

COMPORTAMIENTO DE ISOLÍNEAS DE ALTURA EN RELACIÓN CON EL RENDIMIENTO Y DISTRIBUCIÓN DE ASIMILADOS EN TRIGO¹

Grain yield and assimilate partitioning in wheat isogenic plant height lines¹

Cristian Zapata T.², Paola Silva C.² y Edmundo Acevedo H.^{2*}

ABSTRACT

The use of wheat varieties with dwarfing genes has permitted the achievement of great increases in production. Nevertheless, it is still unclear how these genes affect the yield and the physiology of the wheat. The objectives of this study were to evaluate the effect of plant height on yield, the stability of yield and the distribution of the assimilates of the distinct components of yield. The bread wheat cultivar Santa Helena and eleven close lines to isogenetic derivatives of this cultivar and carriers of the dwarfing genes *Rht1* and/or *Rht2* were utilized. The trial was evaluated over three seasons, two in Mexico and one in Chile. The semi-dwarf isolines yielded 21% more than the other groups in all environments, while the tall line only yielded above the average in the poorest environments. As well, the semi-dwarf plants obtained greater biomass (13,746 and 12,974 kg; $P < 0.05$) and a greater harvest index (0.40; $P \leq 0.05$). This higher yield was due to an increase in the number of grains per spike (22%), which implied a larger number of grains per square meter. However, no differences were observed between isolines in the accumulation of biomass nor in the magnitude of the radiation intercepted in the spike growing period. The weight of the grains reduced on reducing the height of the plant. The dwarf lines delayed an average of 4 days more in arriving at shooting and anthesis than the tall isoline and 2 days more than the semi-dwarfs.

Key words: *Rht* genes, dwarfing genes, potential yield, wheat, *Triticum aestivum* L.

RESUMEN

El uso de variedades de trigo con genes enanizantes ha permitido lograr grandes incrementos en la producción. Sin embargo, aún está poco claro cómo estos genes afectan el rendimiento y la fisiología del trigo. Los objetivos de este trabajo fueron evaluar el efecto de la altura de planta sobre el rendimiento, la estabilidad del rendimiento y la distribución de los asimilados a los distintos componentes del rendimiento. Se utilizó el trigo harinero cultivar Santa Helena y once líneas cercanas a isogénicas derivadas de este cultivar y portadoras de los genes enanizantes *Rht1* y/o *Rht2*. El ensayo se evaluó durante tres temporadas, dos en México y una en Chile. Las isolíneas semienanas rindieron 21% más que los otros grupos en todos los medioambientes, mientras que la línea alta sólo rindió sobre el promedio en los medioambientes más pobres. A su vez, las plantas semienanas obtuvieron la mayor biomasa (13.746 y 12.974 kg; $P < 0,05$) y el mayor índice de cosecha (0,40; $P < 0,05$). Este mayor rendimiento se debió a un aumento en el número de granos por espiga (22%), lo que implicó un mayor número de granos por metro cuadrado. Sin embargo, no se observaron diferencias entre isolíneas en la tasa de acumulación de biomasa ni en la magnitud de la radiación interceptada en el período de crecimiento de la espiga. El peso de los granos disminuyó al disminuir la altura de la planta. Las isolíneas enanas demoraron en promedio 4 días más en llegar a espigadura y anthesis que la isolínea alta y 2 días más que las semienanas.

Palabras clave: genes *Rht*, genes de enanismo, rendimiento potencial, trigo, *Triticum aestivum* L.

¹ Recepción de originales: 13 de diciembre de 2002.

Trabajo presentado en el 53° Congreso Agronómico, 2002, Santiago, Chile.

² Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Casilla 1004, Santiago, Chile.

E-mail: ce_zapata@yahoo.cl, psilva@uchile.cl, eacevedo@uchile.cl *Autor para correspondencia.

INTRODUCCIÓN

El aumento del área cultivada con variedades de trigo (*Triticum aestivum* L.) con genes de enanismo ha sido significativo a escala mundial en las últimas décadas, lográndose grandes incrementos en la producción de trigo. La distribución de trigos con genes enanizantes se inició en México en 1961, y en un período de siete años se duplicó el rendimiento medio nacional de ese país. En Chile se introdujeron los primeros trigos enanos en 1956, y en la actualidad todas las variedades cultivadas de trigo tienen estos genes (Acevedo y Hewstone, 1981).

Los principales genes involucrados en la disminución de la altura de las plantas son *Rht1* y *Rht2* (Reduced height). El gen enanizante *Rht3*, que tiene un mayor efecto sobre la altura, no ha sido utilizado en variedades comerciales (Flintham *et al.*, 1997). No se han encontrado diferencias significativas entre los fenotipos *Rht1* y *Rht2*, y sus efectos en la altura de la planta son aditivos. Por consiguiente, *Rht1+Rht2* produce plantas más pequeñas que las que contienen sólo uno de los genes (Allan, 1989; Flintham *et al.*, 1997). Los genes *Rht1*, *rht1* (también asignado como *rht3*) y *Rht3* se localizan en la misma posición del cromosoma 4B, mientras que el gen *Rht2* y *rht2* en la posición homóloga del cromosoma 4D. Previamente se asignaban los genes *Rht1*, *rht1*(*rht3*) y *Rht3* al cromosoma 4A, posteriormente fueron reasignados al cromosoma 4B (Flintham *et al.*, 1997).

La mayor parte de los estudios efectuados para describir el efecto de los genes enanizantes sobre el comportamiento de las plantas de trigo han utilizado como material vegetal líneas cercanas a isogénicas o isolíneas, debido a que estas líneas difieren en pocos genes de la línea padre, por lo que separar el efecto de los genes *Rht* es más exacto.

Uno de los efectos notables de los genes *Rht* es la insensibilidad que otorga a las células de la planta de trigo al ácido giberélico (GA_3). Por lo tanto, el enanismo resulta de la inhabilidad parcial de las células internodales a elongarse en respuesta al

ácido giberélico endógeno (Youssefian *et al.*, 1992; Flintham *et al.*, 1997). Esto hace que la baja altura de los genotipos que contienen genes *Rht* se deba sólo a menores tasas de crecimiento del tallo y no a diferencias en la duración del crecimiento. El número de entrenudos no se ve afectado por los genes enanizantes (Youssefian *et al.*, 1992).

El aumento de rendimiento en grano se considera una consecuencia de una reducida tasa de crecimiento del tallo durante el período de crecimiento activo de la espiga, permitiendo que se produzcan espigas más pesadas con más floretes fértiles (Youssefian *et al.*, 1992; Flintham *et al.*, 1997).

Diversos autores han observado que el máximo rendimiento en grano se obtiene de plantas de altura intermedia, por sobre las altas y enanas (Allan, 1986, 1989; Borrell *et al.*, 1991; Flintham *et al.*, 1997). Sin embargo, Fischer y Quail (1990) concluyeron que las líneas enanas (*Rht1+Rht2*) lograron el mayor rendimiento, seguidas por las líneas que contenían solamente uno de los dos genes, y el menor rendimiento se obtenía con líneas altas.

Los efectos específicos de los genes *Rht* varían de acuerdo a los antecedentes genéticos de la variedad receptora de los genes enanizantes, dando, a veces, resultados contrarios a los emanados de otras fuentes. Así, trigos intrínsecamente altos requieren alelos *Rht* que logren una mayor disminución de la altura del tallo para lograr una altura óptima de planta (Fischer y Quail, 1990; Richards, 1992a; Flintham *et al.*, 1997).

Las líneas enanas producen menor rendimiento de MS que las líneas semienanas y altas, tanto en condiciones de riego como de estrés hídrico. A su vez, las líneas semienanas y altas producen una cantidad de MS similar entre sí. Esto sugiere que el mayor rendimiento de grano de las líneas semienanas comparadas con las líneas altas se debe a la capacidad de destinar una mayor proporción de los carbohidratos hacia la espiga y los granos (Nizam Uddin y Marshall, 1989; Youssefian *et al.*, 1992). Este efecto se ve reflejado en el índice de cosecha (Nizam Uddin y Marshall, 1989), que disminuye de una manera

consistente con el aumento en la altura de las plantas (Richards, 1992a).

