

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA

**EFFECTO DEL GEN *Ppd-1* EN LA DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO
DEL TRIGO BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE FOTOPERÍODO**

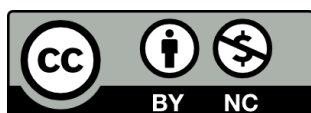
por

Andrés AGUIRREGARAY CASTAGNET

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

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2026**

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia
“Creative Commons **Reconocimiento – No Comercial**”.



Página de Aprobación

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Lic. Biol. (Dra.) Paula Silva

Tribunal:

Lic. Biol. (Dra.) Paula Silva

Dra. Monika Karanová

Ing. Agr. (Dr.) Sebastián Mazzilli

Fecha:

24 de julio de 2026

Estudiante:

Andrés Aguirregaray Castagnet

Agradecimientos

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

Agradezco especialmente a la directora de tesis, Paula Silva, por haberme guiado y acompañado en todo momento durante la realización de este trabajo.

A todo el personal del laboratorio de Royas de INIA La Estanzuela (Carlos, Fernando, María, Noelia y Richard) por todo el trabajo y esfuerzo que hicieron durante todo este proyecto; y ser siempre servicial conmigo.

Al Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) por haberme brindado la posibilidad de realizar la investigación en la institución.

Tabla de contenido

Página de Aprobación	3
Agradecimientos	4
Lista de tabla y figuras	7
Resumen	8
Abstract	9
1. Introducción.....	10
1.1. Importancia del trigo a nivel global y nacional.....	10
1.2. Factores que determinan el rendimiento.....	12
1.3. Rol del fotoperíodo en la adaptación y desarrollo del trigo.....	12
1.4. Hipótesis	14
1.5. Objetivos.....	14
2. Revisión Bibliográfica.....	15
2.1. El trigo como especie	15
2.2. Mejoramiento genético de trigo en Uruguay	15
2.3. Fenología y desarrollo del trigo	16
2.4. Fotoperíodo	18
2.5. Vernalización	19
2.6. Precocidad intrínseca.....	20
2.7. Respuesta a la temperatura	20
2.8. Formación de rendimiento.....	21
2.9. Efecto de la duración de las fases fenológicas sobre los componentes del rendimiento	22
2.10. Efectos pleiotrópicos de Ppd-1 sobre el rendimiento	23
3. Materiales y Métodos	25
3.1. Sitio y condiciones experimentales	25
3.2. Material vegetal.....	25
3.3. Diseño experimental y manejo.....	25
3.4. Variables registradas	26
3.5. Análisis estadístico	28
4. Resultados.....	30
4.1. Variables Ambientales.....	30
4.2. Análisis del fondo genético.....	31
4.3. Diferencias de ciclo y duración de fases bajo cada fotoperíodo y genotipo.....	32
4.4. Componentes del rendimiento: análisis comparativo entre genotipos y fotoperíodos	34
4.5. Evaluación de efectos pleiotrópicos del gen Ppd-1 sobre el rendimiento	39

5. Discusión	42
5.1. Comparación con estudios previos de Ppd-B1 y Ppd-D1.....	42
5.2. Cómo los alelos Ppd-1 modificaron las fases críticas y su efecto sobre rendimiento	42
5.3. Evaluación de efectos pleiotrópicos.....	44
5.4. Implicancias para el mejoramiento genético y la adaptación del trigo a distintas latitudes.	45
5.5. Limitaciones del experimento.....	46
6. Conclusiones.....	47
7. Bibliografía.....	48
8. Anexo	55

