

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EFFECTO DE LOS GENES DE VERNALIZACIÓN *VRN1* Y FOTOPERÍODO *PPD1*  
SOBRE LA FENOLOGÍA Y LOS COMPONENTES DE RENDIMIENTO EN TRIGO**

**por**

**Ramiro AHUNCHAIN CRUSICH  
Federico PIERONI BERGÓS**

**Trabajo final de grado  
presentado como uno de los  
requisitos para obtener el  
título de Ingeniero Agrónomo**

**PAYSANDÚ  
URUGUAY  
2024**

## Página de aprobación

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

---

Paula Silva

Tribunal:

---

Paula Silva

---

Sebastián Mazzilli



---

Leonardo Vanzetti

Fecha:

20 de diciembre de 2024

Estudiante:

---

Ramiro Ahunchain Crusich

---

Federico Pieroni Bergós

### **Agradecimientos**

A nuestra familia y amigos por el incondicional apoyo de siempre.

Agradecemos muy especialmente a nuestra directora de tesis, Paula Silva, por habernos guiado y acompañado en todo momento durante la realización de este trabajo.

A Ana McAlister por permitirnos ser parte de su Maestría a través de esta tesis de grado.

A todo el personal del laboratorio de Royas de INIA La Estanzuela (Carlos, Fernando, Katherine, María, Noelia y Richard) por ayudarnos durante toda la etapa de campo.

A la Catedra de Estadística de Facultad de Agronomía, especialmente a Inés y Venancio por la ayuda para el procesamiento y análisis estadístico de los datos.

Al Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) por habernos brindado la posibilidad de realizar el trabajo en la institución.

## Tabla de Contenido

Página de aprobación .....	2
Agradecimientos .....	3
Lista de tablas y figuras.....	6
Resumen .....	7
Abstract .....	8
1. Introducción.....	9
1.1. Importancia y adaptación del trigo .....	9
1.2. Objetivo e hipótesis del trabajo .....	11
2. Revisión bibliográfica .....	12
2.1 Trigo .....	12
2.1.1. El trigo en Uruguay .....	12
2.1.2. Mejoramiento genético en Uruguay .....	13
2.2. Fenología.....	14
2.2.1. Vernalización .....	15
2.2.2. Fotoperíodo.....	17
2.2.3. Precocidad intrínseca.....	18
2.2.4. Interacción entre vernalización y fotoperíodo .....	18
2.2.5. Formación del rendimiento.....	18
2.2.6. Efecto del coeficiente fototermal y temperatura en el crecimiento y desarrollo .....	20
3. Materiales y métodos .....	21
3.1. Localización espacial y temporal .....	21
3.2. Material vegetal.....	21
3.3. Experimento a campo .....	21
3.4. Variables registradas a campo.....	24
3.5. Procesamiento de muestras post cosecha y determinación de componentes de rendimiento .....	24
3.6. Cálculo de Grados días .....	26
3.7. Análisis estadístico para cálculo de medias ajustadas de las variables registradas.....	26
3.8. Definición de grupo fenológico.....	28
4. Resultados.....	29
4.1. Descripción climatológica del año .....	29
4.2. Comportamiento de las variables agronómicas según fecha de siembra.....	30

4.3. Variación en la sensibilidad al fotoperíodo.....	32
4.4. Comportamiento de las variables agronómicas según grupo fenológico .....	33
4.5. Duración de etapas del ciclo del cultivo .....	35
5. Discusión .....	37
5.1. Desbalance de los grupos.....	37
5.2. Comportamiento de las variables en las distintas fechas de siembra .....	38
5.2.1. Grados día.....	38
5.2.2. Rendimiento y sus componentes.....	38
5.3. Efecto de los Grupos Fenológicos (SS, SI y WI).....	41
5.4. Sensibilidad al fotoperíodo .....	46
5.5. Duración de las etapas fenológicas.....	47
5.6. Posible Efecto del Mejoramiento Genético .....	48
6. Bibliografía .....	52
7. Anexos.....	60

### Lista de tablas y figuras

<b>Tabla 1</b> <i>Lista de materiales de trigo: alelos Vrn-1 y Ppd-1, grupo fenológico, y año de inscripción/ingreso</i> .....	23
<b>Tabla 2</b> <i>Comparación del coeficiente fototermal promedio por grupo fenológico y fecha de siembra con Tukey.</i> .....	43
<b>Figura 1</b> <i>Superficie, producción y rendimiento de trigo en Uruguay (2015-2023)</i> .....	13
<b>Figura 2</b> <i>Escala Zadoks: etapas fenológicas del trigo, desde siembra hasta madurez</i> 15	
<b>Figura 3</b> <i>Mecanismo de regulación genética de la floración en trigo</i> .....	17
<b>Figura 4</b> <i>Diagrama: etapas de desarrollo del trigo y componentes del rendimiento</i> ... 19	
<b>Figura 5</b> <i>Espigas correspondientes al surco A del plot 203 dispuestas sobre base negra para registro fotográfico</i> .....	25
<b>Figura 6</b> <i>Metodología utilizada para el pesado de grano y conteo fotográfico con CountThings para análisis</i> .....	26
<b>Figura 7</b> <i>A) Temperaturas y B) Radiación global mensual en La Estanzuela: 2023 vs histórico</i> .....	30
<b>Figura 8</b> <i>Distribución de variables fenológicas y de rendimiento según fechas de siembra</i> .....	32
<b>Figura 9</b> <i>Relación intercepto-sensibilidad al fotoperíodo en trigo por grupo fenológico (SI, SS, WI)</i> .....	33
<b>Figura 10</b> <i>Distribución de variables agronómicas (fenológicas y de rendimiento) según grupo fenológico y fecha de siembra</i> .....	35
<b>Figura 11</b> <i>Comparación de duración de etapas de desarrollo en 19 materiales de trigo según fecha de siembra</i> .....	36
<b>Figura 12</b> <i>Relación coeficiente fototermal promedio en período crítico y granos por espiga en 19 materiales</i> .....	39
<b>Figura 13</b> <i>Relación entre temperatura media en llenado y peso de mil granos por fecha de siembra</i> .....	40
<b>Figura 14</b> <i>Relación coeficiente fototermal promedio en período crítico y granos por espiga según grupo fenológico</i> .....	44
<b>Figura 15</b> <i>Relación entre duración del llenado de grano y peso de mil granos según grupo fenológico</i> .....	46
<b>Figura 16</b> <i>Duración de etapas fenológicas (vegetativo, reproductivo y llenado) por grupo fenológico y fecha de siembra</i> .....	48
<b>Figura 17</b> <i>Relación año de inscripción y rendimiento por fecha de siembra y grupo fenológico</i> .....	50

## Resumen

El trigo (*Triticum aestivum* L.) es un cultivo esencial a nivel global debido a su contribución a la seguridad alimentaria y su capacidad para adaptarse a diversas condiciones ambientales. En Uruguay, es el principal cultivo de invierno, con una producción anual promedio de 1,13 millones de toneladas, lo que destaca su relevancia económica y productiva. Este estudio analiza cómo los genes *Vrn-1* y *Ppd-1*, que regulan la vernalización y el fotoperíodo respectivamente, influyen en la fenología y en los componentes del rendimiento del trigo. Se evaluaron 19 materiales genéticos, clasificados según sus combinaciones alélicas para estos genes, en cuatro fechas de siembra en INIA La Estanzuela, utilizando un diseño experimental de bloques incompletos aleatorizados con dos repeticiones. Las variables medidas incluyeron grados día hasta primer nudo, espigazón y madurez fisiológica, además de rendimiento, número de espigas, granos por espiga y peso de mil granos. Los datos se analizaron mediante modelos lineales mixtos para ajustar las medias y determinar diferencias significativas entre los grupos fenológicos.

Los resultados mostraron que los genotipos invernales tuvieron un desarrollo más lento, pero lograron altos rendimientos en siembras tempranas, aprovechando mejor las condiciones climáticas iniciales. Los genotipos primaverales insensibles al fotoperíodo destacaron por su estabilidad fenológica y altos rendimientos en todas las fechas de siembra, evidenciando una gran adaptabilidad. Por su parte, los genotipos primaverales sensibles presentaron ciclos más largos, mejor ajuste fenológico y mayor estabilidad en siembras tardías, reflejando una adaptación robusta a cambios en las condiciones ambientales. Además, se observó un impacto positivo del mejoramiento genético reciente, con materiales que demostraron mayor productividad y mejor capacidad de adaptación a condiciones variables. Factores ambientales como la radiación y la temperatura durante etapas críticas del ciclo del cultivo también influyeron significativamente en el rendimiento, subrayando su importancia en el desempeño del cultivo.

Este estudio pone énfasis en la interacción entre los genes de vernalización y fotoperíodo y su importancia para optimizar la productividad y estabilidad del trigo en diversos ambientes. La selección de combinaciones alélicas específicas para estos genes permite desarrollar materiales mejor adaptados a fechas de siembra y condiciones climáticas particulares. Los resultados proporcionan herramientas valiosas para programas de mejoramiento genético y manejo agronómico, esenciales para afrontar los desafíos del cambio climático y asegurar la sostenibilidad de la producción de trigo en Uruguay.

*Palabras claves:* vernalización, fotoperíodo, fenología, mejoramiento genético

### Abstract

Wheat (*Triticum aestivum* L.) is an essential global crop due to its contribution to food security and its ability to adapt to diverse environmental conditions. In Uruguay, it is the main winter crop, with an average annual production of 1.13 million tons, highlighting its economic and productive significance. This study analyzes how the *Vrn-11* and *Ppd-1* genes, which regulate vernalization and photoperiod respectively, influence wheat phenology and yield components. Nineteen genetic materials, classified according to their allelic combinations for these genes, were evaluated across four sowing dates at INIA La Estanzuela, using a randomized incomplete block design with two replicates. Variables measured included growing degree days to first node, heading, and physiological maturity, as well as yield, number of spikes, grains per spike, and thousand-grain weight. Data were analyzed using mixed linear models to adjust means and determine significant differences among phenological groups.

The results showed that winter genotypes had slower development but achieved high yields in early sowings, making better use of initial climatic conditions. Spring genotypes insensitive to photoperiod stood out for their phenological stability and high yields across all sowing dates, demonstrating great adaptability. In contrast, spring genotypes sensitive to photoperiod exhibited longer cycles, better phenological adjustment, and greater stability in late sowings, reflecting robust adaptation to changing environmental conditions. Additionally, a positive impact of recent genetic improvement was observed, with materials showing higher productivity and better adaptability to variable conditions. Environmental factors such as radiation and temperature during critical crop stages also significantly influenced yield, underscoring their importance in crop performance.

This study emphasizes the interaction between vernalization and photoperiod genes and their importance in optimizing wheat productivity and stability in diverse environments. The selection of specific allelic combinations for these genes allows for the development of materials better suited to specific sowing dates and climatic conditions. The results provide valuable tools for breeding programs and agronomic management, essential for addressing the challenges of climate change and ensuring the sustainability of wheat production in Uruguay.

*Keywords:* vernalization, photoperiod, phenology, genetic improvement



## 1. Introducción

### 1.1. Importancia y adaptación del trigo

El trigo (*Triticum aestivum* L.) es un cultivo fundamental para la alimentación global y la seguridad alimentaria de numerosas naciones. Más allá de su valor nutricional, el trigo ha sido clave para el desarrollo humano, facilitando el establecimiento de comunidades estables. En la actualidad, el trigo es uno de los principales cultivos alimentarios del mundo, con una producción anual que superó los 850 millones de toneladas anuales en las últimas 3 zafas (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2024). Además, este cereal es esencial para alimentar a una población global en constante crecimiento, aportando el 20% de las calorías diarias de la población (Shiferaw et al., 2013).

En Uruguay, el trigo desempeña un papel fundamental en la agricultura, no solo por su contribución al abastecimiento alimentario interno, sino también por su impacto en la economía nacional y la sostenibilidad agrícola a largo plazo. Entre los cultivos de invierno, el trigo ocupa la mayor superficie sembrada, abarcando el 39% del total, con un promedio de 260 mil hectáreas (ha) en las últimas cuatro zafas. Esto se traduce en una producción anual de aproximadamente 1,13 millones de toneladas, con rendimientos promedio de 4350 kg/ha (Oficina de Estadísticas Agropecuarias [DIEA], 2021, 2022, 2023, 2024). En promedio, el 36% de la producción de trigo se destina a la exportación, aunque en la última zafa, caracterizada por una alta productividad, el porcentaje exportado aumentó al 55%. Las exportaciones promedio de los últimos 4 años (2020 – 2023) ascendieron a 173 millones de dólares (Uruguay XXI, 2024). Estos datos destacan la relevancia del cultivo de trigo tanto a nivel nacional como internacional. Su importancia mundial no se debe únicamente a su valor comercial, sino también a su capacidad para adaptarse a diversas condiciones climáticas y geográficas, lo que facilita su cultivo en casi todas las regiones del mundo. Esta adaptación depende en gran medida de la fenología, la cual está explicada por tres vías de regulación, la vernalización, el fotoperiodo y la precocidad intrínseca. Estas tres vías están genéticamente controladas, lo que permite a los programas de mejoramiento genético desarrollar múltiples cultivares capaces de adaptarse a una amplia variedad de regiones en todo el mundo.

La vernalización, que refiere al requerimiento de una exposición prolongada a bajas temperaturas para inducir la floración, es un proceso mediante el cual el desarrollo de una planta se acelera cuando se expone a temperaturas bajas durante un tiempo determinado (Hyles et al., 2020). Este proceso, en el cual la planta es sensible durante la etapa de iniciación de hojas, tiene como principal consecuencia la reducción del período de crecimiento vegetativo, lo que provoca que la planta inicie su fase de floración de manera anticipada (Abbate & Divito, 2017). Esta respuesta al frío permite sincronizar la floración con condiciones favorables para la polinización y la formación de granos, lo que es esencial para la adaptación a climas más fríos y estacionales. En la actualidad, se conocen 4 genes que controlan la vía de vernalización, siendo el gen *VERNALIZATION1* (*Vrn-1*) el que presenta mayor efecto en regular la vía de la vernalización (Basualdo et

al., 2011). Además, es importante destacar que el efecto de los genes de vernalización ya sea alargando o acortando la etapa vegetativa, ejerce un efecto en el desarrollo reproductivo de la planta. Estos genes actúan como reguladores que controlan el tiempo de floración y la transición hacia la fase reproductiva. Como resultado, las variantes genéticas que afectan la respuesta de la planta a la vernalización pueden influir significativamente en los componentes de rendimiento del trigo, influyendo en el número y peso de los granos. Sin embargo, aún no se comprende completamente el efecto de estos genes en el rendimiento y los componentes del rendimiento del cultivo.

El fotoperiodo, que se refiere a la duración del día y la noche, es la habilidad que tiene el trigo en censar o no las horas de luz, y desempeña un papel significativo en la floración del trigo (González et al., 2002). Originalmente el trigo es sensible al fotoperiodo, el mejoramiento genético ha buscado romper esta vía en busca de aumentar el área en el cual se puede cultivar el mismo (Beales et al., 2007). La capacidad de respuesta, o no, al fotoperiodo permite al trigo adaptarse a diferentes latitudes y estaciones, asegurando que la floración ocurra en el momento óptimo para la producción de granos. El trigo es una especie de día largo, lo que significa que su tasa de desarrollo aumenta con mayor duración del día. A medida que los días se alargan, el ciclo de desarrollo hasta la antesis (floración) se acorta, hasta alcanzar un fotoperiodo umbral específico (Lacláú & Rodríguez, 2012). La sensibilidad a la duración del día está determinada en gran medida por los alelos del gen *PHOTOPERIOD1* (*Ppd-1*) y la sensibilidad a este ocurre durante la etapa de iniciación de espiguilla (Hyles et al., 2020).

La precocidad intrínseca (*earliness per se*), representa la capacidad de ciertos genotipos de trigo para florecer temprano una vez satisfechos los requerimientos de vernalización y fotoperíodo (Gómez et al., 2014). Los genes de precocidad intrínseca son aquellos que regulan el tiempo de floración de manera independiente de la vernalización y el fotoperíodo, y son fundamentales para el ajuste fino del tiempo de floración (Slafer, 1996). Esta característica es especialmente importante para la amplia adaptación del trigo a diferentes entornos, en particular en ambientes con estaciones cortas o impredecibles, donde la capacidad de florecer rápidamente puede conferir una ventaja adaptativa al trigo, permitiéndole completar su ciclo de crecimiento y desarrollo antes de que se den condiciones adversas. En conjunto, la interacción de estas tres vías -vernalización, fotoperíodo y precocidad intrínseca- permite al trigo adaptarse a una amplia gama de ambientes, desde climas fríos y estacionales hasta regiones con días más largos o cortos. Esta compleja red de respuestas fisiológicas y genéticas asegura la supervivencia y productividad del trigo en entornos variables, contribuyendo a su importancia como cultivo alimentario a nivel mundial.

La vernalización, el fotoperíodo y la precocidad intrínseca establecen los requerimientos térmicos que el cultivo debe alcanzar para progresar en su ciclo fenológico, definiendo la base fisiológica de las etapas. Sin embargo, es la temperatura ambiental la que, a través de su influencia en la acumulación de grados día, determina la duración efectiva de cada etapa. Este efecto es universal, ya que a medida que la

temperatura aumenta, dentro del rango definido por la temperatura base ( $T_b$ ) y la temperatura óptima ( $T_o$ ), se incrementa la tasa de desarrollo, acortando las etapas; mientras que temperaturas más bajas, dentro de este mismo rango, las prolongan. En trigo, la  $T_b$  oscila entre 0 y 5 °C, y se utiliza comúnmente 0 °C como referencia para simplificar los cálculos en el Modelo de Tiempo Térmico. Además, aunque factores como la radiación, la disponibilidad hídrica y la nutrición pueden influir en la duración de las etapas, su impacto es menor en comparación con el papel central de la temperatura (Miralles et al., 2014).

## 1.2. Objetivo e hipótesis del trabajo

La hipótesis de este trabajo plantea que las variaciones fenológicas en el trigo, determinadas por las combinaciones alélicas de los genes *Vrn-1* y *Ppd-1*, influyen en la fenología del cultivo, afectando la duración de sus etapas de desarrollo y teniendo un impacto directo en los componentes de rendimiento.

El objetivo de este trabajo fue analizar el efecto de las combinaciones alélicas de los genes *Vrn-1* y *Ppd-1* sobre la fenología del trigo, el rendimiento, y los componentes de rendimiento en trigo, con el fin de generar herramientas que permitan a los programas de mejoramiento genético seleccionar de manera más precisa materiales más adaptados y productivos, optimizando estrategias de manejo agronómico para maximizar la productividad en distintos ambientes de cultivo a nivel nacional.

Específicamente, este trabajo buscó responder tres interrogantes relacionadas con el comportamiento del trigo en diferentes fechas de siembra según grupos fenológicos (GF):

- 1) Analizar el impacto de las diferentes fechas de siembra en el comportamiento de las variables agronómicas del trigo, evaluando cómo estas condiciones afectan el desempeño del cultivo.
- 2) Clasificar los materiales en grupos fenológicos (GF) según información de marcadores moleculares, y evaluar nuevamente el comportamiento de las variables agronómicas para determinar cómo cada GF se adapta a distintas condiciones ambientales.
- 3) Investigar la variación en la duración de las etapas fenológicas del trigo en función de las fechas de siembra y los GF, aportando información clave para desarrollar estrategias de manejo agronómico más eficaces.

## 2. Revisión bibliográfica

### 2.1 Trigo

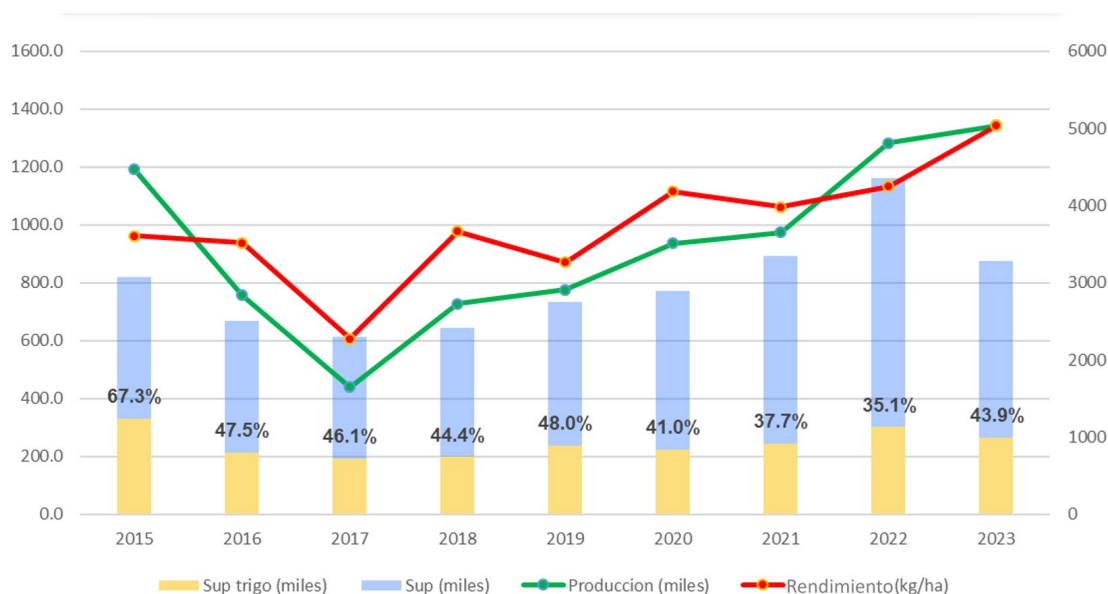
El trigo es una planta herbácea anual de la familia de las gramíneas (Poaceae), cuya importancia agrícola y económica la sitúa como uno de los cultivos fundamentales a nivel mundial. Caracterizada por su compleja estructura genética, el trigo exhibe una naturaleza alopoliploide, lo que significa que tiene múltiples juegos completos de cromosomas provenientes de distintas especies. El trigo común o harinero, posee genoma hexaploide, compuesto por tres sub-genomas homólogos (A, B y D), cada uno derivado de una especie progenitora silvestre diploide. El sub-genoma A fue donado por la especie *Triticum urartu*, mientras que el sub-genoma B derivó de una especie cercana a *Aegilops speltoides*. Por otro lado, el sub-genoma D proviene de *Aegilops tauschii* (Dvořák, 1976). Esta característica le confiere una gran variabilidad genética que le permite adaptarse a una amplia diversidad de ambientes y condiciones agronómicas. El trigo, caracterizado por su gran tamaño de genoma, con aproximadamente 17 mil millones de pares de bases, es uno de los cultivos con mayor complejidad genética entre los cereales cultivados. Esta gran reserva genética permitió también aprovecharla para el mejoramiento genético mediante selección artificial. Esta combinación de diversidad genética y diversidad morfológica ha convertido al trigo en un cultivo esencial para la seguridad alimentaria y la economía global.