Las líneas con genes enanizantes presentan un mayor número de granos por metro cuadrado. Este mayor número de granos por metro cuadrado proviene de un mayor número de granos por espiga (Nizam Uddin y Marshall, 1989; Fischer y Quail, 1990; Flintham *et al.*, 1997). Presentan, además, un menor porcentaje de proteína en el grano (Fischer y Quail, 1990) y también una disminución significativa en el peso de los granos, así, en promedio el peso del grano en líneas con los alelos *Rht1* y *Rht2* es menor que en isolíneas altas (Nizam Uddin y Marshall, 1989; Allan, 1989; Slafer *et al.*, 1999).

En estudios de campo, tanto Fischer (1985) como Abbate *et al.* (1994) asociaron un mayor número de granos con un aumento en el peso seco de la espiga por unidad de área (g m^{-2}) a antesis, debido a una mayor proporción del peso seco del cultivo en las espigas. El peso seco de las espigas depende principalmente de la radiación interceptada, que controla la tasa de crecimiento de las espigas, y de la temperatura, que controla la duración del período del crecimiento de las espigas. Así, Fischer (1985) sugirió que el número de granos m^{-2} puede estimarse por medio del cociente fototérmico (PTQ), el que resulta del cociente entre la radiación interceptada por el cultivo y la temperatura media menos la temperatura umbral para el trigo, durante el período de crecimiento de la espiga (Fischer, 1985; Abbate *et al.*, 1994).

El presente trabajo tuvo como objetivos evaluar el efecto de la altura de planta sobre el rendimiento, la estabilidad del rendimiento y la distribución de los asimilados a los distintos componentes del rendimiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron datos obtenidos de ensayos realizados en tres medioambientes, entendiéndose por medioambiente al conjunto de la localidad y el año: Obregón (México), de noviembre 1991 a mayo 1992; Obregón (México), de noviembre 1992 a mayo 1993; y Estación Expe-

rimental Antumapu (Santiago, Chile), junio 1997 a enero 1998.

Obregón, situado en Sonora, México ($27^{\circ}20'$ lat. Norte, $109^{\circ}54'$ long. Oeste, 38,4 m.s.n.m.), tiene un clima templado cálido, con un suelo de clase textural franco arcillosa (Typic haploxeroll). Por su parte la Estación Experimental Antumapu, de la Universidad de Chile, situada en la Región Metropolitana ($33^{\circ}40'$ lat. Sur, $70^{\circ}38'$ long. Oeste, 605 m.s.n.m.) tiene un clima templado mesotermal estenotérmico mediterráneo semiárido (Santibáñez y Uribe, 1992). El suelo está incluido en la serie Santiago (Entic haploxeroll), siendo de origen aluvial y perteneciente a la clase textural franco arenosa. El Cuadro 1 muestra los datos climáticos del período de cultivo en los distintos medioambientes.

El material vegetal incluyó el cultivar harinero primaveral Santa Helena, sin genes enanizantes y 11 líneas cercanas a isogénicas (desde ahora isolíneas) obtenidas por selección tradicional mediante el cruzamiento de la variedad alta Santa Helena con trigos que presentan genes enanizantes y seis retrocruzamientos con Santa Helena. Así, de los 12 genotipos se separaron, sólo por el fenotipo (altura), 1 genotipo alto, 7 semienanos y 4 genotipos enanos, dando origen a los grupos alto, semienano y enano, con alturas que van desde los 120 a 45 cm. El material genético fue proporcionado por el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), México.

Antecedentes de cultivo

En Obregón, México, la dosis de semilla utilizada fue de 120 kg ha^{-1} , la fertilización al momento de la siembra fue de 150 kg N ha^{-1} y $40 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \text{ ha}^{-1}$, el control de malezas se realizó mediante el uso de Bromoxynil (Brominal, 2 L ha^{-1}) aplicado 25 días después de la emergencia de las plantas. Para el control de enfermedades fungosas foliares se usó triadimefon (Bayleton 25% WP, 500 g ha^{-1}), tebuconazole (Folicur 250 EW, $750 \text{ cm}^3 \text{ ha}^{-1}$) y propiconazol (Tilt, $500 \text{ cm}^3 \text{ ha}^{-1}$). Para el control de insectos se utilizó clorpirifos (Lorsban 4E, $350 \text{ cm}^3 \text{ ha}^{-1}$). En Chile se utilizó una dosis de semilla de 120 kg ha^{-1} previamente tratada con

Cuadro 1. Precipitaciones, temperaturas máximas y mínimas promedio y radiación promedio de los meses de crecimiento del cultivo, en los sitios de ensayo en México y Chile.

Table 1. Precipitation, average maximum and minimum temperature and average solar radiation during months of crop growth at the trial sites in Mexico and Chile.

Lugar y año	Mes	T° máxima promedio (°C)	T° mínima promedio (°C)	Precipitaciones mm	Radiación MJ m ⁻² d ⁻¹
Obregón, Sonora, México¹					
1991	Noviembre	29,02	11,93	24,8	14,91
1991	Diciembre	23,21	10,95	87,7	11,83
1992	Enero	22,16	10,76	152,3	11,79
1992	Febrero	24,44	10,65	59,1	16,83
1992	Marzo	26,26	10,81	20,4	20,57
1992	Abril	32,20	13,00	0,0	25,67
1992	Mayo	34,53	17,16	0,0	27,28
Promedio o total período		27,40	12,18	344,3	18,41
Obregón, Sonora, México¹					
1992	Noviembre	27,62	10,29	14,3	15,95
1992	Diciembre	23,85	10,90	20,7	11,08
1993	Enero	24,32	11,62	26,9	12,31
1993	Febrero	23,86	10,38	29,1	14,91
1993	Marzo	28,88	10,16	0,0	23,27
1993	Abril	32,87	12,57	0,5	26,05
1993	Mayo	34,55	16,38	2,0	27,25
Promedio o total período		27,99	11,76	93,5	18,69
Antumapu, Santiago, Chile²					
1997	Junio	13,8	5,2	317,0	6,42
1997	Julio	15,5	4,2	70,8	7,71
1997	Agosto	17,9	5,3	99,0	10,00
1997	Septiembre	17,8	7,5	85,8	12,93
1997	Octubre	18,7	7,9	58,0	17,58
1997	Noviembre	23,3	10,1	6,6	22,51
1998	Diciembre	25,5	11,3	5,9	23,19
1998	Enero	30,4	12,6	0,0	25,47
Promedio o total período		20,36	8,01	643,1	15,73

¹Fuente: Estación Experimental del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), Obregón, Sonora, México.

²Fuente: Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA), Centro Regional de Investigación La Platina, Santiago, Chile.

tebuconazole (Raxil 2% WS, 150g por cada 100 kg de semilla). La fertilización fue de 200 kg N ha⁻¹ parcializado a la siembra y en macolla y 80 kg P₂O₅ ha⁻¹ aplicado a la siembra. El control de malezas se realizó con 2,4-D dimetilamonio (Arco 2,4-D 480 SL, 1,5 L ha⁻¹). Para el control de enfermedades fungosas foliares se usó propiconazol (Tilt, 500 cm³ ha⁻¹). Para el control de insectos se utilizó clorpirifos (Lorsban 4E, 350 cm³ ha⁻¹).

Todos los ensayos recibieron riego durante su período de cultivo. Las parcelas fueron de 4 x 1,6 m, con una distancia entre hileras de 20 cm.

Diseño experimental

El diseño experimental de los tres ensayos fue de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. La unidad experimental fue una parcela de 4 x 1,6 m (6,4 m²).

Los análisis estadísticos realizados fueron los siguientes:

- Análisis de varianza simple. Se realizó con el fin de determinar si hubo diferencias entre los genotipos en estudio para las distintas variables evaluadas, en cada uno de los medioambientes. Cuando se observaron diferencias significativas

entre los genotipos para los parámetros se procedió a realizar la dócima de rango múltiple de la diferencia mínima significativa (DMS). Para comparar entre los distintos grupos de altura se utilizó un análisis de contraste, utilizando la prueba de Scheffé (Steel y Torrie, 1985). Se usó análisis de varianza combinado con el fin de determinar si hubo interacción estadísticamente significativa entre genotipo y medioambiente, previamente se determinó si las varianzas entre medioambientes eran homogéneas por el método de Bartlett para homogeneidad de varianza (Little y Hills, 1976; Steel y Torrie, 1985).