Lista de tabla y figuras

Tabla 1 <i>Líneas de trigo evaluadas</i>	25
Tabla 2 <i>ANOVA tipo III sobre un modelo lineal mixto para la variable GD Z6.5</i>	31
Tabla 3 <i>Medias ajustadas de las variables fenológicas para cada combinación de genotipo y fotoperíodo.</i>	32
Tabla 4 <i>Medias ajustadas ($\pm$ error estándar) del rendimiento y sus componentes según genotipo y fotoperíodo.</i>	35
Tabla 5 <i>ANOVA tipo III sobre variable rendimiento (kg ha⁻¹), sin y con la covariable GD Z6.5</i>	40
Tabla 6 <i>ANOVA tipo III sobre la variable rendimiento (kg ha⁻¹)</i>	40
Tabla 7 <i>ANOVA tipo III sobre la variable rendimiento (kg ha⁻¹)</i>	41
Figura 1 <i>Evolución de rendimiento y superficie de cultivo de trigo (2017-2025)</i>	11
Figura 2 <i>Curva de fotoperíodo para distintas estaciones experimentales de Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria</i>	13
Figura 3 <i>Escala Zadoks</i>	17
Figura 4 <i>Temperatura media por década en La Estanzuela durante ciclo del cultivo en comparación promedio histórico</i>	30
Figura 5 <i>Medias ajustadas de la duración de las fases fenológicas en tiempo térmico acumulado (°Cd)</i>	34
Figura 6 <i>Medias ajustadas del rendimiento (kg ha⁻¹) para cada genotipo bajo fotoperíodo natural y extendido</i>	36
Figura 7 <i>Medias ajustadas del número de espigas por m² para cada genotipo</i>	37
Figura 8 <i>Medias ajustadas del número de granos por espiga para cada genotipo</i>	38
Figura 9 <i>Medias ajustadas del peso de grano (mg) para cada genotipo</i>	39

Resumen

El fotoperíodo es uno de los principales factores ambientales que regulan el desarrollo del trigo (*Triticum aestivum* L.), determinando el momento de la floración y la duración de las distintas fases fenológicas. La respuesta a este factor está regulada principalmente por los loci homólogos del gen *Ppd-1*, localizados en los sub-genomas A, B, y D del genoma hexaploide. Los genotipos de trigo con alelos sensibles requieren días largos para transicionar a la fase reproductiva. Los alelos de insensibilidad de este gen promueven la floración independientemente del fotoperíodo ambiental, incluso en días cortos. Si bien el efecto de *Ppd-1* sobre la fenología está ampliamente documentado, su influencia sobre el rendimiento y la posible existencia de efectos pleiotrópicos directos independientes del ciclo permanecen como preguntas abiertas. El objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto de los alelos de *Ppd-1* en los sub-genomas B y D sobre la fenología y el rendimiento del trigo, utilizando líneas isogénicas para *Ppd-1* bajo dos condiciones contrastantes de fotoperíodo. El experimento se llevó a cabo en el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, estación La Estanzuela, durante el ciclo 2025. Se evaluaron tres juegos de líneas isogénicas con tres genotipos para el gen *Ppd-1*, sensible, insensible-B e insensible-D, bajo fotoperíodo natural y fotoperíodo extendido a 24 horas mediante iluminación artificial. Las variables registradas incluyeron la duración de las fases fenológicas en tiempo térmico a primer nudo (Z3.1), floración o antesis (Z6.5) y madurez fisiológica (Z8.7), el rendimiento en grano y sus componentes: espigas por m², granos por espiga y peso de grano. Se aplicaron modelos lineales mixtos con comparaciones de Tukey y un análisis de covarianza (ANCOVA) para evaluar si los efectos sobre el rendimiento son mediados por la fenología o responden a efectos pleiotrópicos directos del gen. Bajo fotoperíodo natural, los alelos de insensibilidad redujeron significativamente la duración del ciclo hasta floración, con una jerarquía consistente con la literatura: *Ppd-D1* produjo un mayor acortamiento (536 °Cd menos que el sensible) que *Ppd-B1* (426 °Cd menos). Bajo fotoperíodo extendido, esta diferencia entre genotipos insensibles desapareció, ya que la exposición continua a luz generó un estímulo inductivo máximo que anuló la ventaja del alelo *Ppd-D1* para florecer bajo días cortos. Las diferencias fenológicas se tradujeron en variaciones en rendimiento principalmente a través del número de granos por espiga: el genotipo sensible presentó el mayor rendimiento bajo fotoperíodo natural (4921 kg ha⁻¹) con 37,6 granos por espiga, mientras que el insensible-D registró el menor rendimiento (2982 kg ha⁻¹) con 24,9 granos por espiga. El peso de grano no fue afectado significativamente por el genotipo ni el fotoperíodo. El ANCOVA no aportó evidencia concluyente de efectos pleiotrópicos directos de *Ppd-1* sobre el rendimiento: el factor genotipo no resultó significativo en el modelo, y el poder estadístico del diseño fue suficiente para descartar la pleiotropía del gen *Ppd-1* sobre el rendimiento. Los resultados confirmaron que *Ppd-1* moduló el rendimiento del trigo principalmente a través de su efecto sobre la duración del período crítico y el número de granos por espiga, con diferencias cuantitativas relevantes entre alelos bajo fotoperíodo natural. En el contexto productivo uruguayo, el genotipo insensible-B se presentó como la alternativa más equilibrada entre precocidad y potencial de rendimiento cuando se requiere acortar el ciclo, sin diferenciarse estadísticamente del genotipo sensible en productividad.