#### 2.1.1. El trigo en Uruguay

El trigo es uno de los cultivos más importantes para la agricultura en Uruguay, representando el 45,6 % (barras amarillas) del área total destinada a cultivos de invierno en las últimas nueve zafas (barras celestes). Aunque su relevancia ha disminuido en las últimas dos décadas debido al auge de la soja, el trigo sigue siendo fundamental, con producciones cercanas al millón de toneladas anuales (936 mil toneladas) durante el período 2015-2023 (DIEA, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020, 2021, 2022, 2023, 2024) (Figura 1).

**Figura 1**

*Superficie, producción y rendimiento de trigo en Uruguay (2015-2023)*



*Nota.* Elaborado con base en DIEA (2016, 2017, 2018, 2019, 2020, 2021, 2022, 2023, 2024).

El ciclo del trigo, bajo las condiciones locales, abarca entre 127 y 171 días (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria [INIA] & Instituto Nacional de Semillas [INASE], 2024). La fecha de siembra puede iniciar a principios de mayo y extenderse hasta mediados de junio, lo que otorga una amplia ventana de siembra. Esta flexibilidad es resultado de la diversidad de cultivares disponibles, que presentan variaciones en la duración de sus ciclos, permitiendo a los productores ajustar la planificación del cultivo según las condiciones climáticas y la disponibilidad de recursos.

En Uruguay, la producción de trigo se concentra mayoritariamente en los departamentos del litoral oeste, como Colonia, Soriano y Río Negro, y en la región central, en los departamentos de Florida y Durazno. Esta distribución se explica por las condiciones meteorológicas favorables y la calidad de los suelos, propicios para la siembra de cereales de invierno. Según la Encuesta Agrícola Primavera 2020, la superficie sembrada de trigo entre 2018 y 2023, ha variado entre 250,000 y 430,000 ha, con rendimientos promedio que variaron entre 2.500 y 4.500 kg/ha, dependiendo de las condiciones meteorológicas y las prácticas agronómicas realizadas (DIEA, 2020) (Figura 1).

### 2.1.2. Mejoramiento genético en Uruguay

El mejoramiento genético de trigo en Uruguay inició en 1912 en Toledo (Canelones) y, al año siguiente, en la Estación Experimental Bañado de Medina (Cerro Largo), bajo la dirección del Dr. Alberto Boerger. Desde 1914, este trabajo ha tenido como principal escenario La Estanzuela (Colonia), donde se ha desarrollado de forma casi ininterrumpida, logrando la liberación de más de 60 variedades al mercado. Actualmente,

estas variedades ocupan aproximadamente el 7% del área sembrada a nivel nacional (Quincke et al., 2018; P. Silva, comunicación personal, s.f.).

El Programa de Mejoramiento Genético de Trigo del INIA ha evolucionado en los materiales genéticos utilizados, adaptándose a los desafíos de las condiciones agroclimáticas locales y las demandas de los productores. En sus primeras etapas, el programa utilizaba predominantemente materiales del CIMMYT, consistentes en trigos primaverales sensibles al fotoperíodo y de ciclo corto. Más recientemente, se han incorporado líneas europeas de ciclo más largo, con mayores requerimientos de frío y un alto potencial de rendimiento, las cuales han mostrado una excelente adaptación a las condiciones locales. Este cambio en los materiales genéticos ha permitido al programa integrar variabilidad fenológica, lo que amplía las opciones de manejo agronómico para optimizar la productividad en diferentes fechas de siembra y ambientes (INIA, 2024).

El proceso de mejoramiento comienza cada año con generación de variabilidad genética mediante cruzamientos estratégicos. En las etapas iniciales, la selección se centra en caracteres simples de alta heredabilidad, como resistencia a algunas enfermedades, altura de planta, ciclo, y color de grano, entre otras. Posteriormente, en generaciones más avanzadas, se evalúan características más complejas y de menor heredabilidad, como parámetros de calidad de grano y rendimiento. Las líneas más prometedoras son evaluadas en ensayos comparativos de rendimiento y en la red de Evaluación Nacional de Cultivares de INASE-INIA. En esta etapa, la fenología juega un papel crucial, ya que caracteres como el ciclo de desarrollo y la duración de las etapas fenológicas son determinantes para maximizar el rendimiento en las condiciones climáticas de Uruguay. El mejoramiento es un proceso largo y meticulosos, en el cual pueden transcurrir entre 10 y 15 años desde el inicio hasta la liberación de un cultivar (Silva Villella, 2014).

En las últimas décadas, el mejoramiento genético ha incorporado tecnologías innovadoras, como los marcadores moleculares, que permiten acelerar la selección de materiales y aumentar la precisión en la incorporación de rasgos deseables, incluyendo aquellos relacionados con las respuestas fenológicas la vernalización y al fotoperíodo. La integración de esta tecnología ha sido clave para desarrollar cultivares que optimizan su ciclo de desarrollo en función de las temperaturas y la duración del día, maximizando la productividad en condiciones variables (INIA, 2024). Además, el programa de mejoramiento trabaja en estrecha colaboración con los productores para garantizar que las variedades desarrolladas satisfagan sus demandas y necesidades específicas incluyendo aspectos como adaptabilidad a distintas fechas de siembra y manejo agronómico. La fenología se ha convertido en un eje central del mejoramiento, ya que permite ajustar los cultivares para que sincronicen sus etapas críticas con las condiciones ambientales más favorables, contribuyendo a la estabilidad del rendimiento.

## **2.2. Fenología**

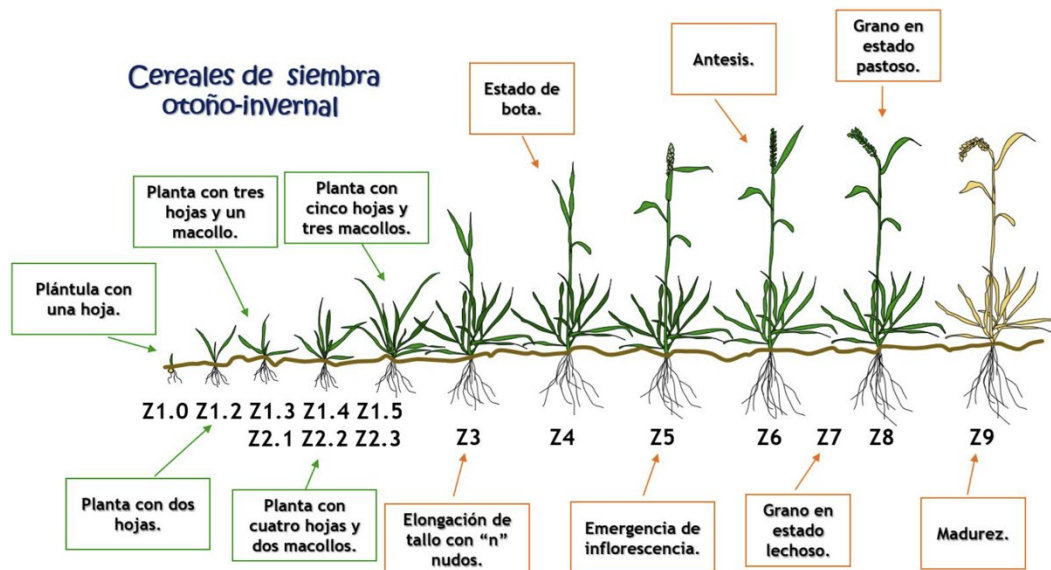
El estudio de la ontogenia y la fenología del trigo es fundamental para optimizar su productividad, ya que permite comprender la adaptación del cultivo al ambiente y

ubicar sus etapas críticas de desarrollo en condiciones que favorezcan el rendimiento. El ciclo del trigo se organiza en distintas fases ontogénicas. Durante la fase vegetativa, el ápice meristemático se dedica a la diferenciación de hojas hasta que se produce la inducción floral, momento que marca el inicio de la fase reproductiva temprana, en la cual se forman las espiguillas. Posteriormente, la fase reproductiva tardía, que incluye la elongación del tallo, se caracteriza por la diferenciación y desarrollo de flores dentro de las espiguillas, aunque solo algunas de estas se convertirán en flores fértiles durante la antesis (Kirby, 1988; Langer & Hanif, 1973; Slafer & Whitechurch, 2001).

Existen varias escalas que describen las etapas fenológicas del cultivo de trigo, siendo la más utilizada a nivel mundial la escala de Zadoks (Zadoks et al., 1974) (Figura 2). Esta escala se centra exclusivamente en los estados morfológicos externos del cultivo, abarcando tanto los procesos de desarrollo como los de crecimiento. Se compone de 10 fases principales, numeradas del 0 al 9, cada una de las cuales se subdivide en subfases decimales (0-9) para describir con mayor precisión el grado de avance. Para su correcta aplicación en un lote, es necesario realizar un muestreo representativo que considere la observación de plantas individuales. Se considera que el cultivo ha alcanzado un estado específico cuando dicho estado se manifiesta en al menos el 50% de las plantas evaluadas (Abbate & Divito, 2017).

## Figura 2

*Escala Zadoks: etapas fenológicas del trigo, desde siembra hasta madurez*



*Nota.* Tomado de Toledo (2024).

### 2.2.1. Vernalización

Existen dos tipos principales de trigo diferenciados por su respuesta a la vernalización (Flood & Halloran, 1986): el trigo primaveral, que tiene una respuesta leve o nula a la vernalización, y el trigo invernal, el cual presenta una fuerte respuesta a la

vernalización y requiere un período de frío para florecer. El trigo invernal es más resistente a las heladas durante las primeras etapas de crecimiento, resistencia que disminuye gradualmente a medida que se aproxima la espigazón. La vernalización puede ocurrir en tres etapas del ciclo de crecimiento del trigo, durante la germinación, en el crecimiento vegetativo de la planta, y en la formación de semillas en la planta madre (siendo en este último reducido su efecto en cuanto a cambio en la duración del ciclo) (Flood & Halloran, 1986). La efectividad de las bajas temperaturas para inducir la vernalización disminuye con la edad de la planta, siendo casi nula después de tres meses (Chujo, 1966).

El proceso de vernalización ocurre a temperaturas entre 0° C y 12°C (Trione & Metzger, 1970). Los genotipos de trigo primaveral generalmente requieren temperaturas entre 7° C y 18°C durante 5 a 15 días para la inducción floral, mientras que los genotipos invernales necesitan temperaturas entre 0° C y 7°C durante 30 a 60 días (Evans et al., 1975). La vía de vernalización está controlada por al menos cuatro genes principales (Figura 3), *Vrn-1*, *Vrn-2*, *Vrn-3*, y *Vrn-4*, cada uno con funciones específicas en la regulación del tiempo de floración. La combinación de alelos en estos genes en los tres sub-genomas determina si el cultivar es invernal (requiere vernalización para pasar al estadio reproductivo), primaveral (insensible o parcialmente insensible a la vernalización) o semi-primaveral o facultativo (requerimiento de frío moderado) (Kamran et al., 2014). Sin embargo, la principal fuente de variabilidad fenotípica en los requerimientos de vernalización en el trigo cultivado se debe a las diferencias alélicas encontradas en el locus *Vrn-1* (Basualdo et al., 2011).

El gen *Vrn-1* codifica un factor de transcripción de tipo MADS-box y desempeña un papel crucial en la respuesta a la vernalización, regulando la transición del meristemo apical de la yema vegetativa a la fase reproductiva. Este gen promueve la floración al inducir genes necesarios para el desarrollo de la espiga y el alargamiento del tallo, especialmente después de la exposición a bajas temperaturas. El trigo panadero posee tres copias del gen *Vrn-1* en cada uno de sus sub-genomas, *Vrn-A1*, *Vrn-B1* y *Vrn-D1*, localizados en el brazo largo de los cromosomas homólogos 5A, 5B y 5D (Yan et al., 2003). A pesar de que el alelo invernal es el ancestral, el carácter dominante es el primaveral, y los trigos invernales son aquellos que poseen el alelo invernal en los tres sub-genomas (Fu et al., 2005; Yan et al., 2004). Varios alelos han sido reportados por presencia de inserciones o deleciones en las regiones regulatorias de los tres genes homeólogos. Diversas combinaciones de los alelos primaverales (dominantes) *Vrn-A1*, *Vrn-B1* y *Vrn-D1* son las más comunes entre las variedades de trigo a nivel mundial (Gómez et al., 2014).

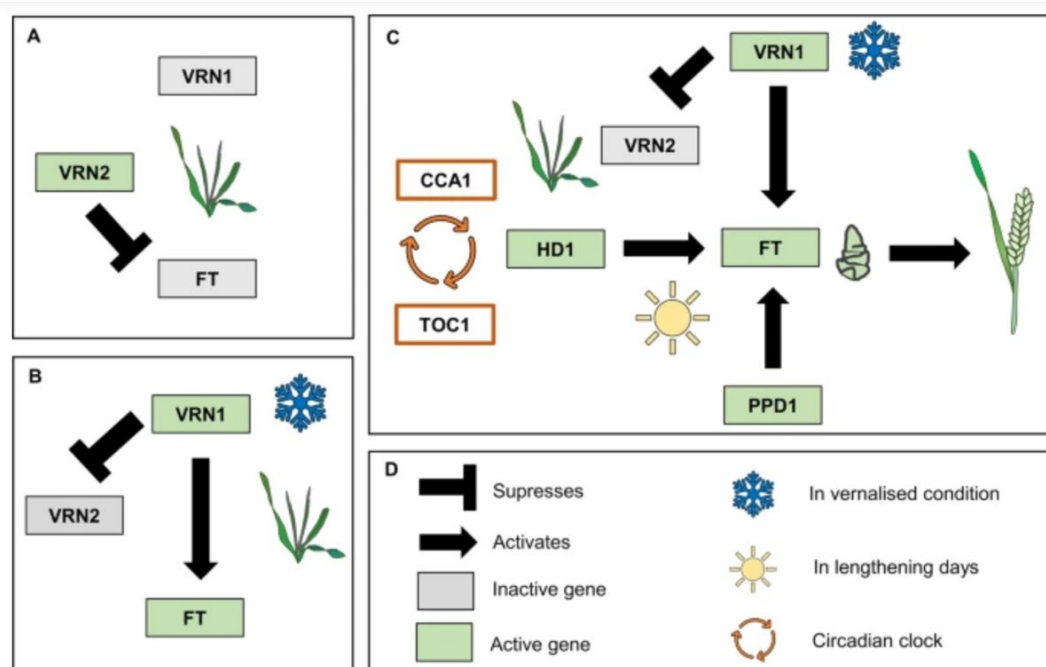
El gen *Vrn-2* actúa como represor de la floración, siendo inhibido por *Vrn-1* durante la vernalización, lo que permite la floración una vez que se ha cumplido el requisito de fríos. La localización precisa del *Vrn-2* no está completamente definida, aunque varios estudios lo sitúan en el cromosoma 5, con evidencia de eventos de duplicación, eliminación y translocación que afectan su ubicación en diferentes



variedades de trigo (Tan & Yan, 2016; Yan et al., 2004). El gen *Vrn-3*, ubicado en el cromosoma 7 en los tres sub-genomas, codifica una proteína móvil conocida como florífero o *FLOWERING LOCUS T* (FT), que actúa común activador de la floración. *Vrn-3* trabaja en conjunto con *Vrn-1* para promover la floración bajo condiciones de fotoperíodo largo (Yan et al., 2006). El gen *Vrn-4* también está involucrado en la regulación de la respuesta a la vernalización, contribuyendo a la modulación del tiempo de floración en función de las condiciones ambientales (Jardón et al., 2023). Este gen codifica una copia adicional del gen *Vrn-1*. *Vrn-4* está localizado en la región centromérica del cromosoma 5D y se originó por la inserción de un segmento que contiene el gen *Vrn-1* proveniente del cromosoma 5AL (Kippes et al., 2015).

**Figura 3**

*Mecanismo de regulación genética de la floración en trigo*



*Nota.* Tomado de Hyles et al. (2020).

### 2.2.2. Fotoperíodo

El gen *Ppd-1* desempeña un papel fundamental en la regulación de la respuesta del trigo al fotoperíodo y su adaptación a diferentes condiciones ambientales (Figura 3). En el trigo hexaploide, este gen presenta tres copias principales, *Ppd-A1*, *Ppd-B1* y *Ppd-D1*, localizadas en los cromosomas 2A, 2B y 2D respectivamente. De estas, el *Ppd-D1* es el que tiene el mayor efecto sobre la insensibilidad al fotoperíodo, seguido por *Ppd-B1*, mientras que *Ppd-A1* tiene un impacto más débil (Whittal et al., 2018). El carácter dominante es la insensibilidad, siendo los trigos sensibles aquellos que poseen el alelo sensible en los tres sub-genomas.

Las variantes dominantes del gen *Ppd-1*, como *Ppd-D1a*, confieren insensibilidad al fotoperíodo, permitiendo que las plantas florezcan rápidamente en condiciones de días

cortos. Este rasgo es beneficioso en climas donde la floración temprana es crucial para evitar el estrés ambiental al final del ciclo de cultivo. Por otro lado, las variantes recesivas, como *Ppd-D1b*, hacen que las plantas sean más sensibles al fotoperíodo, requiriendo días largos para inducir la floración (Díaz et al., 2012; Shaw et al., 2012). La insensibilidad al fotoperíodo no solo influye en el tiempo de floración, sino que también está asociada con otros rasgos agronómicos importantes, como la altura de la planta, el número de espiguillas fértiles y el rendimiento. En general, las variantes insensibles al fotoperíodo tienden a reducir la altura de la planta, aumentar el número de espiguillas fértiles y mejorar la adaptabilidad del trigo a diferentes entornos (Zhang et al., 2019).

### 2.2.3. Precocidad intrínseca

Los genes que influyen en la duración del ciclo de vida del trigo en condiciones en las que se han cumplido los requisitos de vernalización y fotoperíodo son conocidos como loci de "*Earliness per se*" (*EPS*) o precocidad intrínseca (Snape et al., 2001). Los diferentes alelos del gen *Eps* pueden generar variaciones en el tiempo de floración, desde ciclos más cortos hasta más largos, lo que permite ajustar la adaptación de la planta a diversas condiciones ambientales. Estas variaciones impactan directamente en la duración de las fases del desarrollo de la planta, sin depender de estímulos externos, lo que permite optimizar el rendimiento en diversos ambientes (Faricelli et al., 2010; Lewis et al., 2008).

### 2.2.4. Interacción entre vernalización y fotoperíodo

En genotipos sensibles al fotoperíodo y bajo condiciones de días largos, la proteína FT1, estimulada por la expresión de *Ppd-1* (gen relacionado con la respuesta al fotoperíodo), impulsa la transición del estado vegetativo al reproductivo al regular la expresión de genes necesarios para el desarrollo de la espiga y la elongación del tallo, incluyendo la producción de ácido giberélico. Por otro lado, el gen *Vrn-1* (gen relacionado con la respuesta a la vernalización) también induce la floración al promover la expresión de FT1 una vez que se han cumplido los requerimientos de frío (Pearce et al., 2013). FT1 desempeña un papel central en la coordinación de esta transición en el trigo, al ser un punto de convergencia entre las vías de fotoperíodo y vernalización. La regulación de FT1 por el fotoperíodo y la vernalización muestra una compleja interacción, donde *Ppd-1* actúa como promotor y *Vrn-2* como represor. En genotipos invernales, la vernalización induce la expresión de *Vrn-1* y reduce la de *Vrn-2*, lo que ocasiona un retraso en la transición de estado vegetativo a reproductivo cuando se siembran en días largos sin vernalización (Chen & Dubcovsky, 2012). Por otro lado, en genotipos primaverales, la vernalización no parece tener un impacto significativo en esta transición, sugiriendo una regulación diferencial de FT1 entre genotipos de invierno y primavera (Jardón et al., 2023).

