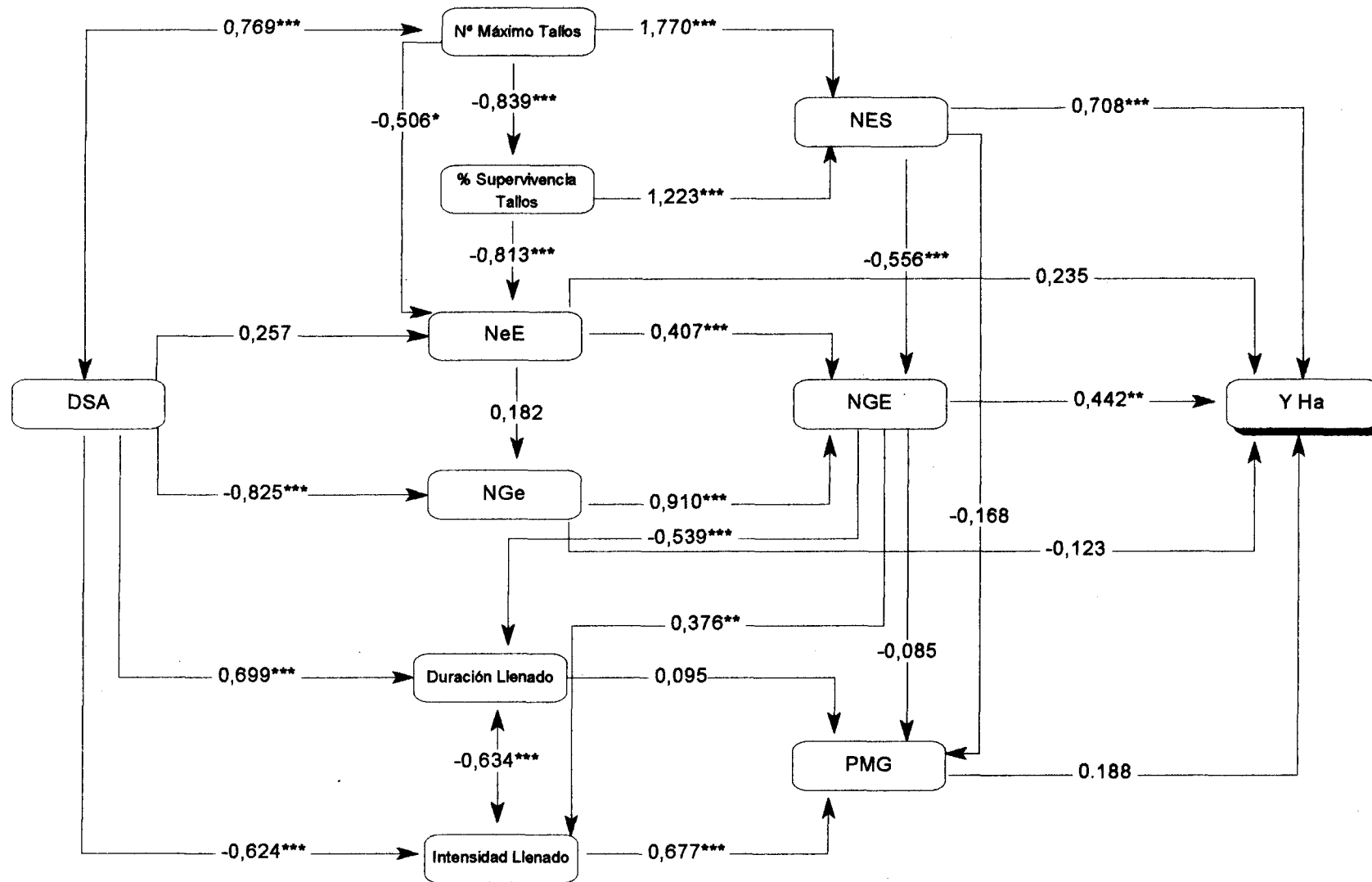


Diagrama 2: Relaciones entre el rendimiento y sus componentes establecidas mediante coeficientes de sendero para el conjunto de dos campañas agrícolas en el ambiente de Secano. Las flechas dobles indican coeficientes de correlación, mientras que las sencillas corresponden a coeficientes de sendero.

Del análisis de la formación de los componentes del rendimiento, se deduce que, bajo condiciones de regadío (diagrama 1), el número de espigas por m² ha dependido en mayor proporción de la supervivencia de los tallos para dar lugar a espiga, que del número de tallos formados al finalizar el ahijado, aunque ambos parámetros han ejercido una elevada influencia significativa sobre las variaciones en el número final de espigas. Bajo condiciones de secano, por el contrario, el número de espigas en la recolección ha dependido en mayor medida del número máximo de tallos producidos en el ahijado (diagrama 2), mientras que su supervivencia ha ejercido un efecto notablemente inferior sobre el número final de espigas. Además, en los dos ambientes, la producción de un elevado número de tallos ha disminuido significativamente su supervivencia, fenómeno que parece deberse a una fuerte competencia entre los tallos hijos por el agua y los nutrientes bajo condiciones mediterráneas, competencia que se acentúa a medida que se incrementa la producción de tallos, limitando así su supervivencia. De esta forma, la mayor humedad y fertilidad del suelo de regadío ha favorecido un elevado nivel de ahijado (Tabla 4), pero con menor supervivencia de los tallos hijos, lo que explica que este último factor haya sido el decisivo para discriminar las variaciones del número de espigas por m². Bajo condiciones de secano, por el contrario, la producción de tallos hijos ha sido inferior, lo que ha favorecido su supervivencia, causando que en este ambiente haya sido el número de tallos formados al finalizar el ahijado el factor limitante más importante para la determinación de la densidad final de espigas.

Bajo condiciones de regadío, el número final de granos por espiga ha dependido, en mayor medida, del número de espiguillas por espiga que de su fertilidad (diagrama 1), mientras que en el secano, ha sido el número de granos por espiguilla el factor más importante que ha discriminado las variaciones en el número de granos por espiga (diagrama 2). A su vez, en el regadío, aquellas espigas con mayor cantidad de espiguillas han tendido a presentar una mayor fertilidad, mientras que en el secano esta relación no

ha sido significativa. La cantidad de espiguillas por espiga ha sido influenciada negativamente tanto por el número de tallos formados al finalizar el ahijado como el porcentaje de supervivencia de los mismos en el secano, el ambiente de menor fertilidad y disponibilidades hídricas, indicando una fuerte competencia entre el crecimiento de los tallos y la diferenciación de espiguillas, limitando la formación de estas últimas. En el regadío, sin embargo, ninguna de estas relaciones ha sido significativa.

El tamaño medio de los granos en el ambiente de regadío ha dependido en la misma proporción de la intensidad y de la duración del período de llenado (diagrama 1), mientras que en el secano, la duración del crecimiento del grano no ha ejercido ningún efecto significativo (diagrama 2), estando condicionado el peso final del grano en este ambiente por las variaciones en la intensidad del aporte de asimilados desde los lugares de producción hasta los granos en crecimiento. La relación positiva entre la duración del llenado y la tasa de crecimiento de los granos encontrada en el ambiente de regadío (diagrama 1), parece indicar que cuando se prolonga la maduración bajo condiciones de menor déficit hídrico, los granos crecen bajo mayor radiación y temperatura, lo que tiende a favorecer la fotosíntesis y el aporte de asimilados a los granos. Bajo condiciones de secano ocurre lo contrario, de forma que al aumentar la duración del llenado, la falta de agua condiciona una menor fotosíntesis y restringe el crecimiento de los granos, lo que se pone de manifiesto por la relación negativa encontrada entre ambos parámetros en este ambiente (diagrama 2). Ello parece venir confirmado también por el hecho de que, mientras en el regadío el número de granos por espiga ejerce una influencia positiva sobre la duración del período de maduración, en el secano esta relación es negativa, sugiriendo que bajo condiciones de déficit hídrico, un mayor número de sumideros incrementa la competencia por los recursos disponibles, limitando el crecimiento de los granos y acortando su duración. En los dos ambientes, sin embargo, el número de granos por espiga incrementa significativamente la tasa de llenado, posiblemente

debido a un efecto de retroalimentación sobre la fotosíntesis, ya que el aumento del número de sumideros estimula la capacidad de fuente, aunque con el efecto en el secano de acortar la duración del crecimiento de los granos, como se ha comentado

Estos factores indican un mayor potencial reproductivo bajo condiciones de regadío, con formación de espigas más grandes y de mayor fertilidad, que a su vez poseen granos de mayor tamaño. Por este motivo, en el regadío, la producción de grano ha dependido casi equilibradamente de sus tres componentes. En el secano, sin embargo, bajo condiciones de sequía, altas temperaturas y competencia entre tallos, condiciones que se agravan a medida que avanza el ciclo, han sido aquellos componentes que se deciden primero (es decir, número de espigas por m² y número de granos por espiga) los más importantes en discriminar las variaciones de rendimiento.

La duración del período hasta la antesis (DSA) ha ejercido un efecto positivo y altamente significativo sobre la producción de tallos en el ambiente de secano (diagrama 2). Así, en ambientes con mayor desarrollo de las relaciones de competencia entre las plantas, una mayor duración del período de ahijamiento permitiría disminuir la competencia por los recursos, prolongando el período de ahijamiento y favoreciendo una mayor producción de tallos. En el regadío, por el contrario, con suelos de mayor fertilidad, la producción de tallos ha resultado independiente de la duración del período hasta la antesis (diagrama 1). En este ambiente, el número de espiguillas por espiga ha sido estimulado al prolongarse la floración, posiblemente porque ha posibilitado una mayor duración de la diferenciación floral, favoreciendo así la formación y supervivencia de un mayor número de primordios de espiguilla. En el secano, sin embargo, esta relación no ha sido significativa. La fertilidad de las espiguillas, por el contrario, se ha visto negativamente influida por la fecha de antesis en los dos ambientes, posiblemente debido a que al retrasarse la fecundación

incrementa el aborto floral, disminuyendo el número de granos viables por espiguilla.

En los dos ambientes se ha encontrado una relación positiva entre la duración del periodo hasta la antesis y la duración del llenado de los granos, posiblemente derivada de las diferentes fechas de siembra en cada año, que tenderían a modificar en el mismo sentido la duración de ambos periodos. Sobre la intensidad del llenado de los granos, por el contrario, se ha encontrado un efecto positivo de la duración del periodo hasta la antesis en el regadío, siendo negativo en el secano. Ello parece confirmar lo indicado anteriormente de que bajo condiciones de regadío, un retraso en la floración favorece el crecimiento de los granos, al coincidir con una mayor radiación que estimularía la fotosíntesis. Bajo condiciones de secano, sin embargo, un retraso en la maduración agravaría el déficit hídrico y causaría cierre de estomas, con la consiguiente disminución en la intensidad fotosintética y en el aporte de asimilados a los granos en crecimiento.

VI.10. PARÁMETROS FISIOLÓGICOS

VI.10.1. CONTENIDO DE CLOROFILAS.

Los resultados del análisis de varianza indican (Tabla 8a, apéndice) que el contenido de clorofilas en la hoja bandera dos semanas después de la antesis ha sido influido significativamente por las tres fuentes de variación, así como por las interacciones triple, genotipo×ambiente y genotipo×año.

Entre genotipos, los que han presentado un mayor contenido de clorofila en la hoja bandera han sido: Omrabi-3, Jabato y Quadalete con valores superiores a 52 unidades SPAD. Como se recordará, Jabato fue el genotipo de mayor cosecha por Ha, mientras que Omrabi-3 y Quadalete presentaron un rendimiento intermedio. Los genotipos de menor contenido de clorofila han sido Chacan, Zeina-2 y Gdo con valores inferiores a 47 unidades SPAD, genotipos que, a su vez, también presentaron una cosecha

intermedia. El genotipo Mexa, uno de los que menor cosecha ha presentado, también ha obtenido un bajo contenido de clorofila (47, 8 unidades SPAD).

Tabla 8. Comparación de los valores medios por genotipo, ambiente y año de la cantidad de clorofila (valores SPAD), parámetros de fluorescencia (valores relativos) y temperatura de la cubierta (°C).

Genotipo	SPAD	Fo	Fm	Fv	Fv/Fm	Fv/Fo	$t_{1/2}Fm$	Temp
Aw12	50,0 d-h	595 h-l	2925 d-f	2330 c-f	0,793 b-e	3,94 a-e	0,187 a	23,13 a-g
Bicre3	50,0 d-h	614 a-f	3040 a-d	2425 a-e	0,796 a-d	3,97 a-d	0,156 a	23,37 a-f
Chacan	45,6 l	593 i-l	2931c-f	2338 b-f	0,794 a-d	3,96 a-d	0,165 a	22,89 e-g
Chahba88	51,5 a-d	621 a-c	3061 a-d	2459 e-d	0,801 a-c	3,97 a-d	0,166 a	22,88 e-g
Gdo	47,0 j-l	589 k-l	3010 b-e	2420 b-e	0,801 a-c	4,14 a-b	0,171 a	23,03 b-g
Haurani	50,9 b-f	581 l	2932 c-f	2351 b-f	0,799 a-d	4,08 a-c	0,175 a	23,26 a-f
H.mouline	47,9 i-j	597 g-l	3023 b-e	2426 a-e	0,799 a-d	4,09 a-c	0,176 a	23,28 a-f
ID-1049	51,7 a-c	610 b-h	3191 a	2581 a	0,807 a	4,23 a	0,162 a	22,97 c-g
Jabato	52,3 a-b	627 a	3051 a-d	2424 a-e	0,790 c-e	3,89 b-e	0,152 a	23,06 b-g
Korifla	49,3 f-i	615 a-e	2843 f	2228 f	0,780 e	3,66 e	0,172 a	22,67 g
Krs	48,3 h-j	589 k-l	3040 a-d	2451 a-d	0,802 a-c	4,16 a-b	0,170 a	22,88 f-g
Lagost3	49,9 d-h	609 b-i	2880 e-f	2271 e-f	0,786 d-e	3,75 d-e	0,158 a	23,29 a-f
Lahn	50,2 c-g	611 a-h	3043 a-d	2432 a-d	0,800 a-d	4,03 a-d	0,177 a	23,17a-g
Massara1	51,2 b-e	595 h-l	3080 a-d	2485 a-c	0,805 a-b	4,18 a-b	0,172 a	23,38 a-e
Mexa	47,8 i-k	617 a-d	2934 c-f	2316 d-f	0,788 d-e	3,81 c-e	0,156 a	23,57 a
Mousabil2	49,2 g-i	616 a-d	2986 b-f	2370 b-f	0,791 c-e	3,90 b-e	0,160 a	23,49a-b
Mrb3	49,8 e-h	607 c-j	2980 b-f	2373 b-f	0,794 b-d	3,92 b-e	0,184 a	23,15 a-g
Omrabi3	53,0 a	603 d-k	3067 a-d	2464 a-d	0,801 a-c	4,11 a-b	0,176 a	23,47 a-c
Omruf3	50,6 b-g	592 j-l	2979 b-f	2388 b-f	0,797 a-d	4,04 a-d	0,170 a	23,37 a-f
Quadalete	52,2 a-b	597 g-l	2963 c-f	2365 b-f	0,795 a-d	3,98 a-d	0,176 a	23,08 a-g
Sebah	50,1 c-g	613 a-g	3086 a-c	2472 a-d	0,798 a-d	4,05 a-d	0,165 a	23,25 a-f
Stojocri3	49,9 e-h	599 e-k	3048 a-d	2449 a-d	0,803 a-c	4,11 a-b	0,153 a	23,34 a-f
Vitron	49,5 f-i	597 f-k	3026 b-e	2428 a-e	0,799 a-d	4,08 a-c	0,162 a	23,20 a-f
Waha	51,4 a-e	625 a-b	3121 a-b	2497 a-b	0,797 a-d	4,00 a-d	0,166 a	22,92 d-g
Zeina2	46,2 k-l	616 a-d	3057 a-d	2470 a-d	0,805 a-b	4,03 a-d	0,169 a	23,41 a-d
Ambiente								
Regadío	50,9 a	645 a	3438 a	2796 a	0,812 a	4,36 a	0,180 a	22,06 b
Secano	48,7 b	565 b	2586 b	2021 b	0,782 b	3,64 b	0,155 b	24,30 a
Año								
1997	48,1 b	667 a	3076 a	2409 a	0,780 b	3,63 b	0,181 a	23,20 a
1998	51,5 a	543 b	2947 b	2408 a	0,813 a	4,38 a	0,154 b	23,16 a

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

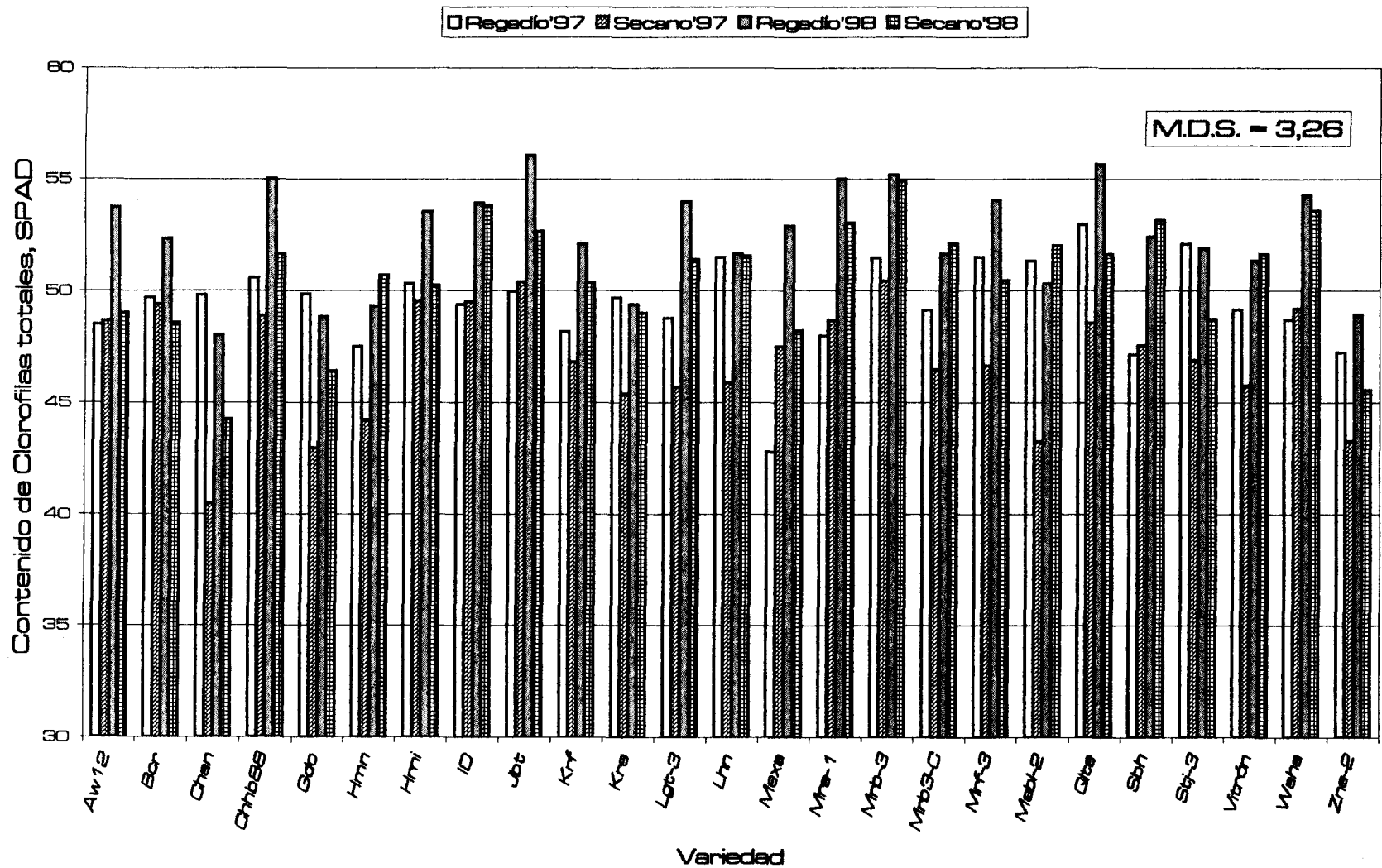


Figura 27. Media del contenido de clorofilas, por variedad, ambiente y año.

En cambio Haurani, el genotipo de menor producción por Ha, ha presentado un contenido de clorofila medio-alto (50,9 unidades SPAD) (tabla 8). En la figura 27 se han representado los valores SPAD obtenidos por genotipo, ambiente y año, para permitir su comparación individual.