Palabras clave: fotoperíodo, fenología, rendimiento, líneas isogénicas, *Ppd-1*

Abstract

Photoperiod is one of the main environmental factors regulating wheat (*Triticum aestivum* L.) development, determining the timing of flowering and the duration of phenological phases. The response to this factor is primarily regulated by the homologous loci of the *Ppd-1* gene, located in the A, B, and D subgenomes of the hexaploid genome. Insensitivity alleles promote flowering under short-day conditions, shortening the crop cycle independently of the ambient photoperiod, whereas sensitivity alleles require long days to trigger the transition to the reproductive phase. Although the effect of *Ppd-1* on phenology is well documented, its influence on grain yield and the possible existence of direct pleiotropic effects independent of cycle duration remain open questions. This study aimed to evaluate the effect of *Ppd-1* alleles in the B and D subgenomes on wheat phenology and grain yield using near-isogenic lines under contrasting photoperiod conditions. The experiment was conducted at the La Estanzuela Experimental Station of the National Institute of Agricultural Research (INIA) during the 2025 growing season. Three sets of near-isogenic lines representing three genotypes, sensitive, insensitive-B, and insensitive-D, were evaluated under natural photoperiod and extended photoperiod (24 hours of continuous light via artificial illumination). Recorded variables included the duration of phenological phases expressed as thermal time to first node (Z3.1), anthesis (Z6.5), and physiological maturity (Z8.7), grain yield, and its components: spikes per m⁻², grains per spike, and grain weight. Linear mixed models with Tukey comparisons and an analysis of covariance (ANCOVA) were applied to determine whether the effects on yield are mediated by phenology or reflect direct pleiotropic effects of the gene. Under natural photoperiod, insensitivity alleles significantly reduced the duration of the cycle to flowering, following a hierarchy consistent with the literature: *Ppd-D1* produced a greater shortening (536 °Cd less than the sensitive genotype) than *Ppd-B1* (426 °Cd less). Under extended photoperiod, this difference between insensitive genotypes disappeared, as continuous light exposure generated a maximal inductive stimulus that abolished the advantage of the *Ppd-D1* allele for flowering under short days. Phenological differences translated into yield variation primarily through the number of grains per spike: the sensitive genotype showed the highest yield under natural photoperiod (4921 kg ha⁻¹) with 37.6 grains per spike, while the insensitive-D genotype recorded the lowest yield (2982 kg ha⁻¹) with 24.9 grains per spike. Grain weight was not significantly affected by genotype or photoperiod. The ANCOVA did not provide conclusive evidence for direct pleiotropic effects of *Ppd-1* on yield: the genotype factor was not significant in the model, and the statistical power of the design is sufficient to rule out the pleiotropy of the *Ppd-1* gene on performance. These results confirm that *Ppd-1* modulates wheat yield primarily through its effect on the duration of the critical period and the number of grains per spike, with quantitatively relevant differences between alleles under natural photoperiod. In the Uruguayan productive context, the insensitive-B genotype represents the most balanced option between earliness and yield potential when cycle shortening is required, without statistically differing from the sensitive genotype in productivity.

Keywords: photoperiod, phenology, grain yield, near-isogenic lines, *Ppd-1*

1. Introducción

1.1. Importancia del trigo a nivel global y nacional

El trigo (*Triticum aestivum* L.) es un cultivo de importancia fundamental a nivel mundial, tanto por su contribución a la seguridad alimentaria como por su notable capacidad de adaptación a diversas condiciones ambientales. Desde una perspectiva agronómica, cumple además un rol relevante en las rotaciones de cultivos anuales. Si bien la mayor parte del área sembrada se destina a la producción de harina para consumo humano, este cereal también se utiliza para la elaboración de biocombustibles, alimentos balanceados y bebidas (Cherlinka, 2026).