### 2.2.5. Formación del rendimiento

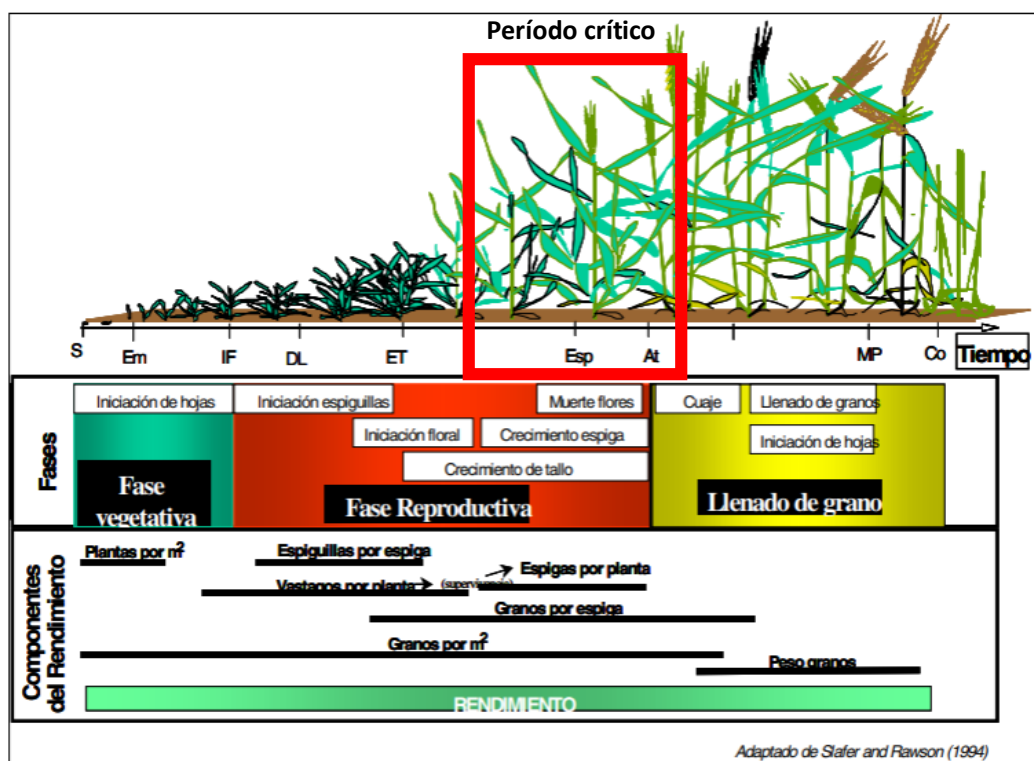
El rendimiento del trigo es el resultado de la interacción compleja entre factores genéticos, fisiológicos y ambientales. Los componentes clave que determinan el

rendimiento en trigo son: el número de granos por unidad de área y el peso de los granos. El número de granos se define por el número de espigas por unidad de área y los granos por espiga. A su vez, los granos por espiga se dividen en el número de espiguillas por espiga y el número de granos por espiguilla. El peso de los granos se determina por la tasa y la duración del llenado de grano (Miralles et al., 2014). Factores como la duración del período de pre-antesis y las condiciones ambientales durante la fase de espigazón afectan directamente este componente. Por otro lado, el peso de grano suele tener menor variabilidad y está influenciado por la disponibilidad y la eficiencia de uso de recursos durante el llenado de grano.

A lo largo de las distintas etapas de desarrollo del trigo, se van definiendo diversos componentes que determinan el rendimiento (Figura 4). En las etapas iniciales se define el número máximo de macollos por unidad de superficie, lo cual determinará el número potencial de espigas, aunque no todas contribuirán al rendimiento final. La etapa vegetativa, que incluye el macollaje, está fuertemente influenciada por la temperatura y la vernalización, es decir, su duración depende en gran medida de estos dos factores (Allard et al., 2012). El número de granos se establece desde las etapas iniciales del cultivo hasta la antesis, afectado principalmente por la temperatura y el fotoperíodo. Por último, el peso del grano se determina durante el llenado de grano, al final del ciclo, este se ve altamente influenciado por la temperatura y generalmente muestra una relación inversa con el número de granos (Kino et al., 2020).

**Figura 4**

*Diagrama: etapas de desarrollo del trigo y componentes del rendimiento*



*Nota.* Tomado de Slafer y Rawson (1994).

Cualquier tipo de estrés durante las etapas mencionadas anteriormente puede generar pérdidas de rendimiento, cuya magnitud varía según el momento del ciclo en que ocurra y la intensidad del estrés. Fischer (1985) señaló que el período previo al llenado de los granos, cuando las espigas están en crecimiento activo, es el momento más crítico para la determinación del número de granos potencial y el rendimiento total potencial. La alta sensibilidad del número de granos potencial a las condiciones de crecimiento del cultivo durante este período se debe a la limitada disponibilidad de carbohidratos asignados al desarrollo de las espigas, necesarios para sostener el crecimiento de las flores que se están formando.

#### **2.2.6. Efecto del coeficiente fototermal y temperatura en el crecimiento y desarrollo**

La temperatura influye en la duración de todas las etapas ontogénicas del cultivo, desde la emergencia hasta la madurez fisiológica. A medida que aumenta la temperatura, el desarrollo se acelera, lo que provoca un acortamiento de las diferentes fases ontogénicas (Salinas, 2015). El coeficiente fototermal (Q) se define como la relación entre la radiación efectiva diaria en la superficie y la temperatura media diaria, siendo una medida del potencial de crecimiento por unidad de tiempo térmico de desarrollo. Durante el período crítico, este índice permite relacionar el efecto positivo de la radiación con el efecto negativo de la temperatura sobre la tasa de crecimiento y la determinación del número de granos (Fischer, 1985).

Este índice ha demostrado ser un buen estimador del número de granos por metro cuadrado (GN) y del rendimiento del cultivo, ya que un mayor valor de Q implica una mejor disponibilidad de recursos energéticos para la formación de granos. Estudios previos han mostrado que la respuesta del número de granos al coeficiente fototermal varía entre diferentes cultivares de trigo, debido principalmente a diferencias en el índice de fertilidad de la espiga, lo cual sugiere que la capacidad de aprovechar la radiación solar y las temperaturas durante esta etapa crítica está, en parte, determinada por las características genéticas de cada cultivar (Rondini & Zugasty, 2009).

La fecha óptima de espigazón generalmente ocurre cuando, durante la antesis, se combinan un bajo riesgo de heladas y un alto coeficiente fototermal (Magrin et al., 1993). Esto permite la producción de grandes cantidades de biomasa, maximizando la interceptación de radiación y aumentando el número de granos por unidad de superficie (Gómez et al., 2012). En las condiciones de Uruguay, esta fecha se sitúa entre el 25 de septiembre y el 20 de octubre (Hoffman et al., 2003).

Durante la espigazón y el llenado de granos, las altas temperaturas afectan la tasa de desarrollo, lo que reduce la duración de estas fases y tiene un impacto negativo en la diferenciación del número de granos, disminuyendo así el rendimiento (Salinas, 2015). Además, estas temperaturas pueden acortar el período de llenado y reducir el peso potencial de los granos, es decir, el peso que un grano podría alcanzar sin la competencia de los demás (Abbate, 2004).

### 3. Materiales y métodos

#### 3.1. Localización espacial y temporal

El experimento se llevó a cabo en el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), en la estación experimental La Estanzuela, en la unidad experimental el lago, en el campo número 1, entre el 28 de abril de 2023 y el 26 de diciembre del 2023. La información climática fue obtenida de tres fuentes distintas. Los datos de temperaturas diarias fueron extraídos de la base de datos de INIA (2023; histórico 1965-2023). Los datos de radiación fueron obtenidos de National Aeronautics and Space Administration (NASA, 2024). Dentro del Data Access Viewer, se seleccionó el lugar de INIA La Estanzuela, donde se realizó el ensayo (coordenadas: Latitud -34.35 y Longitud -57.69). Para este sitio, se seleccionaron los datos mensuales de la variable “All Sky Surface Shortwave Downward Irradiance” para la serie histórica 1965 a 2023 y los valores diarios para el año 2023. Los valores de fotoperíodo fueron calculados utilizando el paquete “suncalc” en el software RStudio ingresando las mismas coordenadas y tomando la secuencia del primero de enero de 2023 al treinta y uno de diciembre de 2023.

#### 3.2. Material vegetal

Se sembraron un total de 19 materiales con el objetivo de abarcar todas las posibles combinaciones alélicas del gen *Vrn-1*, incluyendo materiales comerciales y líneas avanzadas, tanto de INIA como de otros criaderos (Tabla 1). Los materiales de trigo fueron seleccionados en base a información de marcadores moleculares obtenidos previamente en el marco de un proyecto de Maestría. Los materiales se clasificaron en GF según la información alélica para los genes *Vrn-1* y *Ppd-1*: Primaverales Insensibles (SI), Primaverales Sensibles (SS) e Invernales Insensibles (WI) basados en la caracterización de alelos de vernalización (primaveral o invernal) y fotoperíodo (insensible o sensible).

#### 3.3. Experimento a campo

Para llevar a cabo el experimento se utilizó un diseño de bloques incompletos aleatorizados (*Alpha-lattice*) con dos repeticiones, en siete fechas de siembra. Sin embargo, para esta tesis, se utilizaron y tomaron datos para cuatro de las siete fechas primera fecha: 28 de abril, tercera fecha: 6 de junio, quinta fecha: 20 de julio y séptima fecha: 1 de septiembre. La unidad experimental fue una parcela de 6 surcos de 3 metros. La densidad de siembra en cada parcela se fijó en 50 semillas viables por metro lineal, equivalente a 294 semillas/m<sup>2</sup>. Para calcular los gramos a sembrar, se estimaron el peso de mil semillas, el porcentaje de pureza y la germinación de cada material. La germinación se evaluó con 100 semillas colocándolas en hojas humedecidas y mantenidas en cámara durante nueve días, realizando conteos a los tres, seis, y nueve días para registrar el porcentaje de germinación y la presencia de patógenos. La cantidad de

semillas a sembrar por parcela se calculó con la fórmula: Gramos a sembrar = Peso de mil semillas \* 12000 / (% pureza \* % germinación).

La semilla fue tratada con el curasemillas de acción insecticida y fungicida de nombre comercial Chucaro, compuesto por Prothioconazole, Tebuconazole, Fluoxastrobin y Clotianidin. Se utilizó la dosis recomendada por el fabricante, siendo esta de 1500 cc por cada 100 kg de semilla.

En cada parcela, al momento de emergencia, se marcaron dos surcos de un metro lineal con aproximadamente 50 plantas, evitando los surcos externos. En cuanto a la fertilización, se procuró que las condiciones de crecimiento no fueran limitantes. Para ello, se aplicaron 200 kg de nitrógeno, distribuidos en tres etapas: al momento de la siembra, en el estadio Z2.2 y en el estadio Z3.0, utilizando 55 gramos de urea por parcela.

Además, se implementó un control total de enfermedades y plagas, similar al manejo de la fertilización y riego, para evitar su aparición y asegurar condiciones óptimas de crecimiento. También se realizaron aplicaciones de riego debido a la carencia de precipitaciones en ciertos momentos del ciclo. El detalle de las aplicaciones y sus motivos se presenta en el anexo A.

**Tabla 1**

*Lista de materiales de trigo: alelos Vrn-1 y Ppd-1, grupo fenológico, y año de inscripción/ingreso*

Material/ sub-genoma	Tipo	<i>Vrn-A1</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	GF	Año
<b>GENESIS 6.81 (LE 2381)</b>	Cultivar	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	WI	2014
<b>LE 2478</b>	Línea avanzada	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	WI	2021
<b>NOGAL</b>	Cultivar	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	WI	2008
<b>GENESIS 2366 (LE 2366)</b>	Cultivar	<i>Vrn-A1a</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1b</i>	SS	2012
<b>INIA GORRION (LE 2245)</b>	Cultivar	<i>vrn-A1</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1b</i>	SS	2001
<b>INIA TIJERETA (LE 2210)</b>	Cultivar	<i>Vrn-A1a</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1b</i>	SS	1998
<b>FUSTE</b>	Cultivar	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>ppd-D1b</i>	SI	2014
<b>INIA CARPINTERO (LE 2333)</b>	Cultivar	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	SI	2008
<b>INIA MIRLO (LE 2189)</b>	Cultivar	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	SI	1996
<b>TBIO AUDAZ</b>	Cultivar	<i>vrn-A1</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	SI	2019
<b>GENESIS 4.33 (LE 2433)</b>	Cultivar	<i>vrn-A1</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	SI	2018
<b>LE 2468</b>	Línea avanzada	<i>vrn-A1</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	SI	2019
<b>BAGUETTE PREMIUM 11</b>	Cultivar	<i>Vrn-A1b</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	SI	2006
<b>GUAYABO</b>	Cultivar	<i>Vrn-A1b</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	SI	2018
<b>GENESIS 6.87 (LE 2387)</b>	Cultivar	<i>Vrn-A1b</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	SI	2022
<b>GENESIS 110 (LE 2475)</b>	Cultivar	<i>Vrn-A1b</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	SI	2024
<b>LE 2420</b>	Línea avanzada	<i>Vrn-A1b</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	SI	2013
<b>GENESIS 2354 (LE 2354)</b>	Cultivar	<i>Vrn-A1a</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	SI	2010
<b>GENESIS 6.28 (LE 2428)</b>	Cultivar	<i>Vrn-A1a</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>Ppd-A1b</i>	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	SI	2018

*Nota.* Los materiales se clasificaron en grupos fenológicos (GF) según: Primaverales Insensibles (SI), Primaverales Sensibles (SS) e Invernales Insensibles (WI) basados en

la caracterización de alelos de vernalización (primaveral o invernal (negrita)) y fotoperiodo (insensible o sensible (negrita)). Nomenclatura de alelos: *Vrn-A1a* “primaveral fuerte”, *Vrn-A1b* “primaveral débil” y *vrn-A1* “invernal” (Yan et al., 2004); *Vrn-B1* “primaveral” y *vrn-B1* “invernal” (Fu et al., 2005); *Vrn-D1* “primaveral” y *vrn-D1* “invernal” (Fu et al., 2005). *Ppd-A1b* “sensible” (Wilhelm et al., 2009); *Ppd-B1a* “insensible” y *Ppd-B1b* “sensible” (Díaz et al., 2012); *Ppd-D1a* “insensible” y *Ppd-D1b* “sensible” (Beales et al., 2007).

### 3.4. Variables registradas a campo

En cada parcela se registró, la fecha al estado fenológico de 1 nudo, correspondiente a Zadoks 3.1 (Z31), la fecha a espigazón o Z55, y la fecha a madurez fisiológica (Z87). Para determinar el estado fenológico de espigazón de la parcela, se registró tres veces por semana, el porcentaje de la parcela ya espigada. Con dichos valores se ajustó un modelo para obtener la fecha estimada en el que el 50% de las plantas de la parcela estuvieran espigadas.

Para la determinación del estado fenológico de madurez fisiológica, en cada parcela se marcaron 30 espigas en similar estado de desarrollo y una vez por semana se cosecharon aleatoriamente dos espigas marcadas, de las cuales se retiraron los 6 granos centrales de cada espiga. Los 12 granos colectados se secaron a 60 °C durante 72 horas previo a registrar el peso seco. El muestreo se realizó semanalmente hasta obtener peso seco constante y por ende fin de llenado de grano. Con dichos valores se ajustó un modelo logístico para determinar la fecha exacta en la que el material llegó a madurez fisiológica, cuando el grano ha alcanzado su máximo peso seco y ya no acumula más nutrientes o materia seca. La información correspondiente a fenología fue obtenida previamente en el marco de un proyecto de Maestría.

Al momento de madurez a cosecha, se cosecharon los dos surcos dentro de una misma parcela por separado, utilizando tijeras para cortar las plantas al ras del suelo. Cada surco cosechado se almacenó en bolsas de papel individuales, junto con su respectivo identificador correspondiente a la parcela y al surco. El rendimiento total se obtuvo cosechando la parcela total (los 6 surcos) con una cosechadora Wintersteiger modelo Cibus F colocando todos los granos correspondientes a la parcela en una bolsa de tela referenciada con el número de parcela.

### 3.5. Procesamiento de muestras post cosecha y determinación de componentes de rendimiento

Cada bolsa con los surcos cosechados fue examinada de forma individual tras un período de a al menos dos semanas de almacenaje en cámara, a una temperatura de 8 °C y 50% de humedad relativa. Posteriormente, el contenido de cada bolsa fue extraído y pesado con una balanza marca OHAUS, para determinar el peso total del surco. A continuación, las espigas fueron cortadas y contabilizadas para registrar el número total de espigas por surco. Cada grupo de espigas se dispuso sobre una base negra para tomar



un registro fotográfico, (Figura 5). Luego, cada espiga individual se sometió a un proceso de trillado manual usando una goma, separando los granos de forma individual. Los granos obtenidos se almacenaron en sobres individuales identificados con surco y parcela correspondiente. Se registraron fotografías de los granos de cada espiga para su posterior análisis y conteo, complementadas con el pesaje de estos para evaluar su masa total. El pesaje de los granos se realizó utilizando una balanza de precisión marca OHAUS, modelo EXPLORER. Para el recuento de los granos, se utilizó la aplicación CountThings, la cual permitió realizar un conteo rápido y eficiente (Figura 6).

Una vez recopilados todos los datos, estos fueron exportados a una planilla de Excel para armar la base de datos final, que incluyó todas las variables recolectadas. Esta base de datos fue utilizada para realizar el análisis estadístico en el software R. Las variables de interés analizadas incluyeron grados días a primer nudo, a espigazón y a madurez fisiológica, rendimiento, y componentes del rendimiento: número de espigas, número de granos por espiga y peso de mil granos. El cálculo del peso de mil granos se realizó utilizando las medias ajustadas del peso y número de granos por espiga.

### **Figura 5**

*Espigas correspondientes al surco A del plot 203 dispuestas sobre base negra para registro fotográfico*



## Figura 6

Metodología utilizada para el pesado de grano y conteo fotográfico con CountThings para análisis



### 3.6. Cálculo de Grados días

Dado que el trigo se cultiva en varios entornos y en diferentes épocas del año, para comparar las tasas de desarrollo en distintas condiciones, donde la velocidad varía, es práctica común ajustar el desarrollo de la planta en función de la temperatura y la duración del día utilizando el tiempo térmico acumulado o grados día (GD). GD se calcula sumando las temperaturas promedio diarias de acuerdo con la ecuación:

$$GD = \sum_{i=1}^n \left( \frac{T_{m\acute{a}x} + T_{m\acute{i}n}}{2} - T_{base} \right) \Delta t$$

Donde,  $T_{base}$  refiere a la temperatura base, que en el caso del trigo se suele utilizar 0,  $T_{m\acute{a}x}$  refiere a la temperatura máxima de cada día,  $T_{m\acute{i}n}$  a la temperatura mínima de cada día y  $\Delta t$  la cantidad de días.

### 3.7. Análisis estadístico para cálculo de medias ajustadas de las variables registradas

Una vez conformada la base de datos, se procedió a obtener las medias ajustadas para las variables de interés. Las mismas fueron ajustadas mediante modelos lineales mixtos utilizando el paquete lme4 del software gratuito RStudio versión 4.4.1. El propósito de obtener estas medias ajustadas recae en obtener una medida más precisa de las variables de interés eliminando la influencia de factores de variabilidad asociados al diseño experimental.

Se emplearon tres modelos diferentes según el nivel de la variable de respuesta y la escala a la cual se trabajó. El modelo para ajustar las variables medidas a nivel de parcela fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + G_i + F_j + (GF_{if}) + B_k + R_l + \varepsilon_{ijkl}$$

con:  $i = 1, 2, \dots, 19$ ;  $j = 1, 2, 3, 4$ ;  $k = 1, 2, \dots, 16$ ; y  $l = 1, 2, \dots, 8$ , donde:  $Y_{ijkl}$  representa la variable de respuesta, ya sea rendimiento o GD a primer nudo, a espigazón o madurez fisiológica para el  $i$ -ésimo genotipo, en la  $j$ -ésima fecha de siembra, en el  $k$ -ésimo bloque y en la  $l$ -ésima repetición,  $\mu$  es el intercepto o la media general,  $G_i$  es el efecto fijo del  $i$ -ésimo genotipo,  $F_j$  es el efecto fijo de la  $j$ -ésima fecha de siembra,  $GF_{if}$  es el efecto fijo de la interacción entre el  $i$ -ésimo genotipo y la  $j$ -ésima fecha de siembra,  $B_k$  es el efecto aleatorio del  $k$ -ésimo bloque, que se asume distribuido de forma independiente e idéntica (iid) como  $B_k \sim N(0, \sigma_B^2)$ ,  $R_l$  es el efecto aleatorio de la  $l$ -ésima repetición, que se asume distribuido iid como  $R_l \sim N(0, \sigma_R^2)$ , y  $\varepsilon_{ijkl} \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2)$ , es el error experimental asociado al  $i$ -ésimo genotipo, en la  $j$ -ésima fecha de siembra, en el  $k$ -ésimo bloque y en la  $l$ -ésima repetición.

El modelo para ajustar la variable número de espigas, medida a nivel de surco, fue igual al descrito para las variables medidas en parcela con la adición del efecto aleatorio del surco  $S_{m(ijkl)}$  ( $m = 1, 2$ ) anidado al  $i$ -ésimo genotipo, en la  $j$ -ésima fecha de siembra, en el  $k$ -ésimo bloque y en la  $l$ -ésima repetición, con distribución iid  $\sim N(0, \sigma_S^2)$ . Finalmente, el modelo para ajustar las variables número de granos por espiga y peso de mil granos, medida a nivel de espiga, fue igual al segundo modelo descrito con la adición del efecto aleatorio de la espiga  $E_{n(ijklm)}$  ( $n = 1, 2, 3 \dots n$ , siendo  $n$  el número de espigas de cada cultivar, en cada fecha de siembra, en cada bloque, en cada repetición y en cada surco) anidado al  $i$ -ésimo genotipo, en la  $j$ -ésima fecha de siembra, en el  $k$ -ésimo bloque, en la  $l$ -ésima repetición y en el  $m$ -ésimo surco, con distribución iid  $\sim N(0, \sigma_E^2)$ .