Entre ambientes, el regadío ha permitido que las hojas bandera tuviesen una concentración de clorofila significativamente más elevada que las del seco (tabla 8), aunque no excesivamente superior, del orden del 4,5%. Respecto a las campañas agrícolas, las hojas bandera durante la campaña 1997/98 han presentado un contenido de clorofilas superior en un 7,1% que las de 1996/97 (tabla 8).

VI.10.2. FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA.

En las tablas 8 b a 8 g del apéndice se presentan los análisis de varianza para todos los parámetros de fluorescencia estudiados. Se puede comprobar que entre genotipos se han presentado diferencias estadísticas para todos los parámetros de fluorescencia, con excepción de la mitad del tiempo necesario para alcanzar la Fm (tabla 8g, apéndice). El ambiente y el año han ejercido variabilidad estadística en todos los casos, incluido el tiempo de emisión de Fm, aunque la influencia del año no fue significativa sobre Fv (tabla 8d, apéndice). El efecto de las interacciones dobles y triple ha sido bastante variable, en función del parámetro estudiado.

En promedio, los genotipos en los que se ha encontrado una mayor emisión de fluorescencia basal (Fo), han sido Jabato, Waha y Chabba88, que superan un valor de 620 unidades relativas (tabla 8). Haurani, Krs y Gdo, por el contrario, fueron los de menor emisión de Fo, con valores que no llegan a 520 unidades. La mayor emisión de Fm, con valores por encima de 3000 unidades se encontró en los genotipos ID-1049 y Waha, dos genotipos con elevado contenido de clorofilas en sus hojas, mientras que Korifla y Lagost-3, presentaron la menor emisión de Fm, con valores que no alcanzaron las 2900 unidades (Tabla 8). Estos valores de Fo y Fm han

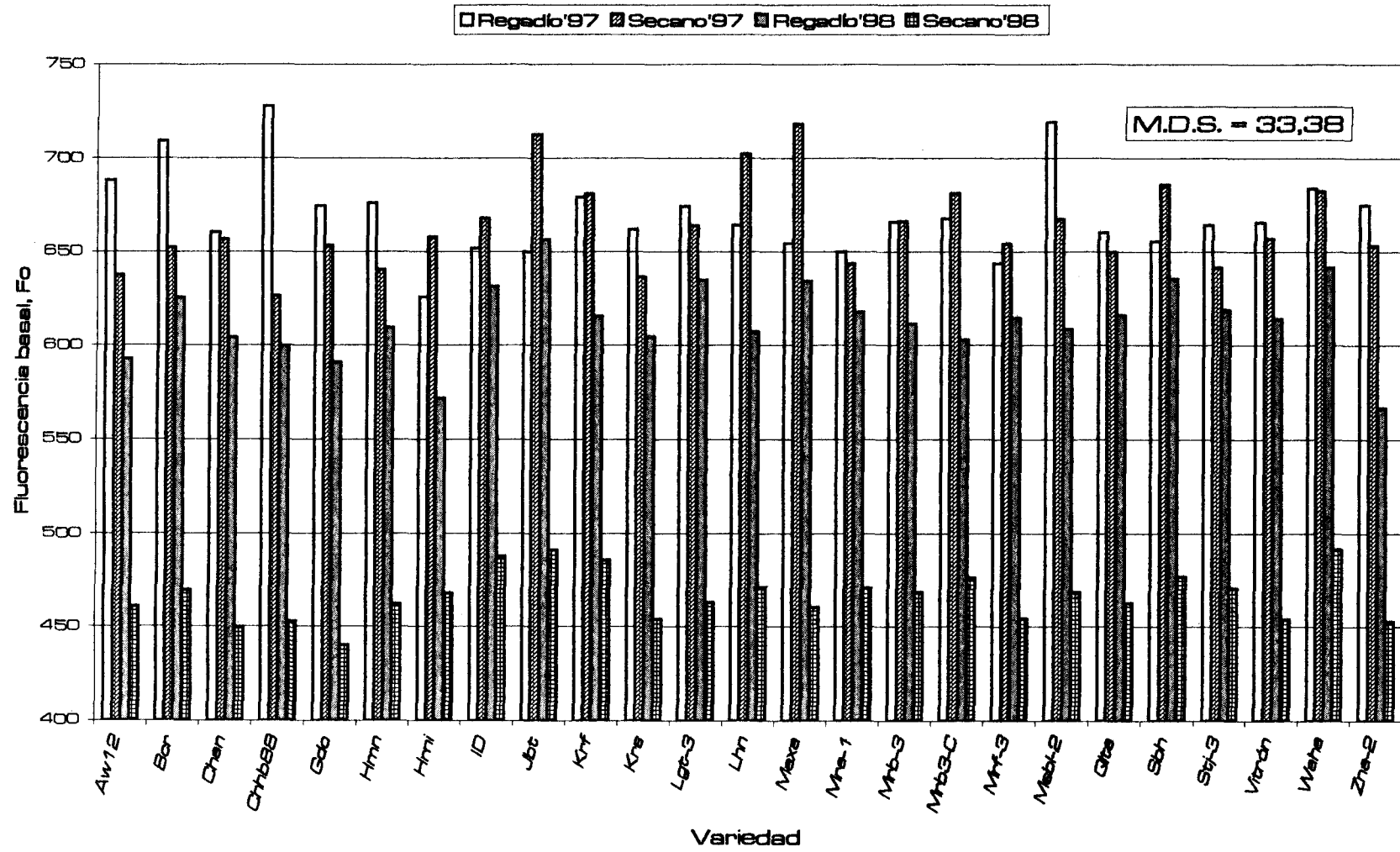


Figura 28. Media de fluorescencia basal, por variedad, ambiente y año.

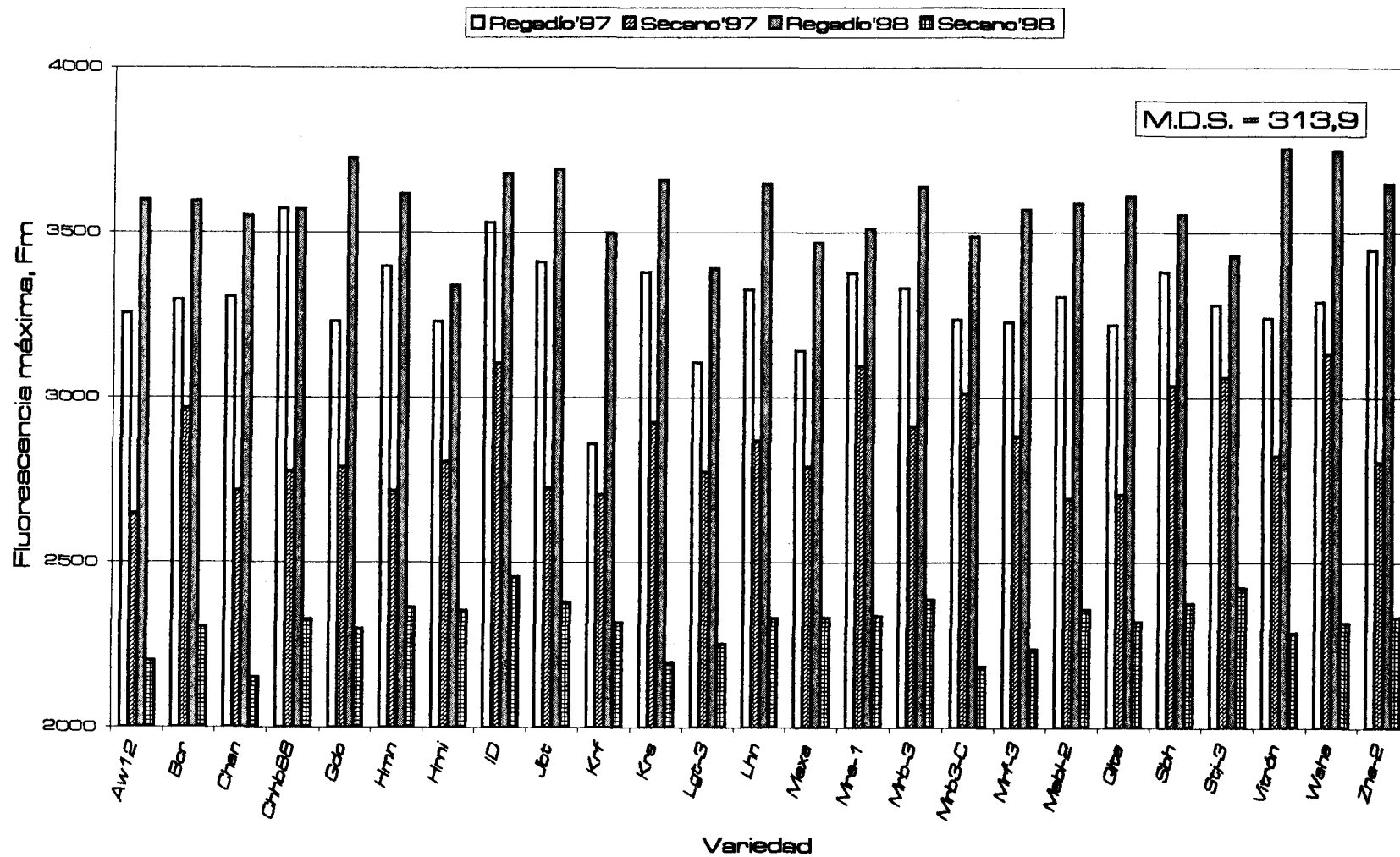


Figura 29. Media de fluorescencia máxima, por variedad, ambiente y año.

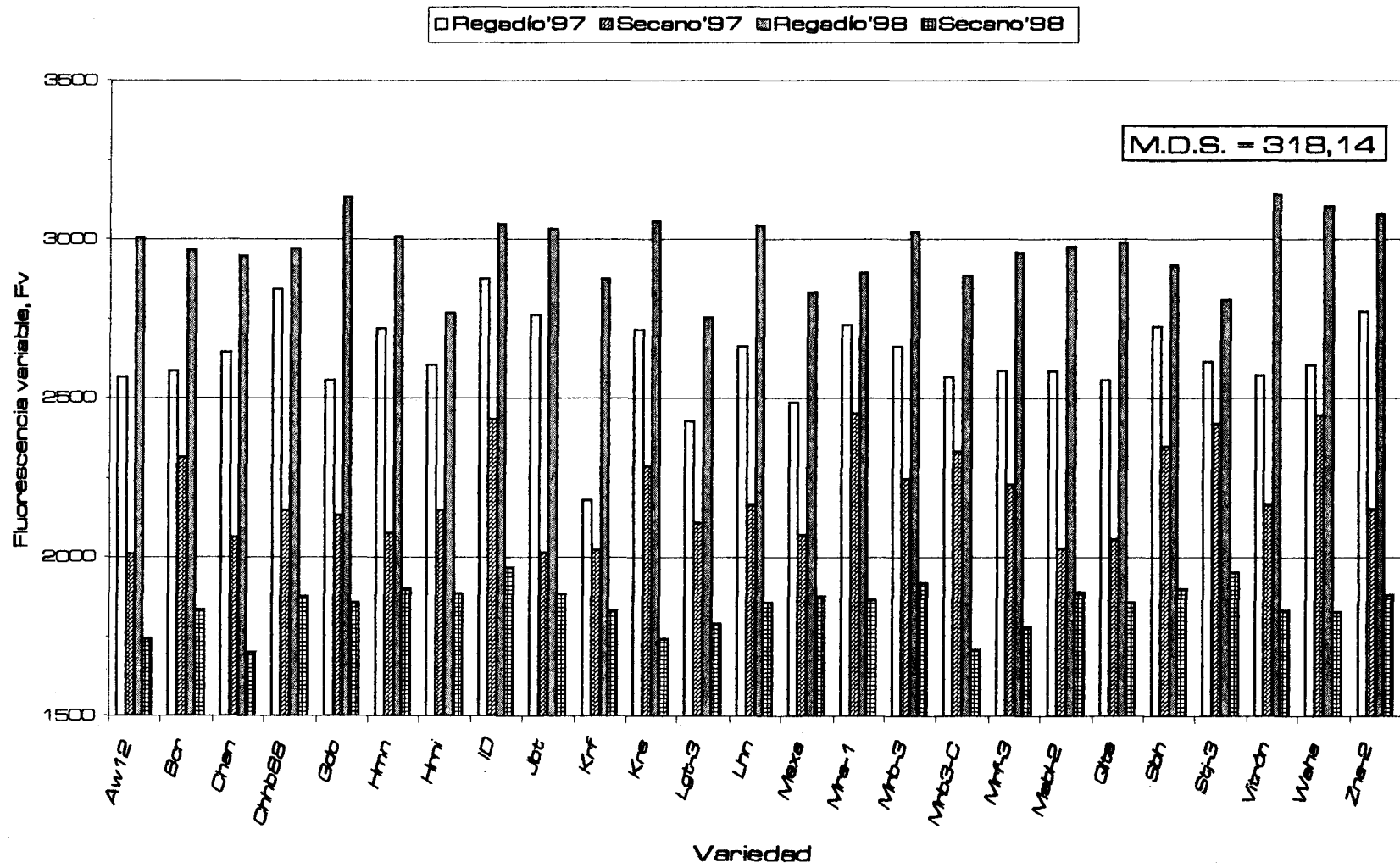


Figura 30. Media de fluorescencia variable, por variedad, ambiente y año.

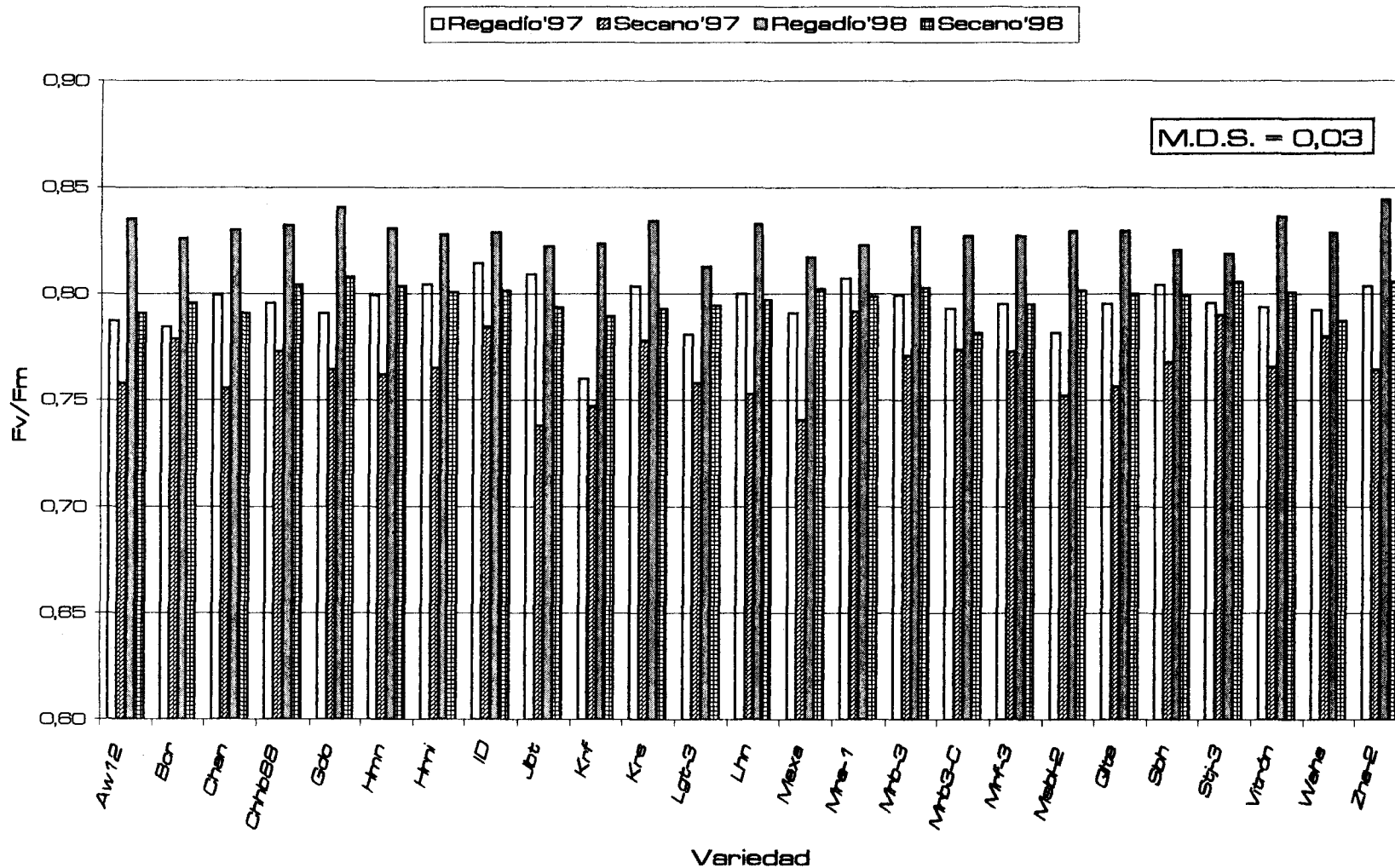


Figura 31. Media de relación Fv/Fm, por variedad, ambiente y año.

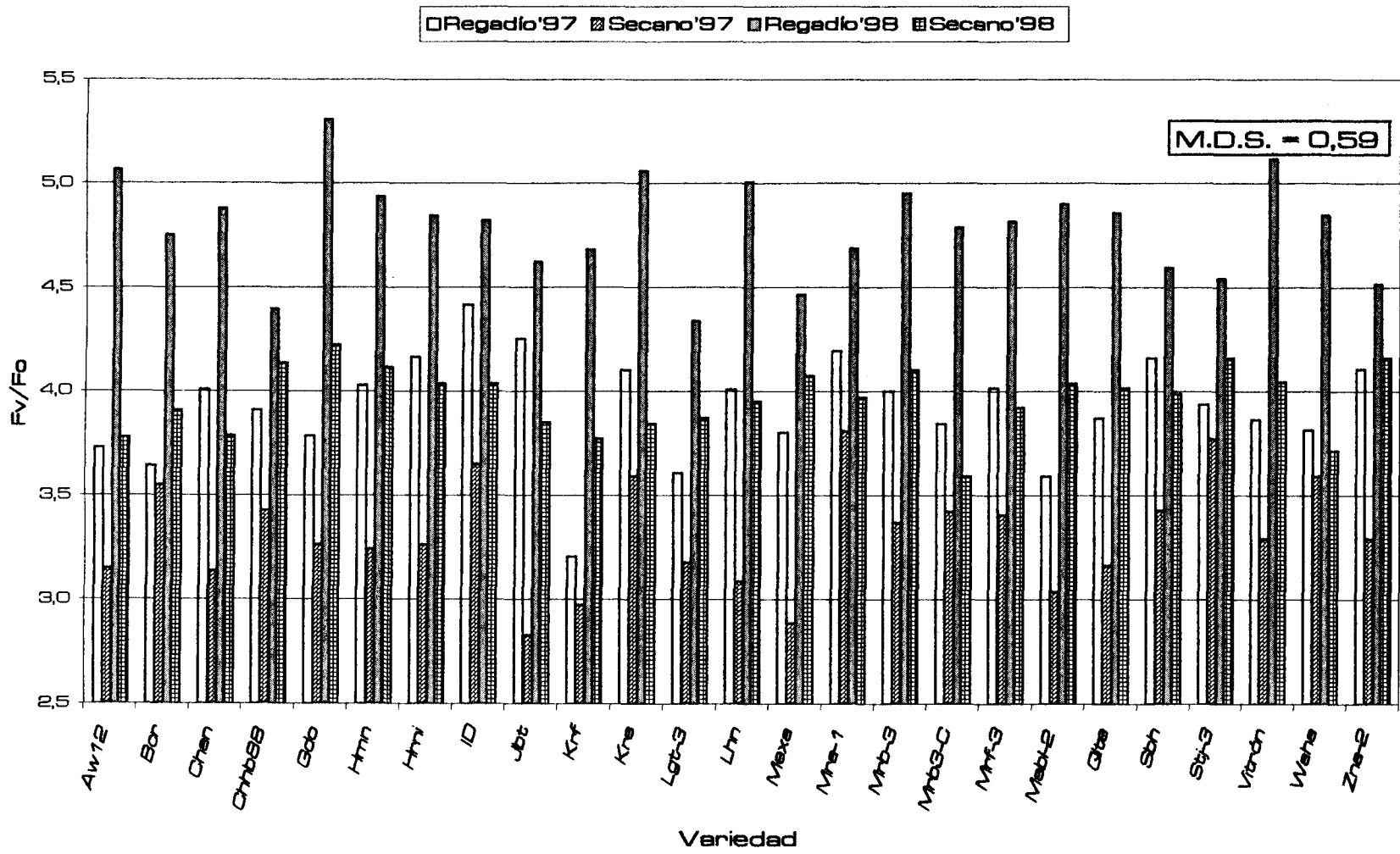


Figura 32. Media de relación Fv/Fo, por variedad, ambiente y año.