- Análisis de correlación y regresión. Se usó para determinar la relación entre variables. El análisis de regresión múltiple paso a paso (forward stepwise), se utilizó para determinar la contribución al rendimiento del número de espigas m^{-2} y del número de granos espiga⁻¹ al número de granos por unidad de área y del número de granos m^{-2} y peso de 1.000 granos, con el fin de comparar dichas contribuciones entre las distintas isolíneas.

- Análisis de estabilidad de rendimiento. Para cada grupo de genotipos se realizó una regresión lineal de rendimiento sobre el índice ambiental, que corresponde al rendimiento promedio de todos los genotipos para cada sitio. Se define a los genotipos estables como aquellos que tienen poca variación en rendimiento entre los distintos ambientes en que son cultivados (Finlay y Wilkinson, 1963; Eberhart y Russell, 1966). Para el cálculo de estabilidad se utilizaron 12 medioambientes que correspondieron a las diferentes parcelas del ensayo.

Para el análisis estadístico se utilizó el software MSTAT-C (Michigan State University, 1989).

Evaluaciones

En todos los ensayos se determinó el rendimiento y componentes de rendimiento: espigas m^{-2} , número de granos m^{-2} , peso de 1.000 granos, número de granos espiga⁻¹. Para determinar el rendimiento se cosechó, a ras de suelo, un metro lineal de plantas de las cuatro hileras centrales en cada parcela (0,8 m^2). A partir de estos datos se determinaron los componentes del rendimiento y el

rendimiento por unidad de superficie. Se midió la altura de los distintos genotipos al final del período de crecimiento, plantas m^{-2} , índice de cosecha, y biomasa total al momento de la cosecha. La altura de las plantas (cm) fue medida desde el suelo hasta el ápice de la espiga en el tallo principal, en seis plantas de cada parcela.

En los ensayos realizados en Obregón (1991/92, 1992/93), se determinaron los días de emergencia a espigadura, días de emergencia a antesis, y días de emergencia a madurez fisiológica. Se consideró al cultivo en la etapa correspondiente cuando el 50% de las plantas presentó las características del estado. Para identificar los distintos estados fenológicos se utilizó la escala decimal de Zadoks *et al.* (1974).

En los ensayos realizados en Obregón (1991/92, 1992/93), se midió la biomasa a antesis en una superficie de 0,36 m^2 por parcela. El material se cortó a ras de suelo y se secó en estufa con aire forzado por 24 h.

Durante las temporadas 1991/92 y 1992/93 se midió la radiación fotosintéticamente activa con un sensor lineal de flujo fotónico (LICOR, Li191, Lincoln, Nebraska, USA), tanto sobre el cultivo como a nivel del suelo. Las mediciones en la primera temporada se realizaron los días 29/01/1992 y 13/03/1992, y en la segunda temporada los días 27/01/1993 y 05/03/1993. Con estos datos se calculó la fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo según la siguiente relación:

$$f = 1 - I/I_0$$

donde f equivale a la fracción de la radiación que es interceptada por el cultivo, I es la radiación fotosintéticamente activa que llega bajo del cultivo, e I_0 es la radiación fotosintéticamente activa que llega sobre el cultivo.

En el ensayo realizado en Obregón durante la temporada 1992/93 se midió la biomasa de los distintos tratamientos en una superficie de 0,36 m^2 , a espigadura y posteriormente una semana después de antesis (75 días desde la emergencia

del cultivo), este transcurso de tiempo está dentro del período de crecimiento de la espiga, el cual va desde la aparición de la penúltima hoja hasta una semana después de anthesis (Fischer, 1985). Con estos datos se determinó la tasa de crecimiento de las distintas isolíneas, durante este lapso de tiempo.

En el ensayo realizado en Obregón en la temporada 1991/92, se determinó el número de macollos de las distintas isolíneas, utilizando la metodología de Zadoks *et al.* (1974). La primera medición se realizó a los 45 días desde la emergencia del cultivo (DC 18-24), mientras que la segunda medición se realizó a los 52 días desde la emergencia (DC 31-33). Además, durante esta temporada, se determinó el área, ancho y largo máximo de la hoja bandera (DC 69). Para la medición del área se utilizó un integrador de área foliar (LICOR, LI-3000A, Lincoln, Nebraska, USA), el cual entrega valores en cm² de hojas.

Se calculó el cociente fototérmico (PTQ) en el período de crecimiento de la espiga (desde 20 días antes de espigadura a 10 días después de espigadura) para cada grupo de isolíneas en los ensayos realizados en Obregón. El PTQ se obtuvo a partir de los datos de radiación solar media (Rs) diaria en MJ m⁻² d⁻¹ y la temperatura media diaria (T) en °C, menos la temperatura base para el crecimiento del cultivo (4,5°C) durante el período de tiempo considerado (Fischer, 1985; Dhillon y Ortiz-Monasterio, 1993), según la expresión:

$$PTQ = R_s / (T - 4,5)$$

RESULTADOS

Altura de las isolíneas

Para las tres temporadas se analizó la altura de los 12 genotipos, encontrándose diferencias significativas entre éstos. La altura promedio de los grupos fue de 52, 82 y 110 cm para el grupo enano, semienano y alto, respectivamente. Al comparar la línea alta con las líneas semienanas, se vio que la reducción de altura fue en promedio 28 cm, con las líneas enanas la reducción fue en promedio 58 cm. Hubo un efecto aditivo entre los genes involucrados en la disminución de la altura de las

plantas, siendo ligeramente mayor que la suma estrictamente aritmética. Al analizar la altura por medioambiente se observó que las mayores alturas se obtuvieron en la localidad de Obregón (México) en la temporada 1992/93, seguido por Obregón temporada 1991/92, y las alturas más bajas se registraron en Antumapu (Chile) en la temporada 1997/98 (Cuadro 2), debido a un estrés hídrico al final del período de crecimiento en este sitio, que además presentó tuvo el menor rendimiento.

La altura de las plantas presentó interacción genotipo x medioambiente (Cuadro 3), lo que significó que algún factor ambiental influyó en la altura que alcanzan los genotipos de un medioambiente a otro; sin embargo, al comparar la de altura de las isolíneas en los distintos medioambientes, la isolínea alta se mantuvo en primer lugar, el grupo de semienanos en el segundo y el grupo enano en el tercer lugar, por lo que el orden de los genotipos sólo se modificó dentro de cada grupo (Cuadro 4).

El Cuadro 3 muestra el ANDEVA combinado para los parámetros medidos a través de los medioambientes. Existió diferencia significativa entre genotipos para todos los parámetros analizados, habiendo una significativa interacción genotipo x medioambiente en algunos de ellos.

Rendimiento, biomasa e índice de cosecha

Las isolíneas semienanas fueron las de mayor rendimiento, aproximadamente 21% superior a los otros dos grupos en Obregón, no encontrándose diferencias entre las isolíneas enanas y la línea alta. Si bien se encontraron diferencias significativas para los genotipos en el ANDEVA combinado, al contrastarlos por el método de Scheffé no se distinguieron diferencias entre los grupos, por lo que se procedió a hacer los contrastes en cada medioambiente (Cuadro 5).

Las isolíneas semienanas produjeron la mayor cantidad de biomasa aérea, seguidas por la línea alta y las isolíneas enanas (Cuadro 5). Al comparar la biomasa de los distintos grupos a anthesis se observó que no existieron diferencias significativas entre ellos (Cuadro 6), por lo que las diferen-

cias observadas en la biomasa al final del período de crecimiento, sólo se debió a variaciones en el rendimiento en grano, esto también quedó demostrado al comparar los rastrojos dejados por las diferentes isolíneas, los cuales no presentaron diferencias significativas entre sí (Cuadro 6). El mayor índice de cosecha (IC) se observó en las isolíneas semienanas, seguido por las isolíneas enanas y finalmente la línea alta (Cuadro 5). El IC se asoció con el rendimiento en todos los ensayos, con un coeficiente de regresión combinado de 0,82 ($n = 36$; $P < 0,05$), al aumentar el IC aumentó el rendimiento.