Una vez obtenidas las medias ajustadas se procedió a realizar un análisis entre los grupos de materiales clasificados según los GF descritos en la Tabla 1, para cada fecha de siembra. El modelo utilizado fue:

$$Y_i = \mu + G_i + \varepsilon_i$$

con:  $i = 1, 2, 3$ , donde:  $Y_i$  representa la variable de respuesta ya sea rendimiento y sus componentes o GD a primer nudo, a espigazón o madurez fisiológica para el  $i$ -ésimo nivel de grupo,  $\mu$  es el intercepto o la media general,  $G_i$  es el efecto fijo del  $i$ -ésimo grupo y  $\varepsilon_i \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2)$ , es el error experimental asociado al  $i$ -ésimo grupo.

### 3.8. Definición de grupo fenológico

Para clasificar los 19 materiales en sus respectivos grupos fenológicos, se utilizó tanto la información alélica obtenida mediante marcadores moleculares como un análisis basado en la duración de la fase entre emergencia y espigazón, expresada en unidades térmicas. Para ello, una vez calculadas las medias ajustadas de todas las variables, se graficó la duración de la fase entre emergencia y espigazón (expresada en unidades térmicas) en función del fotoperiodo promedio de dicha fase. Para este análisis, se ajustó una regresión lineal con el objetivo de determinar el intercepto, que representa la duración teórica máxima de la fase, y la pendiente, que refleja la sensibilidad al fotoperiodo medida en  $^{\circ}\text{Cd h}^{-1}$ . Cabe destacar que se incluyeron únicamente las primeras cinco fechas de siembra, incluyendo aquellas que corresponden a la tesis de maestría y que no fueron utilizadas en esta tesis. Se descartaron la sexta y séptima fecha debido a que los materiales invernales no lograron completar los requerimientos de vernalización, lo que imposibilitó realizar un ajuste lineal adecuado.

## 4. Resultados

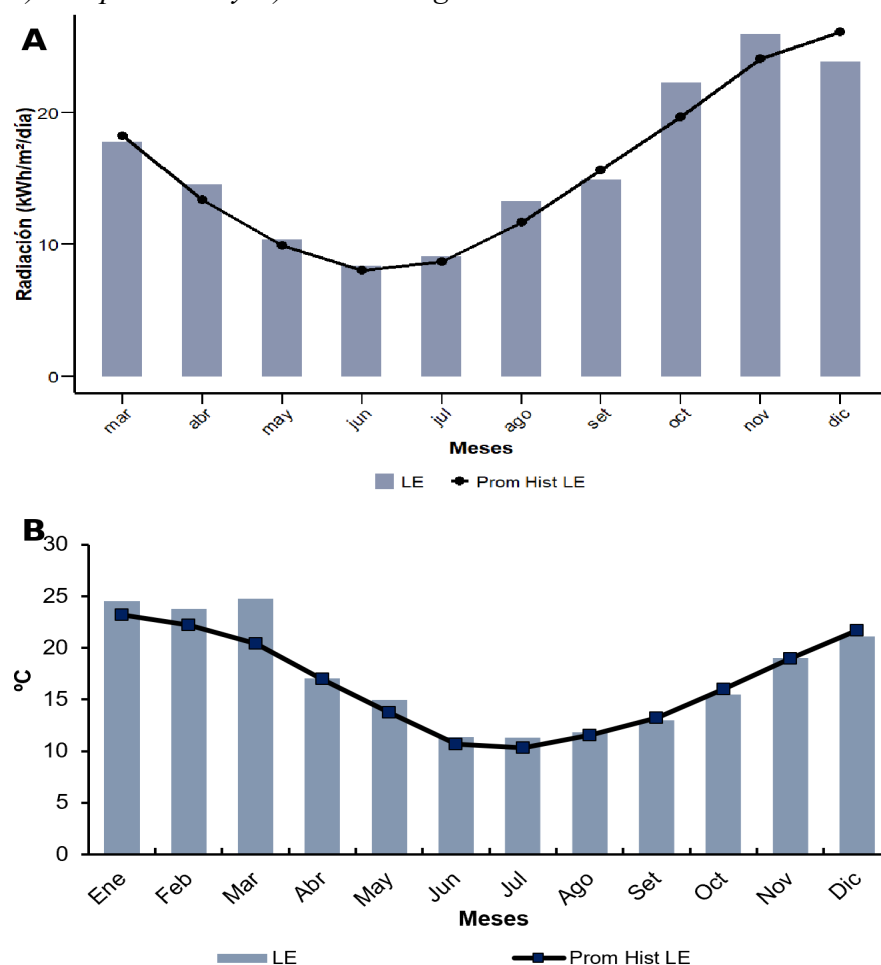
### 4.1. Descripción climatológica del año

En la localidad de LE, las temperaturas medias mensuales presentaron algunas variaciones en comparación con el promedio histórico a lo largo del año (Figura 7B). Durante los primeros meses (enero a marzo), las temperaturas se mantuvieron por encima del promedio histórico, indicando un verano más cálido de lo habitual. Con el avance del otoño, entre abril y junio, las temperaturas comenzaron a alinearse con el promedio histórico, sin embargo, en junio se observó una ligera tendencia a mantenerse por encima de dicho promedio. Durante el invierno, particularmente en julio y agosto, las temperaturas descendieron considerablemente, alcanzando valores cercanos al promedio histórico y manteniendo esta tendencia hasta septiembre. En los meses de primavera (octubre a diciembre), las temperaturas se mantuvieron por debajo del promedio histórico, lo cual favoreció un llenado de grano óptimo, especialmente en octubre y noviembre, caracterizando una primavera más fresca en comparación con años anteriores.

En cuanto a la radiación en el primer semestre del 2023 los niveles fueron levemente superiores al promedio histórico, lo cual sugiere condiciones más soleadas en comparación con años anteriores en ese mismo período (Figura 7A). Sin embargo, en septiembre, la radiación del 2023 descendió por debajo del promedio histórico, marcando un ligero retroceso en comparación con el comportamiento esperado. A partir de octubre, los valores de radiación en 2023 volvieron a superar el promedio, con un aumento significativo de aproximadamente  $10,8 \text{ MJ/m}^2/\text{día}$  en los meses de octubre y noviembre, lo que indica un incremento significativo de radiación en estos meses en comparación con el histórico. Esto sugiere que, pese a ciertas fluctuaciones, la radiación solar en 2023 se mantuvo en su mayoría por encima del promedio histórico, especialmente hacia el final del segundo semestre.

**Figura 7**

A) Temperaturas y B) Radiación global mensual en La Estanzuela: 2023 vs histórico



#### 4.2. Comportamiento de las variables agronómicas según fecha de siembra

Todas las variables agronómicas medidas mostraron cambios en sus patrones de distribución y en su grado de variabilidad a lo largo del año (Figura 8, Anexo B). Con relación a los GD acumulados hasta primer nudo, los valores registrados oscilan entre 400 y 1.200 GD (Figura 8A, Anexo B). La primera fecha de siembra presenta una concentración de valores en torno a los 1.000 GD, alcanzando un máximo de 1.200 GD, y mostrando una mayor variabilidad en comparación con las fechas de siembra posteriores. Por otro lado, la séptima fecha, registra los valores más bajos, alrededor de 600 GD, con una dispersión considerablemente menor. Las fechas intermedias, tercera y quinta, muestran valores promedio de 800 y 700 GD, respectivamente, con una distribución menos dispersa en comparación con la primera fecha de siembra.

En la variable GD acumulados hasta espigazón, los valores oscilan entre 500 y 2.500 GD (Figura 8B, Anexo B). La primera fecha de siembra presento una concentración en torno a los 1.750 GD, alcanzando un máximo de 2.400 GD y mostrando una variabilidad mayor en comparación con las demás fechas. Por el contrario, la séptima fecha, registra los valores más bajos, alrededor de 1.250 GD, con una dispersión mucho

menor. Las fechas intermedias, tercera y quinta, presentan valores promedios cercanos a los 1.500 GD, con una distribución menos dispersa en comparación con la primera fecha de siembra.

Los GD acumulados hasta madurez fisiológica varían entre 1.500 y 3.000 GD (Figura 8C, Anexo B). La primera fecha de siembra presenta una concentración en torno a los 2.400 GD, con una notable variabilidad que alcanza hasta los 2.800 GD. En contraste, la séptima fecha de siembra registra los valores más bajos, concentrados alrededor de 1.800 GD, con dispersión significativamente menor. Las fechas intermedias, tercera y quinta, muestran valores promedio de aproximadamente de 2.200 y 2.000 GD respectivamente, con una variabilidad reducida en comparación con la primera fecha de siembra.

El número de espigas por metro lineal mostró distribuciones similares entre las diferentes fechas de siembra, con valores mínimos son consistentes en todos los casos (Figura 8D, Anexo B). Los valores máximos se registraron en la primera y séptima fechas, alcanzando hasta 145 espigas por metro lineal. Por otro lado, la tercer y quinta fechas, presentan distribuciones más ajustadas, con máximos cercanos a 120 espigas por metro lineal.

En cuanto al número de granos por espiga, los valores varían entre 0 y 60 granos (Figura 8E, Anexo B). La primera fecha presenta un promedio de 38 granos por espiga, con un rango que varió entre 18 y 60 granos, indicando una alta variabilidad. La séptima fecha, aunque con un promedio menor, cercano a 25 granos por espiga, mostró una dispersión similar a la primera fecha de siembra. Por su parte, la tercera y quinta fechas presentan promedios similares a la primera fecha (aproximadamente 38 granos), pero con una menor variabilidad.

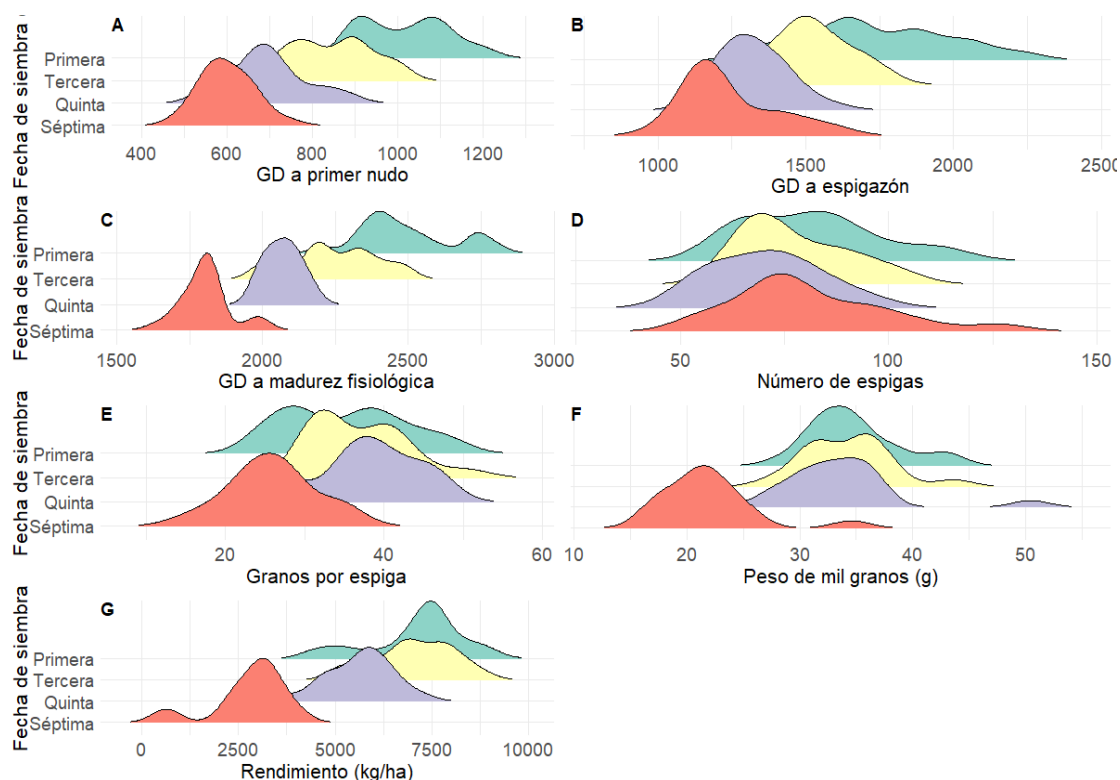
El peso de mil granos exhibe distribuciones homogéneas en la primera, tercera y quinta fechas, con promedios en torno a 35 gramos por mil granos y una variabilidad limitada (Figura 8F, Anexo B). Sin embargo, la séptima fecha muestra una marcada reducción en el peso, con un promedio cercano a 20 gramos, evidenciando una diferencia significativa respecto a las otras fechas de siembra.

Por último, en cuanto al rendimiento, este varía entre 0 y 10.000 kg/ha, dependiendo de la fecha de siembra (Figura 8G, Anexo B). La primera fecha alcanzó los rendimientos más altos, con un promedio de 7.500 kg/ha y valores máximos cercanos a 10.000 kg/ha, mostrando una gran dispersión. La séptima fecha 7, en contraste, muestra los rendimientos más bajos, con un promedio de aproximadamente 2.500 kg/ha y una menor variabilidad. La tercera fecha, con un promedio también cercano a 7.500 kg/ha, presento menor dispersión en comparación con la primera fecha, mientras que la quinta fecha promedio alrededor de 6.000 kg/ha, con una variabilidad similar a la tercera fecha.



**Figura 8**

*Distribución de variables fenológicas y de rendimiento según fechas de siembra*



### 4.3. Variación en la sensibilidad al fotoperíodo

Los resultados indican una variación significativa en la sensibilidad al fotoperíodo entre los materiales, evaluada en grados día (Figura 9). El intercepto representado en el eje x corresponde a la estimación de la duración del ciclo del cultivo en condiciones de fotoperíodo cero, calculado a partir de la tendencia observada en la sensibilidad del cultivo al fotoperíodo. Para la fase de emergencia a espigazón, la sensibilidad al fotoperíodo varió aproximadamente entre 100 y 650 GD h<sup>-1</sup>. La relación entre el intercepto de la regresión y la sensibilidad al fotoperíodo, representada por una línea común, indicó que toda la variación entre los materiales en la duración de la fase estaba impulsada por la sensibilidad al fotoperíodo. Esto quedó evidente ya que una mayor sensibilidad al fotoperíodo (valores negativos) se correlacionó con un intercepto más alto, destacando el papel dominante de la sensibilidad al fotoperíodo en los ajustes de la duración de la fase.

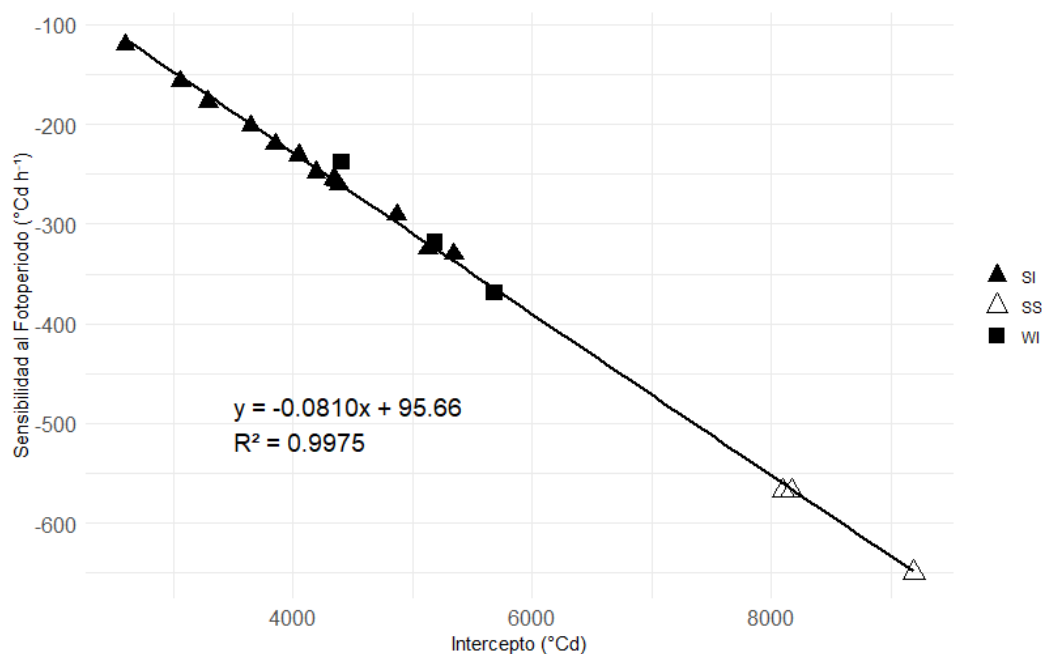
Cuando los materiales se categorizaron según los marcadores moleculares de los genes *Vrn-1* y *Ppd-1* (Tabla 1), surgieron patrones distintos. Los materiales clasificados como primaverales e insensibles (SI), que portaban al menos un alelo "primaveral" en *Vrn-1* y nula o baja respuesta al fotoperíodo, mostraron la menor sensibilidad al fotoperíodo. Por otro lado, los genotipos clasificados como primaverales y sensibles (SS), que portaban una combinación triple de alelos "sensibles" en los homólogos de *Ppd-1*, presentaron la mayor sensibilidad al fotoperíodo. Los materiales caracterizados como



invernales e insensibles (WI), que portaban una combinación triple de alelos "invernales" en *Vrn-1*, registraron valores de sensibilidad al fotoperíodo intermedios entre SI y SS.

### Figura 9

*Relación intercepto-sensibilidad al fotoperíodo en trigo por grupo fenológico (SI, SS, WI)*



*Nota.* Los grupos fenológicos son: SI (primaveral insensible), SS (primaveral sensible) y WI (invernal insensible).

#### 4.4. Comportamiento de las variables agronómicas según grupo fenológico

El efecto del GF fue significativo para las variables fenológicas analizadas, incluyendo GD al primer nudo, GD a espigazón y GD a madurez fisiológica, sin considerar la fecha de siembra. En contraste, el efecto sobre los componentes del rendimiento y sobre el rendimiento propiamente dicho no resultó tan consistente, ya que su significancia estuvo condicionada por la fecha de siembra (Anexo C).

En todas las fechas de siembra, los materiales del grupo WI requieren la mayor acumulación de GD para alcanzar el primer nudo (Z31), seguidos por el grupo SS y, finalmente, los del grupo SI (Figura 10A, Anexo B). A medida que la fecha de siembra se retrasa, los GD necesarios para alcanzar el primer nudo disminuyen de manera uniforme en todos los grupos, mientras que, en la última fecha de siembra, los GD se concentran, reflejando una menor variabilidad entre los grupos.

En relación con los GD a espigazón, los materiales del grupo SS muestran los valores más altos en las dos primeras fechas de siembra, seguidos por los del grupo WI y, por último, los del grupo SI. Sin embargo, al retrasar la siembra, los GD a espigazón disminuyen en todos los grupos, siendo esta reducción más pronunciada en el grupo SS.

En contraste, el grupo WI experimenta un aumento en los GD durante la última fecha de siembra (Figura 10B, Anexo B).

En cuanto a los GD a madurez fisiológica (Figura 10C, Anexo B), en las primeras dos fechas de siembra, los materiales del grupo SS presentan los valores más altos, seguidos por los del grupo WI y, finalmente, los del grupo SI. Conforme se retrasa la siembra, los materiales del grupo SS experimentan la mayor disminución en los GD, alcanzando valores similares a los del grupo SI en la séptima fecha. En contraste, los materiales del grupo WI mantienen los valores más altos de GD en la última fecha de siembra, siguiendo en un patrón similar al observado en los GD a espigazón. En las últimas fechas de siembra, se observa que, en lugar de una curva, algunos grupos de materiales presentan una flecha. Esto se debe a que, para todos los materiales de ese grupo, la madurez fisiológica ocurrió en el mismo momento, resultando en una variabilidad nula. Por esta razón, se optó por representar la media de la duración de esta etapa mediante una flecha.

En la variable número de espigas por metro lineal (Figura 10D, Anexo B), los materiales del grupo SS destacan en las fechas de siembra más tempranas, mostrando la mayor cantidad de espigas. Por su parte, los grupos WI y SI presentan en general menor cantidad de espigas, aunque con una alta variabilidad a lo largo de todas las fechas de siembra.

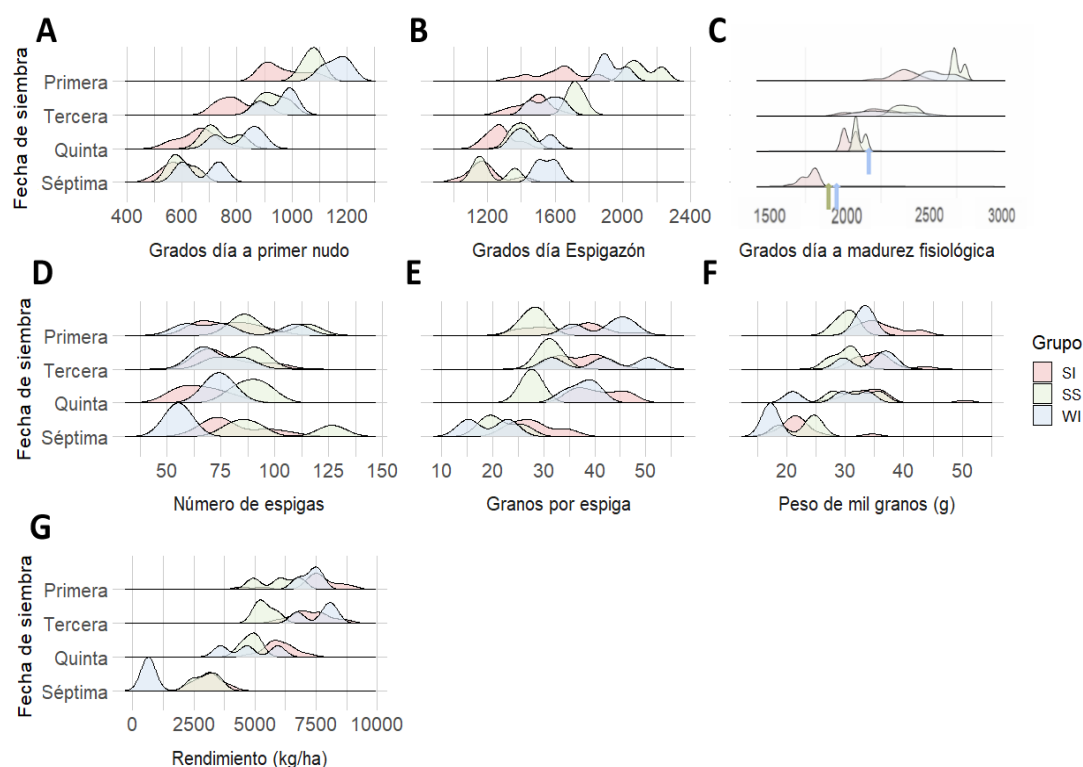
Respecto al número de granos por espiga (Figura 10E, Anexo B), no se observa un patrón claro de dominancia en función de las fechas de siembra. En las primeras dos fechas, los materiales del grupo WI presentan un mayor número de granos por espiga, mientras que en las dos últimas fechas los materiales del grupo SI muestran una leve ventaja. Los materiales del grupo SS, aunque con un menor número de granos, destacan por su estabilidad en todas las fechas, sugiriendo una menor sensibilidad a las condiciones de siembra.