Actualmente, el trigo ocupa la mayor superficie cosechada a nivel mundial, con un promedio de 220 millones de hectáreas (ha) anuales (Contardi & Terré, 2025). Entre las razones agronómicas que explican su amplia distribución, destacan sus notables características adaptativas. Por ejemplo, presenta un crecimiento óptimo en un amplio rango de ambientes, y la tasa de fotosíntesis es más eficiente entre 15°C y 20°C (Porter & Gawith, 1999). Además, la diversidad fenológica entre genotipos, producto de la variación en su sensibilidad tanto a la temperatura como al fotoperiodo, le permite desarrollarse exitosamente en una amplia gama de zonas agroecológicas (Cherlinka, 2026).

En las condiciones de cultivo presentes en Uruguay, caracterizadas por la ausencia de períodos prolongados de estrés severo y por un régimen de precipitaciones que, en general, supera los requerimientos hídricos del cultivo, sería posible alcanzar rendimientos muy cercanos al potencial en situaciones de campo. A lo largo del tiempo, los rendimientos han mostrado una tendencia creciente, atribuible tanto al mejoramiento genético como a los avances en el manejo agronómico y a condiciones ambientales más favorables (Berger et al., 2018). No obstante, existen años en los que el rendimiento se ve limitado, ya sea por déficits hídricos, por una disminución en la duración del período de llenado de grano asociada a temperaturas elevadas, o por la interacción de ambos factores (Berger et al., 2018).

El período de siembra del trigo en Uruguay puede iniciarse a principios de mayo y prolongarse hasta mediados de junio, ofreciendo una amplia ventana para la siembra del cultivo (Miralles et al., 2014). Esta flexibilidad se debe a la diversidad de cultivares disponibles, que difieren en la duración de sus ciclos fenológicos y permiten a los productores adaptar la fecha de siembra según las condiciones climáticas, la disponibilidad de recursos y las estrategias de manejo. La cosecha se realiza habitualmente entre mediados de noviembre y diciembre, estando fuertemente influenciada por la fecha de siembra y las condiciones térmicas de cada campaña.

La producción de trigo nacional se concentra principalmente en el litoral oeste del país, donde los departamentos de Soriano, Colonia, Río Negro y Paysandú, concentran las mayores superficies cultivadas. En menor proporción, el trigo también se produce en la

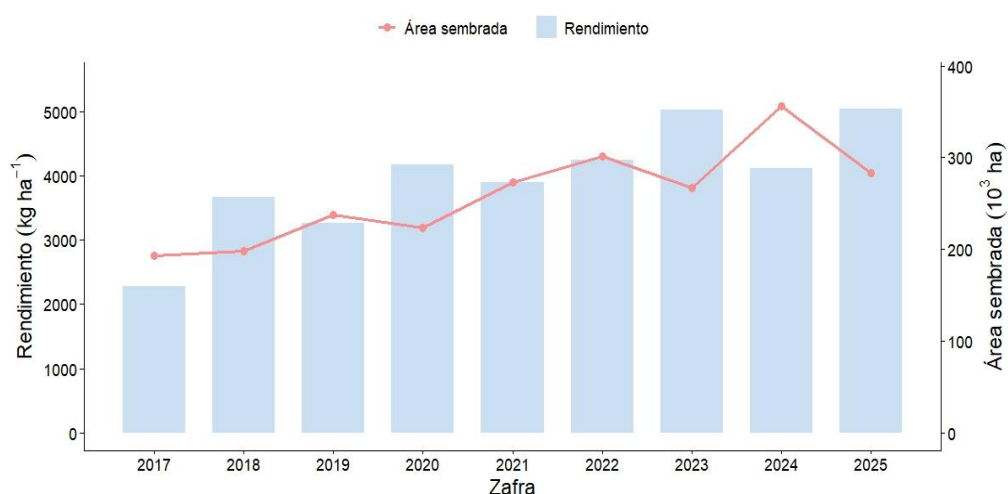
región centro, en departamentos como Durazno, Flores y Florida. Esta concentración en el litoral oeste responde a la mayor aptitud agroecológica de los suelos, cuya morfología y fertilidad natural resultan más favorables para los cultivos de invierno, contribuyendo a la obtención de mayores rendimientos (Oficina de Estadísticas Agropecuarias [DIEA], 2020).