Número de macollos

En Obregón durante la temporada 1991/92, se determinó el número de macollos de las distintas

isolíneas utilizando la metodología descrita por Zadoks *et al.* (1974). Las isolíneas presentaron en promedio dos macollos (DC 22) a los 45 días desde la emergencia (aproximadamente 30 días antes de antesis). Una segunda medición se realizó al inicio de la etapa de elongación del tallo (DC 31), a los 52 días desde la emergencia, en promedio las distintas isolíneas presentaron tres macollos. En ambas oportunidades no se encontraron diferencias significativas en el ANDEVA ($P < 0,05$). La segunda medición coincidió con la muerte de algunos macollos, lo cual ocurre cuando el ápice del tallo principal se encuentra en el estado de formación de la espiguilla terminal (Hay y Kirby, 1991; Slafer *et al.*, 1996), así los macollos que sobreviven a esta etapa continúan su desarrollo llevando espigas (Hay y Kirby, 1991).

Cuadro 2. Altura y rendimiento promedio de todos los genotipos en cada uno de los medioambientes analizados.
Table 2. Mean plant height and yield of all genotypes at each experimental environment analyzed.

Experimento	Localidad	Temporada	Altura de planta (cm)	Rendimiento (kg ha ⁻¹)
1	Obregón (México)	1991/92	78 b	5.037 a
2	Obregón (México)	1992/93	82 a	4.600 a
3	Antumapu (Santiago, Chile)	1997/98	63 c	3.326 b

* Letras distintas en la columna indican diferencias significativas a una probabilidad de 5% (DMS).

Cuadro 3. Significancia y porcentaje de la suma de cuadrados atribuibles a las diferentes fuentes de variación.
Table 3. Significance and percentage of the sum of squares attributable to the various sources of variation.

Parámetros	Nivel de significación			Porcentaje de la suma de cuadrados			CV ² %
	Sitio (n = 3)	Genotipos (n = 12)	G x M ¹	Sitio (n = 3)	Genotipos (n = 12)	G x M	
Altura de planta	**	**	*	16,4	81,5	2,1	4,71
Rendimiento	**	**	ns	55,7	29,8	14,5	13,41
Biomasa	**	*	ns	59,1	28,1	12,8	13,48
Índice de cosecha	ns	**	ns	25,8	33,7	40,5	8,27
Peso de 1.000 granos	**	**	*	67,7	24,3	8,0	6,16
Granos m ⁻²	**	*	ns	84,2	8,7	7,1	15,00
Espigas m ⁻²	**	**	ns	76,6	17,8	5,6	13,17
Granos espiga ⁻¹	**	**	ns	60,6	28,6	10,8	15,26
Peso granos espiga ⁻¹	**	**	ns	25,8	59,2	15,0	13,37
Días a espigadura ³	**	**	ns	85,9	11,7	2,4	1,82
Días a antesis ³	**	**	ns	87,1	10,8	2,1	1,79
Días a madurez fisiológica ³	ns	**	**	1,5	43,6	54,9	1,51

ns = no significativo; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$.

¹ G x M: Interacción genotipo x medioambiente (sitio).

² CV: coeficiente de variación.

³ Parámetros medidos y/o estimados sólo en Obregón, México.

Cuadro 4. Altura y rendimiento de los genotipos en los distintos medioambientes.
Table 4. Plant height and yield of the genotypes in the distinct environments.

Obregón, 1991/92				Obregón, 1992/93				Antumapu, 1997/98			
Tipo	Genotipo	Altura cm	Rendim. (kg ha ⁻¹)	Tipo	Genotipo	Altura cm	Rendim. (kg ha ⁻¹)	Tipo	Genotipo	Altura cm	Rendim. (kg ha ⁻¹)
Alto	12	118	4.335	Alto	12	119	3.287	Alto	12	94	3.589
Semienano	1	90	5.639	Semienano	1	94	5.211	Semienano	1	75	3.727
Semienano	9	89	5.419	Semienano	9	93	5.219	Semienano	6	75	3.507
Semienano	8	88	5.287	Semienano	6	93	5.285	Semienano	8	74	4.493
Semienano	6	87	5.653	Semienano	8	91	4.977	Semienano	9	74	3.454
Semienano	2	86	5.388	Semienano	7	90	5.142	Semienano	7	67	4.065
Semienano	5	85	5.354	Semienano	2	89	5.269	Semienano	5	63	3.347
Semienano	7	83	5.541	Semienano	5	86	4.808	Semienano	2	61	2.929
Enano	4	54	4.280	Enano	11	58	4.348	Enano	3	49	3.549
Enano	10	54	4.678	Enano	4	57	4.241	Enano	4	47	3.164
Enano	11	54	4.204	Enano	10	56	3.905	Enano	11	43	2.509
Enano	3	53	4.664	Enano	3	56	3.596	Enano	10	41	1.577

Cuadro 5. Rendimiento, biomasa aérea e índice de cosecha de los tres grupos de líneas isogénicas en los diferentes ensayos.

Table 5. Mean grain yield, above ground biomass and harvest index of the three groups of near isogenic lines across experiments.

Línea	Obregón 1991/92	Obregón 1992/93	Antumapu 1997/98
Rendimiento (kg ha⁻¹)			
Alta	4.335 b*	3.287 b	3.589 a
Semienana	5.469 a	5.130 a	3.646 a
Enana	4.457 b	4.022 b	2.699 a
Biomasa (kg ha⁻¹)			
Alta	13.439 ab*	10.337 b	10.175 a
Semienana	13.746 a	12.974 a	10.273 a
Enana	12.103 b	10.743 b	8.303 a
Índice de cosecha			
Alta	0,32 b ₁	0,32 b	0,35 a
Semienana	0,40 a	0,40 a	0,36 a
Enana	0,37 ab	0,37 ab	0,32 a

*Letras distintas en la columna indican diferencias significativas a una probabilidad de 5% (Scheffé).

¹Letras distintas en la columna indican diferencias significativas a una probabilidad de 10% (Scheffé).

Componentes del rendimiento

El peso de los 1.000 granos fue superior en las líneas alta y semienanas sobre las líneas enanas, en todos los ensayos. Al comparar el peso de 1.000 granos de la línea alta con las isolíneas enanas se evidenció una reducción cercana a un 23% en el peso de estas últimas; a su vez al comparar la línea alta con las isolíneas semienanas se vio una disminución de 9% del peso de estas últimas (Cuadro 7). La altura de la planta se correlacionó linealmente con el peso de los granos (Cuadro 8).

Las isolíneas semienanas y enanas tuvieron el mayor número de granos m⁻², no presentándose diferencias significativas entre éstas, por su parte la línea alta tuvo el menor número de granos por unidad de superficie (Cuadro 7).

Las isolíneas enanas tuvieron el mayor número de espigas m⁻², esto las diferenció significativamente de las otras líneas, no encontrándose diferencias entre las isolíneas semienanas y la línea alta (Cuadro 7). El número de espigas por unidad de

Cuadro 6. Biomasa a antesis y rastrojo (biomasa total - rendimiento) producido por las distintas isolíneas en los diferentes ensayos (kg ha⁻¹).**Table 6. Above ground biomass at anthesis and crop residues (total biomass-yield) produced by the different isolines in the different trials (kg ha⁻¹).**

Biomasa a antesis			
Línea	Obregón 1991/92	Obregón 1992/93	Antumapu 1997/98
Alta	8.444 a*	8.383 a	n.e. ¹
Semienana	8.544 a	7.534 a	n.e.
Enana	8.228 a	7.895 a	n.e.
Rastrojo			
Alta	9.104 a*	7.050 a	6.585 a
Semienana	8.277 a	7.856 a	6.627 a
Enana	7.646 a	6.720 a	5.603 a

*Letras distintas en la columna indican diferencias significativas a una probabilidad de 5% (Scheffé).

¹n.e. = no evaluado.**Cuadro 7. Componentes del rendimiento promedio de las distintas isolíneas.****Table 7. Mean yield components of the distinct isolines.**

Línea	Peso 1.000 granos (g)	Granos m⁻²	Espigas m⁻²	Granos espiga⁻¹	Peso granos espiga⁻¹ (g)
Alta	37,32 a*	10.396 b	344 b	32 ab	1,18 ab
Semienana	34,00 a	14.714 a	412 b	36 a	1,18 a
Enana	28,92 b	13.619 ab	494 a	27 b	0,77 b

*Letras distintas en la columna indican diferencias significativas a una probabilidad de 5% (Scheffé).