Para el peso de mil granos (Figura 10F, Anexo B), en las fechas tempranas, los materiales del grupo SI mostraron el mayor peso de grano, mientras que en la última fecha este se vio significativamente reducido. Los grupos WI y SS muestran menor variabilidad el peso de mil granos, lo cual podría asociarse con una mayor estabilidad en el peso de grano para estos dos grupos.

Finalmente, el rendimiento (Figura 10G, Anexo B), mostró una mayor concentración en los materiales primaverales, aunque estos presentaron los valores promedio más bajos. El grupo SI logra los mayores rendimientos promedio, especialmente en las fechas tempranas. Por otro lado, los materiales invernales (WI) presentan una mayor variabilidad en el rendimiento, particularmente en las fechas de siembra tardías, reflejando una respuesta menos uniforme a estas condiciones.

**Figura 10**

*Distribución de variables agronómicas (fenológicas y de rendimiento) según grupo fenológico y fecha de siembra*



*Nota.* Los grupos fenológicos son: SI (primaveral insensible), SS (primaveral sensible) y WI (invernal insensible).

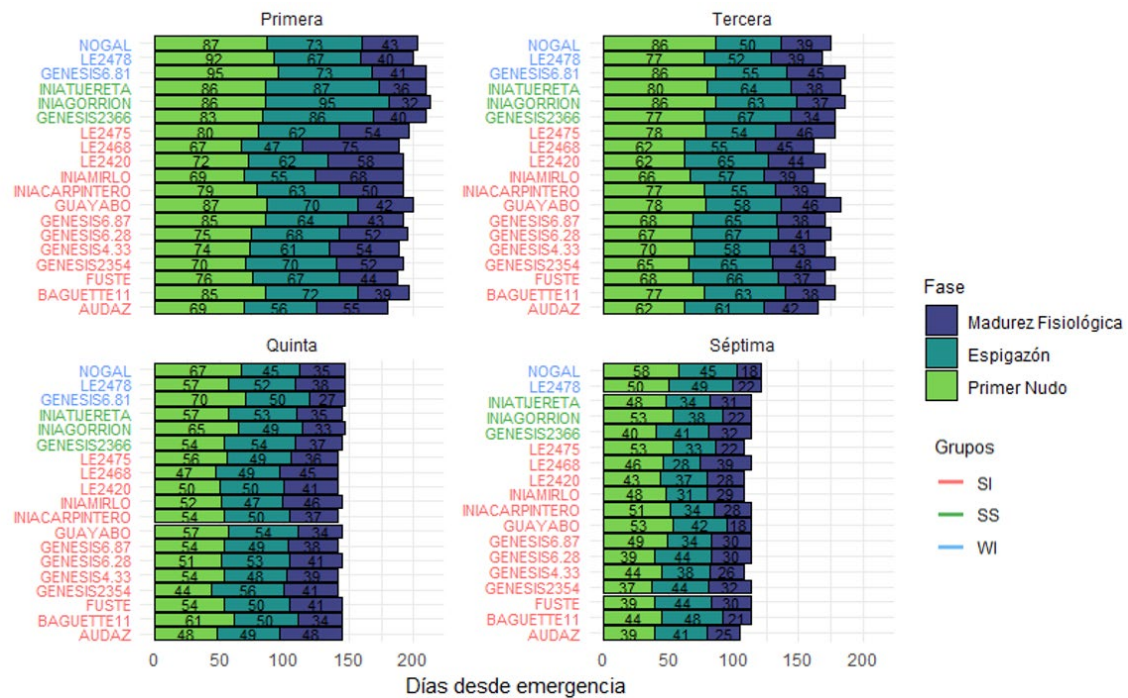
#### 4.5. Duración de etapas del ciclo del cultivo

En la siembra temprana, los cultivares muestran una duración más prolongada en todas las fases, siendo especialmente más largo el intervalo de emergencia a primer nudo, alcanzando hasta 95 días en el cultivar GENESIS 6.81 (Figura 11). Conforme la siembra se realiza en fechas posteriores, el ciclo de desarrollo se acorta de manera significativa. En la fecha de siembra óptima, aunque la duración de los intervalos disminuye en comparación con la temprana, aún se mantiene una duración considerable en la fase de emergencia a primer nudo. En contraparte, en la fecha de siembra tardía, los tres intervalos se reducen de manera considerable, y esta tendencia se intensifica aún más en la siembra muy tardía, donde la duración total de los intervalos es la menor de todas las fechas, alcanzando menos de 30 días en el intervalo de espigazón a madurez fisiológica en algunos cultivares. Se observa que la reducción en días del último intervalo no se explica en su mayoría por reducción en los grados días, sino por las elevadas temperaturas a la que se exponen los diferentes materiales cuando son sembrados tarde, cumpliendo en menos días calendario la suma térmica requerida. Este acortamiento del ciclo de desarrollo refleja cómo el retraso en la fecha de siembra impacta significativamente en la duración de cada etapa, particularmente en los intervalos de emergencia a primer nudo y primer nudo a espigazón, acelerando el desarrollo de los distintos materiales en respuesta

a las condiciones ambientales a las cuales son expuestos producto del momento en que ocurre la siembra.

**Figura 11**

*Comparación de duración de etapas de desarrollo en 19 materiales de trigo según fecha de siembra*



*Nota.* Los grupos fenológicos son: SI (primaveral insensible), SS (primaveral sensible) y WI (invernal insensible).

## 5. Discusión

### 5.1. Desbalance de los grupos

En el presente estudio se trabajó con un desbalance en la proporción de materiales entre los diferentes GF. Específicamente, los grupos SS y WI estuvieron subrepresentados (tres materiales en cada GF) en comparación con el grupo SI, que dominó el conjunto experimental (13 materiales). Sin embargo, se considera que esta disparidad no sesgó los resultados, ya que los materiales de los grupos SS y WI mostraron comportamientos similares dentro de cada grupo.

Esta tendencia en la composición de los materiales no es exclusiva de este estudio, sino que refleja un patrón general observado también en investigaciones realizadas con materiales utilizados comercialmente. Por ejemplo, Appendino et al. (2003) demostraron que la mayoría de los cultivares de trigo en Argentina tienen un hábito de crecimiento primaveral. Además, en un estudio de Fu et al. (2005) con 67 cultivares liberados entre 1930 y 2004, se encontró que el 92,5% de los cultivares poseían al menos un alelo de primavera, mientras que solo el 7,5% presentaban una combinación triple de alelos invernales, asociada al hábito de crecimiento invernal. De manera complementaria, Vanzetti et al. (2013) identificaron una alta frecuencia de alelos insensibles al fotoperíodo (72%), en comparación con los alelos que confieren sensibilidad al fotoperíodo (28%). Si bien estos estudios se realizaron con materiales sembrados en Argentina, la misma tendencia se observa a nivel nacional, con una mayor prevalencia de materiales del grupo SI y una representación minoritaria de los grupos SS y WI, sugiriendo que este GF de materiales (grupo SI) es el que muestra una mejor adaptación a nivel regional, si bien se está observando también un crecimiento en la frecuencia del grupo de los WI respecto al trabajo de Appendino et al. (2003).

Además, teniendo en cuenta solamente los materiales del grupo SI, estos podrían haberse subdividido según los diferentes alelos primaverales en el sub-genoma A (*Vrn-A1a* y *Vrn-A1b*), primaveral fuerte (*Vrn-A1a*) o primaveral débil (*Vrn-A1b*). A pesar de que en este trabajo no se analizó este aspecto, posibles análisis futuros podrían enfocarse en analizar si hay variaciones en la fenología o rendimiento asociadas a estos alelos a nivel de producción en Uruguay.

En este estudio, y al igual que Gómez et al. (2014), no se incluyeron materiales de trigo correspondientes al GF invernal sensible al fotoperíodo (WS). Esto se debe, principalmente a la baja proporción de materiales de trigo, tanto comerciales como líneas avanzadas, que muestren esta combinación para los genes *Vrn-1* y *Ppd-1*. Por otro lado, la falta de información sobre la precocidad intrínseca en el presente trabajo representa una limitante importante para interpretar completamente los resultados relacionados con la fenología del trigo. Este rasgo, que regula el tiempo de floración independientemente de la vernalización y el fotoperíodo, desempeña un papel clave en la adaptación fina de los genotipos a diferentes entornos y puede impactar significativamente la duración del ciclo de cultivo y, por ende, el rendimiento final. En sistemas productivos como los de

Uruguay, donde las fechas de siembra varían ampliamente, la precocidad intrínseca podría ser un factor determinante para la selección de cultivares. Los materiales con alta precocidad intrínseca podrían completar su ciclo más rápidamente en siembras tardías, mientras que los de baja precocidad podrían tener ciclos más largos, adaptándose mejor a siembras tempranas. Análisis futuros donde se incluya información para esta característica serán cruciales para profundizar en el entendimiento del comportamiento de estas variables agronómicas según el GF.

## **5.2. Comportamiento de las variables en las distintas fechas de siembra**

Todas las variables agronómicas registradas evidenciaron cambios en sus patrones de distribución y en su variabilidad a lo largo del año, lo cual refleja el impacto de la fecha de siembra sobre el cultivo de trigo. A medida que se retrasa la siembra, se observan variaciones en los valores y en la dispersión de cada variable, indicando cómo el cultivo responde de manera distinta a las condiciones cambiantes asociadas a las diferentes épocas de siembra (Figura 8).

### **5.2.1. Grados día**

Para todos los materiales, se observa que a medida que se atrasa la fecha de siembra, las diferentes etapas fenológicas (GD a primer nudo, GD a espigazón, y GD a madurez fisiológica) se acortan, tanto en GD (Figura 8) como en días calendarios (Figura 11), lo cual sugiere que el cultivo se desarrolla con temperaturas promedio mayores y mayores valores de fotoperíodo. Este cambio en el fotoperíodo por efecto de la fecha de siembra resulta en una reducción en los grados días necesarios para alcanzar las distintas etapas. Resultados similares fueron reportados por Gómez et al. (2014) quienes indicaron una disminución en el largo del ciclo del cultivo a medida que se postergaba la siembra.

### **5.2.2. Rendimiento y sus componentes**

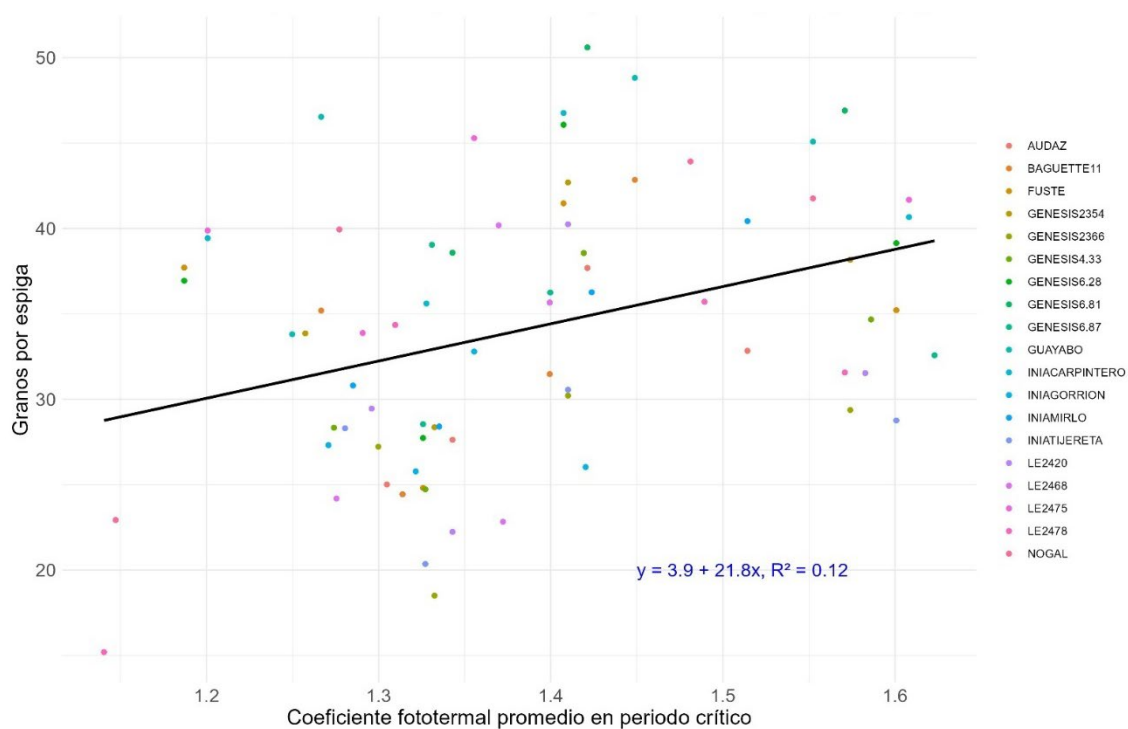
En general, se observa una tendencia donde un mayor coeficiente fototermal durante el período crítico se relaciona con un incremento en el número de granos por espiga (Figura 12). Aunque el ajuste del modelo lineal no es óptimo ( $R^2 = 0,12$ ), el efecto del coeficiente fototermal promedio en el periodo crítico sobre el número granos resulta significativo ( $p$ -valor  $< 0,05$ ). Este ajuste limitado se debe a que un modelo lineal no describe de manera ideal la relación observada; no obstante, para los fines prácticos de este trabajo, fue suficiente para interpretar los resultados. Este efecto del ambiente también fue reportado por Curin et al. (2021), quienes señalaron que la combinación de temperatura y radiación durante el período crítico es determinante para el rendimiento del trigo, afectando directamente la cantidad de biomasa y el número de granos por espiga.

No obstante, en este estudio se observó una notable variabilidad en la respuesta al Q, evidenciando que un mayor valor de este coeficiente no siempre se tradujo en un incremento en el número de granos. Esta variabilidad podría atribuirse a las diferencias entre los materiales utilizados en este experimento, que mostraron respuestas

diferenciales ante aumento del valor del coeficiente fototermal. A su vez, la interacción entre el material y la fecha de siembra determinó la condición fisiológica con la cual el cultivo entraba al periodo crítico y por tanto su capacidad de responder en número de granos frente a un determinado Q. De manera similar, estudios previos de Lázaro y Abbate (2012) mostraron que, para valores de Q superiores a 0.3 MJ/m<sup>2</sup>/d°C, la relación entre el número de granos y el Q fue lineal, positiva pero paralela entre los cinco cultivares evaluados evidenciando diferencias entre los cultivares. Esta variación se relaciona con diferencias en el índice de fertilidad de espiga (número de granos por unidad de peso seco de espiga al inicio del llenado de grano), donde los cultivares con un índice más alto lograron producir un mayor número de granos, incluso con valores similares de peso seco de espiga en esa etapa (Lázaro & Abbate, 2012).

**Figura 12**

*Relación coeficiente fototermal promedio en periodo crítico y granos por espiga en 19 materiales*

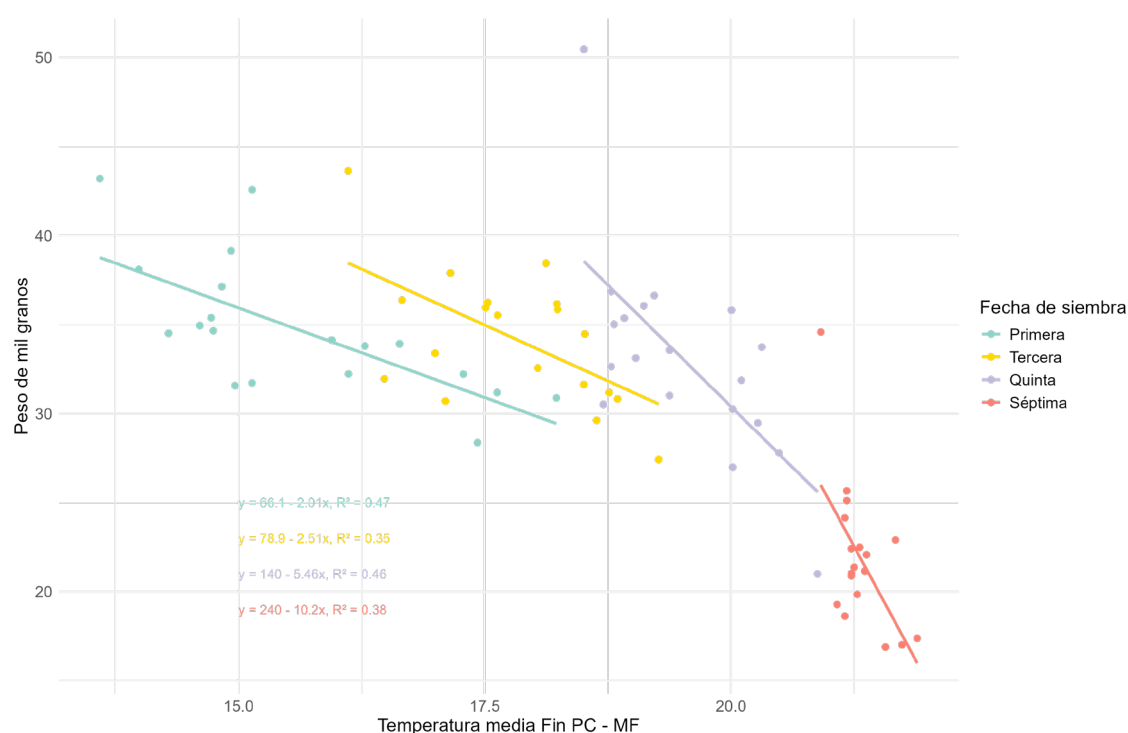


En cuanto al peso de mil granos se observó que a medida que avanzaba la fecha de siembra la variable presentó una disminución en su valor explicado por un aumento en la temperatura y como consecuencia una disminución en la duración del período de llenado de grano ( $p$ -valor < 0.05) (Anexo E). Resultados similares han sido reportados por diversos autores. Hyles et al. (2020) y Fischer (1985) coinciden en que las temperaturas elevadas durante el período crítico de llenado de grano reducen la acumulación de biomasa y afectan negativamente el peso de mil granos, debido a una menor eficiencia en la acumulación de carbohidratos. Estos hallazgos también fueron corroborados por Curin et al. (2021), quienes observaron un impacto similar en diferentes líneas de trigo expuestas a temperaturas altas durante esta etapa.

En este caso, la fecha de siembra si fue determinante de la temperatura media durante el llenado, con aumentos consistentes a medida que se avanzaba en la fecha de siembra (Figura 13) y este efecto fue significativo en todas las fechas de siembra ( $p$ -valor  $< 0.05$ ). A pesar de esto, los ajustes lineales presentaron un  $R^2$  bajo en todas las fechas asociado a la variabilidad de los materiales en estudio y su diferente capacidad genética de responder al peso de mil granos. Esto es comparable con lo reportado por Gómez et al. (2014) donde se plantea que cuanto más tarde se realiza la siembra, mayor es la temperatura promedio durante el período de llenado de grano y menor es la duración de dicho período. Sin embargo, el aumento en la temperatura toma relevancia a partir de un punto en el cual la tasa de llenado no logra compensar la duración del llenado presentando una marcada caída en el peso de mil granos aproximadamente a los 21 °C (Figura 13). Por otro lado, temperaturas inferiores no presentan un incremento en cuanto a esta variable debido a que el trigo esta principalmente limitado por destinos (Miralles et al., 2014). La relación observada entre el aumento de la temperatura y la disminución en la duración del llenado de grano resalta la importancia de planificar adecuadamente la fecha de siembra para evitar condiciones de estrés térmico que afecten negativamente el peso de mil granos.

**Figura 13**

*Relación entre temperatura media en llenado y peso de mil granos por fecha de siembra*



El rendimiento final por parcela mostró una disminución progresiva con el retraso en la fecha de siembra, siendo el descenso más drástico al pasar de la quinta a la séptima fecha. Esta reducción se debió tanto a un bajo número de granos ( $p$ -valor  $< 0.05$ ) (Anexo D) como a un menor peso de estos (Figura 13 y Anexo E). Este comportamiento concuerda con lo reportado por Mailhos y Urruty (1995), quienes observaron una reducción del 51% en el rendimiento al retrasar la siembra, atribuible a una disminución



del 20% en el número de granos por metro cuadrado, debido a una menor producción de espigas, y a una reducción del 20% en el peso de los granos.