En los últimos ocho años, la superficie sembrada de trigo en Uruguay osciló entre 193.000 y 355.700 hectáreas, mientras que los rendimientos promedio nacionales variaron entre 2.280 y 5.037 kg ha⁻¹; estos resultados son consecuencia de las condiciones meteorológicas y de las prácticas agronómicas implementadas (DIEA, 2020, 2024, 2025a, 2025b, 2026) (Fig. 1). En los últimos años, el trigo se posicionó como el cultivo invernal con la mayor área sembrada del país, superando la cebada y colza (DIEA, 2025a). A su vez, cumple un papel fundamental en la rotación agrícola, especialmente en el esquema soja-trigo. En este contexto, los avances tecnológicos de los últimos años, incluyendo la incorporación de cultivares más adaptados y el perfeccionamiento de prácticas de manejo, han permitido sostener y, en algunos casos, incrementar la productividad del cultivo (Contatore & Ernst, 2024). Durante la zafra agrícola 2025, el cultivo de trigo mantuvo un rol relevante dentro del sector agrícola uruguayo, siendo el cultivo invernal con mayor área sembrada del país (DIEA, 2026). Se sembraron 283.651 ha distribuidas en todo el país, alcanzando una productividad promedio récord de 5.040 kg ha⁻¹ (DIEA, 2026).

Desde el punto de vista económico, el trigo constituye una fuente relevante de divisas mediante la exportación de grano y productos derivados. A modo de referencia, en el ciclo 2023-2024 el país exportó 1.474.468 toneladas de granos y derivados por un valor estimado de 350 millones de dólares (Rava & Lavista, 2024).

Figura 1

Evolución de rendimiento y superficie de cultivo de trigo (2017-2025)



Nota. Elaborado a partir de DIEA (2020, 2024, 2025a, 2025b, 2026).

1.2. Factores que determinan el rendimiento

Tal como parece indicar el trabajo de Abbate y Divito (2017) la duración del ciclo del trigo influye directamente sobre la determinación del rendimiento, ya que condiciona el tiempo disponible para la captura de recursos y la generación de biomasa. En este sentido, el rendimiento potencial es el resultado de múltiples procesos que ocurren de manera secuencial e interdependiente a lo largo del desarrollo del cultivo, donde la radiación, la temperatura y el fotoperíodo desempeñan un rol central (Evans & Fischer, 1999). Particularmente, la duración del período crítico previo a la antesis resulta clave, dado que determina el número de granos por unidad de superficie, principal componente del rendimiento. A su vez, estos procesos están estrechamente vinculados con la tasa y duración del llenado de granos, evidenciando la continuidad fisiológica entre las etapas del cultivo (Berger et al., 2018). Entre los factores que regulan la duración del ciclo y, por ende, la sincronización del período crítico con las condiciones ambientales, el fotoperíodo ocupa un lugar central, ya que determina el momento de la floración y la duración de las fases reproductivas.

1.3. Rol del fotoperíodo en la adaptación y desarrollo del trigo

Se denomina fotoperíodo a la duración del día, determinada por la cantidad de horas de luz solar, la cual varía en función de la latitud y día del año. Este factor ambiental cumple un papel fundamental en la regulación de los procesos morfológicos y fisiológicos de las plantas, ya que condiciona el inicio, la finalización y la velocidad de las distintas fases del desarrollo (Kantolic & Satorre, 2004).