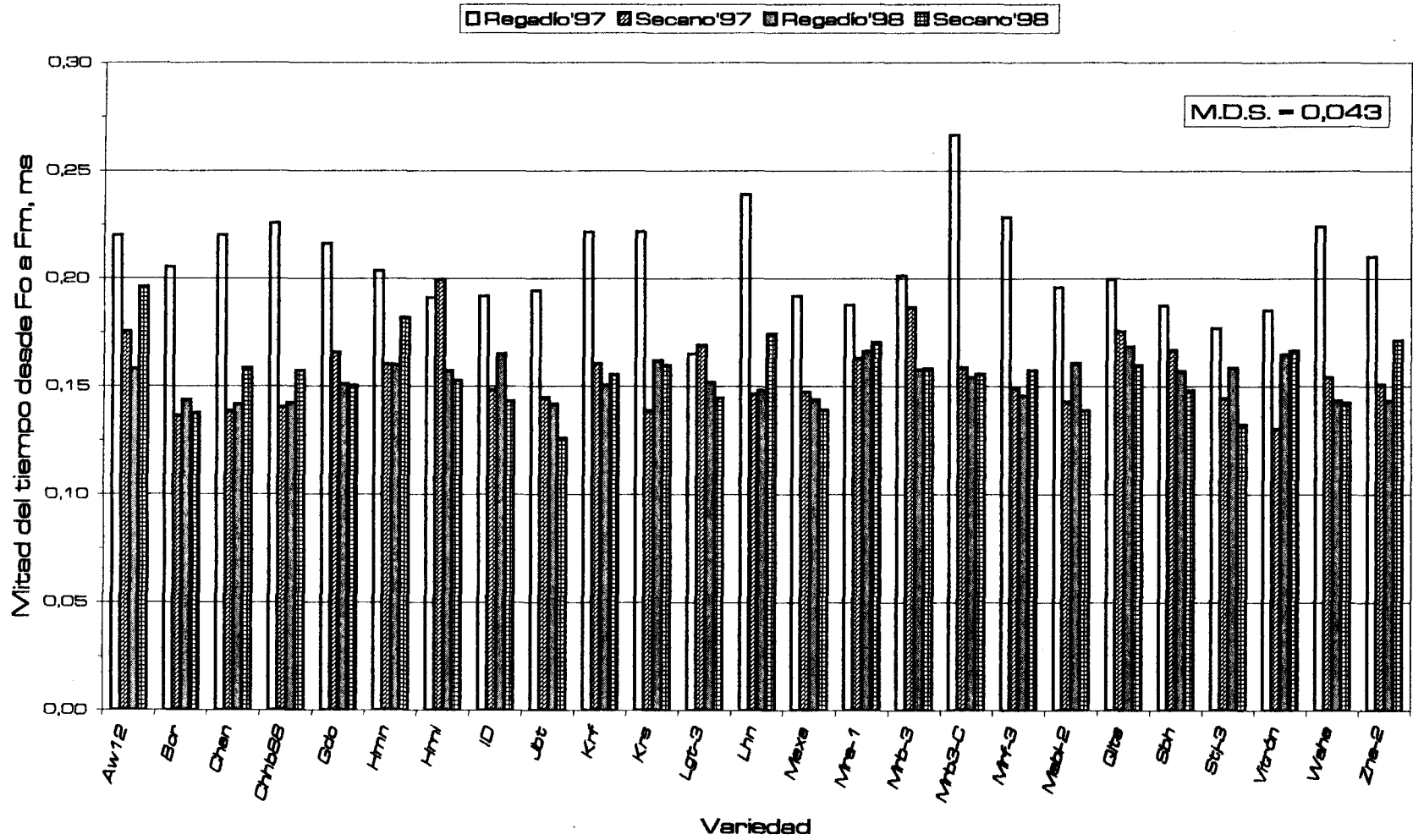


Figura 33. Media de la mitad del tiempo de Fm, por variedad, ambiente y año.

condicionado que fueran ID-1049 y Waha los genotipos de mayor fluorescencia variable (Fv), y, a su vez, Korifla y Lagost-3 los de menor Fv (tabla 8).

En la relación Fv/Fm, sin embargo, Waha pasa a ocupar un lugar intermedio entre los genotipos, mientras que ID-1049 presenta el máximo valor para el conjunto de ambientes y años, con diferencias significativas frente a todos los demás genotipos (tabla 8). Korifla y Lagost-3, junto con Mexa y Jabato, presentaron los valores más bajos de esta relación. El rango de variación para Fv/Fm ha oscilado desde 0,780 en Korifla hasta 0,807 en ID-1049. Resultados similares se encuentran para la relación Fv/Fo (tabla 8), donde los genotipos se estratifican de forma muy similar a Fv/Fm, presentando, de nuevo, ID-1049 los valores significativamente más elevados, con diferencias significativas frente al resto. Como se ha indicado, en la mitad del tiempo necesario para la emisión de Fm no se han presentado diferencias entre genotipos ni años, aunque sí entre ambientes (tabla 8).

Respecto a los ambientes, el regadío, el ambiente de mayor producción por Ha y por planta, presentó los valores más elevados con diferencias estadísticas en todos los parámetros de fluorescencia estudiados (Tabla 8). Cabe desatacar que tanto la fluorescencia basal (Fo) como máxima (Fm) han sido mayores en el regadío, posiblemente debido al mayor contenido en clorofila de sus hojas. Igualmente, las relaciones Fv/Fm y Fv/Fo han sido superiores en el regadío que en el secano, así como el tiempo empleado en la emisión de Fm.

Entre años, se han encontrado diferencias significativas entre todos los parámetros a excepción de la fluorescencia variable (Fv), como se ha comentado anteriormente. Las relaciones Fv/Fm y Fv/Fo han presentado valores superiores durante el año 1998, indicando una menor fotoinhibición de las hojas bandera tras la antesis en este año respecto de 1997.

En las figuras 28 a 33 se han representado los valores por genotipo, ambiente y año para los parámetros estudiados. Su significación en la determinación del rendimiento se discutirá en el apartado de relaciones con la producción de grano.

VI.10.3. TEMPERATURA DE LA CUBIERTA.

El análisis de varianza indica (tabla 8h, apéndice) que existe variabilidad estadística inducida por el genotipo y el ambiente, así como por todas las interacciones, sobre la temperatura de la cubierta medida dos semanas después de la antesis, es decir al comienzo de la fase exponencial de crecimiento del grano. Como se discutirá en el siguiente apartado, los genotipos de menor temperatura han sido precisamente aquellos que mayor emisión de fluorescencia han presentado.

Entre ambientes (tabla 8), el secano ha presentado una mayor temperatura de sus hojas, posiblemente debido a una menor transpiración en estas condiciones. Entre años, durante 1998, el año de mejor rendimiento por Ha y por planta, las variedades estudiadas presentaron una temperatura de sus hojas significativamente menor respecto a 1997.

Con objeto de analizar más detalladamente las diferencias de temperatura entre genotipos, se ha calculado la variación de cada genotipo respecto de la media de todos los genotipos en cada ambiente y año. Los resultados se presentan en las Fig. 35 a 38, donde también se indica la variación de la media de genotipos respecto de la temperatura del aire. Los resultados de este estudio indican que los genotipos mantuvieron sus hojas más frías que el aire, oscilando desde 5,4°C en el secano de 1998 a 6,6°C en el regadío de 1998. Las desviaciones respecto de la media en los diferentes genotipos fueron bastante variables, en función del ambiente y del año, llegando en algunos casos a alcanzar una amplitud de casi 1,5°C. No obstante, de este estudio no cabe deducir una tendencia clara para cada genotipo.

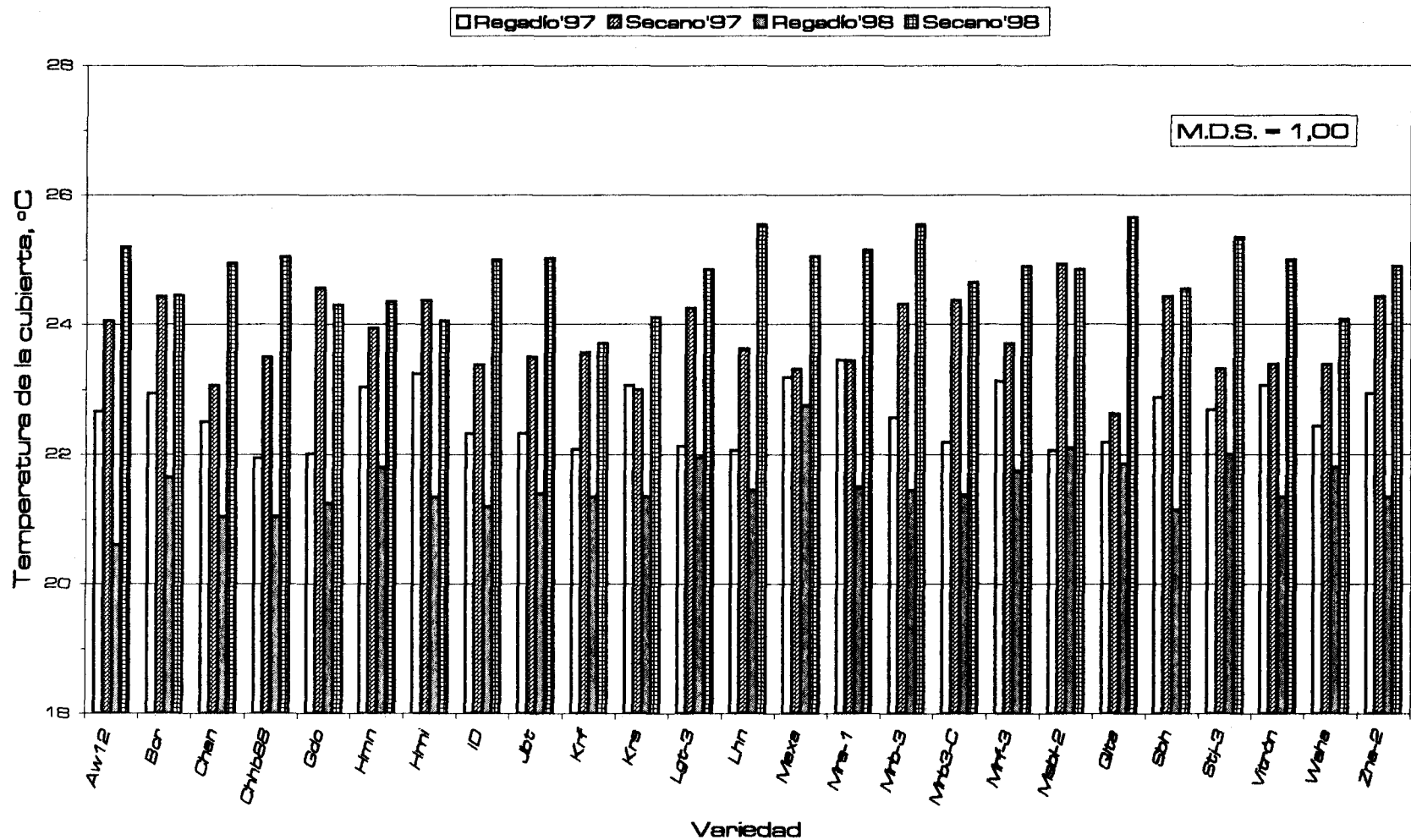


Figura 34. Media de la temperatura de la cubierta, por variedad, ambiente y año.

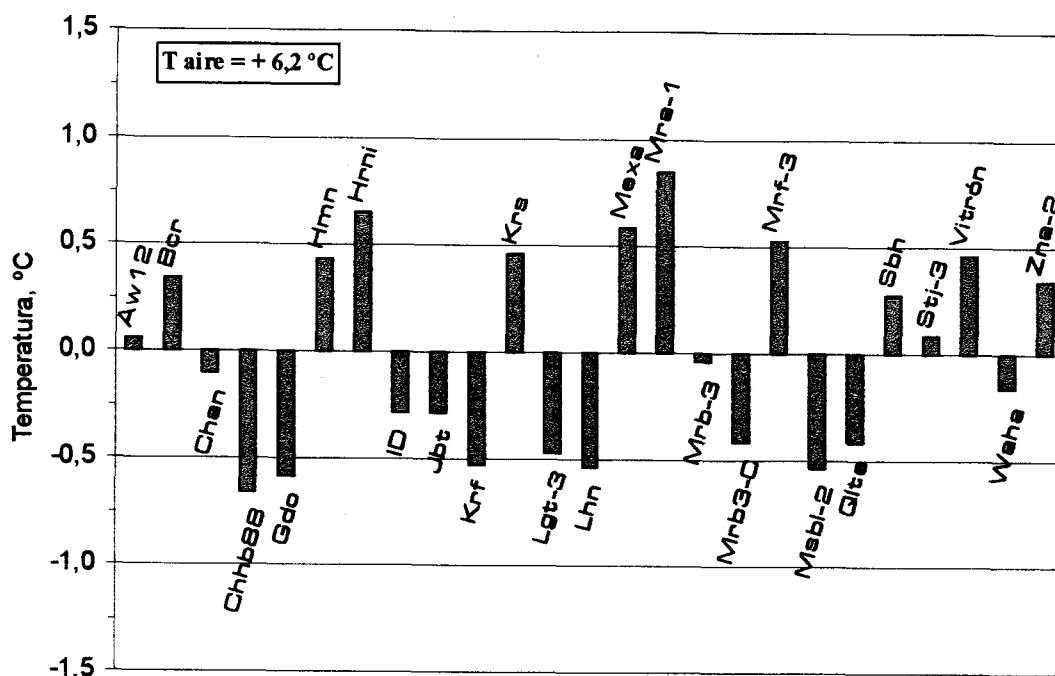


Figura 35. Rango de variación sobre la temperatura media en cada genotipo en el regadío 1997.

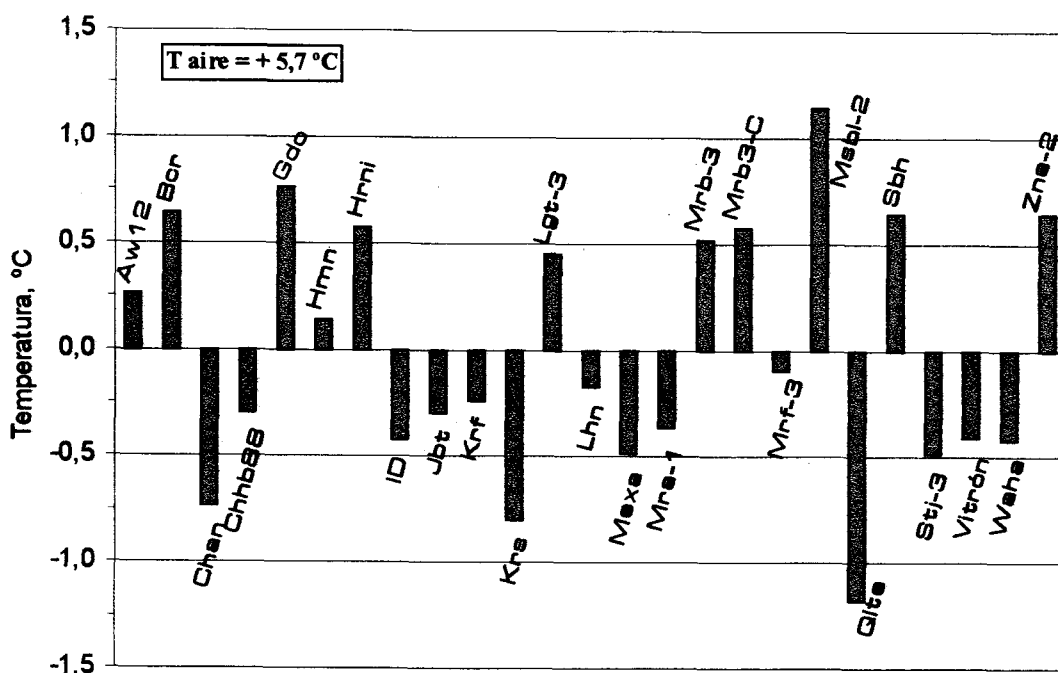


Figura 36. Rango de variación sobre la temperatura media en cada genotipo en el secano 1997.

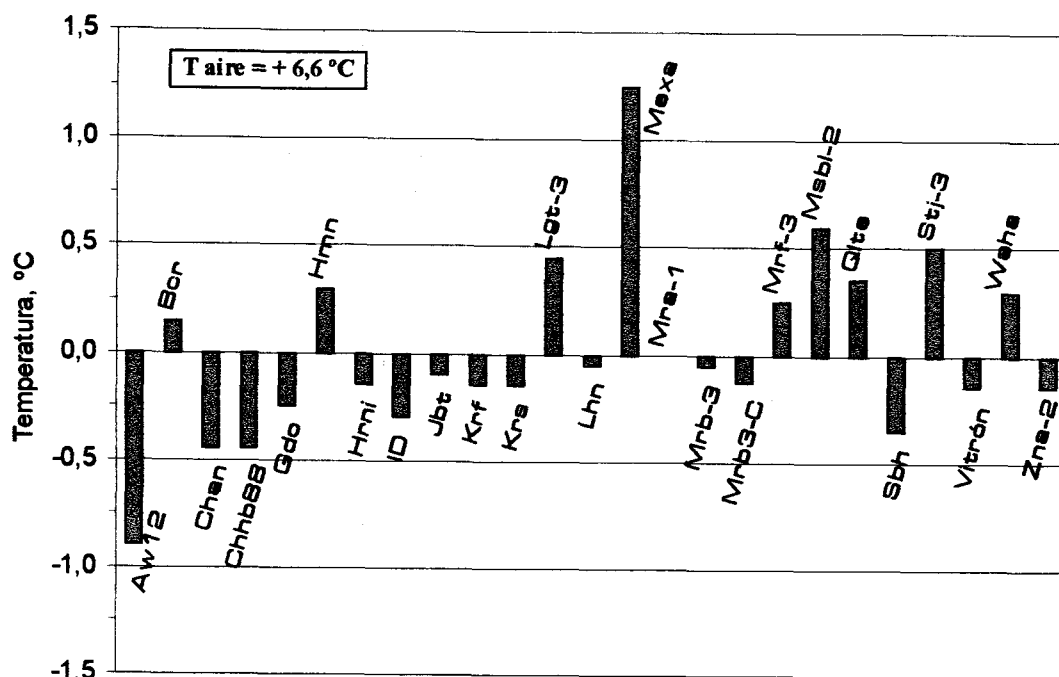


Figura 37. Rango de variación sobre la temperatura media en cada genotipo en el regadío 1998.

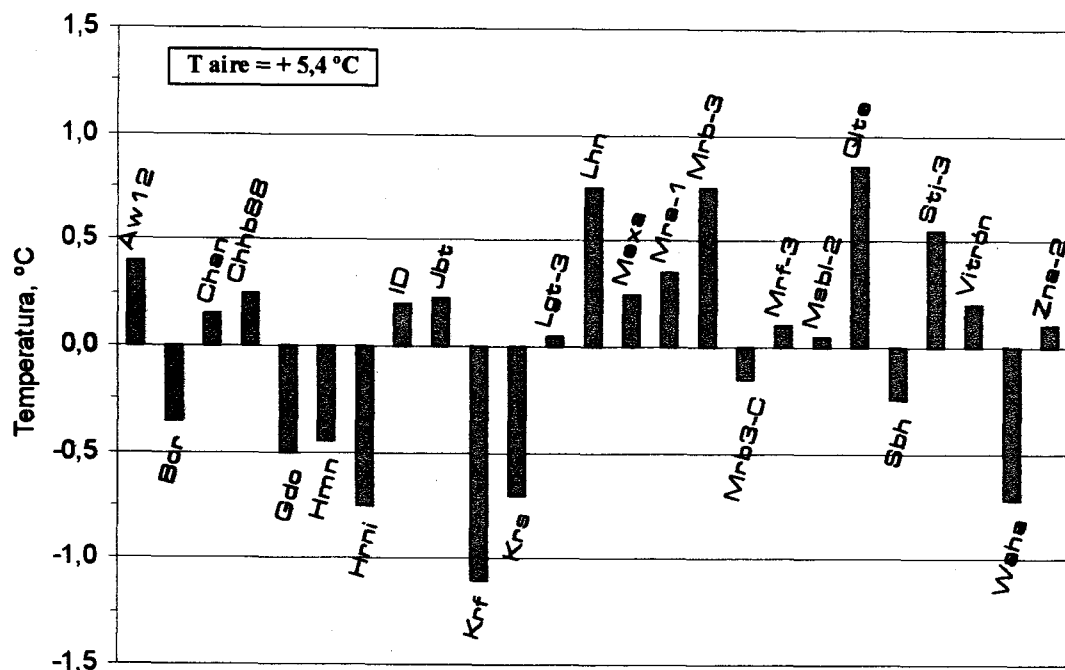


Figura 38. Rango de variación sobre la temperatura media en cada genotipo en el secano 1998.