En contraste, en el presente estudio, el número de espigas no mostró una disminución general a medida que se retrasaba la fecha de siembra, lo cual podría explicarse por la densidad poblacional empleada. Se mantuvo una población de 50 plantas por metro lineal en todas las fechas de siembra, un valor elevado considerando lo planteado por Hoffman et al. (2009), quienes proponen que, para las condiciones de producción en Uruguay, la densidad óptima para cultivares de trigo y cebada es de aproximadamente 35 plantas por metro lineal.

Por lo tanto, la alta densidad de siembra en este experimento pudo haber desencadenado un mecanismo de compensación entre el número de plantas y el número de macollos por planta. La densidad utilizada se ajusta más a lo recomendado para una siembra tardía, donde se necesita un mayor número de plantas para alcanzar un número de espigas similar al de una siembra temprana, en la cual el proceso de macollaje ocurre de manera normal y puede compensar este efecto. En este experimento, la alta densidad pudo haber enmascarado un deficiente proceso de macollaje en siembras tardías. Esto concuerda con lo descrito por Miralles et al. (2014), quienes señalan que una mayor densidad de siembra tiende a limitar el número de macollos por planta, pero el número de espigas por metro cuadrado se mantiene constante gracias a la compensación entre el número de macollos y la cantidad de plantas establecidas.

### **5.3. Efecto de los Grupos Fenológicos (SS, SI y WI)**

Los resultados evidenciaron diferencias claras entre los grupos de materiales SS, SI, y WI. En general, los materiales SI lograron los mayores rendimientos promedio debido a que son materiales más modernos, que responden bien ante gran amplitud en fechas de siembra, y debido a que no requieren frío ni dependen del fotoperíodo. Por otra parte, los materiales SS presentaron mayor estabilidad en los componentes de rendimiento debido al ajuste en el largo de ciclo que les permite la respuesta a fotoperíodo, acortando el ciclo frente a aumentos en el fotoperíodo, lo cual está en línea con lo que propone Gómez et al. (2014), a pesar de que los valores fueron significativamente menores en comparación con los otros dos grupos. Los materiales WI mostraron una mayor variabilidad en el rendimiento y en sus componentes debido a la necesidad de vernalización, la cual se ve afectada en las fechas de siembra tardías, donde no siempre logran cumplirse estos requerimientos, alargando el ciclo y exponiendo el período crítico y el llenado de grano a condiciones desfavorables, afectando significativamente el rendimiento, llegando a no espigar en algunos casos puntuales (Gómez et al., 2014). Si bien en este estudio pudimos reportar diferencias entre los GF definidos en base a la combinación de los genes *Vrn-1* y *Ppd-1*, es importante mencionar que para estudiar el efecto genético intrínseco de genes se debe realizar utilizando líneas isogénicas que difieren en los alelos específicos de *Vrn-1* y *Ppd-1* en un único fondo genético.

Los resultados del análisis del coeficiente fototermal promedio indicaron que no hubo grandes variaciones entre los GF (SS, SI y WI) dentro de cada fecha de siembra, sugiriendo condiciones similares de temperatura y radiación para el período crítico en todos los grupos (Tabla 2). Sin embargo, se observaron diferencias significativas en el número de granos por espiga entre los grupos, con los materiales WI logrando valores superiores en comparación con los otros dos grupos, especialmente en las fechas de siembra más tempranas y SI en fechas más tardías ( $p$ -valor  $< 0.05$ ). A pesar de esto el modelo lineal puede no haber representado de manera acerta

Específicamente, el grupo SS mostró valores de coeficiente fototermal comparables a los de los otros grupos en algunas fechas de siembra, pero no logró alcanzar un número de granos por espiga similar, presentando consistentemente los valores más bajos (Figura 14). Este resultado indica que, aunque un mejor coeficiente fototermal puede favorecer el rendimiento en términos de granos por espiga, no es el único factor que determina las diferencias entre los grupos, especialmente en el caso de los materiales SS, cuyos componentes de rendimiento parecen estar influenciados también por otros factores agronómicos o genéticos. Estos resultados concuerdan con lo reportado por (Ahrends et al., 2018; Calderini & Slafer, 1999; De Vita et al., 2010; Ortiz-Monasterio et al., 1997), quienes también encontraron que un mejor coeficiente fototermal favorecía el aumento en el número de granos, especialmente en líneas con características modernas de adaptación.

**Tabla 2**

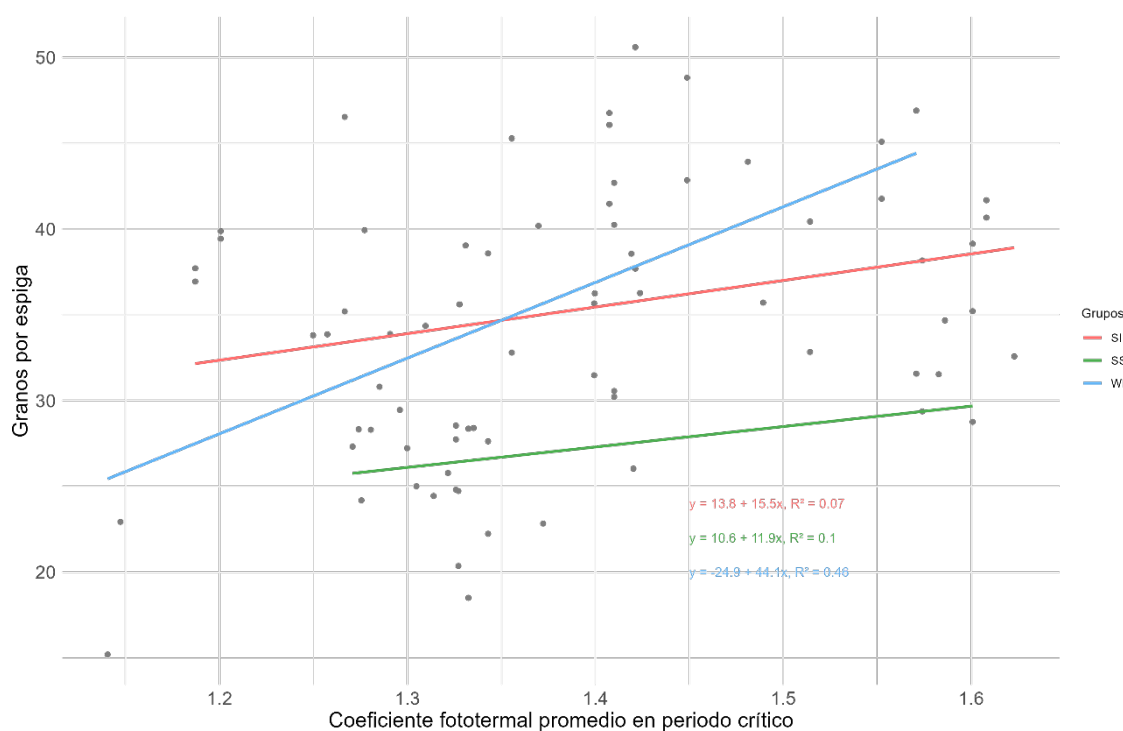
*Comparación del coeficiente fototermal promedio por grupo fenológico y fecha de siembra con Tukey*

<b>Grupo</b>	<b>Fecha de Siembra</b>	<b>Media Estimada</b>	<b>Error Estándar (SE)</b>	<b>Tukey</b>
SI	Primera	1.3	0.0177	A
WI	Primera	1.5	0.0368	B
SS	Primera	1.5	0.0368	B
SS	Tercera	1.4	0.0368	A
WI	Tercera	1.5	0.0368	AB
SI	Tercera	1.5	0.0177	B
SS	Quinta	1.3	0.0368	A
WI	Quinta	1.3	0.0368	AB
SI	Quinta	1.4	0.0177	B
WI	Séptima	1.1	0.0451	A
SI	Séptima	1.3	0.0177	B
SS	Séptima	1.3	0.0368	B

*Nota.* Los grupos fenológicos son: SI (primaveral insensible), SS (primaveral sensible) y WI (invernal insensible), los distintos colores indican las diferentes fechas de siembra.

**Figura 14**

*Relación coeficiente fotothermal promedio en período crítico y granos por espiga según grupo fenológico*



*Nota.* Los grupos fenológicos son: SI (primaveral insensible), SS (primaveral sensible) y WI (invernal insensible).

Además, se observó una tendencia a tener mayor respuesta en el número de granos por espiga frente a un mejor Q en el grupo WI, lo cual es consistente con lo reportado por Gómez et al. (2014), quienes indicaron que la capacidad de respuesta de los materiales invernales puede depender significativamente de las condiciones ambientales favorables durante el período crítico. Los materiales SS, como patrón general, presentaron un menor número de granos por espiga en comparación con los materiales SI y WI, lo cual podría explicarse por la antigüedad de dichos materiales en relación con los otros dos grupos. Esto es consistente con lo reportado por Gómez et al. (2014), quienes indicaron que los genes de precocidad intrínseca han sido seleccionados para mejorar la eficiencia de partición de recursos y la adaptabilidad del trigo, lo cual ha contribuido a un mayor número de granos por espiga en los materiales más recientes. Además, los cultivares del grupo SS tienden a tener una respuesta negativa a la población, y en este ensayo se utilizó una densidad de 50 plantas por metro lineal, lo cual es relativamente alto. Esta alta densidad puede haber influido también en los menores rendimientos observados en estos materiales (Hoffman et al., 2023).

Adicionalmente, se puede observar que la duración de las diferentes etapas fenológicas varió considerablemente entre materiales, con los materiales invernales (WI) mostrando una mayor duración de las etapas vegetativas, lo cual les permitió acumular más recursos antes de entrar en la fase reproductiva. Esto también se reflejó en la

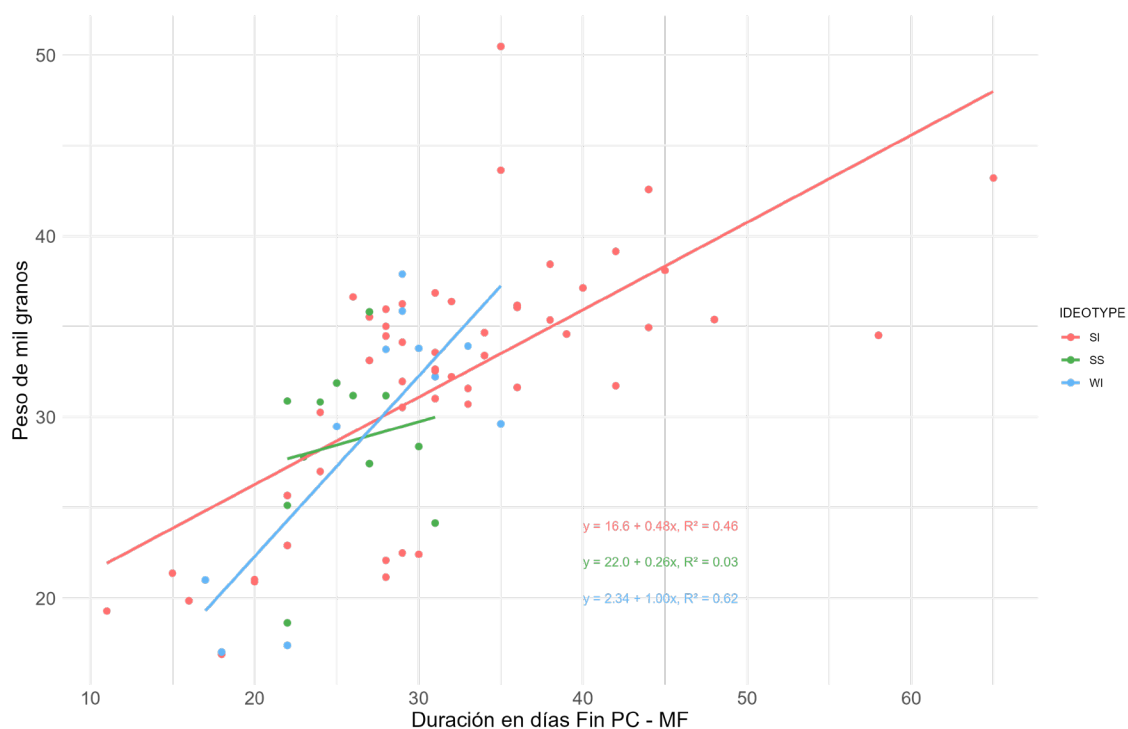
adaptación de los diferentes grupos a las condiciones ambientales en cada fecha de siembra a pesar de que las variaciones del coeficiente fototermal (Q) entre los grupos no fueron lo suficientemente grandes, y de que, en la primera fecha, por ejemplo, el mayor Q se observó en el grupo SS, sin embargo, este presentó un menor número de granos por espiga, lo cual indica que el coeficiente fototermal no es la razón que explica estas diferencias. Este resultado fue presentado por Salinas (2015) quien reportó que en cultivares sensibles, con fotoperiodos más largos, el período de crecimiento de la espiga se acorta, dando lugar a una reducción del número de granos. Este resultado reafirma la capacidad de los materiales invernales de aprovechar mejor las condiciones cuando estas son óptimas, posiblemente debido a la sensibilidad a la vernalización, lo cual les permite un desarrollo más sincronizado con el ambiente en fechas de siembra temprana, sin ser tan afectados por la sensibilidad al fotoperiodo. Este comportamiento es también consistente con los hallazgos de Hyles et al. (2020), quienes destacaron la importancia de la adaptación fenológica en los materiales invernales para maximizar la eficiencia de partición de recursos, especialmente cuando los requerimientos de vernalización se cumplen adecuadamente.

Estas diferencias se pueden atribuir a la capacidad diferencial de respuesta a los factores ambientales, como la sensibilidad al fotoperiodo y los requerimientos de vernalización. Los materiales SI, insensibles tanto al fotoperiodo como a la vernalización, parecen tener una ventaja en condiciones variables, logrando rendimientos consistentes incluso en fechas de siembra tardías. Por otro lado, los materiales SS mostraron un mayor requerimiento de grados día para alcanzar la espigazón, lo cual pudo limitar su rendimiento en las siembras más tardías. Esto concuerda con Matsuyama et al. (2024) quienes indicaron que los materiales antiguos presentan mayores requerimientos térmicos, lo cual afecta su eficiencia en condiciones de siembra tardía.

Estos resultados coinciden con lo reportado por estudios previos, donde se ha observado que los materiales insensibles al fotoperiodo tienden a tener un mejor desempeño en ambientes con mayor variabilidad climática (González et al., 2002; Hyles et al., 2020). Además, la estabilidad observada en los materiales SS puede deberse a una menor sensibilidad a las fluctuaciones ambientales, lo cual es consistente con la adaptación del trigo a distintos entornos. A su vez, puede observarse como los materiales primaverales sensibles (SS) poseen una variabilidad de la duración del llenado de grano muy acotada en comparación con los demás grupos, mostrando una mayor estabilidad ante variaciones en las fechas de siembra ( $p$ -valor  $< 0.05$ ) (Figura 15).

**Figura 15**

*Relación entre duración del llenado de grano y peso de mil granos según grupo fenológico*



*Nota.* Los grupos fenológicos son: SI (primaveral insensible), SS (primaveral sensible) y WI (invernal insensible).

#### 5.4. Sensibilidad al fotoperíodo

Este experimento evidenció que, en la gran diversidad de materiales analizados, la mayor parte de las variaciones en la duración del ciclo hasta la espigazón se debieron principalmente a la sensibilidad al fotoperíodo, más que a cambios en su umbral, similar a lo reportado por Gómez et al. (2014). En términos generales, los materiales clasificados molecularmente como "insensibles" mostraron una menor respuesta al fotoperíodo en comparación con los "sensibles", pero esta no fue nula. Esto remarca que a pesar de ser considerados como insensibles igualmente tienen cierto grado de respuesta al fotoperíodo. Además, todos los materiales acortaron la fase de emergencia a espigazón cuando el fotoperíodo se extendió debido al retraso en las fechas de siembra. Basado en el modelo propuesto por Gómez et al. (2014), los materiales del grupo SS se caracterizan por presentar la mayor sensibilidad al fotoperíodo durante la fase de emergencia a espigazón. En contraste, los materiales del grupo SI tienen la menor sensibilidad al fotoperíodo, y dentro de un amplio rango de valores de fotoperíodo, muestran una duración más corta de la fase de emergencia a espigazón en comparación con los materiales SS, una diferencia que disminuye a medida que aumenta el fotoperíodo. Los materiales del grupo WI, por otro lado, presentan una sensibilidad al fotoperíodo intermedia respecto a los grupos SI y SS, y la pendiente de la relación entre la duración y la longitud del fotoperíodo varía según el grado de satisfacción de los requisitos de

vernalización y los entornos en los que se cultiven. En este contexto, se podría suponer que los materiales del grupo WI en este experimento lograron cumplir sus requerimientos de vernalización, lo cual explicaría su comportamiento más similar al grupo SI.

### **5.5. Duración de las etapas fenológicas**

En el presente trabajo se observó que, a medida que se atrasa la fecha de siembra (de la primera fecha la séptima fecha), la duración de todas las fases (vegetativa, reproductiva y llenado de grano) tiende a acortarse en todos los materiales, un patrón consistente con los efectos de temperaturas más altas que aceleran el desarrollo fenológico del trigo, tal como lo describen Miralles et al. (2014) y Lacláú y Rodríguez (2012).

Sin embargo, al comparar las distintas etapas puede verse que la fase de llenado de grano fue la menos afectada de las tres etapas evaluadas, presentando menores cambios en respuesta a las diferentes fechas de siembra. Este comportamiento puede explicarse, en parte, por lo señalado por Slafer et al. (1996), quienes indicaron que la fase previa a la antesis está influenciada de manera significativa por factores como temperatura, fotoperíodo y vernalización, mientras que la fase posterior o de llenado de grano está determinada principalmente por la temperatura por lo tanto experimenta menor variabilidad. Similares resultados fueron reportados por Solís Moya et al. (2004) quienes encontraron que el llenado de grano muestra una menor variabilidad en términos de unidades calor (UC) entre fechas de siembra, en comparación con los períodos previos como la iniciación floral, espiguilla terminal y antesis.

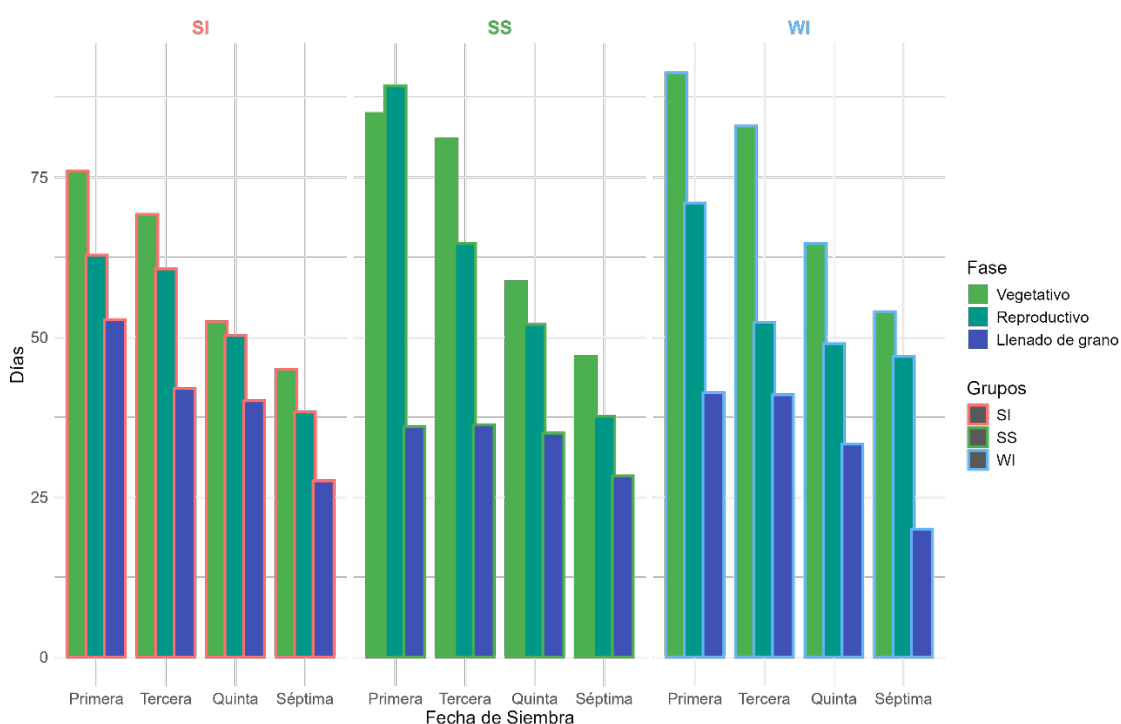
Por otro lado, la etapa más afectada a medida que se retrasaba la siembra fue la de emergencia a primer nudo, es decir, la fase vegetativa. Esta fase mostró una reducción proporcionalmente mayor en su duración respecto a las otras etapas del ciclo, lo cual tiene importantes implicancias en el desarrollo del cultivo. Estos resultados coinciden con los reportados por Miralles (2004), quien también encontró un acortamiento significativo en la fase vegetativa bajo condiciones de siembras tardías debido al aumento de la temperatura. Esto tiene como consecuencia una menor acumulación de biomasa y una reducción en el crecimiento del área foliar, que son fundamentales para maximizar la interceptación de radiación y, por ende, el potencial de rendimiento. A su vez, este acortamiento de la etapa vegetativa fue más notorio en los materiales SS (Figura 16), debido a que la exposición a fotoperíodos largos produce el acortamiento de esta etapa permitiendo que el llenado de grano no sea con altas temperaturas y en consecuencia tenga una mayor duración, lo que permitió que la duración del llenado de grano sea más estable entre fechas de siembra. Esto concuerda con lo reportado por Jardón et al. (2023) quienes encontraron que la duración de la etapa vegetativa disminuye significativamente en genotipos sensibles al fotoperíodo y sin requerimientos de vernalización. A su vez, este grupo fenológico tendió a tener la mayor duración de la etapa reproductiva en la primera fecha de siembra consistente con lo reportado por Steinfert et al. (2017), quienes observaron que una mayor duración de la fase de elongación del tallo bajo días cortos se

logró en genotipos sensibles al fotoperíodo con la presencia de un alelo primaveral para *Vrn-1* en plantas vernalizadas.