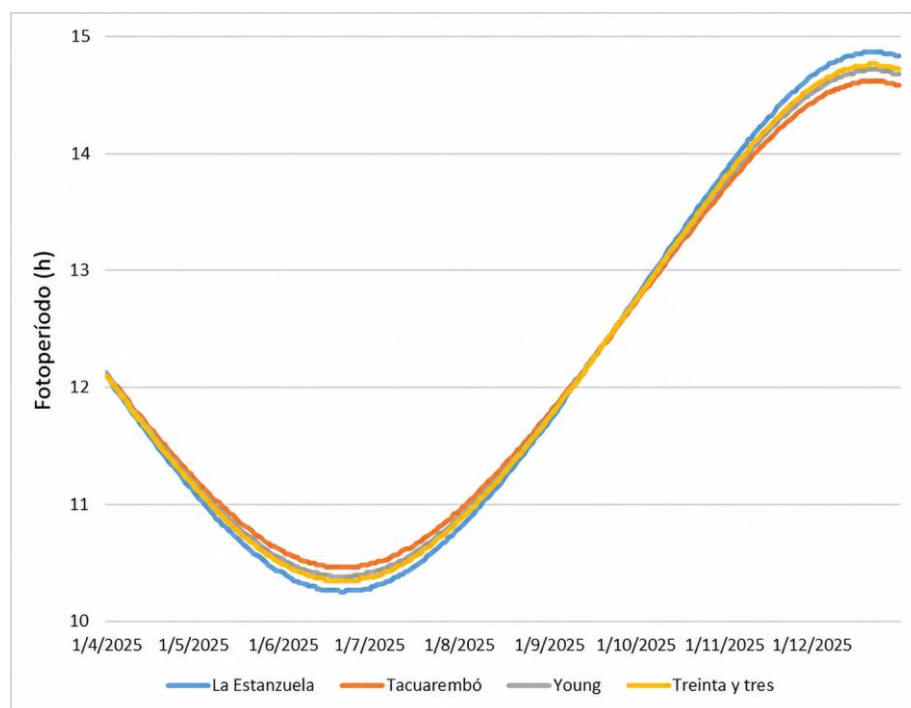
En el caso del trigo, la respuesta al fotoperíodo tiene una influencia directa sobre el momento de la floración y, por ende, sobre la adaptación del cultivo a diferentes ambientes (Slafer & Rawson, 1994). Los genotipos sensibles al fotoperíodo florecen más rápidamente cuando se exponen a días largos (más de 12 horas de luz), mientras que en condiciones de días cortos (menos de 10 horas de luz) el proceso se retrasa (Major, 1980). En cambio, los genotipos insensibles reducen notoriamente su sensibilidad a la duración del día, pero no la eliminan completamente (Beales et al., 2007), ya que responden a fotoperíodo extremo (como 24 h de luz).

Esta clasificación tiene gran importancia agronómica, ya que determina la elección de las variedades más adecuadas para cada región y condición ambiental. Los trigos insensibles presentan una ventaja adaptativa al poder cultivarse en un rango más amplio de latitudes y épocas de siembra, mientras que los trigos sensibles se restringen principalmente a zonas con días largos y/o fechas de siembra tempranas. Esta característica es también de interés en los programas de mejoramiento genético, donde la selección de genotipos con distinta sensibilidad al fotoperíodo permite desarrollar variedades mejor adaptadas a las condiciones locales y con mayor potencial de rendimiento (Beales et al., 2007).

Aún dentro del mismo país, existen diferencias notorias en el fotoperíodo entre estaciones y regiones (Figura 2), como resultado de la interacción entre la latitud y la fecha sobre la duración del día. Dentro de las localidades utilizadas, la estación experimental del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) de Tacuarembó es la que se encuentra más al norte del país en la latitud S 31°42'40", mientras que INIA La Estanzuela se encuentra más al sur en la latitud S 34°19'60". Estas diferencias reflejan cómo la posición geográfica influye en la cantidad de horas de luz diarias disponibles durante el invierno y el verano, lo cual puede afectar el desarrollo y la adaptación del cultivo de trigo en distintas zonas del país. Además, esta variación en el fotoperíodo entre regiones del país refuerza la necesidad de evaluar genotipos con distinta sensibilidad en condiciones contrastantes.

Figura 2

Curva de fotoperíodo para distintas estaciones meteorológicas de INIA



Nota. Elaborado con base de datos de Instituto Nacional de Investigación (INIA, 2025).