VI.10.4. RELACIÓN ENTRE LOS PARÁMETROS FISIOLÓGICOS.

En la tabla 9 se presenta la matriz de coeficientes de correlación entre el contenido de clorofila, parámetros de fluorescencia y temperatura de la cubierta para el conjunto de genotipos, ambientes y años.

Los resultados indican (tabla 9) que el contenido de clorofilas ha ejercido una influencia significativa, aunque no de gran magnitud, sobre las relaciones F_v/F_m y F_v/F_o . A su vez, la fluorescencia variable y, por tanto, las relaciones F_v/F_m y F_v/F_o , han dependido en mayor medida de F_m que de F_o .

La temperatura de la cubierta ha ejercido una influencia negativa sobre el resto de parámetros investigados, con excepción del tiempo de emisión de F_m . Así, en aquellos genotipos que han presentado hojas con mayor temperatura la emisión de F_m y, por consiguiente, de F_v ha sido significativamente inferior a los de hojas con menor temperatura (tabla 9). Asimismo, la temperatura ha provocado una disminución de la relación F_v/F_m y de F_m/F_o , indicando un mayor grado de fotoinhibición del fotosistema II en aquellos genotipos con menor capacidad de refrigerar sus hojas durante el período de llenado de los granos.

Tabla 9. Coeficientes de correlación lineal para el contenido de clorofilas en la hoja bandera, parámetros de fluorescencia de la clorofila y temperatura de la cubierta para el conjunto de genotipos, ambientes y años (n = 100).

	Temp	$t_{1/2}Fm$	Fv/Fm	Fv/Fo	Fv	Fm	Fo
SPAD	-0,302**	-0,038 n.s.	0,580***	0,534***	0,319**	0,248*	-0,217*
Fo	-0,569***	0,345***	-0,230*	-0,199*	0,589***	0,696***	•
Fm	-0,895***	0,236*	0,525***	0,566***	0,990***	•	
Fv	-0,898***	0,194 n.s.	0,639***	0,672***	•		
Fv/Fo	-0,571***	-0,093 n.s.	0,981***	•			
Fv/Fm	-0,529***	-0,071 n.s.	•				
$t_{1/2}Fm$	-0,175 n.s.	•					

*, **, ***: significativos a nivel de $P \leq 0,05$, $P \leq 0,01$ y $P \leq 0,001$, respectivamente.
n.s.: no significativo.

VI.11. RELACIONES ENTRE LA PRODUCCIÓN DE GRANO Y LOS PARÁMETROS FISIOLÓGICOS.

Con objeto de estudiar la relación entre la producción de grano por Ha y los parámetros fisiológicos se ha realizado también un estudio por regresión simple, cuyos resultados, para los parámetros de mayor nivel de significación, se presentan en las figuras 39 a 44.

La producción de grano ha dependido significativamente del contenido de clorofilas en la hoja bandera (Fig. 39), aunque la magnitud de la correlación no ha sido muy elevada ($r=0,478***$). La temperatura de la cubierta, por el contrario, sí ha presentado una elevada correlación negativa con la producción de grano (Fig. 40), a través tanto de su influencia sobre la actividad fotosintética, como del mayor consumo de agua por transpiración bajo altas temperaturas.

Entre los parámetros de fluorescencia, los que mayor relación han presentado con la producción por hectárea han sido Fv ($r=0,890***$, Fig. 41) y Fm ($r=0,877***$, Fig. 42), siendo la magnitud de la fluorescencia

variable ligeramente superior a la máxima, probablemente porque la Fv tiene en cuenta la fluorescencia basal (Fo).

Igualmente, se ha encontrado una estrecha relación significativa entre Fv/Fm y Fv/Fo con la cosecha por Ha, indicando que ambos parámetros pueden ser utilizados como buenos indicadores de la eficiencia fotosintética para la producción de grano bajo ambiente mediterráneo. Resultados similares han sido encontrados por Babani y Lichtenthaler (1996) en cebada y por González-Moro *et al.* (1997) en maíz.

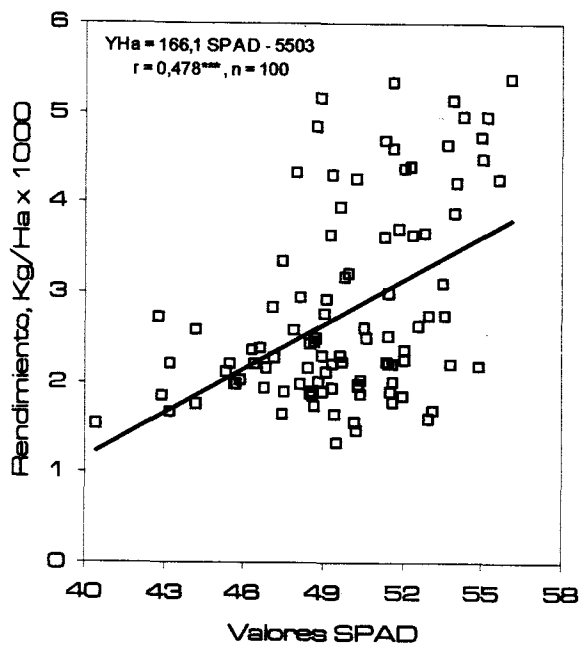


Figura 39. Regresión entre el contenido de clorofila y la cosecha

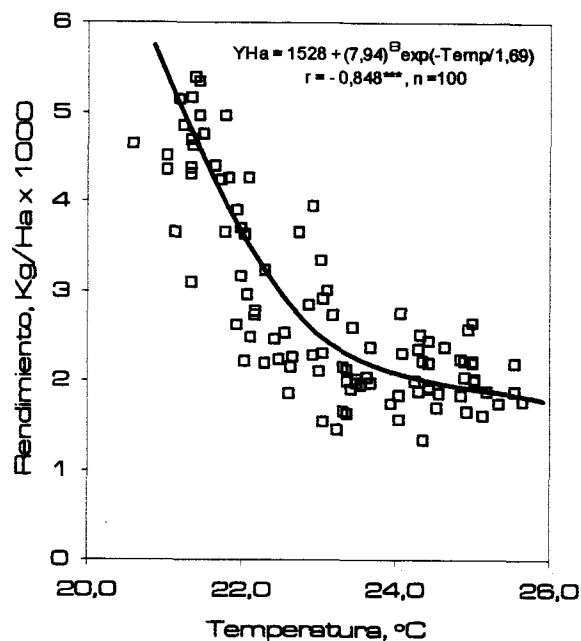


Figura 40. Regresión entre temperatura de la cubierta y la cosecha

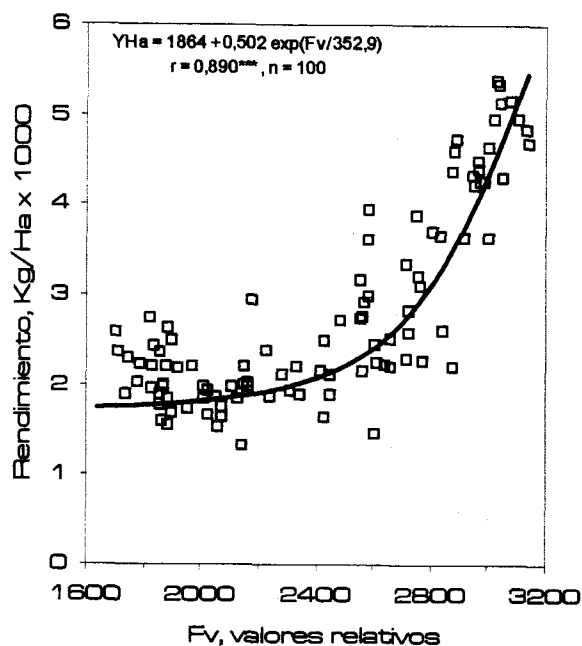


Figura 41. Regresión entre fluorescencia variable y la cosecha

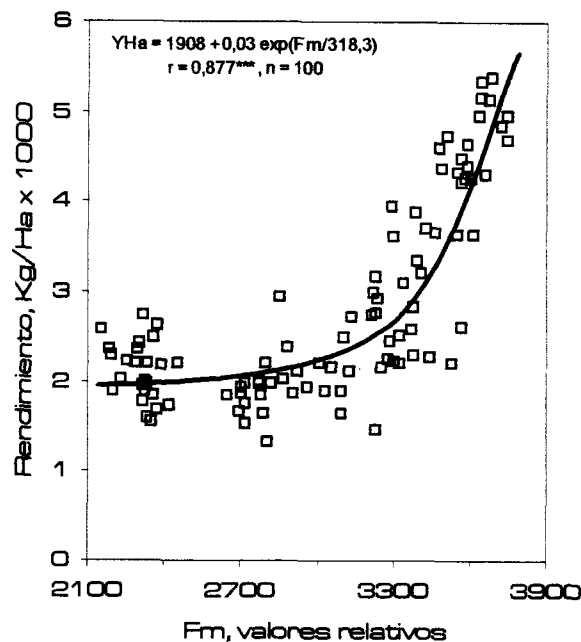


Figura 42. Regresión entre fluorescencia máxima y la cosecha

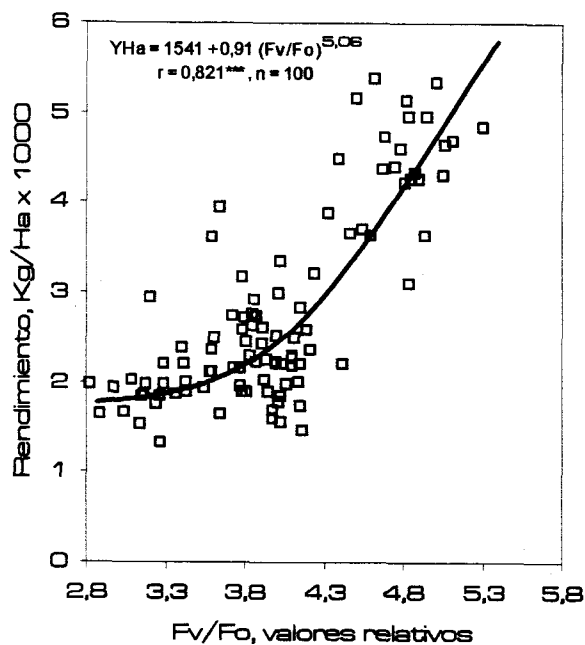


Figura 43. Regresión entre Fv/Fo y la cosecha

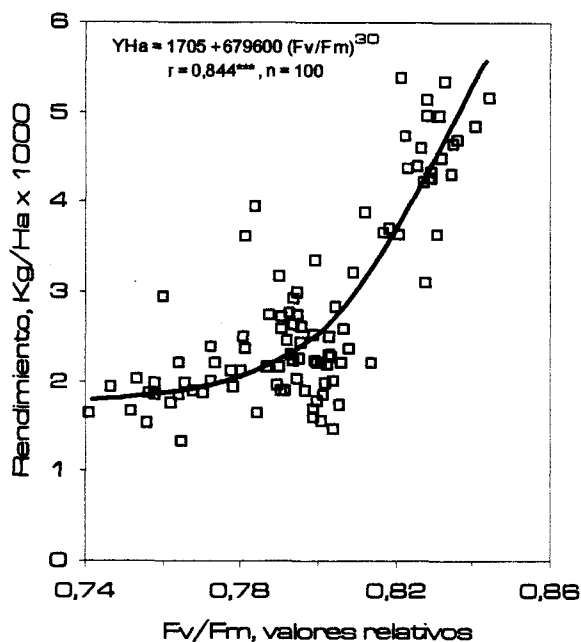


Figura 44. Regresión entre Fv/Fm y la cosecha

VI.12. DISCRIMINACIÓN ISOTÓPICA DEL CARBONO (Δ)

Los valores de discriminación isotópica del ^{13}C corresponden a los ensayos de secano y regadío del año 1997, ya que debido a problemas de laboratorio aún no se dispone de los análisis correspondientes al año 1998.

Según el análisis de varianza (Tabla 9, apéndice), se observa variabilidad inducida por todas las fuentes de variación, incluidas las interacciones. Los resultados indican (Fig. 45) que los mayores valores de Δ han sido presentados por el genotipo Jabato, con diferencias significativas frente a todos los demás. A continuación se sitúan Quadalete, Massara-1, Chabba88, Mexa y Mousabil-2, con valores de Δ superiores a 16,6. Los valores más bajos han correspondido a Chacan, Stojocri-3, Krs, Haurani, Omruf-3 y Omrabi-3, que no llegan a alcanzar un valor de 16,0 (Fig. 45).

Entre ambientes, la mayor Δ se ha presentado en el ambiente de regadío, posiblemente asociada a la mayor disponibilidad hídrica durante la maduración, que ha posibilitado una mayor abertura estomática durante más tiempo y, por tanto, un menor enriquecimiento en ^{13}C ,

Al relacionar los valores de Δ con la producción de grano (Fig. 46) se ha encontrado una correlación altamente significativa y directa para el conjunto de ambientes, indicando que aquellos genotipos con mayor Δ presentan mayores rendimientos de grano. Al analizar cada ambiente por separado, sólo se ha encontrado una relación significativa y directa en el ambiente de regadío, siendo muy baja en el secano (Fig. 46).

Igualmente, los valores de Δ , para el conjunto de genotipos y ambientes, se encuentran negativamente correlacionados con la temperatura de la cubierta medida al comienzo de la fase lineal de crecimiento del

grano (Fig. 47), indicando un mayor período de ajuste estomático en los genotipos de mayor temperatura y, de aquí, un mayor enriquecimiento en ^{13}C . Esta relación no fue significativa, sin embargo, al considerar cada ambiente por separado (Fig. 47).

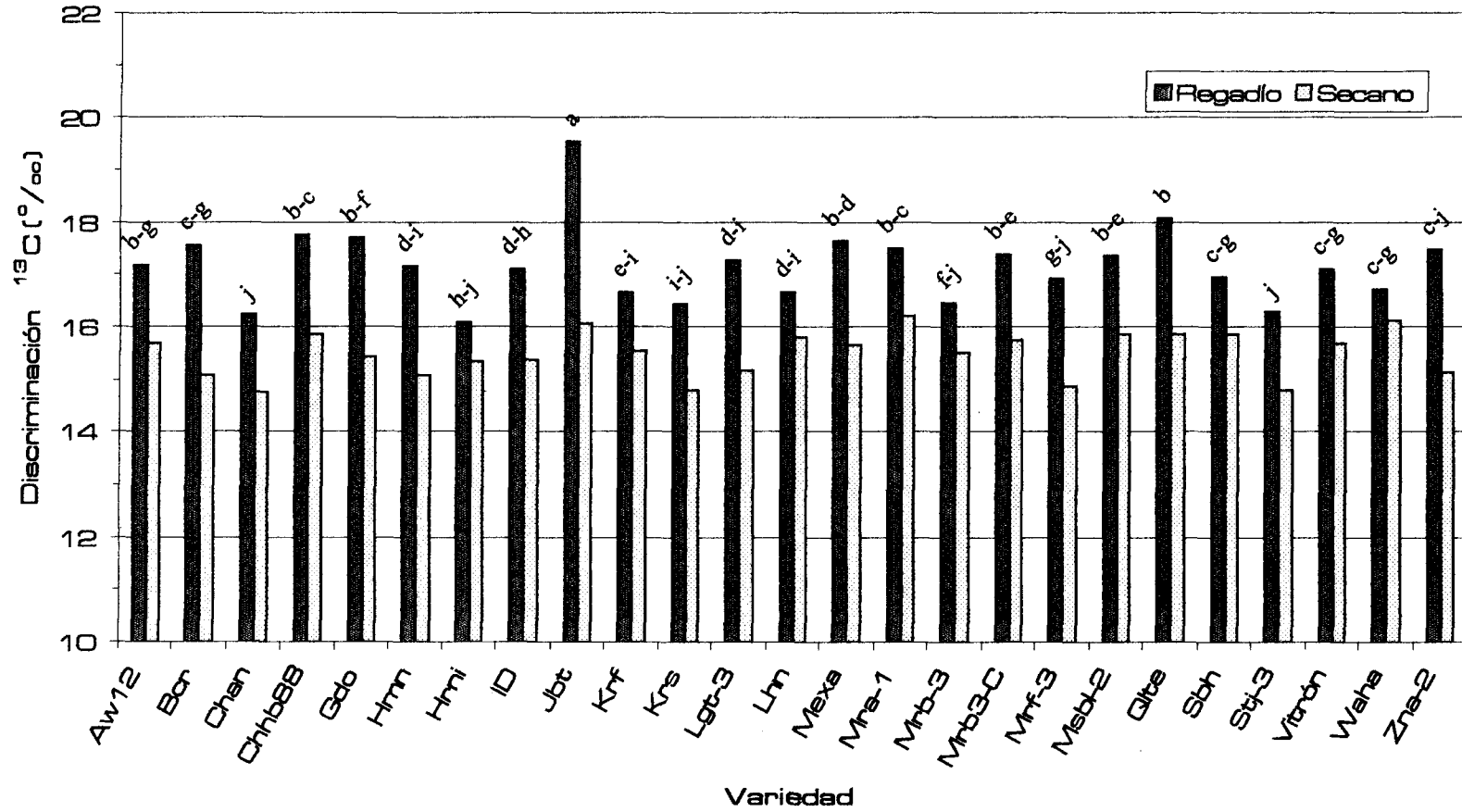


Figura 45. Media de discriminación isotópica del ¹³C en grano, por variedad y por ambiente durante la campaña 1996/97

Las variedades con la misma letra no difieren estadísticamente a nivel de probabilidad del 0,05.