En nuestro estudio, observamos que los materiales WI mantuvieron una fase vegetativa más prolongada, incluso en las siembras tardías. Esto coincide con lo señalado por Steinfort et al. (2017), quienes plantean que, en condiciones de vernalización subóptimas, los macollos más tardíos, al desarrollarse en un periodo más breve, son menos afectados en la duración de la fase vegetativa, donde *Vrn-1* tiene su principal influencia.

### Figura 16

*Duración de etapas fenológicas (vegetativo, reproductivo y llenado) por grupo fenológico y fecha de siembra*



*Nota.* Los grupos fenológicos son: SI (primaveral insensible), SS (primaveral sensible) y WI (invernal insensible).

### 5.6. Posible Efecto del Mejoramiento Genético

El mejoramiento genético ha desempeñado un papel fundamental en la adaptación del trigo a diferentes ambientes. Los resultados obtenidos sugieren que los materiales SI, desarrollados con el objetivo de reducir la sensibilidad al fotoperíodo y la vernalización, tienen una mayor capacidad de adaptación a ambientes variables, lo cual se refleja en su buen desempeño en condiciones de siembras tardías.

El análisis de los datos sugiere que el número de granos por espiga ha aumentado en los materiales más recientes, como los SI, en comparación con los materiales más antiguos (SS). Este incremento podría estar relacionado con la selección de características



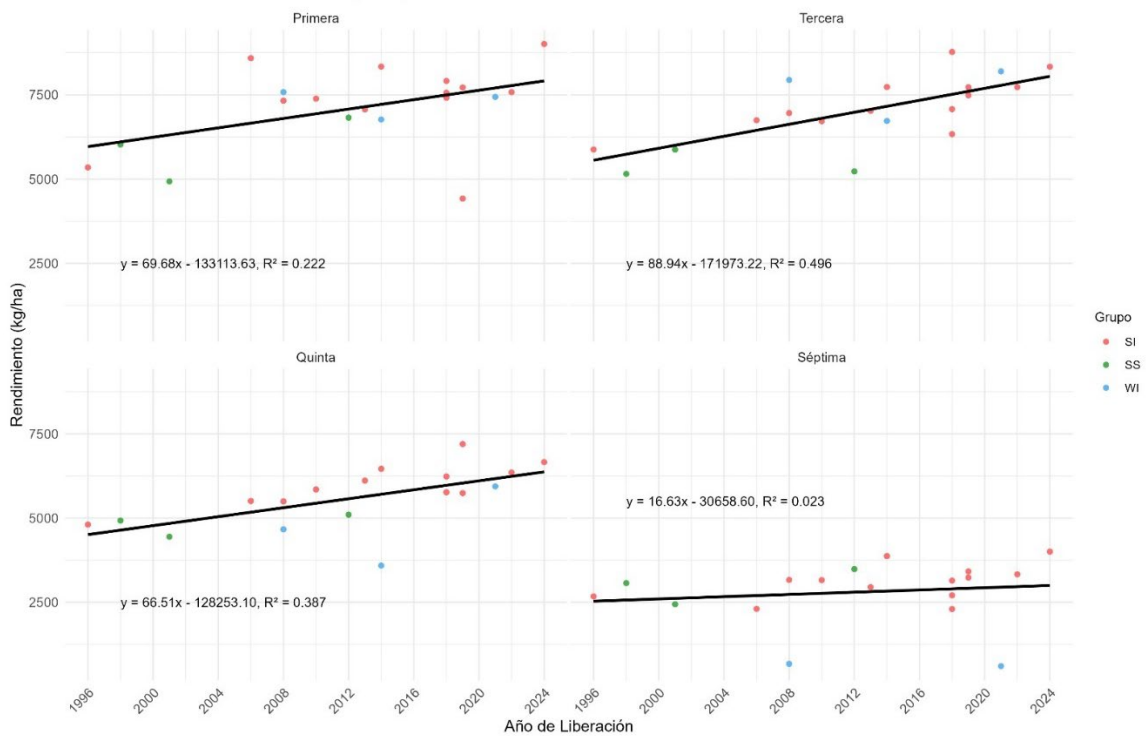
favorables durante el proceso de mejoramiento genético, que ha permitido incrementar dicho componente. Esto está en línea con Shearman et al. (2005) quienes reportaron que el progreso en el mejoramiento genético del rendimiento en trigo ha estado estrechamente vinculado con el aumento en el número de granos por unidad de área (NG) y con el incremento del índice de cosecha (IC).

No obstante, se puede cuestionar que los cultivares más modernos, así como los objetivos del mejoramiento a futuro, se centran en desarrollar cultivares con respuesta a la vernalización y no al fotoperiodo. En Uruguay, las condiciones ambientales son muy cambiantes, lo cual dificulta una estabilidad adecuada en el ciclo y el rendimiento de este tipo de cultivares. Esta falta de estabilidad podría limitar el desempeño de los cultivares modernos en ciertas condiciones de siembra, resaltando la necesidad de objetivos de mejoramiento orientados a la estabilidad del rendimiento.

En este experimento, se observa una clara tendencia creciente en el rendimiento a medida que los cultivares son más recientes en la primera, tercera y quinta fecha de siembra ( $p$ -valor  $< 0.05$ ), lo cual se debe al mayor mejoramiento genético acumulado con el paso del tiempo (Figura 17). En la séptima fecha no se observan diferencias. Los avances en la selección y mejoramiento han permitido incrementar la productividad de los cultivares más modernos. Este aumento de rendimiento se explica en mayor medida por un incremento en el número de granos por espiga y, en menor medida, por un aumento en el peso de los granos. En este contexto, los cultivares del grupo SI tienden a tener rendimientos más altos, mientras que el grupo SS presenta menores rendimientos debido a que son más antiguos y no han incorporado estas mejoras recientes.

**Figura 17**

*Relación año de inscripción y rendimiento por fecha de siembra y grupo fenológico*



*Nota.* Los grupos fenológicos son: SI (primaveral insensible), SS (primaveral sensible) y WI (invernal insensible), el año de liberación refiere al año de inscripción en el Registro Nacional de Cultivares o de ingreso como línea avanzada en el programa de mejoramiento genético.

## 6. Conclusiones

Se encontraron diferencias significativas entre los GF para la fenología y los componentes de rendimiento. Los materiales SI mostraron altos rendimientos y estabilidad intermedia en todas las fechas de siembra, los materiales SS lograron rendimientos menores, pero con alta estabilidad, mientras que los WI se destacaron en fechas tempranas cuando se cumplieron los requerimientos de vernalización.

La interacción entre los requerimientos de vernalización y la sensibilidad al fotoperíodo fue fundamental para la adaptación de los materiales. Los SS, al ser sensibles al fotoperíodo, lograron una mayor estabilidad en siembras tardías, ajustando su ciclo fenológico para sincronizar la floración con condiciones favorables y evitar el estrés en etapas críticas. En cambio, los SI y WI fueron más susceptibles que los SS a variaciones ambientales, ya que no ajustan su ciclo según las condiciones.

Los resultados evidencian que el mejoramiento genético ha sido clave para incrementar la productividad y la adaptación del trigo a condiciones cambiantes. Los materiales más recientes, como los SI y los WI, han logrado rendimientos superiores en comparación con los SS, que representan generalmente, materiales más antiguos.

En síntesis, la adaptación de los materiales de trigo a diferentes ambientes depende de la combinación de sensibilidad al fotoperíodo, vernalización y precocidad intrínseca. Los WI aprovecharon mejor las siembras tempranas gracias a una adecuada vernalización, mientras que los SI se adaptaron bien a fechas tardías, asegurando un rendimiento estable. La sincronización del momento de floración y la capacidad de completar el ciclo antes de condiciones adversas fueron factores determinantes para maximizar el rendimiento.

## 6. Bibliografía

- Abbate, P., & Divito, G. (2017). Cómo crece y se desarrolla el cultivo de trigo. En G. Divito & F. García (Eds.), *Manual del cultivo de trigo* (pp. 22–32). International Plant Nutrition Institute.
- Abbate, P. E. (2004). Ecofisiología de trigo: Aspectos prácticos para el manejo del cultivo. En Asociación Argentina de Productores En Siembra Directa (Org.), *XII congreso de AAPRESID* (pp. 121–127).  
[https://www.researchgate.net/profile/Pablo-Abbate-2/publication/307984867\\_ECOFISIOLOGIA\\_DE\\_TRIGO\\_ASPECTOS\\_PRACTICOS\\_PARA\\_EL\\_MANEJO\\_DEL\\_CULTIVO/links/57d628e608ae6399a393f0f0/ECOFISIOLOGIA-DE-TRIGO-ASPECTOS-PRACTICOS-PARA-EL-MANEJO-DEL-CULTIVO.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Pablo-Abbate-2/publication/307984867_ECOFISIOLOGIA_DE_TRIGO_ASPECTOS_PRACTICOS_PARA_EL_MANEJO_DEL_CULTIVO/links/57d628e608ae6399a393f0f0/ECOFISIOLOGIA-DE-TRIGO-ASPECTOS-PRACTICOS-PARA-EL-MANEJO-DEL-CULTIVO.pdf)
- Ahrends, H. E., Eugster, W., Gaiser, T., Rueda-Ayala, V., Hüging, H., Ewert, F., & Siebert, S. (2018). Genetic yield gains of winter wheat in Germany over more than 100 years (1895–2007) under contrasting fertilizer applications. *Environmental Research Letters*, *13*(10), Artículo e104003.  
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/aade12>
- Allard, V., Veisz, O., Kőszegi, B., Rousset, M., Le Gouis, J., & Martre, P. (2012). The quantitative response of wheat vernalization to environmental variables indicates that vernalization is not a response to cold temperature. *Journal of Experimental Botany*, *63*(2), 847–857. <https://doi.org/10.1093/jxb/err316>
- Appendino, M., Bartoloni, N., & Slafer, G. A. (2003). Vernalization response and earliness per se in cultivars representing different eras of wheat breeding in Argentina. *Euphytica*, *130*(1), 61–69. <https://doi.org/10.1023/A:1022376711850>
- Basualdo, J., Díaz, M., Echenique, C. V., & Carrera, A. D. (2011). Control de la floración y tolerancia al frío: Vernalización en cereales. *Agro UNS*, *9*, 15-17.
- Beales, J., Turner, A., Griffiths, S., Snape, J. W., & Laurie, D. A. (2007). A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive Ppd-D1a mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, *115*(6), 721–733. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0603-4>
- Calderini, D. F., & Slafer, G. A. (1999). Has yield stability changed with genetic improvement of wheat yield? *Euphytica*, *107*(1), 51–59.  
<https://doi.org/10.1023/A:1003579715714>
- Chen, A., & Dubcovsky, J. (2012). Wheat TILLING mutants show that the vernalization gene VRN1 down-regulates the flowering repressor VRN2 in leaves but is not essential for flowering. *PLoS Genetics*, *8*(12), Artículo e1003134. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003134>
- Chujo, H. (1966). The effect of diurnal variation of temperature on vernalisation in wheat. *Proceedings of the Crop Science Society of Japan*, *35*, 187–194.

- Curin, F., Otegui, M. E., & Gonzalez, F. G. (2021). Wheat yield progress and stability during the last five decades in Argentina. *Field Crops Research*, 269, Artículo e108183. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108183>
- De Vita, P., Mastrangelo, A. M., Matteu, L., Mazzucotelli, E., Virzi, N., Palumbo, M., Lo Storto, M., Rizza, F., & Cattivelli, L. (2010). Genetic improvement effects on yield stability in durum wheat genotypes grown in Italy. *Field Crops Research*, 119(1), 68–77. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.06.016>
- Díaz, A., Zikhali, M., Turner, A. S., Isaac, P., & Laurie, D. A. (2012). Copy number variation affecting the *Photoperiod-B1* and *Vernalization-A1* genes is associated with altered flowering time in wheat (*Triticum aestivum*). *PLoS One*, 7(3), Artículo e33234. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033234>
- Dvořák, J. (1976). The relationship between the genome of *Triticum urartu* and the A and B genomes of *Triticum aestivum*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 18(2), 371–377. <https://doi.org/10.1139/g76-045>
- Evans, L. T., Wardlaw, I. F., & Fischer, R. A. (1975). Wheat. En L. T. Evans (Ed.), *Crop Physiology* (pp. 101–149). Cambridge University Press.
- Faricelli, M. E., Valárik, M., & Dubcovsky, J. (2010). Control of flowering time and spike development in cereals: The earliness per se (Eps-1) region in wheat, rice, and *Brachypodium*. *Functional & Integrative Genomics*, 10(3), 293–306. <https://doi.org/10.1007/s10142-009-0146-7>
- Fischer, R. A. (1985). Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *The Journal of Agricultural Science*, 105(3), 447–461. <https://doi.org/10.1017/S0021859600056495>
- Flood, R. G., & Halloran, G. M. (1986). Genetics and physiology of vernalization response in wheat. *Advances in Agronomy*, 39, 87–125. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60466-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60466-6)
- Fu, D., Szűcs, P., Yan, L., Helguera, M., Skinner, J. S., Von Zitzewitz, J., & Dubcovsky, J. (2005). Large deletions within the first intron in VRN-1 are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Molecular Genetics and Genomics*, 273(1), 54–65. <https://doi.org/10.1007/s00438-004-1095-4>
- Gómez, D., Frascina, J., Salines, J., Vagliente, C., Arce, L., Rearte, F., Bainotti, C., & Donaire, G. (2012). Fecha de espigazón para maximizar el rendimiento del cultivo de trigo. *Cultivos Invernales*, 24–26.
- Gómez, D., Vanzetti, L., Helguera, M., Lombardo, L., Frascina, J., & Miralles, D. J. (2014). Effect of *Vrn-1*, *Ppd-1* genes and earliness per se on heading time in Argentinean bread wheat cultivars. *Field Crops Research*, 158, 73–81. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.12.023>
- González, F. G., Slafer, G. A., & Miralles, D. J. (2002). Vernalization and photoperiod responses in wheat flowering reproductive phases. *Field Crops Research*, 74(2–3), 183–195. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(01\)00210-6](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(01)00210-6)

- Hoffman, E., Ernst, O., Benitez, A., & Borghi, E. (2003). Fecha de floración: Efecto de la elección de variedades y su época de siembra. *Cangüé*, 8(24), 20–22.
- Hoffman, E., Fassana, N., Akerman, A., & Van den Dorpel, M. (2023). *Caracterización de cultivares de trigo 2022*. Facultad de Agronomía.  
<https://portal.fagro.edu.uy/wp-content/uploads/2024/10/Caracterizacin-Trigo-2022-Informe-2023.pdf>
- Hoffman, E., Viega, L., Cadenazzi, M., Benítez, A., Gestido, V., Mesa, P., Fernández, R., Baeten, A., & Glison, N. (2009). Bases morfo-fisiológicas que justifican el manejo diferencial de cultivares de trigo y cebada en Uruguay. En E. Hoffman, A. Ribeiro, A. Ernst, & F. O. García (Eds.), *Primer Simposio Nacional de Agricultura de Secano* (pp. 49–74). Facultad de Agronomía.
- Hyles, J., Bloomfield, M. T., Hunt, J. R., Trethowan, R. M., & Trevaskis, B. (2020). Phenology and related traits for wheat adaptation. *Heredity*, 125(6), 417–430.  
<https://doi.org/10.1038/s41437-020-0320-1>
- Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. (2023). *GRAS Banco de datos agroclimáticos* [Conjunto de datos]. <https://www.inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>
- Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. (2024). *100 años de mejoramiento genético de trigo en INIA La Estanzuela*.
- Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria & Instituto Nacional de Semillas. (2024). *Resultados experimentales de la evaluación nacional de cultivares de trigo: Período 2023*.  
[https://www.inia.org.uy/convenio\\_inase\\_inia/Evaluacion\\_CI/Ano2023/PubTrigoPeriodo2023.pdf](https://www.inia.org.uy/convenio_inase_inia/Evaluacion_CI/Ano2023/PubTrigoPeriodo2023.pdf)
- Jardón, M., Álvarez-Prado, S., Vanzetti, L., González, F. G., Pérez-Gianmarco, T., Gómez, D., Serrago, R. A., Dubcovsky, J., & Miralles, D. J. (2023). Physiological and environmental dissection of developmental drivers for predicting heading date in wheat based on *Vrn1*, *Ppd1*, and *Eps-D1* allelic characterization. *Field Crops Research*, 292, Artículo e108810.  
<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.108810>
- Kamran, A., Iqbal, M., & Spaner, D. (2014). Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): A key factor for global adaptability. *Euphytica*, 197(1), 1–26.  
<https://doi.org/10.1007/s10681-014-1075-7>
- Kino, R. I., Pellny, T. K., Mitchell, R. A., Gonzalez-Uriarte, A., & Tosi, P. (2020). High post-anthesis temperature effects on bread wheat (*Triticum aestivum* L.) grain transcriptome during early grain-filling. *BMC Plant Biology*, 20(1), 1–17.  
<https://doi.org/10.1186/s12870-020-02375-7>

- Kippes, N., Debernardi, J. M., Vasquez-Gross, H. A., Akpınar, B. A., Budak, H., Kato, K., & Dubcovsky, J. (2015). Identification of the *VERNALIZATION 4* gene reveals the origin of spring growth habit in ancient wheats from South Asia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(39), E5401–E5410. <https://doi.org/10.1073/pnas.1514883112>
- Kirby, E. J. M. (1988). Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crops Research*, *18*(2–3), 127–140. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(88\)90004-4](https://doi.org/10.1016/0378-4290(88)90004-4)
- Laclaú, W., & Rodríguez, P. (2012). *Efecto de la época de siembra sobre el rendimiento en trigo: Relevamiento de chacras del litoral oeste* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibri. <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/bitstream/20.500.12008/1705/1/3800lac.pdf>
- Langer, R. H. M., & Hanif, M. (1973). A study of floret development in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany*, *37*(4), 743–751.
- Lázaro, L., & Abbate, P. E. (2012). Cultivar effects on relationship between grain number and photothermal quotient or spike dry weight in wheat. *The Journal of Agricultural Science*, *150*(4), 442–459. <https://doi.org/10.1017/S0021859611000736>
- Lewis, S., Faricelli, M. E., Appendino, M. L., Valárik, M., & Dubcovsky, J. (2008). The chromosome region including the earliness per se locus *Eps-A<sup>m</sup>1* affects the duration of early developmental phases and spikelet number in diploid wheat. *Journal of Experimental Botany*, *59*(13), 3595–3607. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern209>
- Magrin, G. O., Hall, A. J., Baldy, C. H., & Grondona, M. O. (1993). Spatial and interannual variations in the photothermal quotient: Implications for the potential kernel number of wheat crops in Argentina. *Agricultural and Forest Meteorology*, *67*(1-2), 29-41. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(93\)90048-M](https://doi.org/10.1016/0168-1923(93)90048-M)
- Mailhos, M. J., & Urruty, J. F. (1995). *Alternativas tecnológicas en cultivo de invierno* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- Matsuyama, H., Sawada, H., Fujita, M., Seki, M., Nishida, H., & Kato, K. (2024). Growth and yield-related traits of near-isogenic wheat lines carrying different alleles at the *Vrn-D1* locus. *Plant Production Science*, *27*(1), 229–239. <https://doi.org/10.1080/1343943X.2024.2363547>
- Miralles, D. (2004). *Consideraciones sobre ecofisiología y manejo de trigo*. INTA.
- Miralles, D. J., González, F. G., Abeledo, L. G., Serrago, R. A., Alzueta, I., García, G. A., & Lo Valvo, P. J. (2014). *Manual de trigo y cebada para el Cono Sur: Procesos fisiológicos y bases de manejo*. INTA.
- National Aeronautics and Space Administration. (2024). *NASA POWER DAV* [Data access viewer]. <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/>

- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2016). *Encuesta agrícola primavera 2015*. MGAP. [https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-02/encuesta\\_agricola\\_primavera\\_2015.pdf](https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-02/encuesta_agricola_primavera_2015.pdf)
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2017). *Encuesta agrícola primavera 2016*. MGAP. [https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-02/publicacion\\_primavera2016.pdf](https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-02/publicacion_primavera2016.pdf)
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2018). *Encuesta agrícola primavera 2017*. MGAP. [https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-02/publicacion\\_primavera2017.pdf](https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-02/publicacion_primavera2017.pdf)
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2019). *Encuesta agrícola primavera 2018*. MGAP. [https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-02/enc\\_agrprima18.pdf](https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-02/enc_agrprima18.pdf)
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2020). *Encuesta agrícola primavera 2019*. MGAP. [https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/noticias/Publicaci%C3%B3n\\_agr\\_primav2019.pdf](https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/noticias/Publicaci%C3%B3n_agr_primav2019.pdf)
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2021). *Encuesta agrícola primavera 2020*. MGAP. [https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2021-04/Publicaci%C3%B3n\\_agr\\_primav2020.pdf](https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2021-04/Publicaci%C3%B3n_agr_primav2020.pdf)
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2022). *Encuesta agrícola primavera 2021*. MGAP. [https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2022-02/Publicaci%C3%B3n\\_agr\\_primav2021vf.pdf](https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2022-02/Publicaci%C3%B3n_agr_primav2021vf.pdf)
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2023). *Resultados de la Encuesta Agrícola Primavera 2022*. MGAP. [https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/noticias/Comunicado\\_%20Agr\\_Prim\\_%202022\\_V01.pdf](https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/noticias/Comunicado_%20Agr_Prim_%202022_V01.pdf)
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2024). *Resultados de la Encuesta Agrícola Primavera 2023*. MGAP. [https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/noticias/Comunicado\\_%20Agr\\_Prim\\_%202023\\_.pdf](https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/noticias/Comunicado_%20Agr_Prim_%202023_.pdf)
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. (2024). *Nota informativa de la FAO sobre la oferta y la demanda de cereales*. <https://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/es/>