Cuadro 8. a) Análisis de correlación entre la altura de planta con el rendimiento en grano, biomasa, índice de cosecha, componentes del rendimiento y fenología. b) Correlación entre días a espigadura con algunos componentes del rendimiento.**Table 8. a) Analysis of correlation between plant height with grain yield, biomass, harvest index and components of crop yield and phenology. b) Correlation between days to spike appearance with some yield components.**

a) Altura con:	Ensayo			
	Obregón 1991/92 (n = 12)	Obregón 1992/93 (n = 12)	Antumapu 1997/98 (n = 12)	Combinado (n = 36)
Rendimiento	0,44 ns	0,28 ns	0,66 *	0,54 **
Biomasa	0,76 **	0,46 ns	0,65 *	0,60 **
Índice de cosecha	-0,02 ns	-0,12 ns	0,44 ns	0,28 ns
Peso de 1.000 granos	0,91 **	0,84 **	0,71 **	0,11 ns
Nº granos m ⁻²	-0,37 ns	-0,22 ns	0,38 ns	0,26 ns
Espigas m ⁻²	-0,84 **	-0,95 **	-0,40 ns	--- ¹
Nº granos espiga ⁻¹	0,55 ns	0,53 ns	0,72 **	0,41 **
Peso de granos espiga ⁻¹	0,81**	0,70*	0,86**	0,46 **
Días a espigadura	-0,72 **	-0,95 **	~	-0,51 ** (n = 24)
Días a antesis	-0,67 *	-0,94 **	~	-0,42 * (n = 24)
Días a madurez fisiológica	-0,78 **	0,66 *	~	--- ¹
b) Días a espigadura con:				(n = 24)
Nº granos m ⁻²	0,03 ns	0,4 ns	~	0,72 **
Espigas m ⁻²	0,77 **	0,94 **	~	-0,15 ns
Peso de 1.000 granos	-0,54 ns	-0,86 **	~	-0,81 **

ns = no significativo; ** P < 0,01; * P < 0,05.

¹ Los coeficientes de correlación no pasan la prueba de homogeneidad, por lo que los datos no pueden combinarse.

~ Datos no medidos.

superficie se correlacionó de manera negativa y significativa con la altura de la planta, así al disminuir la altura de la planta por efecto de los genes enanizantes aumentó el número de espigas (Cuadro 8).

El mayor número de granos por espiga lo obtuvieron las isolíneas semienanas, seguido por la línea alta y en último lugar las isolíneas enanas (Cuadro 7).

Las isolíneas semienanas y la línea alta presentaron el mayor peso de granos por espiga, no encontrándose diferencias significativas entre estos dos grupos. Las isolíneas enanas, por su parte, tuvieron un peso muy inferior a los otros grupos (Cuadro 7). Los gramos de granos por espiga se correlacionaron con la altura de la planta, de manera que al disminuir la altura por efecto de los genes enanizantes disminuyó el peso de los granos por espiga (Cuadro 8).

Análisis de regresión y correlación

Las contribuciones porcentuales sobre la varianza de la regresión de algunos componentes del rendimiento al número de granos m^{-2} y al rendimiento en grano, se determinaron mediante un análisis de regresión paso a paso (Cuadro 9).

Cuadro 9. Contribución porcentual de la varianza de la regresión de algunas variables al número de granos por unidad de superficie y al rendimiento en grano mediante análisis de regresión múltiple paso a paso (Forward stepwise) para cada grupo de isolíneas.

Table 9. Percentage contribution of the variance of the regression of some variables to the number of grains per surface unit and to grain yield via variance analysis by forward stepwise multiple regression for each group of isolines.

Parámetros	Alta	Línea semienana	Enana
Nº granos m^{-2}			
Granos espiga ⁻¹	45,5 **	53,3 **	65,9 **
Espigas m^{-2}	51,2 **	44,2 **	33,3 **
Rendimiento			
Peso 1.000 granos	43,1 **	6,04 **	5,72 **
Nº granos m^{-2}	55,8 **	87,4 **	90,3 **

** P < 0,01; * P < 0,05.

Al realizar un análisis de regresión múltiple paso a paso del aporte de los componentes al número de granos por unidad de superficie, se determinó que el mayor aporte a la variación de la respuesta de este carácter en las isolíneas semienanas y enanas se debió al número de granos por espiga, en un 53 y 66%, respectivamente. El aporte realizado por las espigas m^{-2} fue de 44% para las semienanas y de 33% para las enanas. En la línea alta se determinó que las espigas m^{-2} aportan 51% al número de granos m^{-2} y los granos por espiga 46%. Del análisis de regresión múltiple paso a paso realizado al rendimiento, se observó que el aporte al rendimiento del peso de 1.000 granos fue mayor en la línea alta (43%), en las isolíneas semienanas fue de 6% y en las enanas este aporte fue de 5,7%, mientras que el número de granos m^{-2} aportó cerca de 56% en la línea alta, 87% en las isolíneas semienanas y 90% en las enanas (Cuadro 9).

Al hacer análisis de regresión de la altura de la planta con algunos parámetros, se vio que el modelo que mejor se ajustaba era el curvilíneo de tipo cuadrático. Así, el rendimiento, la biomasa (Figura 1), el IC, el número de granos m^{-2} y el número de granos por espiga se ajustaron con una correlación muy alta a este tipo de curva (Cuadro 10). Las correlaciones lineales entre las diversas variables analizadas y la altura se presentan en el Cuadro 8.

Fenología

Las plantas enanas demoraron en promedio 4 días más en llegar a espigadura y antes de compararse con la línea alta. Las diferencias, sin embargo, no fueron significativas entre la línea alta y las isolíneas semienanas (Cuadro 11). Las diferencias observadas sólo se dieron en uno de los dos medioambientes. Las distintas etapas fenológicas se correlacionaron con la altura de la planta (Cuadro 8).

Área de la hoja bandera y radiación fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo

En el ensayo realizado en Obregón durante la temporada 1991/92 se determinó el área de la hoja bandera de las distintas isolíneas. No se encontraron diferencias significativas entre las isolíneas (Cuadro 12).

Cuadro 10. Análisis de regresión curvilínea entre altura de la planta y algunos parámetros analizados.
Table 10. Correlation of curvilinear analysis between plant height and some analysed parameters.

Parámetro ¹	Coefficiente de correlación (r) n = 12	Línea de regresión
Rendimiento	0,95 *	$y = -3174,33 + 195,077 x - 1,199 x^2$
Biomasa	0,90 *	$y = -434,28 + 297,89 x - 1,731 x^2$
Índice de cosecha	0,87 *	$y = 0,095 + 0,0075 x - 0,00005 x^2$
Granos m ⁻²	0,88 *	$y = -2423,48 + 477,85 x - 3,267 x^2$
Granos espiga ⁻¹	0,91 *	$y = -21,213 + 1,33 x - 0,0077 x^2$

¹ Las regresiones fueron calculadas con el promedio de los genotipos de los tres años. En cada año las medias de los genotipos provinieron de cuatro repeticiones.

*P < 0,05.

La fracción de radiación interceptada, definida como la razón entre la radiación que es interceptada por el cultivo con respecto a la radiación que incide sobre él, permite comparar distintos tipos de canopias en cuanto a la eficiencia que tienen para interceptar la radiación fotosintéticamente activa (Squire, 1990). En la temporada 1991/92, no hubo diferencias significativas en el porcentaje de radiación interceptado por las distintas isolíneas. En la temporada 1992/93 sólo en la segunda medición (05/03/1993) las isolíneas semienanas interceptaron una mayor cantidad de radiación comparado con las otras líneas (Cuadro 13).