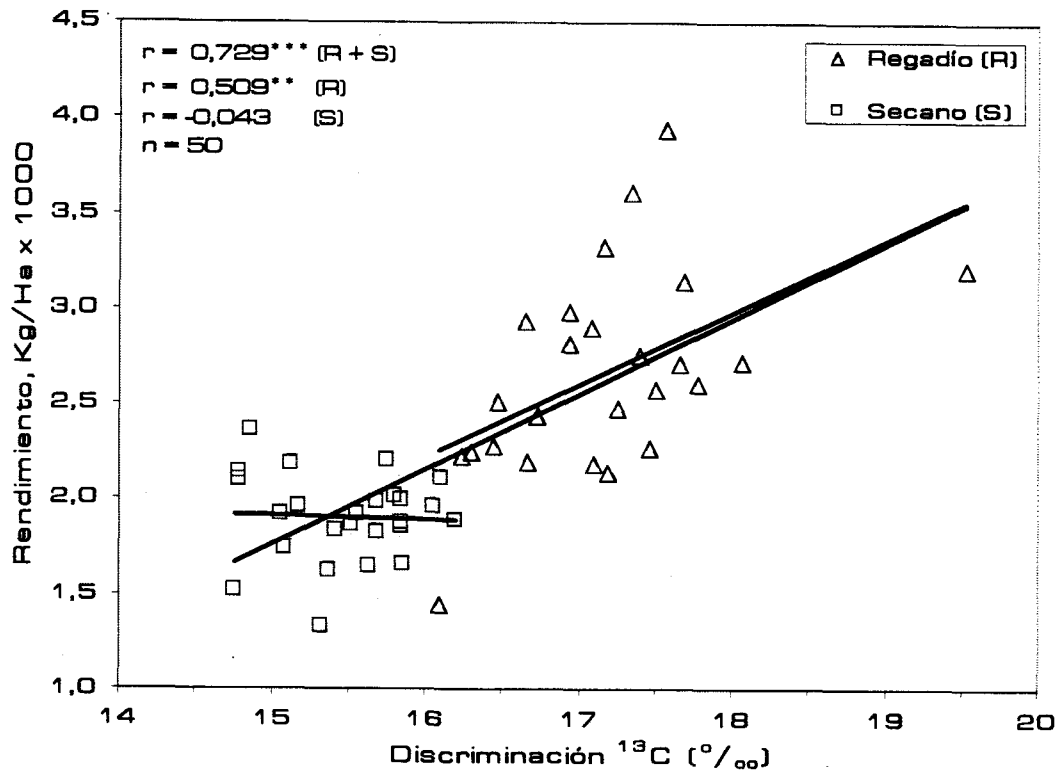


Figura 46. Regresiones entre la discriminación isotópica y rendimiento grano en los dos ambientes, Regadío y Secano durante la campaña 1996/97

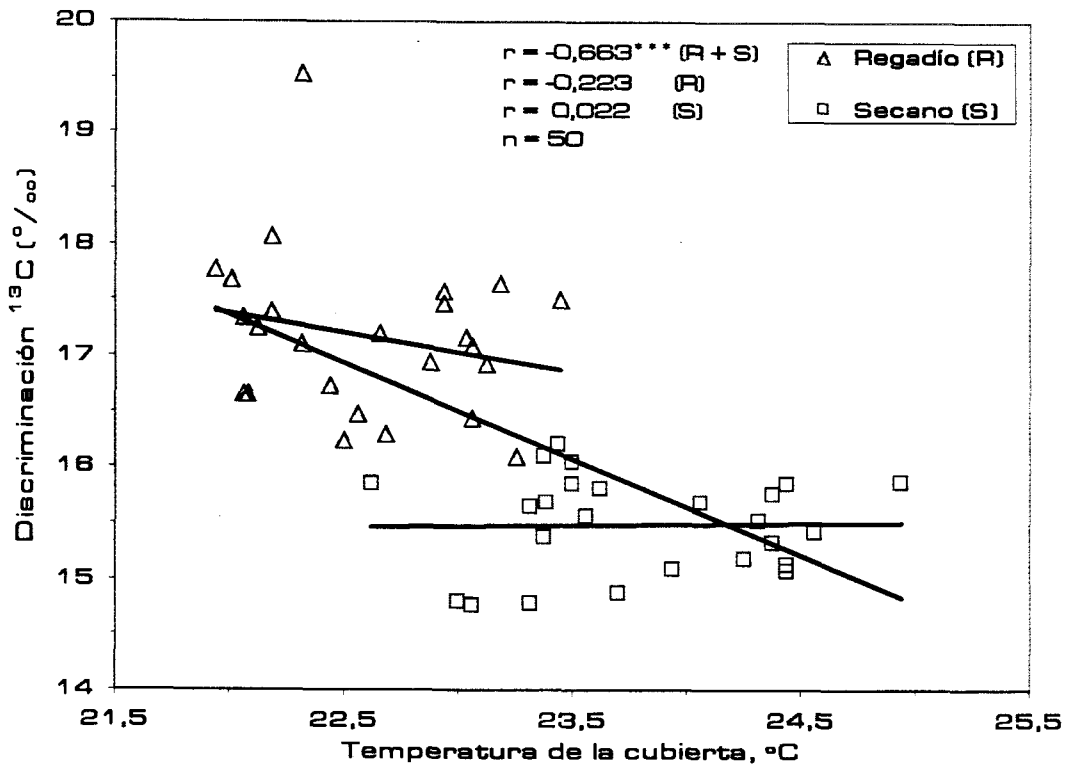


Figura 47. Regresiones entre la temperatura de la cubierta y la discriminación isotópica en el Regadío y Secano durante la campaña 1996/97



V. Discusión

V. DISCUSIÓN

Los genotipos de mayor rendimiento en el promedio de ensayos fueron Jabato, Bicre-3, Waha y Gdo, con más de 3000 Kg/Ha, mientras que los menos productivos fueron Sebah, Mexa, Stojocri-3 y, especialmente, Haurani que obtuvo sólo 1849 Kg/Ha, presentando diferencias significativas frente a todos los demás genotipos. Para el conjunto de ensayos, la producción por Ha y por planta del regadío fueron significativamente superiores a las del secano. Igualmente, de los dos años estudiados, el más productivo fue 1998, superando en más del 40% la producción del año 1997. Estas diferencias han venido condicionadas por variaciones significativas en todos los componentes del rendimiento.

La producción de espigas ha variado significativamente entre genotipos y entre ambientes. Así, el regadío presentó una densidad de espigas significativamente superior al secano, debido al hecho de que la sequía tras la siembra limitó en mayor medida el ahijamiento de las plantas en el secano, mientras que en el regadío el aporte de agua con los riegos permitió que se iniciasen más tallos por planta. En efecto, la humedad del suelo incrementa el número de espigas, al favorecer tanto la formación como la supervivencia de los tallos hijos (Kirby, 1968; Blum *et al.*, 1990; Krenzer y Nipp, 1991). Tras un período de sequía prolongado, el aumento de humedad aunque eleva el número de tallos formados, no tiene repercusión sobre la producción de grano, ya que los nuevos tallos son inmaduros, verdes y sin espiga, o con ésta muy reducida y de rendimiento muy bajo (Blum *et al.*, 1990).

No obstante, 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 *et al.*, 1991). 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 (García del Moral *et al.*, 1984; Davidson y Chevalier, 1990; García del Moral y García del Moral, 1995). No obstante, se ha señalado que el aborto de los tallos en los cereales puede ser causado más bien por un efecto fotomorfogénico, dependiente de la calidad de la luz. En efecto, Davis y Simmons (1994) encuentran que la muerte prematura de los tallos en cebada parece venir estimulada por una mayor cantidad de luz del rojo lejano en proporción a la del rojo cercano; es decir, por una mayor densidad de cubierta vegetal, dado que esta es la radiación predominantemente filtrada por el follaje. En este sentido, en nuestros ensayos, el porcentaje de supervivencia de los tallos fue mucho menor en el regadío (el ambiente con mayor producción de tallos hijos) que en el seco, lo que apoya el hecho de que la principal causa de aborto de tallos en ambiente mediterráneo parece ser la competencia por un suministro limitado de asimilados.

El número de espiguillas por espiga presentó variaciones estadísticas entre los genotipos, y entre los ambientes, de forma que las espigas desarrolladas en el regadío presentaron un número de espiguillas notablemente superior al seco. Ello se ha debido muy posiblemente a las condiciones de sequía durante la iniciación floral, especialmente acusadas en el seco. En efecto, la sequía es uno de los factores que mayor incidencia negativa ejercen sobre el desarrollo de la inflorescencia en los cereales, conduciendo a reducciones muy importantes en el número de espiguillas formadas en el meristemo apical del trigo (Barlow *et al.*, 1977). Incluso las deficiencias ligeras de agua, que ejercen poco efecto sobre el crecimiento vegetativo, deprimen, sin embargo, la formación de primordios florales por el meristemo apical. Las deficiencias severas o más prolongadas pueden determinar el cese total de la diferenciación floral, conduciendo a que los tallos iniciados no produzcan espiga (Husain y Aspinall, 1970; Barlow *et al.*, 1977).

Los genotipos han presentado un amplio rango de variación en la fertilidad de sus espiguillas, desde 1.35 granos por espiga en el genotipo Lahn hasta 3.1 en Mrb3. Estos resultados parecen obedecer a diferencias en el reparto de asimilados entre las flores en crecimiento entre los distintos genotipos, especialmente cuando existe competencia entre los órganos en crecimiento por un suministro limitado de asimilados. En efecto, aquellos genotipos de trigo que antes de la antesis, invierten proporcionalmente más asimilados en la espiga del tallo principal que en el resto de la planta, presentan menores porcentajes de aborto floral (Evans *et al.*, 1983; Siddique *et al.*, 1989). Asimismo, aquellos tratamientos que favorecen una mayor asimilación durante el desarrollo de las flores, normalmente incrementan el número de granos por espiga, tanto en trigo (Fischer y Hillerislambers, 1978; Stockman *et al.*, 1983; Sibony y Pinthus, 1988; Slafer y Rawson, 1994b), como cebada (Willey y Holliday, 1971). Finalmente, la disminución experimental de la competición por los asimilados, por ejemplo retirando ahijamientos en la planta de cebada, conduce a una disminución del aborto floral (Kirby y Appleyard, 1981).

Con respecto al peso medio por grano, los genotipos han presentado también grandes diferencias para el conjunto de ensayos, oscilando desde 48.29 mg en Lahn hasta 35.33 mg en Haurani, el genotipo de peor rendimiento en el promedio de ensayos. Entre ambientes las diferencias en el peso medio por grano, aunque significativas, no han sido muy acusadas. Ello se ha debido sobre todo al hecho de que durante 1997, el ensayo de secano presentó un valor medio de peso de mil granos superior significativamente al regadío, debido a la mayor cantidad de lluvia recogida en este ambiente (en especial durante la maduración de los granos), sumado a una temperatura más suave, que favoreció una mayor duración del área foliar y una superior asimilación de carbohidratos con destino a los granos en crecimiento.

El peso final del grano en los cereales depende tanto de la tasa de llenado (determinada por el aporte de carbohidratos a los granos en crecimiento) como de la duración del período de crecimiento del grano (García del Moral y Ramos, 1989). En términos fisiológicos, la tasa de llenado refleja la velocidad de las reacciones bioquímicas implicadas en la síntesis de almidón y de proteínas, así como la intensidad de la translocación de reservas vegetativas, mientras que la duración del llenado refleja el programa de desarrollo del grano (Jenner *et al.*, 1991). En trigo se ha encontrado variabilidad genética y ambiental tanto para la tasa como para la duración del llenado del grano (Sofield *et al.*, 1977; Gebeyehou *et al.*, 1982a). En ambiente mediterráneo, la duración del llenado parece ejercer mayor influencia que la tasa de crecimiento sobre el peso final del grano, ya que las elevadas temperaturas, baja humedad relativa y escasez de agua en el suelo, fuerzan a la planta a reducir drásticamente el período de maduración. Aunque las elevadas temperaturas propias de la maduración aumentan la velocidad de crecimiento del grano, este aumento no llega a compensar la reducción en la duración del llenado (Wardlaw *et al.*, 1989) por lo cual el tamaño del grano suele ser menor en ambientes de clima mediterráneo que en zonas de clima templado.

Aunque el llenado del grano en los cereales presenta mayor resistencia al estrés que otros procesos de la planta (Aspinall, 1984), la sequía y elevadas temperaturas durante el crecimiento del grano aceleran la senescencia foliar, limitando la fotosíntesis y reduciendo el peso medio de los granos (Austin, 1989; García del Moral y Ramos, 1989) Bajo estas condiciones existe una removilización de carbohidratos asimilados durante el período vegetativo, cuya contribución al llenado del grano puede ser muy importante bajo condiciones de sequía terminal, estimándose entre el 70 y 95% dependiendo del grado de estrés hídrico (Austin *et al.*, 1977; Sinha, 1987; García del Moral y Ramos, 1989; Kobata *et al.*, 1992).

La producción de grano en las espigas principales del regadío ha sido significativamente superior a las del secano, lo que se ha debido fundamentalmente a un mayor peso medio de sus granos y a un mayor número de granos por espiga, condicionado por un superior número de espiguillas por espiga. En las espigas de los ahijamientos estas diferencias se hacen aún más acusadas a favor del ambiente de regadío, por lo que puede concluirse que el superior rendimiento del ensayo de regadío ha venido condicionado tanto por una mayor producción de espigas como por un superior rendimiento de las espigas de los tallos principales. Asimismo, del estudio mediante correlación simple puede concluirse que han sido las espigas principales las que mayor contribución han ejercido al rendimiento de grano, especialmente en el ambiente de secano, donde la producción de las espigas de los ahijamientos fue bastante escasa. La contribución media de los distintos tallos de una planta a la producción de grano es muy distinta, en función del genotipo, densidad de siembra y características de suelo, clima y cultivo. Así, Rawson (1971) encontró que, en trigo, la contribución media del tallo principal al rendimiento de la planta era del 27%, la del primer ahijamiento del 22% y el resto correspondía a los demás ahijamientos. En cebada y con una densidad de 151 plantas m^{-2} , Thorne (1962) encontró que el tallo principal aportaba alrededor del 14% de la producción de grano, mientras que Bremner (1969), en estudios de campo con trigo, y con una densidad de 300 plantas m^{-2} señala que el tallo principal aportaba entre el 50 y 70% del rendimiento por planta. Resultados similares a los encontrados en nuestro trabajo son también aportados por Saini y Nanda (1974), quienes encuentran que más del 60% del rendimiento procede del tallo principal; y por Clements *et al.* (1974), quienes trabajando con variedades de trigo y densidades de siembra, encuentran que las espigas de los tallos principales contribuyen con el 44% de la producción total en el caso de 77 Kg de semilla/Ha, y con el 78% si la densidad era superior a 200 Kg/Ha.

Para el conjunto de genotipos, ambientes y años la producción por hectárea ha dependido principalmente del número de espiguillas por espiga, aunque ello ha venido causado por el elevado valor de este componente del rendimiento en las espigas del regadío de 1998, que ha causado un elevado ajuste de la correlación total. Mediante el estudio por coeficientes de sendero, se puede concluir que en el regadío, la producción de grano ha dependido casi en igual proporción del número de espigas por m², número de granos por espiga y peso medio por grano. La importancia relativa de los diferentes componentes del rendimiento en la determinación del rendimiento del trigo es muy variable en función del genotipo, ambiente, fertilización, condiciones de humedad y año, encontrándose en la bibliografía numerosa información, a veces contradictoria.

En el secano, sin embargo, las variaciones de rendimiento han dependido principalmente del número de espigas por m², seguido, con aproximadamente la mitad de importancia, por el número de granos por espiga. En este último ambiente, el peso medio por grano no ha ejercido, de forma directa, ninguna influencia significativa sobre las variaciones de rendimiento. El número de espiguillas por espiga, que como se ha indicado fue el principal determinante de las variaciones de rendimiento en el conjunto de ensayos, sólo ha ejercido un efecto significativo en forma directa en el ambiente de regadío. La fertilidad de las espiguillas no ha ejercido influencia significativa directa sobre el rendimiento por Ha en ninguno de los dos ambientes estudiados. Estos resultados están de acuerdo con lo normalmente encontrado cuando se comparan genotipos de cereales bajo condiciones de secano en el sur de España, donde la cosecha grano de los cereales varía en función del número de espigas por unidad de superficie, tanto cuando se estudian efectos de tratamientos con fertilizantes o fechas de siembra (García del Moral y Ramos, 1989; Marinetto, 1992; Ramos *et al.*, 1993), como cuando se comparan genotipos (García del Moral *et al.*, 1991; Yañez, 1995). El número de granos por espiga y el peso medio de los granos suelen influir en bastante menor

medida sobre las variaciones del rendimiento de los cereales en estas condiciones (García del Moral y Ramos, 1989).

La cantidad de clorofila medida en la hoja bandera ha resultado ser un parámetro muy claro para discriminar tanto entre genotipos como entre ambientes, aunque su correlación estadística con el rendimiento por Ha a sido de magnitud moderada. 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 de estrés (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).

En nuestro estudio, el mayor contenido de clorofilas en el regadío ha sido debido muy probablemente a la mayor fertilidad del suelo, y en especial del contenido residual de N, que es muy elevado en los suelos de la Vega de Granada. Sin embargo, este mayor contenido de clorofilas en la hoja bandera no se ha reflejado en un superior peso de mil granos en el regadío, ya que las diferencias en este parámetro entre los dos ambientes, aunque significativas, no han sido de gran magnitud, como se ha comentado.

Los parámetros de fluorescencia han presentado diferencias significativas para los genotipos, ambientes y años, con excepción de la mitad del tiempo de emisión de Fm, que sólo ha variado significativamente entre ambientes y años. De esta forma, el regadío, el ambiente con mayor contenido de clorofilas y de mayor producción por Ha y por planta, ha presentado los mayores valores de fluorescencia basal (Fo) y máxima (Fm),

de fluorescencia variable (Fv) y de relación Fv/Fm y Fv/Fo. Entre años, el mayor valor de Fo se obtuvo en 1997, pero las diferencias en Fm y Fv entre años fueron bastante menores y no significativas para el segundo parámetro. Las relaciones Fv/Fm y Fv/Fo fueron significativamente inferiores en 1997 (el año de menor cosecha por Ha y por planta) frente a 1998.

La fluorescencia de la clorofila ha sido propuesta como un criterio fácil de selección para resistencia a sequía en cebada (Nogues *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 electrónico, 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 ± 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 Fv (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 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, lo que podría indicar la existencia de este mecanismo fotoprotector en aquellos genotipos más productivos bajo condiciones de déficit hídrico. Esta posibilidad parece venir apoyada por la estrecha correlación negativa encontrada entre la temperatura de la cubierta y Fm, indicando que a mayor grado de estrés térmico ha existido una mayor disipación de energía reflejada en la disminución de Fm y Fv, tal como se ha discutido anteriormente. De hecho, los valores de Fm, Fv y Fv/Fm fueron significativamente menores en el ambiente de seco, lo que está de acuerdo con el modelo de cambio en los parámetros de fluorescencia encontrado bajo condiciones de sequedad (Long *et al.*, 1994; Araus *et al.*, 1998a).

A su vez, la estrecha relación altamente significativa encontrada entre la producción de grano y la relación Fv/Fm o Fv/Fo indica que, en nuestros ensayos, aquellos genotipos capaces de limitar en mayor medida la fotoinhibición del FSII han sido más productivos. No obstante, la utilidad de la correlación Fv/Fm y la producción de grano como indicador del grado de resistencia a sequía en trigo duro es una cuestión controvertida. Así, mientras algunos investigadores (Havaux *et al.*, 1988; Flagella *et al.*, 1995) señalan su utilidad para discriminar entre genotipos bajo condiciones de sequía, Di Marco *et al.*, (1988) y Araus *et al.*, (1998a) no encuentran una elevada correlación estadística entre Fv/Fm y el rendimiento bajo condiciones mediterráneas, proponiendo que otros parámetros tales como Fo, Fm. o la mitad del tiempo de emisión de Fm pueden ser mejores

indicadores del grado de resistencia a sequía. En nuestros ensayos, también ha aparecido una elevada correlación estadística entre producción de grano y Fm y Fv, indicando que estos parámetros también pueden ser usados como criterios de discriminación entre genotipos para las condiciones ambientales del sur de España. Por el contrario, en nuestros ensayos no hemos encontrado variabilidad estadística entre genotipos en el tiempo de emisión de Fm.

Con respecto a los datos de temperatura, los genotipos han diferido en la temperatura de sus hojas al comienzo de la fase lineal de crecimiento del grano, variación que se ha correlacionado negativamente con la producción de grano y con la emisión de florescencia. Entre ambientes, el regadío ha presentado una menor temperatura de la cubierta vegetal, posiblemente debido al efecto refrigerante causado por una mayor transpiración en este ambiente. Cuando se expresan los datos de temperatura de la cubierta en relación a la del aire, se ha obtenido que los genotipos, en promedio, mantuvieron sus hojas a menor temperatura, oscilando desde 5.4°C en el secano de 1998 a 6.6°C en el regadío de 1998. 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 radicular 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, 1991). 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). Estudios preliminares bajo condiciones no limitantes, indican que existe una ganancia genética significativa en el rendimiento en respuesta a la selección por temperatura del dosel en generaciones tempranas (Reynolds *et al.*, 1998).

Aparte de su relación con el rendimiento bajo condiciones de estrés, la medida de la temperatura del dosel foliar resulta de gran interés en la selección del trigo duro, ya que se encuentra asociada con algunos marcadores RFLP (*Restriction Fragments Length Polymorphism*) para resistencia a la sequía (Nachit *et al.*, 1993), lo que puede facilitar su seguimiento en los programas de mejora genética de este cereal.

En nuestro estudio ha aparecido variabilidad tanto genotípica como ambiental para los valores de discriminación isotópica del ^{13}C . Resultados similares han sido encontrados en trigo (Condon *et al.*, 1987; Morgan *et al.*, 1993; Araus *et al.*, 1997b) y cebada (Hubick y Farquhar, 1989; Romagosa y Araus, 1991b). 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 . 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.