La respuesta al fotoperíodo en trigo está determinada genéticamente por los genes *Ppd-1*, presentes en los tres sub-genomas del trigo hexaploide, cuyos distintos alelos confieren mayor o menor sensibilidad a la duración del día (Pérez-Gianmarco et al., 2020). Si bien el efecto de estos genes sobre la fenología está ampliamente documentado, la evidencia sobre su influencia en el rendimiento es aún incompleta: no queda claro si dicha influencia opera exclusivamente a través de cambios en la duración del ciclo o si existen efectos directos adicionales independientes de la fenología. El uso de líneas isogénicas, que difieren únicamente en el alelo de interés manteniendo constante el resto del genoma (Muehlbauer et al., 1988), ofrece una herramienta precisa para abordar esta pregunta. En

este contexto, el presente trabajo evalúa el efecto de los alelos del gen *Ppd-1* sobre la fenología y el rendimiento del trigo bajo condiciones contrastantes de fotoperíodo en Uruguay, aportando evidencia experimental en un ambiente hasta ahora poco estudiado para esta problemática

1.4. Hipótesis

Los alelos de *Ppd-1* localizados en los sub-genomas B y D determinan el grado de sensibilidad del trigo al fotoperíodo, modificando la duración de las fases de desarrollo de forma diferencial según las condiciones ambientales. Independientemente de estos cambios fenológicos, se postula que *Ppd-1* ejerce efectos pleiotrópicos directos sobre el rendimiento y sus componentes (número de espigas por unidad de superficie, número de granos por espiga y peso de los granos) a través de mecanismos que no están mediados por la duración del ciclo.

1.5. Objetivos

General

Evaluar el efecto de los alelos alternativos del gen *Ppd-1* sobre la fenología y el rendimiento de trigo, utilizando líneas isogénicas en condiciones de campo bajo fotoperíodo natural y extendido.

Específicos

- i. Comparar la duración de las fases fenológicas entre líneas isogénicas contrastantes para los alelos *Ppd-B1* y *Ppd-D1*, bajo condiciones de fotoperíodo natural y extendido.
- ii. Evaluar el efecto de los genes *Ppd-B1* y *Ppd-D1* sobre el rendimiento y sus componentes (número de espigas por m², número de granos por espiga y peso de grano) bajo condiciones de fotoperíodo natural y extendido.
- iii. Determinar si los efectos de *Ppd-B1* y *Ppd-D1* sobre el rendimiento se deben exclusivamente a modificaciones en la duración del ciclo fenológico, o si el gen ejerce efectos adicionales de carácter pleiotrópico, independientes de la fenología.

2. Revisión Bibliográfica

2.1. El trigo como especie

El trigo harinero (*Triticum aestivum* L.) es una planta herbácea anual perteneciente a la familia Poaceae, reconocida por su relevancia agrícola, económica y social, lo que la posiciona como uno de los cultivos más importantes a nivel global (Khalid et al., 2023). Desde el punto de vista genético, presenta una condición alopoliploide hexaploide ($2n = 6x = 42$), es decir, posee seis juegos de cromosomas originados a partir de hibridaciones sucesivas entre distintas especies ancestrales diploides (Feldman & Levy, 2012). El genoma está compuesto por tres sub-genomas homólogos denominados A, B y D, cada uno derivado de un progenitor silvestre diploide distinto. El sub-genoma A proviene de *T. urartu*, el sub-genoma B se atribuye a un ancestro relacionado con *Aegilops speltoides*, y el sub-genoma D se originó a partir de *A. tauschii* (Dvořák, 1976). Con aproximadamente 17 mil millones de pares de bases, el trigo posee uno de los genomas más grandes y complejos entre los cereales cultivados (International Wheat Genome Sequencing Consortium et al., 2018). Esta compleja estructura genómica le confiere una amplia variabilidad genética que ha sido clave en los programas de mejoramiento genético orientados a incrementar la productividad, la calidad y la tolerancia a factores bióticos y abióticos. La combinación entre su plasticidad morfológica, su diversidad genética y su importancia alimentaria ha consolidado al trigo como un cultivo esencial para la seguridad alimentaria global y un pilar estratégico en las economías agrícolas de numerosos países.