Cuociente fototérmico (PTQ)

Para los ensayos realizados en Obregón se calculó el cuociente fototérmico (PTQ) durante el período comprendido entre 20 días antes de espigadura y 10 días después de espigadura, como una forma de comparar el clima de las distintas temporadas y ver su influencia en los granos por unidad de superficie (Fischer, 1985; Dhillon y Ortiz-Monasterio, 1993). Se observó una correlación positiva entre el PTQ y el número de granos m⁻² de 0,77 (n = 24). La temporada 1991/92 presentó un PTQ promedio de 1,26 MJ m⁻² d⁻¹ °C⁻¹ para el período en cuestión, mientras que el PTQ promedio de la temporada 1992/93 fue de 1,12 MJ m⁻² d⁻¹ °C⁻¹. La isolínea alta tuvo un PTQ de 1,24, la isolínea semienana de

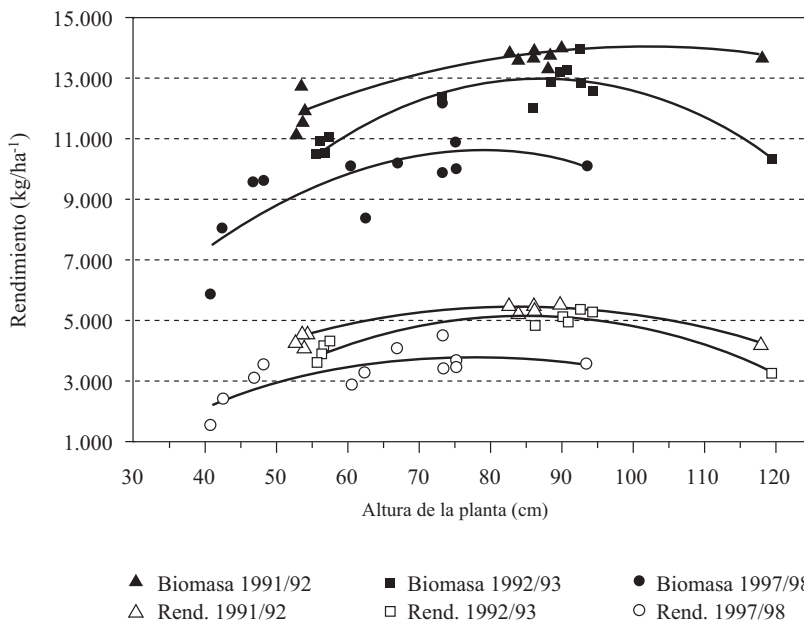


Figura 1. Efecto de los genes enanizantes en el rendimiento en grano y en la biomasa total aérea (kg ha⁻¹).
Figure 1. Effect of the dwarfing genes on grain yield and total above ground biomass (kg ha⁻¹).

1,26 y la isolínea enana de 1,27 MJ m⁻² d⁻¹ °C⁻¹ durante la primera temporada. Los valores del cociente disminuyeron en la segunda temporada, así, los valores fueron de 1,09 para la isolínea alta y de 1,13 MJ m⁻² d⁻¹ °C⁻¹ para las isolíneas semienanas y enanas.

Al comparar la tasa de producción de biomasa durante el período de crecimiento de la espiga de las distintas isolíneas no se encontraron diferencias estadísticamente significativas por análisis de Scheffé ($P < 0,05$) entre los distintos grupos analizados. Las isolíneas enanas presentaron el mayor valor (186 kg ha⁻¹ d⁻¹), seguida por la

isolínea alta (179 kg ha⁻¹ d⁻¹) y por último las isolíneas semienanas con el menor valor de producción de biomasa durante este período (147 kg ha⁻¹ d⁻¹).

Análisis de estabilidad del rendimiento

Las isolíneas semienanas presentaron mayor adaptabilidad a todos los medioambientes con una pendiente de 1,05 y un rendimiento promedio de 4.748 kg ha⁻¹, siendo su coeficiente de correlación de 0,98 ($R^2 = 0,95$); por su parte el grupo de isolíneas enanas tuvo una pendiente de 1,12 y un $r = 0,94$ ($R^2 = 0,87$). El rendimiento promedio de todos los genotipos fue de 4.321 kg ha⁻¹ (Figura 2).

Cuadro 11. Días a espigadura, a antesis y a madurez fisiológica de los distintos grupos de isolíneas en los ensayos de Obregón.

Table 11. Days to spike appearance, anthesis and physiological maturity for the various isoline groups in the Obregón trials.

Línea Obregón / temporada	Días a espigadura		Días a antesis		Días a madurez fisiológica	
	1991/92	1992/93	1991/92	1992/93	1991/92	1992/93
Alta	70 a*	61 b	74 a	64 b	114 b	116 a
Semienana	71 a	64 b	74 a	67 b	114 b	116 a
Enana	72 a	67 a	76 a	70 a	119 a	115 a

*Letras distintas dentro de la columna indican diferencias significativas a una probabilidad de 5% (Scheffé).

Cuadro 12. Área de la hoja bandera de los distintos grupos de isolíneas en Obregón, temporada 1991/92.

Table 12. Flag leaf area of the distinct isogenic groups in Obregón, season 1991/92.

Línea	Largo (cm)	Ancho (cm)	Área hoja bandera (cm ²)
Alta	27,8 a*	1,85 a	38,7 a
Semienana	29,1 a	1,85 a	40,6 a
Enana	27,7 a	1,90 a	39,5 a

*Letras distintas en la columna indican diferencias significativas a una probabilidad de 5% (Scheffé).

Cuadro 13. Fracción (%) de luz interceptada en el período de crecimiento de la espiga por las diferentes isolíneas de altura en los ensayos realizados en Obregón.

Table 13. Fraction (%) of intercepted solar radiation during the spike growth period by the near isogenic line groups in the Obregón trials.

Línea	Fecha de medición			
	Obregón 1991/92		Obregón 1992/93	
	29/01/1992	13/03/1992	27/01/1993	05/03/1993
Alta	95,3 a*	93,5 a	92,7 a	94,8 b
Semienana	97,1 a	95,5 a	93,0 a	97,3 a
Enana	97,7 a	95,9 a	91,3 a	96,8 ab

*Letras distintas en la columna indican diferencias significativas a una probabilidad de 5% (Scheffé).

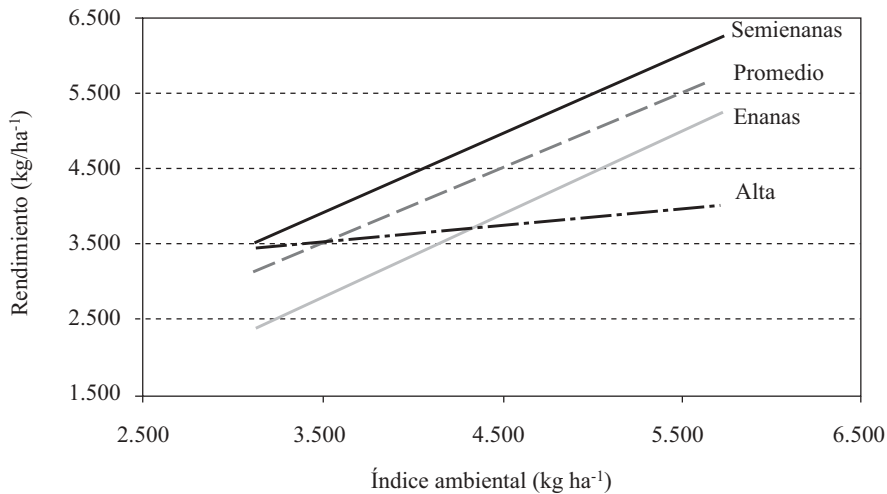


Figura 2. Estabilidad del rendimiento de los distintos grupos de isolíneas. El índice ambiental corresponde a la media del rendimiento de todos los genotipos en un sitio determinado.

Figure 2. Yield stability for the different isoline groups. The environmental index corresponds to the mean grain yield of all the genotypes in a given environment.

DISCUSIÓN

Altura de las distintas isolíneas

La disminución de la altura de las plantas es el resultado directo de una disminución del largo de las células internodales, debido a la parcial inhabilidad de éstas para elongarse en respuesta al ácido giberélico endógeno (Youssefian *et al.*, 1992; Flintham *et al.*, 1997). Tanto Allan, 1989, como Flintham *et al.*, 1997, señalan que no se han visto diferencias significativas entre los fenotipos *Rht1* y *Rht2*, y que los efectos de estos genes en la altura de la planta son aditivos.