- Ortiz-Monasterio, J. I., Sayre, K. D., Rajaram, S., & McMahon, M. (1997). Genetic progress in wheat yield and nitrogen use efficiency under four nitrogen rates. *Crop Science*, 37(3), 898–904.  
<https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700030033x>
- Pearce, S., Vanzetti, L. S., & Dubcovsky, J. (2013). Exogenous gibberellins induce wheat spike development under short days only in the presence of VERNALIZATION1. *Plant Physiology*, 163(3), 1433–1445.  
<https://doi.org/10.1104/pp.113.225854>
- Quincke, M., Pereyra, S., Vázquez, D., Silva, P., & Germán, S. (2018). Hitos y perspectivas del mejoramiento genético de trigo en Uruguay. En S. Germán, M. Quincke, D. Vázquez, M. Castro, S. Pereyra, P. Silva, A. García (Eds.), *Seminario Internacional “1914-2014, un siglo de mejoramiento de trigo en La Estanzuela”*: 27-28-29 de agosto de 2014 INIA La Estanzuela (pp. 2-11). INIA.  
<http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/12033/1/st-241-2018.pdf>
- Rondini, G. D., & Zugasty, S. A. (2009). *Efecto de la modificación del cociente foto-termal en el período crítico a causa de la época de siembra sobre el rendimiento de trigo en la región semiárida pampeana* [Trabajo final de grado, Universidad Nacional de La Pampa]. UNLPam.  
<https://repo.unlpam.edu.ar/handle/unlpam/1622>
- Salinas, A. (2015). *Impacto de los factores ambientales en la definición de los rendimientos de los cultivos: Trigo, resultados de la campaña 2013*.  
[https://www.engormix.com/agricultura/cosecha-trigo/impacto-factores-ambientales-definicion\\_a32673/](https://www.engormix.com/agricultura/cosecha-trigo/impacto-factores-ambientales-definicion_a32673/)
- Shaw, L. M., Turner, A. S., & Laurie, D. A. (2012). The impact of photoperiod insensitive *Ppd-1a* mutations on the photoperiod pathway across the three genomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum*). *The Plant Journal*, 71(1), 71–84. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.04971.x>
- Shearman, V., Sylvester-Bradley, R., Scott, R., & Foulkes, M. (2005). Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science*, 45(1), 175–185. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0175a>
- Shiferaw, B., Smale, M., Braun, H. J., Duveiller, E., Reynolds, M., & Muricho, G. (2013). Crops that feed the world 10: Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. *Food Security*, 5(3), 291–317.  
<https://doi.org/10.1007/s12571-013-0263-y>
- Silva Villella, M. P. (2014). *Base genética de la resistencia a roya de la hoja de trigo en germoplasma regional* [Tesis de maestría]. Universidad de la República
- Slafer, G. A. (1996). Differences in phasic development rate amongst wheat cultivars independent of responses to photoperiod and vernalization: A viewpoint of the intrinsic earliness hypothesis. *The Journal of Agricultural Science*, 126(4), 403–419. <https://doi.org/10.1017/S0021859600075493>

- Slafer, G. A., Calderini, D. F., & Miralles, D. J. (1996). Yield components and compensation in wheat: Opportunities for further increasing yield potential. En M. P. Reynolds, S. Rajaram, & A. McNab (Eds.), *Increasing yield potential in wheat: Breaking the barriers* (pp. 101–133). CIMMYT.
- Slafer, G. A., & Rawson, H. M. (1994). Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: A re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Australian Journal of Plant Physiology*, *21*(4), 393–426. <https://doi.org/10.1071/PP9940393>
- Slafer, G. A., & Whitechurch, E. M. (2001). Manipulating wheat development to improve adaptation. En M. P. Reynolds, J. I. Ortiz-Monasterio, & A. McNab (Eds.), *Application of physiology in wheat breeding* (pp. 160–170). CIMMYT.
- Snape, J. W., Sarma, R., Quarrie, S. A., Fish, L., Galiba, G., & Sutka, J. (2001). Mapping genes for flowering time and frost tolerance in cereals using precise genetic stocks. *Euphytica*, *120*(3), 309–315. <https://doi.org/10.1023/A:1017541505152>
- Solís Moya, E., Hernández Martínez, M., Borodanenko, A., Aguilar Acuña, J. L., & Grajeda Cabrera, Ó. A. (2004). Duración de la etapa reproductiva y el rendimiento de trigo. *Revista Fitotecnia Mexicana*, *27*(4), 323–332.
- Steinfort, U., Trevaskis, B., Fukai, S., Bell, K. L., & Dreccer, M. F. (2017). Vernalisation and photoperiod sensitivity in wheat: Impact on canopy development and yield components. *Field Crops Research*, *201*, 108–121. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.10.012>
- Tan, C., & Yan, L. (2016). Duplicated, deleted and translocated *VRN2* genes in hexaploid wheat. *Euphytica*, *208*(2), 277–284. <https://doi.org/10.1007/s10681-015-1589-7>
- Toledo, R. (2024). *Representación y breve descripción de las etapas de desarrollo de cereales de siembra otoño-invernal*. [https://www.researchgate.net/publication/384329270\\_Representacion\\_y\\_breve\\_descripcion\\_de\\_las\\_etapas\\_de\\_desarrollo\\_de\\_cereales\\_de\\_siembra\\_otono-invernal](https://www.researchgate.net/publication/384329270_Representacion_y_breve_descripcion_de_las_etapas_de_desarrollo_de_cereales_de_siembra_otono-invernal)
- Trione, E. J., & Metzger, R. J. (1970). Wheat and barley vernalisation in a precise temperature gradient. *Crop Science*, *10*(4), 390–392. <https://doi.org/10.2135/cropsci1970.0011183X001000040023x>
- Uruguay XXI. (2024). *Exportaciones uruguayas incluyendo Zonas Francas*. <https://www.uruguayxxi.gub.uy/es/centro-informacion/articulo/exportaciones-de-bienes-con-zonas-francas/?download=es>
- Vanzetti, S. L., Yerkovich, N., Chialvo, E., Lombardo, L., Vaschetto, L., & Helguera, M. (2013). Genetic structure of Argentinean hexaploid wheat germplasm. *Genetics and Molecular Biology*, *36*(3), 391–399. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572013000300014>

- Whittal, A., Kaviani, M., Graf, R., Humphreys, G., & Navabi, A. (2018). Allelic variation of vernalization and photoperiod response genes in a diverse set of North American high latitude winter wheat genotypes. *PLoS One*, *13*(8), Artículo e0203068. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203068>
- Wilhelm, E. P., Turner, A. S., & Laurie, D. A. (2009). Photoperiod insensitive *Ppd-A1a* mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* Desf.). *Theoretical and Applied Genetics*, *118*(2), 285–294. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0898-9>
- Yan, L., Fu, D., Li, C., Blechl, A., Tranquilli, G., Bonafede, M., & Dubcovsky, J. (2006). The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(51), 19581–19586. <https://doi.org/10.1073/pnas.0607142103>
- Yan, L., Loukoianov, A., Blechl, A., Tranquilli, G., Ramakrishna, W., SanMiguel, P., & Dubcovsky, J. (2004). The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science*, *303*(5664), 1640–1644. <https://doi.org/10.1126/science.1094305>
- Yan, L., Loukoianov, A., Tranquilli, G., Helguera, M., Fahima, T., & Dubcovsky, J. (2003). Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*(10), 6263–6268. <https://doi.org/10.1073/pnas.0937399100>
- Zadoks, J. C., Chang, T. T., & Konzak, C. F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, *14*(6), 415–421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x>
- Zhang, K., Wang, J., Qin, H., Wei, Z., Hang, L., Zhang, P., Reynolds, M. P., & Wang, D. (2019). Assessment of the individual and combined effects of *Rht8* and *Ppd-D1a* on plant height, time to heading, and yield traits in common wheat. *The Crop Journal*, *7*(6), 845–856. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2019.06.008>

## 7. Anexos

## Anexo A

## Manejo agronómico del ensayo

Fecha de siembra	Fecha de aplicación	Productos	Problema
1	18/5/2023	Merit plus 100 g en Z13.	ryegrass
	18/5/2023	Merit plus 100 g en Z13. Al resto (Preemergente) le sumamos 800cc Axial/ha + 50U10 (Gasto 2ha)	ryegrass
1, 2 y 3	12/6/2023	Axial 800cc + Hussar Plus 220cc + Paradigm 25cc + 50cc U10 + TA35 50cc/Ha	ryegrass
1 y 2	23/6/2023	Fungicida Xanto 1.2l/ha + U10 50 cc/ha	Septoria
3 y 4	29/6/2023	16.000 l de agua	
1, 2 y 3	24/7/2023	proxaro 0.75l/ha + 50cc U10	roya estriada
1 y 2	4/8/2023	Insecticida primor 150gr/ha + Fungicida Swing Plus 1000cc/ha + 50cc/ha U10 + TA35 50cc/ha	pulgones
3, 4, 5 y 6	11/8/2023	10000 l de agua	
1, 2, 3, 4 y 5	28/8/2023	1,2 l/ha de Xantho	roya estriada
todas	23/9/2023	0,75 l/ha de proxaro + 150 gr/ha de primor + 50 cc/ha de U10 + 50 cc/ha de TA35	pulgones, roya, septoria
todas	9/10/2023	1,2 l/ha de Xantho	
6	17/9/2023	5000 l	agua
7	18/9/2023	5000 l	agua
todas	26/10/2023	Fungicida Prosaró 0.75lt/há + Primor 150grs/lt + Avipel 1.2lts/há + U10 50cc/há + TA 35 50cc/há en Fen 1 al 7	pulgones y roya
3, 4, 5 y 7	24/11/2023	sween plus 1.5l + avipel 1.2 + primor 150g/ha	pulgones y fusarium

**Anexo B***Valores de variables agronómicas según grupo de materiales y fechas de siembra*

Variable	Grupo	Parámetro	Fecha de Siembra			
			Primera	Tercera	Quinta	Séptima
GD 1N	SI	Mínimo	881	724	541	492
	SI	Media	970	805	657	588
	SI	Máximo	1112	904	774	652
	SS	Mínimo	1043	883	686	569
	SS	Media	1073	931	740	600
	SS	Máximo	1091	985	812	652
	WI	Mínimo	1112	883	721	602
	WI	Media	1162	955	816	668
	WI	Máximo	1205	997	885	734
GD ESP	SI	Mínimo	1326	1275	1161	1011
	SI	Media	1617	1466	1273	1192
	SI	Máximo	1854	1634	1416	1439
	SS	Mínimo	2031	1695	1340	1137
	SS	Media	2119	1722	1397	1222
	SS	Máximo	2229	1764	1454	1361
	WI	Mínimo	1882	1448	1361	1500
	WI	Media	1934	1551	1455	1550
	WI	Máximo	2021	1644	1572	1600
GD MF	SI	Mínimo	2206	1994	2006	1642
	SI	Media	2400	2202	2042	1774
	SI	Máximo	2540	2406	2083	1814
	SS	Mínimo	2734	2336	2083	1814
	SS	Media	2758	2408	2105	1814
	SS	Máximo	2805	2483	2149	1814
	WI	Mínimo	2540	2120	2149	1983
	WI	Media	2627	2287	2149	1983
	WI	Máximo	2734	2483	2149	1983
ESPIGAS	SI	Mínimo	62	65	51	62
	SI	Media	78	77	66	81
	SI	Máximo	101	102	85	109
	SS	Mínimo	84	73	81	81
	SS	Media	96	85	89	99
	SS	Máximo	115	92	96	127
	WI	Mínimo	58	65	71	54
	WI	Media	81	73	74	55
	WI	Máximo	110	85	79	56
GRANOS	SI	Mínimo	24	31	35	22
	SI	Media	35	37	41	28
	SI	Máximo	49	45	47	36
	SS	Mínimo	26	30	27	18
	SS	Media	28	31	28	22
	SS	Máximo	29	33	28	26
	WI	Mínimo	36	32	34	15

	WI	Media	42	41	38	19	
	WI	Máximo	47	51	40	23	
PESO	SI	Mínimo	32	31	27	17	
	SI	Media	36	35	35	22	
	SI	Máximo	43	44	50	35	
	SS	Mínimo	28	27	28	19	
	SS	Media	30	30	32	23	
	SS	Máximo	31	31	36	25	
	WI	Mínimo	32	30	21	17	
	WI	Media	33	34	28	17	
	WI	Máximo	34	38	34	17	
	RENDIMIENTO	SI	Mínimo	4422	5878	4808	2300
		SI	Media	7358	7269	5997	3098
		SI	Máximo	9009	8773	7197	4005
SS		Mínimo	4930	5154	4447	2443	
SS		Media	5926	5418	4825	3001	
SS		Máximo	6822	5873	5100	3487	
WI		Mínimo	6765	6723	3592	608	
WI		Media	7261	7619	4734	641	
WI		Máximo	7578	8195	5942	673	

*Nota.* Las variables incluyen grados día hasta primer nudo (GD 1N), espigazón (GD ESP) y madurez fisiológica (GD MF); número de espigas por metro lineal (ESPIGAS); número de granos por espiga (GRANOS); peso de mil granos (PESO, en gramos); y rendimiento (RENDIMIENTO, en kg/ha). Los grupos de materiales son SI, SS y WI, y las fechas de siembra corresponden a la primera, tercera, quinta y séptima. En la tabla se presentan los valores mínimos, máximos y la media para cada variable.

**Anexo C**

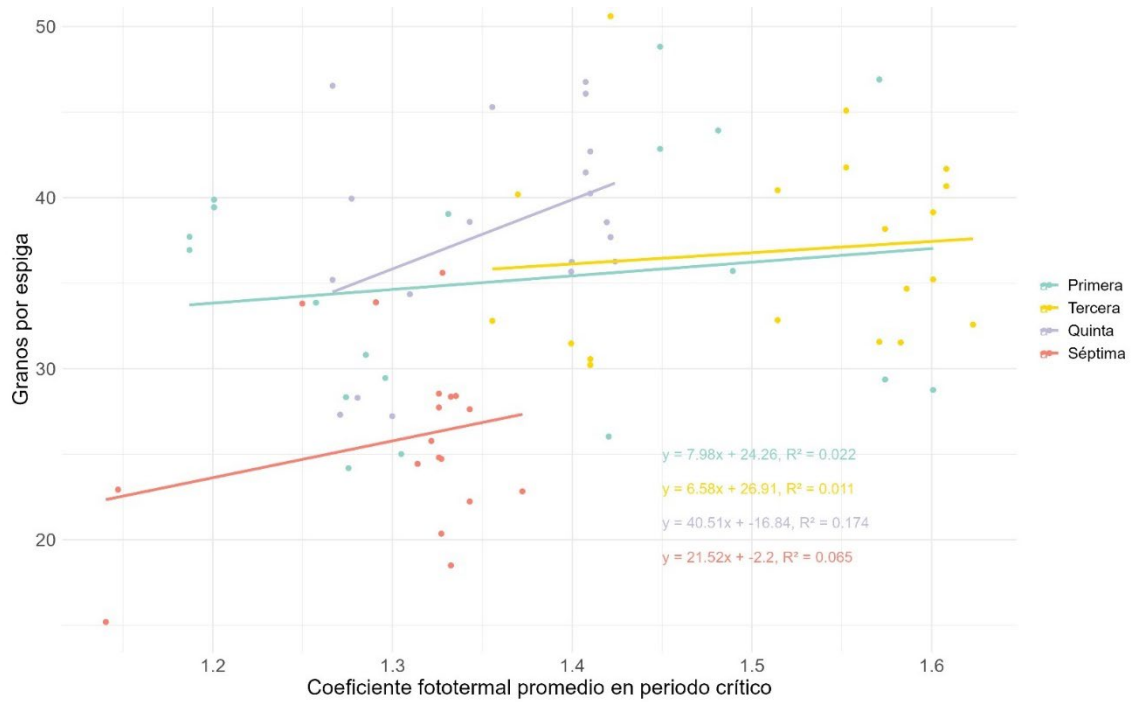
*Anova del modelo para estimar efecto del grupo por fecha de siembra en variables medidas*

Variable	Fecha de Siembra	GL	Sum Cuad	Med Cuad	Valor F	Pr(>F)
GD a primer nudo	Primera	2	101231	50615	10,382	0,001287
	Tercera	2	78998	39499	9,194	0,002196
	Quinta	2	68863	34432	7,6194	0,004736
	Séptima	2	11072	5535,9	1,7395	0,2092
GD a espigazón	Primera	2	741374	370687	17,716	8,77E-05
	Tercera	2	163163	81582	9,6763	0,00176
	Quinta	2	100992	50496	8,172	0,003586
	Séptima	2	222699	111350	8,7344	0,003053
GD a madurez fisiológica	Primera	2	375388	187694	27,569	6,55E-06
	Tercera	2	108526	54263	3,0784	0,07395
	Quinta	2	32888	16443,8	11,927	0,000675
	Séptima	2	75843	37922	14,703	0,000292
Número de espigas	Primera	2	747	373,52	1,5239	0,2479
	Tercera	2	223,46	111,73	0,7386	0,4934
	Quinta	2	1409	704,48	7,6923	0,004563
	Séptima	2	2317	1158,51	5,0162	0,02147
Granos por espiga	Primera	2	299,29	149,647	3,3836	0,05949
	Tercera	2	157,41	78,703	3,0035	0,07807
	Quinta	2	416,37	208,185	13,22	0,000408
	Séptima	2	203,56	101,78	5,4757	0,01639
Peso de mil granos	Primera	2	93,468	46,734	4,1977	0,03424
	Tercera	2	69,965	34,982	3,0152	0,07741
	Quinta	2	106,23	53,115	1,7231	0,21
	Séptima	2	48,397	24,199	1,53	0,2485
Rendimiento	Primera	2	5073568	2536784	1,9637	0,1727
	Tercera	2	9583502	4791751	8,3275	0,003322
	Quinta	2	6098210	3049105	6,6005	0,008124
	Séptima	2	10602731	5301365	21,055	4,42E-05

*Nota.* En los resultados, se destacan en verde los ANOVAs no significativos y en naranja los significativos.

## Anexo D

Relación entre coeficiente fototermal promedio en período crítico y granos por espiga

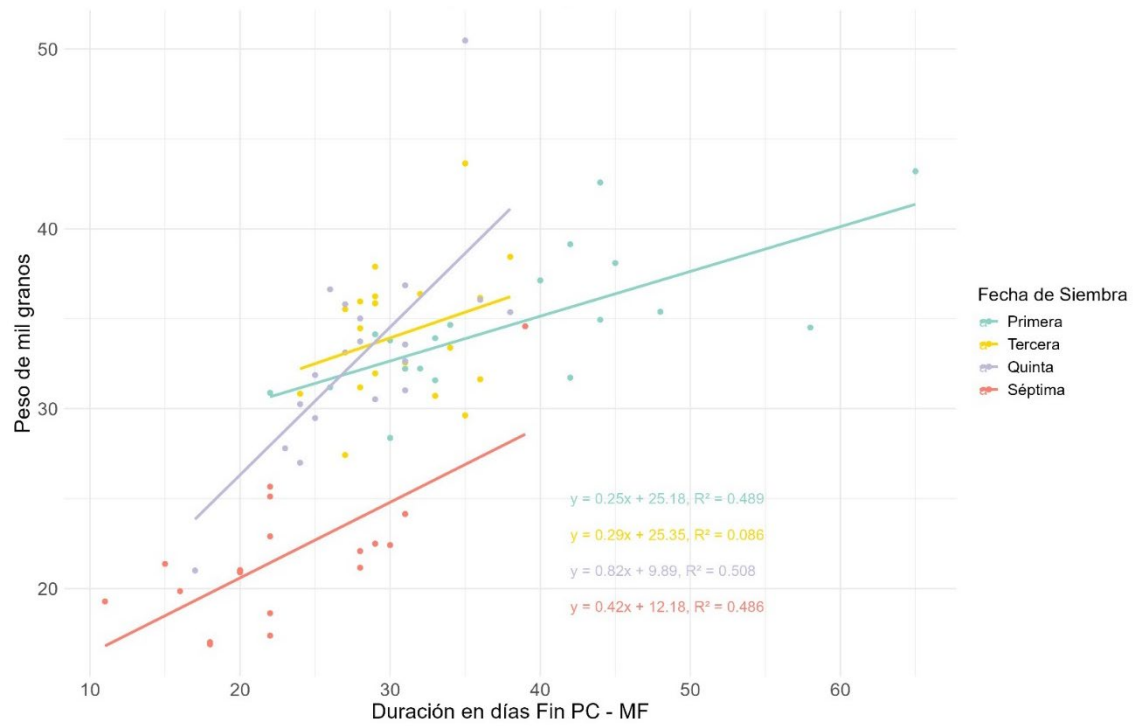


*Nota.* Los distintos colores indican las distintas fechas de siembra.



## Anexo E

*Relación entre duración de llenado de grano y peso de mil granos*



*Nota.* Los distintos colores indican las distintas fechas de siembra.