Los valores de Δ encontrados en este estudio en secano y regadío se encuentran dentro del rango señalado para el trigo duro en el área mediterránea (Araus *et al.*, 1997b). Igualmente, los menores valores de Δ encontrados en el secano son consistentes con un mayor control estomático de la transpiración durante el llenado del grano en este ambiente (y con una menor conductancia estomática, por tanto), de acuerdo con lo esperado. La regresión positiva encontrada entre Δ y el rendimiento de grano para el conjunto de ambientes y genotipos, indica que este parámetro puede ser utilizado como criterio de selección en trigo duro también para las condiciones agroclimáticas del sur de España, tal como ha sido señalado para otras regiones con déficit hídrico durante el llenado del grano (Farquhar y Richards, 1984; Araus *et al.*, 1997b). Al considerar los ambientes por separado, sin embargo, sólo se encuentra significación estadística en el regadío, mientras que en el secano la regresión entre Δ y el rendimiento es prácticamente nula. Este resultado puede deberse a que bajo condiciones de estrés hídrico prolongado, el rango de variación, tanto en los valores de Δ como de rendimiento de grano, ha sido mucho menor que bajo condiciones más favorables, lo que ha tendido a reducir el nivel de correlación entre ambos. De hecho, la relación de Δ con la producción de grano encontrada en la bibliografía presenta algunas contradicciones. Así, mientras en condiciones no limitantes la correlación entre ambas parece ser positiva (Condon *et al.*, 1987; Romagosa y Araus, 1991b; Morgan *et al.*, 1993), 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). Estos resultados pueden ser consecuencia tanto de la relación negativa encontrada entre Δ y la fecha de espigado (Ehdaie *et al.*, 1991), como del hecho de que, 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), 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).

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).



VI. Conclusiones

I. CONCLUSIONES

1. Se han encontrado diferencias significativas entre los genotipos tanto para la producción de grano por Ha y por planta, como para todos los componentes del rendimiento. Estas diferencias indican la posibilidad de utilización de algunos de estos genotipos como parentales para la mejora genética del trigo duro en ambiente mediterráneo.
2. La producción de grano en las espigas principales del regadío ha sido significativamente superior a las del secano. Asimismo, han sido las espigas principales las que mayor contribución han ejercido al rendimiento de grano, especialmente en el ambiente de secano, donde la producción de las espigas de los ahijamientos fue bastante escasa.
3. Mediante el estudio por coeficientes de sendero, se puede concluir que en el regadío, la producción de grano ha dependido casi en igual proporción del número de espigas por m^2 , número de granos por espiga y peso medio por grano. En el secano, sin embargo, las variaciones de rendimiento han dependido principalmente del número de espigas por m^2 , seguido, con aproximadamente la mitad de importancia, por el número de granos por espiga.
4. La cantidad de clorofila medida en la hoja bandera ha resultado ser un parámetro muy claro para discriminar tanto entre genotipos como entre ambientes, aunque su correlación estadística con el rendimiento por Ha ha sido de magnitud moderada.
5. Los parámetros de fluorescencia han presentado diferencias significativas para los genotipos, ambientes y años, con excepción de la mitad del tiempo de emisión de F_m , que sólo ha variado significativamente entre ambientes y años.

6. En nuestro estudio la variación en los valores de F_v (y por tanto de la relación F_v/F_m), se ha asociado en mayor medida con variaciones de F_m que de F_o , lo que podría indicar la existencia de un mecanismo fotoprotector en aquellos genotipos más productivos bajo condiciones de déficit hídrico.
7. La estrecha relación encontrada entre la producción de grano y F_m , F_v y la relación F_v/F_m o F_v/F_o , indica que estos parámetros pueden ser utilizados como criterio rápido de selección para el rendimiento del trigo duro bajo condiciones mediterráneas.
8. Los genotipos han diferido significativamente en la temperatura de sus hojas al comienzo de la fase lineal de crecimiento del grano, variación que se ha correlacionado negativamente con el rendimiento y la emisión de fluorescencia. Por tanto, también la temperatura de la cubierta parece ser un buen criterio de identificación de genotipos de trigo duro para resistencia a la sequía.
9. En nuestro estudio ha aparecido variabilidad tanto genotípica como ambiental para los valores de discriminación isotópica del ^{13}C . Igualmente, los menores valores de Δ encontrados en el secano son consistentes con un mayor control estomático de la transpiración durante el llenado del grano en este ambiente (y con una menor conductancia estomática), de acuerdo con lo esperado.
10. La regresión positiva encontrada entre Δ y el rendimiento de grano para el conjunto de ambientes y genotipos, indica que este parámetro puede ser utilizado como criterio de selección en trigo duro también para las condiciones agroclimáticas del sur de España, tal como ha sido señalado para otras regiones con déficit hídrico durante el llenado del grano



VII. Bibliografía

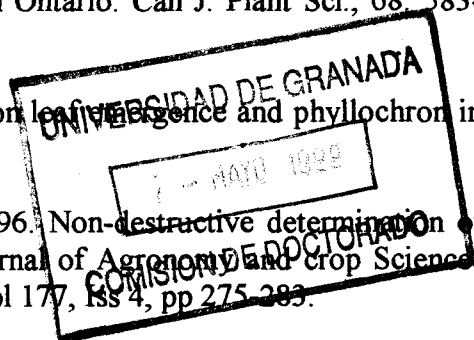
VI. BIBLIOGRAFÍA

- ACEVEDO, E.; CRAUFURD, P.Q.; AUSTIN, R.B. y PEREZ-MARCO, P.** 1991. Traits associated with high yield in barley in low- rainfall environments. *J. Agric. Sci., Camb.*, 116: 23-36.
- AETC.** 1998. Encuesta de calidad de los trigos duros españoles. Cosecha 1998. Asociación Española de Técnicos Cerealistas – Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación.
- AGGARWAL, P.K. y SINHA, S.K.** 1987. Performance of wheat and triticale varieties in a variable soil-water environment. IV. Yield components and their association with grain yield. *Field Crops Res.*, 17: 45-53.
- ALI-DIB, T.; MONNEVEUX, Ph.; ACEVEDO, E., y 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. y 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.
- ARAUS, J.L. y ALIDIB, T.** 1995. Morphophysiological traits associated with yield increases in Mediterranean environments. 3rd SEWANA Durum Wheat network Workshop. ICARDA. Aleppo. Syria. 20-23 Marzo.
- 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. y 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. y 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. 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. y 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. y NACHIT M.M.** 1998a. Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. *Field Crops Research*, 55: 209-223.
- ARAUS, J.L., AMARO, T., CASADESÚS, J., ASBATI, A. y NACHIT, M.M.** 1998b. Relationships between ash content, carbon isotope discrimination and yield in durum wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, 25: 835-842.
- ASANA R. D. y BAGGA, A. K.** 1966. Studies in physiological analysis of yield. VIII. Comparison of development of upper and basal grains of spikelets of two varieties of wheat. *Indian J. Plant Physiol.*, 9: 1-21.
- ASPINALL, D.** 1984. Water deficit and wheat. En: C.J. Pearson (ed.), *Control of Crop Productivity*. Academic Press. Australia, 91-110.
- AUSTIN, R.B.; EDRICH, J.A.; FORD, M.A. y BLACKWELL, R.D.** 1977. The fate of dry matter carbohydrates and ¹⁴C loss from leaves and stems of wheat during grain filling. *Annals of Botany*, 41: 1309-1320.
- AUSTIN, R.B.; BINGHAM, J.; BLACKWELL, R.D.; EVANS, L.T.; FORD, M.A.; MORGAN, C.L. y 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. y 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. y MORGAN, C.L.** 1989. Genetic improvements in the yield of winter wheat: a further evaluation. *J.Agric. Sci.*, 112: 295-301.
- BABANI, F. y LICHTENTHALER, H.K.** 1996. Light-induced and age-dependent development of chloroplast in etiolated barley leaves as visualized by determination

- of photosynthetic pigments, CO₂ assimilation and different kinds of chlorophyll fluorescence ratios. *J. Plant Physiol.*, 148: 555-566.
- BAGNARA, D.; POUKHALSKI, V. y ROSSI, L.** 1972. Eredità del peso delle cariossidi in cultivar e linee mutanti radioindotte di frumento duro. *Genet. Agrar.*, 26: 247-277.
- BAKER C.K.; GALLAGHER, J.N. y MONTEITH, J.L.** 1980. Daylength change and leaf appearance in winter wheat. *Plant Cell Env.*, 3: 285-287.
- BARLOW, E.W.R., MUNNS, R.E., SCOTT, N.S. y REISNER, A.H.** 1977. Water potential, growth and polyribosome content on the stressed wheat apex. *J. exp. Bot.*, 28: 909-914.
- BERGAL, P. y CLEMENCET, M.** 1962. The botany of the barley plant. In *Barley and Malt*, A.H. Cook (ed.), pp. 2-23. Academic Press, London.
- BIDINGER, F.R.; MUSGRAVE, R.B. y FISCHER, R.A.** 1977: Contribution of stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. *Nature*, 270: 431-433.
- BISCOE, P.V.; GALLAGHER, J.N.; LITTLETON, E.J.; MONTEITH, J.L. y SCOTT, R.K.** 1975: Barley and its environment. IV. Sources of assimilate for the grain. *J. App. Ecol.*, 12: 295-318.
- BJÖRKMAN, O. y DEMMIG, B.** 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- BLADE, S.F. y BAKER, R.J.** 1991. Kernel weight response to source-sink changes in spring wheat. *Crop Sci.*, 31: 1117-1120.
- BLANCO, A.; DE PACE, C.; PORCEDDU, E. y SCARASCIA-MUGNOZZA, G.T.** 1988. Genetics and breeding of durum wheat. En: Fabriani, G.; Lintas, C. (eds.): *Durum wheat: Chemistry and technology*. American Association of Cereal Chemists, Inc. St. Paul, Minnesota, USA, 17-45.
- 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. y ARKIN, G.F.** 1984. Sorghum root growth and water-use as affected by water supply and growth duration. *Field Crops Res.*, 9: 131-142.
- BLUM, A.; POIARKOVA, H.; GOLAND, G. y 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. y GOLAN, G.** 1988. The effect of grain number per ear (sink size) on source activity and its water-relations in wheat. *J. of Exp. Bot.*, 39: 106-114.
- BLUM, A.; SHPILER, L. ; GOZLAN, G. y MAYER, J.** 1989. Yield stability and canopy temperature of wheat genotypes under drought stress. *Field Crops Res.*, 22: 289-296.
- BLUM, A.; RAMAIAH, S.; KANEMASU, E.T. y PAULSEN, G.M.** 1990. Wheat recovery from drought stress at the tillering stage of development. *Field Crops Res.*, 24: 67-85.
- BOGYO, T.P.; SCARASCIA MUGNOZZA, G.T.; SIGURBIORNSSON, B. y BAGNARA, D.** 1969. Adaptation studies with radioinduced durum wheat mutants. Proc. Symp. on Nature, Induction and Utilization of Mutation in Plants, Pullman, July 14-18. FAO/IAEA, Pullman, WA.
- BOLHAR-NORDENKAMPF, H.R.; LONG, S.P.; BAKER, N.R.; ÖQUIST, G.; SCHREIBER, U. y 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.
- BREMNER, P.M.** 1969. Growth and yield of three varieties of wheat, with particular reference to influence of unproductive tillers. *J. Agric. Sci., Camb.*, 72: 281-287.
- BULMAN, P. y 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.
- CAO, W. y MOSS, D.N.** 1989. Temperature effect on leaf senescence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Sci.*, 29: 1018-1021.
- CASTELLI F., CONTILLO R. y MICELI F.** 1996. Non-destructive determination of leaf chlorophyll content in 4 crop species. *Journal of Agronomy and Crop Science* zeitschrift für Acker und Pflanzenbau, 1996, Vol 177, Iss 4, pp 275-283.
- CECCARELLI, S.** 1989. Wide adaptation: How wide?. *Euphytica*, 40: 197-205.
- CECCARELLI, S.; ACEVEDO, E. y GRANDO, S.** 1991. Analytical breeding for stress environments: Single traits, architecture of traits or architecture of genotypes. *Euphytica*, 56: 169-185.
- CHRISTIANSEN, M.N.** 1978. The physiology of plant tolerance to temperature extremes. P. 173-191. In G.A. June (ed.) *Crop tolerance to suboptimal land conditions*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America and Soil Science Society of America, Madison, WI.
- CLARKE, J.M. y T.N. MCCAIG.** 1982. Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat. *Crop Sci.*, 22: 503-506.



- CLEMENT-GRANDCOURT, M. y PRATS, J.** 1969. Los cereales. Ed. Mundi-Prensa, Madrid, 344 p.
- CLEMENTS, R.J.; CROSS, R.J. y SANDERS, P.** 1974. Effect of sowing rate on the growth and yield of standard and semidwarf wheat cultivars. *N. Zealand J. Exp. Agric.*, 2: 139-144.
- CONDON, A.G., RICHARDS, R.A y 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. y 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., y FARQUHAR, G.D.** 1992. The effect of variation in soil water availability, vapor pressure deficit and nitrogen nutrition on carbon isotope discrimination in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 43: 935-947.
- CONDON, A.G. y HALL, A.E.** 1997. Adaptación to diverse environments: variation in water-use efficiency within crop species. In: *Ecology in Agriculture* (Jackson, L.E. ed.), pp 79-116. Academic Press.
- COTTRELL, J.E.; EASTON, R.H.; DALE, J.E.; WADSWORTH, A.C.; ADAM, J.S.; CHILD, R.D. y HOAD, G.V.** 1985. A comparison of spike and spikelet survival in mainstem and tillers of barley. *Ann. appl. Biol.*, 106: 365-377.
- CRAUFURD, P.Q., AUSTIN, R.B., ACEVEDO, E. y HALL, M.A.** 1991. Carbon isotope discrimination and grain yield in barley. *Field Crop Research*, 27: 301-313.
- DALLOUL, A.** 1980. Influence of the period of vernalization on 8 characteristics in winter x spring crosses of wheat. *Cereal Res. Comm.*, 8: 551-557.
- DAVIDSON, D.J. y CHEVALIER, P.M.** 1990. Preanthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Sci.*, 30: 832-836.
- DAY, W. y ATKIN, R.K.** (ed.) 1985. *Wheat Growth and Modelling*, Plenum Press, New York, 407 pp.
- DEL POZZO, A.H.; GARCIA-HUIDOBRO, J.; NOVOA, R. y VILLASECA, S.** 1987. Relationship of base temperature to development of spring wheat. *Exp. Agric.*, 23: 21-30.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W.A.; BARKER, D.; LOGAN, B.A.; BOWLING D.R y 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. y GABRIELLI R.** 1988. Drought effects on photosynthesis and fluorescence in hard wheat cultivars grown in the field. *Physiol. Plant.* 74: 385-390.
- DOFING, S.M Y KNIGHT, C.W.** 1992. Alternative model for path analysis of small-grain yield. *Crop Sci.*, 32: 487-489.
- DWYER, L.M. y STEWARD, D.W.** 1987. Influence of photoperiod and water stress on growth, yield and development rate of barley measured in heat units. *Can. J. Plant Sci.*, 67: 21-34.
- EHDAIE, B., HALL, A.E., FARQUHAR, G.D., NGUYEN, H.T y WAINES, J.G.** 1991. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Sci.*, 31: 1282-1288.
- EARL, H.J. y 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., BENICHOU M. y OUATTAR S.** 1991. The use of 1-(Malonylamino) cyclopropane-1-Carboxylic acid (MACC) and infrared thermometer to assess water stress in winter cereals. In: *Physiology-breeding of winter cereal for stressed Mediterranean environments*, pp. 243-254, Ed. INRA, Les Colloques n° 55, Paris.
- ELHANI S., NIETO-CASTRO M. y 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. y 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. pp 285-290.
- ELLIS, R.H. y 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 hysiol.*, 14: 277-286
- EVANS, L.T. y RAWSON, H. M.** 1970. Photosynthesis and respiration by the flag leaf and components of the ear during grain development in wheat. *Aust. J. Biol. Sci.*, 23: 245-254.
- EVANS, L. T. y 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. y FISCHER, R.A.** 1983. Trigo. In: Fisiología de los cultivos, L.T. Evans (ed.), pp. 113-164, Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- FARQUHAR, G.D., y RICHARDS, R.A.** 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology*, 11: 539-552.
- FARQUHAR, G.D., WONG, S.C., EVANS, J.R. y HUBICK, K.T.** 1989a. Photosynthesis and gas exchange. In: *Plants under stress*. H.G. Jones, T.J. Flowers y M.B. Jones (eds.), pp. 47-69, Cambridge University Press, Cambridge.
- FARQUHAR, G.D., EHLERINGER, J.R. y HUBICK, K.T.** 1989b. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 14: 271-274.
- FEBRERO, A.; BORT, T.; VOLTAS, J. y ARAUS, J.L.** 1994. Grain yield, carbon isotope discrimination and mineral content in mature kernels of barley, under irrigated and rainfed conditions. *Agronomie*, 2-14.
- FERGUSON, H.** 1975. Use of variety isogenes in plant water use efficiency studies. En J.F. Stone: *Plant Modification for More Efficient Water Use*, Elsevier, New York, 25-31.
- FISCHER, R.A. y 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. y HILLERISLAMBERS, D.** 1978. Effect of environment and cultivars on source limitation to grain weight in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 29, 443-458.
- FISCHER, R.A., REES, D., SAYRE, K.D., LU, Z., CONDON, A.G., LARQUÉ-SAAVEDRA, A. y ZEIGER E.** 1998. Wheat yields 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. y DALE, E.J.** 1974. Growth of tillers buds in arley: effects of shade treatment and mineral. *Ann. Bot.*, 38: 63-76.
- FLOOD, R.G. y HALLORAN, G.M.** 1984. Temperature as a component of the expresion of developmental responses in wheat. *Euphytica*, 33: 91-98.
- FRANK, A.B. y BAUER, A.** 1995. Phyllochron differences in wheat, barley, and forage grasses. *Crop Sci.*, 35: 19-23.

- FRIEND, D.J.C.; HELSON, V.A. y 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.** 1979a. Field studies of cereal leaf growth. I. Initiation and expansion in relation to temperature and ontogeny. *J. exp. Bot.*, 30: 625-636.
- GALLAGHER, J.N.** 1979b. Ear development: processes and prospect. In *Crop physiology and Cereal Breeding*. J.H.J. Spiertz and Th. Kramer (eds.), pp. 3-9. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- GALLAGHER, J.N.; BISCOE, P.V. y SCOTT, R.K.** 1975. Barley and its environment. V. Stability of grain weight. *J. Appl. Ecol.*, 12: 563-568.
- GARCIA DEL MORAL, L.F. y RAMOS, J.M.** 1989. Fisiología de la producción de grano. In *La cebada*. J.L. Molina-Cano (ed.), pp. 137-178. Mundi-Prensa-MAPA, Madrid.
- GARCÍA DEL MORAL, M.B. y 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.
- GARCIA DEL MORAL, L.F.; RAMOS, J.M. y 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.; GARCIA DEL MORAL, M.B. y JIMENEZ-TEJADA, P.** 1991. 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. y GARCIA DEL MORAL, M.B.** 1992. 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*.
- GARDNER, F.P.; BARNETT, R.D.; SOFFES, A.R. y JOHNSON, J.W.** 1993. Reproductive development of eight wheat cultivars and a triticale as influenced by sowing date. *Crop Sci.*, 33: 118-123.
- GEBEYEHOU, G.; KNOTT, D.R. y BAKER, R.J.** 1982a. Rate and duration of grain filling in durum wheat cultivars. *Crop Sci.*, 22: 337-340.
- GEBEYEHOU, G.; KNOTT, D.R. y BAKER, R.J.** 1982b. 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. y BAKER, N.** 1989. The relationships between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta* 990, 87-92.
- GIFFORD, R.M.; THORNE, J.H.; HITZ, W.D. y GIAQUINTA, R.T.** 1984. Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science*, 225: 801-808.
- GIUNTA, F.; MOTZO, R. y M. DEIDDA.** 1993. Effect of drought on yield and yield components of durum wheat and triticale in a Mediterranean environment. *Field Crops Res.*, 33: 399-409.
- GONZALÉZ-MORO M. B., LACUESTA, M., IRIBERRI N., MUÑOZ-RUEDA A y GONZÁLEZ-MURUA C.** 1997. Comparative effects of PPT and AOA on photosynthesis and fluorescence chlorophyll parameters in *Zea mays*. *J. Plant Physiol.* Vol 151. pp. 641-648.
- GOTT, M.B.; GREGORY, F.G. y PURVIS, O.N.** 1955. Studies in vernalization of cereals. XIII: Photoperiodic control of stages in flowering between initiation and ear formation in vernalized and in vernalized Petkus winter rye. *Ann. Bot.*, 21: 87-126.
- GUPTA, A.S.; BERKOWITZ, G.A. y PIER, P.A.** 1989. Maintenance of photosynthesis at low leaf water potential in wheat. *Plant Physiol.*, 103: 629-635.
- GUSTA L.V. y CHEN T.H.H.** 1987. The physiology of water and temperature stress. In: Wheat and wheat improvement. E.G. Heyne (ed.), American Society of Agronomy, No. 13, pp. 154-164, Madison, Wisconsin.
- 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.
- 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. In: Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne.. Monneveux y M Ben Salem (eds.), pp. 19-29, Ed. INRA, Les Colloques n° 64, Paris.
- HAVAUX, M, ERNEZ, M. y 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. y KIRBY, E.J.M.** 1991. Convergence and synchrony - a review of the coordination of development in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 42: 661-700.
- HOSHIKAWA, K.** 1961. Studies on the ripening of wheat. 4. The influence of temperature on endosperm formation. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 30: 228-231.
- HSIAO, T.C.; FERERES, E.; ACEVEDO, E. y HENDERSON, D.W.** 1976. Water stress and dynamics of growth and yield of crop plants. In: Lange, O.L.; Kappen, L.

y Schulze, E.D. (eds.). Water and plant life, problems and modern, approaches. Springer-Verlag, New York, 19: 281-305.