Con respecto a la interacción genotipo x medioambiente para altura de plantas, ésta sólo representó un 2% de la suma de cuadrados, por lo que pierde importancia al compararla con el efecto de los genotipos que tuvo un 81% de la suma de cuadrados (Cuadro 3). Esta variación de altura de los genotipos de un medioambiente a otro puede deberse a situaciones particulares de la fertilidad del suelo en cada sector.

Rendimiento, biomasa e índice de cosecha

Las plantas que portan sólo un gen enanizante (*Rht1* o *Rht2*), es decir las plantas semienanas, son las que lograron el mayor rendimiento en grano (Cuadro 5). Resultados similares han sido

obtenidos por diversos autores (Allan, 1986; Borrell *et al.*, 1991; Richards, 1992a; Flintham *et al.*, 1997). El mayor rendimiento en grano obtenido se debió a un mayor IC y a un aumento de la biomasa. Flintham *et al.* (1997) y Richards (1992a), por su parte, encontraron que la biomasa de las isolíneas semienanas no difería de la biomasa de las isolíneas altas. Las isolíneas enanas y la línea alta no se diferenciaron en rendimiento ni tampoco en la biomasa total aérea (Cuadro 5). Esto es contrario a lo encontrado por Richards (1992b) y Nizam Uddin y Marshall (1989), quienes reportaron una disminución significativa de la biomasa de las plantas enanas (*Rht1+Rht2* o *Rht3*) con respecto a las semienanas y altas.

Las diferencias observadas en la biomasa al final del período sólo se debieron a diferencias en el rendimiento. Así, los genotipos semienanos fueron los que rindieron más y presentaron una mayor biomasa al final del período. Este mayor rendimiento no se explica simplemente por una mayor translocación de carbohidratos a la espiga, sino también por una mayor tasa fotosintética durante el período de llenado de grano de estas isolíneas, debido a que al comparar los rastrojos (biomasa - rendimiento) dejados por las distintas isolíneas no se observaron diferencias significativas entre éstas (Cuadro 6). LeCain *et al.* (1989)

sugirieron que los trigos que poseen genes enanizantes (*Rht1* o *Rht2*) aumentan su capacidad fotosintética por unidad de área de hoja, debido a una mayor concentración de las células del mesófilo, que son más pequeñas, lo que concentra la maquinaria fotosintética en las hojas, las que a su vez son de menor tamaño. Morgan *et al.* (1990), encontraron una mayor concentración de clorofila, RuBisco y proteínas soluble en los genotipos semienanos comparados con las isolíneas altas, confirmando lo antes expuesto por LeCain *et al.* (1989).

El mayor IC se obtuvo en las plantas semienanas (*Rht1* o *Rht2*) y enanas (*Rht1* + *Rht2*), lo que reflejó una mayor capacidad para destinar carbohidratos hacia la producción de granos, sin embargo, en las isolíneas enanas hubo una disminución de la biomasa con respecto a las isolíneas semienanas, por lo cual el rendimiento de las plantas que portaron los dos genes enanizantes fue menor que las que portaron sólo uno de ellos (Cuadro 5).

Con el análisis de regresión múltiple paso a paso (forward stepwise) se determinó que el aporte del peso de los granos al rendimiento disminuyó a medida que se redujo la altura de las isolíneas. Por su parte, el aporte al rendimiento del número de granos por unidad de superficie aumentó a medida que disminuyó la altura de las isolíneas (Cuadro 8). Esto indica que hubo un efecto compensatorio entre el peso de los granos y el número de granos en las isolíneas semienanas y enanas. Slafer *et al.* (1996) señaló que la acción de los genes *Rht* deja un gran número de granos localizados en posiciones distales de las espiguillas, caracterizados por un menor peso potencial que los granos provenientes de floretes en posiciones más próximas al raquis. Los granos más próximos, que son los más pesados, contribuyen menos al total del número de granos por espiga en las líneas con genes enanizantes comparadas con líneas de altura estándar. A su vez no se puede descartar que los genes *Rht* puedan imponer una restricción estructural sobre el crecimiento del grano porque sus cubiertas son más pequeñas en todos los floretes. Richards (1996), citado por Slafer *et al.* (1999), sugirió que los cultivares de trigo con los genes

enanizantes pueden tener cariopsides más pequeños, que limitan el potencial de crecimiento del grano.

Componentes del rendimiento

Las líneas con genes enanizantes tuvieron un mayor número de granos por metro cuadrado (Cuadro 7) que provino de un aumento en el aporte realizado por los granos por espiga al compararlas con la línea alta (Cuadro 9). Así, el aporte de los granos por espiga aumentó a medida que disminuyó la altura de la planta, mientras que las espigas m^{-2} disminuyeron su aporte al número de granos a medida que disminuyó la altura. Este aumento en el número de granos por espiga deriva de un incremento en la fertilidad de los floretes distales de las espiguillas, ya que el número de espiguillas no se ve afectado por la presencia de los genes enanizantes (Miralles y Slafer (1995) citados por Flintham *et al.*, 1997; Miralles *et al.*, 1998). Esto indica que el suplemento de asimilados no es una limitante desde la diferenciación floral o doble anillo hasta la formación de la espiguilla terminal, período en que el número de espiguillas se está determinando, pero sí lo sería posteriormente en la fase de aborto de los primordios florales distales, que corresponde al período comprendido entre la aparición de la hoja bandera y antesis, período coincidente con el máximo crecimiento de la espiga y el último entrenudo o pedúnculo (Yousseffian *et al.*, 1992; Flintham *et al.*, 1997; Miralles *et al.*, 1998).

Las isolíneas enanas presentaron un mayor número de espigas m^{-2} , que derivó de diferencias en el número de macollos que sobrevivieron, más que de diferencias en la producción de macollos, debido a que no se encontraron diferencias significativas en el número de macollos entre las isolíneas. La mayor sobrevivencia de macollos en los trigos enanos es probablemente una manifestación de la reducida competencia por asimilados de las cañas en crecimiento.

Fenología

Si bien las isolíneas portadoras de los genes enanizantes demoraron más tiempo que la línea alta en llegar a espigadura y antesis, sólo las isolíneas enanas se diferenciaron signifi-

cativamente de los otros grupos (Cuadro 11), no existiendo diferencias significativas entre las isolíneas semienanas y alta. Además, las diferencias sólo se encontraron en uno de los dos ensayos donde se evaluó fenología. Fischer y Quail (1990) no encontraron diferencias significativas ($P < 0,05$) en el período transcurrido a antesis, de distintas isolíneas en cuatro ensayos de campo. Nizam Uddin y Marshall (1989), por el contrario, encontraron un retraso significativo ($P < 0,05$) de dos días a espigadura, de las líneas enanas y semienanas con respecto a las líneas altas.

Área de la hoja bandera

Al comparar el área de la hoja bandera de las distintas isolíneas no hubo diferencias significativas, lo que indica que los genes enanzantes no están influyendo en esta característica. LeCain *et al.* (1989) y Calderini *et al.* (1996), utilizando líneas isogénicas, señalaron que los genes *Rht* causan una disminución en el área foliar de las hojas individuales. Sin embargo, el área de la hoja bandera a antesis fue similar en todas las isolíneas, debido a que las hojas superiores aumentaron el ancho de la lámina en las isolíneas enanas, lo que compensó el menor largo de éstas (Calderini *et al.*, 1996). A diferencia de estos resultados, en el presente estudio no se encontraron diferencias significativas tanto en el largo como en el ancho de la lámina de la hoja bandera en las distintas isolíneas (Cuadro 12).

Cuociente fototérmico y crecimiento de la espiga

Fischer (1985) señaló que los principales factores ambientales que determinan el número de granos bajo condiciones potenciales para el trigo son la radiación solar y la temperatura, que se expresan mediante el cuociente fototérmico (PTQ). Las diferencias en los PTQ obtenidos de un año a otro y en las distintas isolíneas fueron escasas, por lo que este factor no fue determinante en las diferencias observadas en el número de granos m^{-2} de las distintas isolíneas y los distintos años.