HUBICK, K. y 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. y BAKER, R.J. 1989. Tillering patterns of spring wheat genotypes grown in a semiarid environment. *Can. J. Plant Sci.*, 69: 71-79.

HUSAIN, I.C. y ASPINALL, D. 1970. Waters stress and apical morphogenesis in barley. *Ann. Bot.*, 34, 393-407.

ISLAM, T.M. y SEDGLEY, R.H. 1981. Evidence for a 'uniculm effect' in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in a Mediterranean environment. *Euphytica*, 30: 277-283.

JAME Y. W., CUTFORTH H.W. y ROTCHIE J.T. 1998. Interaction of temperature and daylength on leaf appearance rate in wheat and barley. *Agric. and For. Meteorol.*, 92: 241-249

JEDEL, P.E y SALMON, D.F. 1993. Seeding rate response of triticale in short-season growing areas. *Can.J. Plant Sci.*, 73: 65-71.

JENNER, C.F.; UGALDE, T.D. y ASPINALL, D. 1991. The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. *Aust. J. of Plant Physiol.*, 18: 211-226.

JONES, R.A. y QUALSET, C.O. 1984. Breeding crops for environmental stress tolerance. En: Collins, G.B.; Petolino, J.G. (eds.) *Applications of Genetic Engineering to Crop Improvement*, Nijhoff, 305-340.

KAMELI, A. y LÖSEL, D.M. 1993. Carbohydrates and water status in wheat plants under water stress. *New Phytol.*, 125: 609-614.

KARROU M. y EL MOURID M., 1993. Acquis de recherche sur la physiologie du stress hydrique au centre aridoculture. *Al Awamia*, 81: 19-33.

KERNICH, G.C.; HALLORAN, G.M. y FLOOD, R.G. 1995. Relative effects of photoperiod and irradiance on pre-anthesis development in spring barley (*Hordeum vulgare* L.). *Cereal Res. Comm.*, 23: 425-431.

KERNICH, G.C.; HALLORAN, G.M. y FLOOD, R.G. 1996. Constant and interchanged photoperiod effects on the rate of development in barley (*Hordeum vulgare*). *Aust. J. Plant Physiol.*, 23: 489-496.

KIMBER, G. y SEARS, E.R. 1987. Evolution in the genus *Triticum* and the origin of cultivated wheat. In: *Wheat and wheat improvement*. E.G. Heyne (ed.), American Society of Agronomy, 13: 154-164, Madison, Wisconsin.

- KIRBY, E.J.M.** 1968. The response of some barley varieties to irrigation and nitrogen fertilizer. *J. Agric. Sci., Camb.*, 71, 47-52.
- KIRBY, E.J.M.** 1995. Factors affecting rate of leaf emergence in barley and wheat. *Crop Sci.*, 35: 11-19.
- KIRBY, E.J.M. y 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. y APPLEYARD, M.** 1980. Effects of photoperiod on the relation between development and yield per plant of a range of spring barley varieties. *Z. Pflanzzüchtg.*, 85: 226-239.
- KIRBY, E.J.M. y APPLEYARD, M.** 1981. Development of the cereal plant. National Agricultural Centre, pp. 1-10.
- KIRBY, E.J.M. y APPLEYARD, M.** 1984. Cereal plant development and its relation to crop management. In *Cereal Production*. E.J. Gallagher (ed.), pp. 161-173. Butterworths, London.
- KIRBY, E.J.M. y APPLEYARD, M.** 1986. *Cereal Development Guide*. N.A.C., Stoneleigh, 95 p.
- KIRBY, E.J.M.; APPLEYARD, M. y 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.; APPLEYARD, M. y 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.; PORTER, J.R.; DAY, W.; ADAM, J.S.; APPLEYARD, 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. y 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.
- KNOTT, D.R.** 1987. The application of breeding procedures to wheat. In: *Wheat and wheat improvement*. E.G. Heyne (ed.), American Society of Agronomy, 13: 419-427, Madison, Wisconsin.
- KOBATA, T.; PALTA, J.A. y TURNER, N.C.** 1992. Rate of development of post-anthesis water deficits and grain filling of spring wheat. *Crop Sci.*, 32: 1238-1242.
- KRAUSE, G.H. y WEISS, E.** 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The Basis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 42: 313-349.

- KRENZER, E.G. y NIPP, T.L.** 1991. Mainstem leaf development and tiller formation in wheat cultivars. *Agron. J.*, 83: 667-670.
- LAUER, J.G. y SIMMONS, S.R.** 1989. Canopy light and tiller mortality in spring barley. *Crop Sci.*, 29: 420-424.
- LERSTEN, N.R.** 1987. Morphology and anatomy of the wheat plant. In: Wheat and wheat improvement. E.G. Heyne (ed.), American Society of Agronomy, 13: 33-71, Madison, Wisconsin.
- LEVITT J.** 1980. Responses of plants to environmental stress, Vol. 2. 2nd ed. Academic Press, New York.
- Li, C.C.** 1955. The theory of path coefficients. *Population genetics*, pp. 144-171. The University of Chicago Press, Chicago.
- Li, C.C.** 1956. The theory of path coefficients and its impact on population genetics. *Biometrics*, 12: 190-210.
- Li, C.C.** 1975. Path analysis- a primer. Boxwood Press, Pacific Grove, California. 4th edition 1986.
- LOPEZ BELLIDO, L.** 1991. Cultivos herbáceos. Vol. I. Cereales. Mundi-Prensa, 539 p.
- LONG, S.P., HUMPHRIES, S y FALKOWSKI, P.G.** 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 45: 633-662.
- LUDLOW, M.M.** 1989. Strategies of response to water stress. En: K.H. Kreeb, H. Ritcher, Hinckley, T.M. (eds.) "Structural and Functional Responses to Environmental Stresses" SPB Academic Publishing, Gravenhage, The Netherlands. 269-281.
- LUDLOW, M.M. y MUCHOW, R.C.** 1988. Critical evaluation of the possibilities for modifying crops for high production per unit of precipitation. En: Bidinger, F.R.; Johansen, C. (eds.) Drought Research Priorities for the Dryland Tropics. ICRISAT, Patancheru, 179 - 211.
- LUDLOW, M.M. y 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. y DWYER, L.M.** 1997. Determination of nitrogen status in maize senescing leaves. *J. Plant Nut.*, 20: 1-8.
- MA, B.L., MORRISON, M.J. y VOLDENG, H.D.** 1995. Leaf greenness and photosynthetic rates in soybean. *Crop Sci.*, 35: 1411-1414.
- MAHON, J.** 1983. Limitations to the use of physiological variability in plant breeding. *Can. J. of Plant Sci.*, 63: 11-21.

- MARINETTO, J.** 1992. Influencia del corte de la parte aérea (pastoreo simulado) en la producción posterior de triticale. Tesis Doctorales. Universidad de Córdoba.
- MARTIN, L.M. y CUBERO, J.I.** 1979. Genética de caracteres cuantitativos en *T. turgidum* var. durum Desf. Com. Ist. Nac. Inv. Agr., 23: 1-92.
- MARTÍNEZ-CARRASCO, R., PÉREZ, P., HANDLEY, L.L., SCRIMGEOUR, C.M., IGUAL, M., MARTÍN DEL MOLINO, I. y 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.
- MATTHEWS, S. y THOMSON, W.J.** 1984. Growth regulation: control of growth and development. In *Cereal Production*. E.J. Gallagher (ed.), pp. 259-266. Butterworths, London.
- MITCHELL, R.A.C.; WHITE, E. y SILVESTER-BRADLEY, R.** 1991. Prediction of flag-leaf emergence in wheat crops. *Field Crop Res.*, 27: 119-130.
- MORGAN, J.A.; LECAIN, D.R.; MCCAIGH, T.N. y QUICK, J.S.** 1993. Gas exchange, carbon isotope discrimination and productivity in winter wheat. *Crop Sci.*, 33: 178-186.
- NACHIT, M.M.; SORRELLS, M.E.; ZOBEL, R.W.; GAUCH, H.G.; FISCHER, R.A. y 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. y PARCHONCHUK, P.** 1995. Using SPAD-502 values to assess the nitrogen status of apple-trees. *Hortsc.*, 30: 508-512.
- NOGUÉS S., ALEGRE L., ARAUS, J.L., PEREZ-ARANDA L. y LANNOYE R.** 1994. Modulated chlorophyll fluorescence and photosynthetic gas exchange as rapid screening methods for drought tolerance in barley genotypes. *Photosynthetica*, 30: 465-474.
- ÖQUIST, G. y WASS, R.** 1988. A portable, microprocessor operated instrument for measuring chlorophyll fluorescence kinetics in stress physiology. *Physiol. Plant.*, 73: 211-217.
- PASSIOURA, J.B.** 1981. The interaction between the physiology and the breeding of wheat. En: Evans, L.T.; Peacock, W.J. (eds.) *Wheat Science; Today and Tomorrow*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- PELTONEN, J., VIRTANEN, A. y HAGGREN, E.** 1995. Using a chlorophyll method to optimize nitrogen fertiliser application for intensively-managed small-grain cereals. *J. Agron. Crop Sci.*, 174: 309-318.

- PÉREZ, P. y PRIETO F.** 1980. Memoria explicativa de los mapas de suelos y vegetación de la provincia de Granada. Estación experimental del Zaidin , Granada, 126 p. ISBN. 84-500-3686-0
- PERRY, M.W. y D'ANTUONO, M.F.** 1989. Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982. *Austr. J. of Agric. Res.*, 40: 457-472.
- PINTER, P.J.; ZIPOLI, G.; REGINATO, R.J.; JACKSON, R.D.; IDSO, S.B. y 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.; APPLEYARD, 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. y 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. y GORCHS ALTARRIBA G.** 1989. Escalas fenológicas para el seguimiento del ciclo de los cereales de invierno. ISBN: 84-404-5807-X. 29 p.
- RAHMAN, M.S. y WILSON, J.H.** 1977. Determination of spikelet number in wheat. I. Effect of varying photoperiod on ear development. *Aust. J. Agric. Res.*; 28: 565-574.
- RAMOS, J.M; GARCIA DEL MORAL, L.F. y 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. y 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, M.B.; MARINETTO, J. y GARCIA DEL MORAL, L.F.** 1993. Sowing date and cutting frequency , effects on triticale forage and grain production. *Crop Sci.*, 33, 1312-1315.
- RAWSON, H.M.** 1971. Tillering Patterns in wheat with special reference to the shoot at the coleoptile, node. *Aust. J. Biol. Sci.* 24: 829-841.
- RAWSON, H.M. y RICHARDS, R.A.** 1993. Effects of high temperature and photoperiod on floral development in wheat isolines differing in vernalisation and photoperiod genes. *Field Crops Res.*, 32: 181-192.
- REILLY, M.L.** 1990. Nitrate assimilation and grain yield. In: Nitrogen in higher plants. Y.P. Abrol (ed.), pp. 335-366. Wiley & Sons, Gran Bretaña.

- REYNOLDS, M.P.; ACEVEDO, E.; SAYRE, K.D. y 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. y QUICK, J.S.** 1998. Evaluating physiological traits to complement empirical selection for wheat in warm environments. *Euphytica*, 100: 84-95.
- 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 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. y CONDON, A.G.** 1993. Challengers ahead in using carbon isotope discrimination in plant breeding programs. p. 451-462. En: JR Ehlinger, A.E.H., GD Farquhar (eds.). *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. Academic Press. San Diego.
- ROBERTS, E.H.; SUMMERFIELD, R.J.; COOPER, J.P. y ELLIS, R.H.** 1988. Environmental control of flowering in barley (*Hordeum vulgare* L.). I. Photoperiod limits to long-day responses, photoperiod-insensitive phases and effects of low-temperature and short-day vernalization. *Ann. Bot.*, 62: 127-144.
- ROJO, G. y 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. y 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. y 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., y JUAN-ARACIL, SOLER, C.** 1999. Spanish durum wheat breeding programme. En: SEWANA (South Europe, West Asia & North Africa) durum network workshop. ICARDA, Aleppo, Syria (en prensa).

- 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.
- SAINI, A.D. y NANADA, R.** 1974. Observations on growth and yield of wheat. Indian J. Genet. Plant Breed. 34^a: 1001-1011.
- SAINI, H.S. y ASPINALL, D.** 1981. Effect of water deficit on sporogenesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) Ann. Bot., 48: 623-633.
- SARRAFI, A.; MENTEWAB, A. y 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. In: Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne. P. Monneveux y M Ben Salem (eds.), pp. 397-402, Ed. INRA, Les Colloques n° 64, Paris.
- SAVIN, R. y NICOLAS, M.E.** 1996. Effects of short periods of drought and high-temperature on grain-growth and starch accumulation of 2 malting barley cultivars. Aust. J. Plant Physiol., 23: 201-210.
- SCHREIBER, U. y BILGER, W.** 1987. Rapid assessment of stress effects on plant leaves by chlorophyll fluorescence measurements. In: Plants response to stress. J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange y W.D. Oechel (eds.), pp. 27-53, Springer, Berlin.
- SCHREIBER, U., BILGER, W. y NEUBAUER, C.** 1995. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Ecophysiology of photosynthesis. E.D. Schulze y M. M. Caldwell (eds.), pp. 49-70 Springer, Berlin.
- SHARIF, R. y 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. In: Fisiología y Bioquímica Vegetal. J. Azcón-Bieto y M. Talón (eds.), pp. 113-133 McGraw-Hill Interamericana, Madrid.
- SHEPHERD, K.D.; COOPER, P.J.M.; ALLAN, A.Y.; DRENNAN, D.S.H. y 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 y PINTHUS, M.J.** 1988. Floret initiation and development in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). Ann. Bot., 61: 473-479.
- SIDDIQUE, K.H.M.; KIRBY, E.J.M. y PERRY, M.W.** 1989. 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.

- SIMMONS, S.R.** 1987. Growth, development and physiology. In: Wheat and wheat improvement. E.G. Heyne (ed.), American Society of Agronomy, 13: 77-105, Madison, Wisconsin.
- SIMMONS, S.R.; RASMUSSEN, D.C. y WIERSMA, J.V.** 1982. Tillering in barley: Genotype, row spacing and seeding rate effects. *Crop Sci.*, 22: 801-805.
- SINHA, S.K.** 1987. Drought resistance in crop plants: a critical physiological and biochemical assessment. En: Srivastava, J.P.; Porceddu, E.; Acevedo, E.; Varma, S. (ed.) Drought Tolerance in Winter Cereals. John Wiley, New York, NY. 349-364.
- SLAFER, G.A. y SAVIN, R.** 1991. Developmental base temperature in different phenological phases of wheat (*Triticum aestivum*). *J. Exp. Bot.*, 42: 1077-1082.
- SLAFER, G.A. y RAWSON, H.M.** 1994a. Does temperature affect final number of primordia in wheat. *Field Crops Res.*, 39: 111-117.
- SLAFER, G.A. y RAWSON, H.M.** 1994b. 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. y RAWSON, H.M.** 1995a. Photoperiod X temperature interactions in contrasting wheat genotypes - Time to heading and final leaf number. *Field Crops Res.*, 44: 73-83.
- SLAFER, G.A. y RAWSON, H.M.** 1995b. Base and optimum temperatures vary with genotype and stage of development in wheat. *Plant Cell Environ.*, 18: 671-679.
- SMIKA, D.E. y 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.
- SOFIELD, I.; EVANS, L.T.; COOK, M.G. y WARDLAW, I.F.** 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. of Plant Physiol.*, 4: 785-797.
- STEEL, R.G.D. y TORRIE, J.H.** 1985. Bioestadística: Principios y procedimientos. McGraw-Hill Latinoamericana, Bogotá.
- STEINMETZ S., LAGOUARDE J.P., DELECOLLE R., GUERIF M. y SEGUIN B.** 1991. Evapotranspiration and water stress using thermal infrared measurements. A general review and case study on winter durum wheat in southern France. In: Physiology-breeding of winter cereal for stressed Mediterranean environments , pp. 89-114, Ed. INRA, Les Colloques n° 55, Paris.
- STOCKMAN, Y.M.; FISCHER, R.A. y BRITTAIN, E.G.** 1983. Assimilate supply and floret development within the spike of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Aust. J. Plant Physiol.*, 10, 585-594.

- STONE, P.J. y NICOLAS, M.E.** 1995a. Effect of timing of heat-stress during grain filling on 2 wheat-varieties differing in heat tolerance. 1. Grain-growth. *Aust. J. Plant Physiol.*, 22: 927-934.
- STONE, P.J. y NICOLAS, M.E.** 1995b. Comparison of sudden heat-stress with gradual exposure to high-temperature during grain filling in 2 wheat-varieties differing in heat tolerance. 1. Grain-growth. *Aust. J. Plant Physiol.*, 22: 935-944.
- 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.** 1966. Physiological aspects of grain yield in cereals. In *The Growth of Cereals and Grasses*. F.L. Milthorpe and J.D. Ivins (eds.), pp. 88-105. Butterworths, London.
- THORNE, G.N.** 1974. Physiology of grain yield of wheat and barley. Rothamsted Exp. Stn. Report for 1973, part 2: 5-25.
- THORNE, G.N.** 1981. Growth and development of cereals and the environment. In *Opportunities for Manipulation of Cereal Productivity*. A.F. Hawkins and B. Jeffcoat (eds.), pp. 204-209. British Plant Growth Regulator Group, Monograph 7.
- TURNER, N.C. y 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. (ed.) *Drought Tolerance in Winter Cereals*. John Wiley, New York, NY. 203-216.
- VARUGHESE G.** 1995: Geographical distribution of durum wheat and the objectives of the consultancy. Document prepared for the dryland durum consultancy, 11-12 January 1995. Tunis.
- WADDINGTON, S.R.; OSMANZAI, M.; YOSHIDA, M. y RANSOM, J.K.** 1987. The yield of durum wheats released in Mexico between 1960 and 1984. *J. Agric. Sci. Camb.*, 108: 469-477.
- WARDLAW, I.F.; DAWSON, I.A. y MUNIBI, P.** 1989. The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth. II. Grain development. *Aust. J. Agric. Res.*, 40: 15-24.
- WATTAL, P. N.** 1965. Effect of temperature on the development of the wheat grain. *Indian J. Plant Physiology.*, 8: 145-159.
- WHAN, B.R.; CARLTON, G.P.; SIDDIQUE, K.M.H.; REGAN, K.L.; TURNER, N.C. y 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. y 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. y CUELLAR, J.A.** 1981. Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. *Crop Sci.*, 21: 95-101.
- WILLEY, R.W. y HOLLIDAY, R.** 1971. Plant population, shading and thinning studies in wheat. *J. Agric. Sci., Cambridge*, 77: 453-461.
- 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 Nile's criticism. *Genetics*, 8: 239-255
- WYCH, R.D.; SIMMONS, S.R.; WARNER, R. L. y KIRBY, E.J.M.** 1985. Physiology and development. In Barley. D.C. Rasmusson (ed.), pp. 103-125. American Society of Agronomy, Madison.
- YAÑEZ, J.A.** 1997. Contribución al estudio del desarrollo apical, llenado del grano y productividad en triticale. Tesis Doctorales. Universidad de Granada. 133 p.
- ZADOKS, J.C.; CHANG, T.T. y KONZAK, C.F.** 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.*, 14: 415-421.

VIII. Apéndice

Tabla 1 a. Análisis de varianza para Y (Kg/Ha) .

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	3,03711E7	24	1,26546E6	4,10	0,0000
B:Amb	2,37335E8	1	2,37335E8	769,46	0,0000
C:Year	9,5673E7	1	9,5673E7	310,18	0,0000
INTERACTIONS					
AB	1,10908E7	24	462116,0	1,50	0,0657
AC	1,70811E7	24	711714,0	2,31	0,0006
BC	5,99894E7	1	5,99894E7	194,49	0,0000
ABC	1,72784E7	24	719933,0	2,33	0,0005
RESIDUAL	9,25338E7	300	308446,0		
TOTAL (CORRECTED)	5,61353E8	399			

Tabla 1 b. Análisis de varianza para Y/planta (g) .