Al analizar las tasas de crecimiento de las distintas isolíneas durante el período de crecimiento de la espiga, no mostraron diferencias entre sí; esto significa que el mayor número de granos de las

isolíneas semienanas no se debió a este factor, sino que, probablemente a la fracción de asimilados destinados a la espiga, o al período de duración de crecimiento de la espiga. Respecto a esto, Abbate *et al.* (1998) y Fischer (2001), señalaron que tanto la tasa de crecimiento del cultivo durante el período de crecimiento de la espiga como la duración del período de crecimiento de la espiga no difieren mayormente entre distintos cultivares. Así, los trigos enanos y semienanos destinan una mayor proporción de su biomasa a la espiga, lo que resulta en espigas más pesadas, lo que determina un mayor número de granos por unidad de superficie (Youssefian *et al.*, 1992; Fischer, 2001).

Estabilidad del rendimiento

Las isolíneas semienanas (*Rht1* o *Rht2*) se consideraron bien adaptadas a todos los medioambientes por presentar una pendiente cercana a uno y un rendimiento superior al promedio (Figura 2). La isolínea alta presentó menos pérdida de rendimiento al desplazarse desde los ambientes mejores a los más pobres, debido a su escasa pendiente (0,2) y, por lo tanto, alta estabilidad, estando mejor adaptada a ambientes desfavorables. Las isolíneas enanas presentaron más pérdidas de rendimiento al desplazarse hacia los peores medioambientes, probablemente debido a que las líneas enanas son más susceptibles al estrés hídrico (Nizam Uddin y Marshall, 1989). Aunque las pérdidas de rendimiento de los genotipos que poseen genes enanzantes son más pronunciadas comparadas con la isolínea alta, las isolíneas semienanas mantuvieron un rendimiento absoluto mayor en los peores medioambientes, debido a su mayor rendimiento potencial asociado con un mayor IC y altura reducida.

CONCLUSIONES

Las isolíneas semienanas presentaron el mayor rendimiento en grano, debido a un mayor número de granos por unidad de superficie, el cual resultó de un aumento en el número de granos por espiga más que de un aumento en el número de espigas por metro cuadrado.

Las isolíneas semienanas presentaron un mayor índice de cosecha y produjeron igual biomasa que

la línea alta Santa Helena, lo que indica que hubo una mayor distribución de carbohidratos a las espigas y a los granos, específicamente asociada a los genes enanizantes.

A medida que disminuyó la altura de la planta por efecto de los genes enanizantes, disminuyó el peso de los granos y aumentó el número de

espigas y el número de granos por unidad de superficie.

Las plantas semienanas (*Rht1* o *Rht2*) fueron las más adaptadas a todos los medioambientes, debido a su mayor rendimiento potencial y su aumento en el índice de cosecha.

LITERATURA CITADA

- Abbate, P.E., F.H. Andrade, y J.P. Culot. 1994. Determinación del rendimiento en trigo. Boletín Técnico Nº 133. 17 p. Instituto Nacional de Tecnología Agraria (INTA), Estación Experimental Agropecuaria Balcarce, Buenos Aires, Argentina.
- Abbate, P.E., F.H. Andrade, L. Lázaro, J.H. Bariffi, H.G. Berardocco, V.H. Inza, and F. Marturano. 1998. Grain yield increase in recent argentine wheat cultivars. *Crop Sci.* 38:1203-1209.
- Acevedo, A.J., y C. Hewstone. 1981. Variedades de trigo semi-enano del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA) cultivadas en el sur de Chile. *Simiente* 51:33-35.
- Allan, R.E. 1986. Agronomic comparisons among wheat lines nearly isogenic for three reduced height genes. *Crop Sci.* 26:707-710.
- Allan, R.E. 1989. Agronomic comparisons between *Rht1* and *Rht2* semidwarf genes in winter wheat. *Crop Sci.* 29:1103-1108.
- Borrell, A.K., L.D. Incoll, and M.J. Dalling. 1991. The influence of the *Rht1* and *Rht2* alleles on the growth of wheat stems and ears. *Ann. Bot.* 67:103-110.
- Calderini, D.F., D.J. Miralles, and V.O. Sadras. 1996. Appearance and growth of individual leaves as affected by semidwarfism in isogenic lines of wheat. *Ann. Bot.* 77:583-589.
- Dhillon, S.S., and J.I. Ortiz-Monasterio. 1993. Effect of date of sowing on the yield and yield components of spring wheat and their relationship with solar radiation and temperature at Ludhiana, Punjab, India. *Wheat Special Report* Nº 23. 33 p. Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), México D.F.
- Eberhart, S.A., and W.A. Russell. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.* 6:36-40.
- Finlay, K.W., and G.N. Wilkinson. 1963. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Aust. J. Agric. Res.* 14:742-754.
- Fischer, R.A. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci.* 105:447-461.
- Fischer, R.A. 2001. Selection traits for improving yield potential. p.148-159. *In* Reynolds, M.P., J.I. Ortiz-Monasterio and A. McNab (eds.). *Application of physiology in wheat breeding*. Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), México D.F.
- Fischer, R.A., and K.J. Quail. 1990. The effect of major dwarfing genes on yield potential in spring wheats. *Euphytica* 46:51-56.
- Flintham, J.E., A. Börner, A.J. Worland, and M.D. Gale. 1997. Optimizing wheat grain yield: effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes. *J. Agric. Sci.* 128:11-25.
- Hay, R.K.M., and E.J.M. Kirby. 1991. Convergence and synchrony: a review of the coordination of development in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 42:661-700.
- LeCain, D.R., J.A. Morgan, and G. Zerbi. 1989. Leaf anatomy and gas exchange in nearly isogenic semidwarf and tall winter wheat. *Crop Sci.* 29:1246-1251.
- Little, T.M., y F.J. Hills. 1976. *Métodos estadísticos para la investigación en la agricultura*. 270 p. Trillas, México.
- Michigan State University. 1989. *MSTAT-C*. A software program for the design, management, and analysis of agronomic research experiments. Russell, D.F. (Director MSTAT). Michigan State University, Department of Crop and Soil Sciences and Department of Agricultural Economic, East Lansing, Michigan, USA.
- Miralles, D. J., S.D. Katz, A. Colloca, and G.A. Slafer. 1998. Floret development in near isogenic wheat lines differing in plant height. *Field Crops Res.* 59:21-30.

- Morgan, J.A., D.R. LeCain, and R. Wells. 1990. Semidwarfing genes concentrate photosynthetic machinery and affect leaf gas exchange of wheat. *Crop Sci.* 30:602-608.
- Nizam Uddin, M., and D.R. Marshall. 1989. Effects of dwarfing genes on yield components under irrigated and rainfed conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 42:127-134.
- Richards, R.A. 1992a. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. I. Agronomic characteristics. *Aust. J. Agric. Res.* 43:517-527.
- Richards, R.A. 1992b. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. II. Growth, water use and water-use efficiency. *Aust. J. Agric. Res.* 43:529-539.
- Santibañez, F., y J.M. Uribe. 1992. Atlas agroclimático de Chile. Regiones V y Metropolitana. 65 p. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Santiago, Chile.
- Slafer, G.A., J.L. Araus, and R.A. Richards. 1999. Physiological traits that increase the yield potential in wheat. p. 379-401. In Satorre, E.H., and G.A. Slafer (eds.). *Wheat. Ecology and physiology of yield determination*. Food Products Press, New York, USA.
- Slafer, G.A., D.F. Calderini, and D.J. Miralles. 1996. Yield components and compensation in wheat: Opportunities for further increasing yield potential. p. 101-133. In Reynolds, M.P., S. Rajaram, and A. McNab (eds.). *Increasing yield potential in wheat: Breaking the barriers*. Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo CIMMYT, México D.F.
- Squire, G.R. 1990. *The physiology of tropical crop production*. 236 p. CAB International, London, U.K.
- Steel, R.G., y Torrie, J.H. 1985. *Bioestadística: principios y procedimientos*. 622 p. McGraw-Hill, Bogotá, Colombia.
- Youssefian, S., E.J.M. Kirby, and M.D. Gale. 1992. Pleotropic effects of the GA-insensitive Rht dwarfing genes in wheat. 2. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. *Field Crops Res.* 28:191-210.
- Zadoks, J., T. Chang, and C. Konzak. 1974. A decimal code for growth stages of cereals. *Weed Res.* 14:15-421.