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	20,4918	24	0,853824	5,62	0,0000
B:Amb	140,621	1	140,621	925,53	0,0000
C:Year	7,27868	1	7,27868	47,91	0,0000
INTERACTIONS					
AB	8,15008	24	0,339587	2,24	0,0010
AC	13,5459	24	0,564413	3,71	0,0000
BC	50,3835	1	50,3835	331,61	0,0000
ABC	6,90368	24	0,287653	1,89	0,0080
RESIDUAL	45,5805	300	0,151935		
TOTAL (CORRECTED)	292,955	399			

Tabla 1 c. Análisis de varianza para NES (m⁻²) .

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	341803,0	24	14241,8	3,94	0,0000
B:Amb	427912,0	1	427912,0	118,43	0,0000
C:Year	155828,0	1	155828,0	43,13	0,0000
INTERACTIONS					
AB	229468,0	24	9561,19	2,65	0,0001
AC	282915,0	24	11788,1	3,26	0,0000
BC	12443,4	1	12443,4	3,44	0,0645
ABC	202350,0	24	8431,24	2,33	0,0005
RESIDUAL	1,08392E6	300	3613,07		
TOTAL (CORRECTED)	2,73664E6	399			

Tabla 1 d. Análisis de varianza para NEP.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	14,9843	24	0,624346	7,48	0,0000
B:Amb	75,3738	1	75,3738	902,85	0,0000
C:Year	6,45257	1	6,45257	77,29	0,0000
INTERACTIONS					
AB	2,82967	24	0,117903	1,41	0,0985
AC	11,2991	24	0,470794	5,64	0,0000
BC	7,27484	1	7,27484	87,14	0,0000
ABC	5,47191	24	0,227996	2,73	0,0000
RESIDUAL	25,0453	300	0,0834843		
TOTAL (CORRECTED)	148,731	399			

Tabla 1 e. Análisis de varianza para NGE ponderado.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	2394,94	24	99,789	5,59	0,0000
B:Amb	2572,54	1	2572,54	144,10	0,0000
C:Year	427,136	1	427,136	23,93	0,0000
INTERACTIONS					
AB	885,721	24	36,9051	2,07	0,0029
AC	831,285	24	34,6369	1,94	0,0061
BC	5203,43	1	5203,43	291,47	0,0000
ABC	1247,01	24	51,9586	2,91	0,0000
RESIDUAL	5355,76	300	17,8525		
TOTAL (CORRECTED)	18917,8	399			

Tabla 1 f. Análisis de varianza para NeE ponderado.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	115,916	24	4,82982	3,20	0,0000
B:Amb	697,004	1	697,004	462,08	0,0000
C:Year	636,849	1	636,849	422,20	0,0000
INTERACTIONS					
AB	62,0928	24	2,5872	1,72	0,0216
AC	51,2613	24	2,13589	1,42	0,0968
BC	392,769	1	392,769	260,39	0,0000
ABC	66,2573	24	2,76072	1,83	0,0114
RESIDUAL	452,523	300	1,50841		
TOTAL (CORRECTED)	2474,67	399			

Tabla 1 g. Análisis de varianza para NGe ponderado.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	10,1416	24	0,422567	5,53	0,0000
B:Amb	0,12188	1	0,12188	1,60	0,2074
C:Year	7,55597	1	7,55597	98,95	0,0000
INTERACTIONS					
AB	3,24576	24	0,13524	1,77	0,0159
AC	2,73532	24	0,113972	1,49	0,0675
BC	11,9129	1	11,9129	156,01	0,0000
ABC	5,201	24	0,216708	2,84	0,0000
RESIDUAL	22,9079	300	0,0763596		
TOTAL (CORRECTED)	63,8223	399			

Tabla 1 h. Análisis de varianza para PMG (g).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	3741,92	24	155,913	38,73	0,0000
B:Amb	69,0766	1	69,0766	17,16	0,0000
C:Year	1075,89	1	1075,89	267,24	0,0000
INTERACTIONS					
AB	484,598	24	20,1916	5,02	0,0000
AC	556,949	24	23,2062	5,76	0,0000
BC	2940,54	1	2940,54	730,40	0,0000
ABC	322,275	24	13,4281	3,34	0,0000
RESIDUAL	1207,78	300	4,02595		
TOTAL (CORRECTED)	10399,0	399			

Tabla 2 a. Análisis de varianza para Y esp. en las espigas principales (g).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	8,7111	24	0,362962	3,59	0,0000
B:Amb	78,0761	1	78,0761	772,69	0,0000
C:Year	0,593516	1	0,593516	5,87	0,0160
INTERACTIONS					
AB	3,36798	24	0,140333	1,39	0,1095
AC	3,73293	24	0,155539	1,54	0,0537
BC	106,866	1	106,866	1057,61	0,0000
ABC	8,42764	24	0,351152	3,48	0,0000
RESIDUAL	30,3134	300	0,101045		
TOTAL (CORRECTED)	240,089	399			

Tabla 2 b. Análisis de varianza para NeE en las espigas principales.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	108,003	24	4,50011	3,41	0,0000
B:Amb	1065,89	1	1065,89	807,75	0,0000
C:Year	539,032	1	539,032	408,49	0,0000
INTERACTIONS					
AB	58,9809	24	2,45754	1,86	0,0095
AC	58,1015	24	2,4209	1,83	0,0112
BC	596,762	1	596,762	452,24	0,0000
ABC	62,1166	24	2,58819	1,96	0,0054
RESIDUAL	395,871	300	1,31957		
TOTAL (CORRECTED)	2884,76	399			

Tabla 2 c. Análisis de varianza para NGe en las espigas principales.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	10,591	24	0,441292	5,01	0,0000
B:Amb	0,505628	1	0,505628	5,75	0,0171
C:Year	13,4343	1	13,4343	152,66	0,0000
INTERACTIONS					
AB	3,67945	24	0,153311	1,74	0,0186
AC	3,36236	24	0,140098	1,59	0,0412
BC	12,699	1	12,699	144,31	0,0000
ABC	4,88979	24	0,203741	2,32	0,0006
RESIDUAL	26,4004	300	0,0880013		
TOTAL (CORRECTED)	75,5619	399			

Tabla 2 d. Análisis de varianza para NGE en las espigas principales.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	2829,34	24	117,889	4,43	0,0000
B:Amb	7168,67	1	7168,67	269,20	0,0000
C:Year	81,2161	1	81,2161	3,05	0,0818
INTERACTIONS					
AB	1133,4	24	47,2252	1,77	0,0157
AC	1316,07	24	54,8364	2,06	0,0030
BC	9846,2	1	9846,2	369,74	0,0000
ABC	1458,03	24	60,7513	2,28	0,0008
RESIDUAL	7988,91	300	26,6297		
TOTAL (CORRECTED)	31821,8	399			

Tabla 2 e. Análisis de varianza para PMG en las espigas principales (g).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	3279,03	24	136,626	5,84	0,0000
B:Amb	607,97	1	607,97	25,97	0,0000
C:Year	1574,12	1	1574,12	67,25	0,0000
INTERACTIONS					
AB	896,789	24	37,3662	1,60	0,0403
AC	992,659	24	41,3608	1,77	0,0163
BC	3344,59	1	3344,59	142,89	0,0000
ABC	1105,39	24	46,058	1,97	0,0052
RESIDUAL	7021,8	300	23,406		
TOTAL (CORRECTED)	18822,4	399			

Tabla 2 f. Análisis de varianza para LE en las espigas principales (cm).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	23,0402	24	0,960009	5,72	0,0000
B:Amb	150,748	1	150,748	898,12	0,0000
C:Year	34,6928	1	34,6928	206,69	0,0000
INTERACTIONS					
AB	5,37869	24	0,224112	1,34	0,1387
AC	19,1777	24	0,799071	4,76	0,0000
BC	24,0868	1	24,0868	143,50	0,0000
ABC	9,99382	24	0,416409	2,48	0,0002
RESIDUAL	50,3542	300	0,167847		
TOTAL (CORRECTED)	317,472	399			

Tabla 3 a. Análisis de varianza para Y esp. en los ahijamientos (g).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	4,16176	24	0,173407	2,48	0,0002
B:Amb	33,5655	1	33,5655	479,48	0,0000
C:Year	21,0747	1	21,0747	301,05	0,0000
INTERACTIONS					
AB	4,62994	24	0,192914	2,76	0,0000
AC	5,645	24	0,235208	3,36	0,0000
BC	1,52079	1	1,52079	21,72	0,0000
ABC	2,5933	24	0,108054	1,54	0,0526
RESIDUAL	21,0014	300	0,0700045		
TOTAL (CORRECTED)	94,1924	399			

Tabla 3 b. Análisis de varianza para NeE en los ahijamientos.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	157,068	24	6,54449	3,03	0,0000
B:Amb	1424,63	1	1424,63	658,91	0,0000
C:Year	992,645	1	992,645	459,11	0,0000
INTERACTIONS					
AB	75,7074	24	3,15447	1,46	0,0793
AC	138,144	24	5,75598	2,66	0,0001
BC	44,5634	1	44,5634	20,61	0,0000
ABC	64,8505	24	2,7021	1,25	0,1977
RESIDUAL	648,63	300	2,1621		
TOTAL (CORRECTED)	3546,24	399			

Tabla 3 c. Análisis de varianza para NGe en los ahijamientos.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	10,8766	24	0,453193	2,33	0,0006
B:Amb	31,2599	1	31,2599	160,40	0,0000
C:Year	3,71367	1	3,71367	19,06	0,0000
INTERACTIONS					
AB	12,6477	24	0,526986	2,70	0,0000
AC	11,7051	24	0,487713	2,50	0,0002
BC	2,23435	1	2,23435	11,46	0,0008
ABC	8,16708	24	0,340295	1,75	0,0182
RESIDUAL	58,4662	300	0,194887		
TOTAL (CORRECTED)	139,071	399			

Tabla 3 d. Análisis de varianza para NGE en los ahijamientos.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	2096,06	24	87,3357	3,09	0,0000
B:Amb	11391,8	1	11391,8	403,25	0,0000
C:Year	3789,88	1	3789,88	134,16	0,0000
INTERACTIONS					
AB	1407,36	24	58,6401	2,08	0,0027
AC	2034,04	24	84,7517	3,00	0,0000
BC	6,33591	1	6,33591	0,22	0,6361
ABC	1027,09	24	42,7955	1,51	0,0606
RESIDUAL	8474,92	300	28,2497		
TOTAL (CORRECTED)	30227,5	399			

Tabla 3 e. Análisis de varianza para PMG en los ahijamientos (g).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	3674,7	24	153,113	2,48	0,0002
B:Amb	4704,4	1	4704,4	76,10	0,0000
C:Year	12800,9	1	12800,9	207,08	0,0000
INTERACTIONS					
AB	4234,72	24	176,447	2,85	0,0000
AC	3318,06	24	138,253	2,24	0,0010
BC	327,521	1	327,521	5,30	0,0220
ABC	3387,77	24	141,157	2,28	0,0008
RESIDUAL	18482,6	299	61,8147		
TOTAL (CORRECTED)	50984,4	398			

Tabla 3 f. Análisis de varianza para LE en los ahijamientos (cm).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	24,2462	24	1,01026	4,44	0,0000
B:Amb	186,331	1	186,331	819,06	0,0000
C:Year	52,6282	1	52,6282	231,34	0,0000
INTERACTIONS					
AB	5,95624	24	0,248177	1,09	0,3527
AC	16,6773	24	0,694886	3,05	0,0000
BC	0,464665	1	0,464665	2,04	0,1540
ABC	6,98405	24	0,291002	1,28	0,1755
RESIDUAL	68,2483	300	0,227494		
TOTAL (CORRECTED)	361,536	399			

Tabla 4 a. Análisis de varianza para el total de tallos en ahijado (m²).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	1,54725E6	24	64468,7	4,20	0,0000
B:Amb	2,27516E7	1	2,27516E7	1482,13	0,0000
C:Year	700512,0	1	700512,0	45,63	0,0000
INTERACTIONS					
AB	1,29611E6	24	54004,8	3,52	0,0000
AC	1,78304E6	24	74293,5	4,84	0,0000
BC	972760,0	1	972760,0	63,37	0,0000
ABC	1,5566E6	24	64858,2	4,23	0,0000
RESIDUAL	4,6052E6	300	15350,7		
TOTAL (CORRECTED)	3,52131E7	399			

Tabla 4 b. Análisis de varianza para la supervivencia de los tallos (%).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	8086,9	24	336,954	3,89	0,0000
B:Amb	112396,0	1	112396,0	1298,64	0,0000
C:Year	6599,36	1	6599,36	76,25	0,0000
INTERACTIONS					
AB	6105,24	24	254,385	2,94	0,0000
AC	6181,26	24	257,552	2,98	0,0000
BC	11997,4	1	11997,4	138,62	0,0000
ABC	5342,03	24	222,585	2,57	0,0001
RESIDUAL	25964,7	300	86,5489		
TOTAL (CORRECTED)	182672,0	399			

Tabla 4 c. Análisis de varianza para LTP (cm).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	3537,33	24	147,389	5,28	0,0000
B:Amb	37308,3	1	37308,3	1336,26	0,0000
C:Year	25270,7	1	25270,7	905,11	0,0000
INTERACTIONS					
AB	1289,85	24	53,7437	1,92	0,0066
AC	1833,24	24	76,385	2,74	0,0000
BC	6370,67	1	6370,67	228,18	0,0000
ABC	2299,91	24	95,8295	3,43	0,0000
RESIDUAL	8376,0	300	27,92		
TOTAL (CORRECTED)	86285,9	399			

Tabla 4 d. Análisis de varianza para el Peso específico (Kg/Hl).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	687,372	24	28,6405	13,60	0,0000
B:Amb	863,187	1	863,187	409,81	0,0000
C:Year	25,1727	1	25,1727	11,95	0,0006
INTERACTIONS					
AB	142,604	24	5,94183	2,82	0,0000
AC	135,007	24	5,62528	2,67	0,0001
BC	631,093	1	631,093	299,62	0,0000
ABC	123,507	24	5,14613	2,44	0,0003
RESIDUAL	631,886	300	2,10629		
TOTAL (CORRECTED)	3239,83	399			

Tabla 4 e. Análisis de varianza para IC (%).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	1444,41	24	60,1836	2,00	0,0043
B:Amb	131,242	1	131,242	4,36	0,0377
C:Year	3253,9	1	3253,9	108,05	0,0000
INTERACTIONS					
AB	1475,82	24	61,4925	2,04	0,0033
AC	1353,35	24	56,3896	1,87	0,0090
BC	720,681	1	720,681	23,93	0,0000
ABC	1048,94	24	43,706	1,45	0,0822
RESIDUAL	9034,79	300	30,116		
TOTAL (CORRECTED)	18463,1	399			

Tabla 8 a. Análisis de varianza para el contenido de clorofilas (SPAD).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	1327,97	24	55,3321	10,01	0,0000
B:Amb	477,95	1	477,95	86,48	0,0000
C:Year	1130,17	1	1130,17	204,48	0,0000
INTERACTIONS					
AB	283,981	24	11,8325	2,14	0,0018
AC	221,977	24	9,24902	1,67	0,0271
BC	10,4609	1	10,4609	1,89	0,1699
ABC	381,644	24	15,9018	2,88	0,0000
RESIDUAL	1636,0	296	5,52701		
TOTAL (CORRECTED)	5487,28	395			

Tabla 8 b. Análisis de varianza para Fo (u.a.).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	58481,1	24	2436,71	4,20	0,0000
B:Amb	645014,0	1	645014,0	1111,92	0,0000
C:Year	1,51643E6	1	1,51643E6	2614,14	0,0000
INTERACTIONS					
AB	64369,6	24	2682,07	4,62	0,0000
AC	21489,1	24	895,378	1,54	0,0526
BC	547419,0	1	547419,0	943,68	0,0000
ABC	35372,2	24	1473,84	2,54	0,0001
RESIDUAL	174026,0	300	580,088		
TOTAL (CORRECTED)	3,06261E6	399			

All F-ratios are based on the residual mean square error.

Tabla 8 c. Análisis de varianza para Fm (u.a.).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	2,31943E6	24	96642,9	1,89	0,0080
B:Amb	7,25916E7	1	7,25916E7	1421,49	0,0000
C:Year	1,65137E6	1	1,65137E6	32,34	0,0000
INTERACTIONS					
AB	1,33393E6	24	55580,4	1,09	0,3556
AC	1,08843E6	24	45351,1	0,89	0,6188
BC	1,73495E7	1	1,73495E7	339,74	0,0000
ABC	855816,0	24	35659,0	0,70	0,8530
RESIDUAL	1,53201E7	300	51067,1		
TOTAL (CORRECTED)	1,1251E8	399			

Tabla 8 d. Análisis de varianza para Fv (u.a.).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	2,26574E6	24	94406,0	1,79	0,0142
B:Amb	6,01455E7	1	6,01455E7	1141,41	0,0000
C:Year	231,243	1	231,243	0,00	0,9472
INTERACTIONS					
AB	1,21253E6	24	50521,9	0,96	0,5214
AC	1,21668E6	24	50694,8	0,96	0,5169
BC	1,19979E7	1	1,19979E7	227,69	0,0000
ABC	811078,0	24	33794,9	0,64	0,9035
RESIDUAL	1,58082E7	300	52694,0		
TOTAL (CORRECTED)	9,34579E7	399			

Tabla 8 e. Análisis de varianza para Fv/Fm.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	0,0153521	24	0,00063967	1,80	0,0133
B:Amb	0,0904841	1	0,0904841	255,17	0,0000
C:Year	0,106754	1	0,106754	301,05	0,0000
INTERACTIONS					
AB	0,00674374	24	0,000280989	0,79	0,7463
AC	0,0105699	24	0,000440413	1,24	0,2039
BC	0,0000339099	1	0,0000339099	0,10	0,7574
ABC	0,00713775	24	0,000297406	0,84	0,6861
RESIDUAL	0,106383	300	0,000354609		
TOTAL (CORRECTED)	0,343458	399			

Tabla 8 f. Análisis de varianza para Fv/Fo.

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	6,92701	24	0,288625	1,61	0,0367
B:Amb	51,5694	1	51,5694	288,53	0,0000
C:Year	57,0376	1	57,0376	319,12	0,0000
INTERACTIONS					
AB	3,68677	24	0,153615	0,86	0,6580
AC	5,42471	24	0,22603	1,26	0,1862
BC	1,22833	1	1,22833	6,87	0,0092
ABC	4,17982	24	0,174159	0,97	0,5002
RESIDUAL	53,6201	300	0,178734		
TOTAL (CORRECTED)	183,674	399			

Tabla 8g. Análisis de varianza para T $\frac{1}{2}$ (ms).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	0,0332157	24	0,00138399	1,39	0,1100
B:Amb	0,0610234	1	0,0610234	61,20	0,0000
C:Year	0,0724933	1	0,0724933	72,70	0,0000
INTERACTIONS					
AB	0,018797	24	0,000783207	0,79	0,7550
AC	0,0180191	24	0,000750795	0,75	0,7941
BC	0,0691931	1	0,0691931	69,39	0,0000
ABC	0,0345969	24	0,00144154	1,45	0,0844
RESIDUAL	0,299156	300	0,000997186		
TOTAL (CORRECTED)	0,606494	399			

Tabla 8h. Análisis de varianza para la temperatura de la cubierta (°C).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	19,8203	24	0,825845	1,57	0,0450
B:Amb	503,8	1	503,8	960,61	0,0000
C:Year	0,13286	1	0,13286	0,25	0,6151
INTERACTIONS					
AB	24,232	24	1,00967	1,93	0,0066
AC	27,9263	24	1,16359	2,22	0,0011
BC	110,345	1	110,345	210,40	0,0000
ABC	23,8832	24	0,995135	1,90	0,0078
RESIDUAL	157,338	300	0,524459		
TOTAL (CORRECTED)	867,477	399			

Tabla 9. Análisis de varianza para la discriminación isotópica Δ (%).

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
MAIN EFFECTS					
A:Genotipo	32,6549	24	1,36062	4,74	0,0000
B:Ambiente	110,452	1	110,452	385,05	0,0000
INTERACTIONS					
AB	14,1025	24	0,587603	2,05	0,0057
RESIDUAL	37,2905	130	0,28685		
TOTAL (CORRECTED)	201,382	179			