2.2. Mejoramiento genético de trigo en Uruguay

Los registros históricos indican que el mejoramiento genético del trigo en Uruguay comenzó alrededor del año 1914 en lo que es hoy el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) La Estanzuela. Desde entonces, el programa ha liberado más de 65 cultivares desarrollados a partir de materiales previamente seleccionados, lo que ha permitido una acumulación progresiva de características agronómicas deseables (Quincke et al., 2018). La evolución de los cultivares liberados por estos programas estuvo estrechamente condicionada por los cambios en los sistemas productivos del país (Quincke et al., 2018).

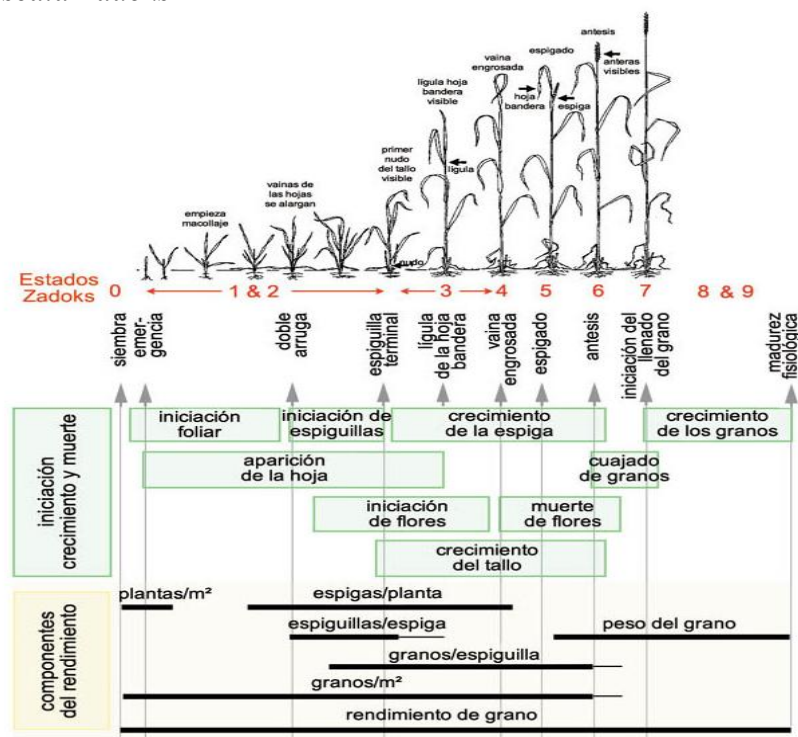
En Uruguay durante gran parte del siglo XX, el trigo se integró en sistemas mixtos agrícola-ganaderos, donde cumplía un doble rol: producción de grano y provisión de forraje invernal. Este sistema, conocido como trigo de doble propósito, consistía en el pastoreo del cultivo durante su fase vegetativa temprana, seguido de su recuperación y posterior cosecha (Verges, 2001). Esta práctica era llevada a cabo gracias a características de los cultivares tradicionales, como su largo ciclo, alta sensibilidad al fotoperiodo, mayor duración de la fase vegetativa y elevada capacidad de rebrote (Verges, 2001). Estas características favorecían su utilización en sistemas de doble propósito, permitiendo una

ventana amplia para el pastoreo sin comprometer significativamente el rendimiento en grano.

El cambio en el ciclo de los cultivares estuvo estrechamente vinculado a una transformación estructural del sistema productivo uruguayo. A partir de la década de 1990 se produjo un proceso de intensificación agrícola y expansión de la siembra directa, asociado a cambios tecnológicos y organizacionales en la producción (García Préchac et al., 2010, p. 75). Esta combinación de factores, junto con la posterior incorporación de la soja en los sistemas agrícolas, generó una creciente presión por acortar los ciclos de los cultivos de invierno para permitir una mejor inserción en rotaciones agrícolas intensivas (García Préchac et al., 2010). En este contexto, surgió la necesidad de desarrollar cultivares de trigo con ciclos intermedios a cortos, mejor adaptados a esquemas de producción orientados a maximizar la eficiencia en el uso del tiempo y los recursos. Este proceso de acortamiento de ciclos estuvo estrechamente vinculado a la selección de cultivares con mayor insensibilidad al fotoperíodo, rasgo que permite inducir la floración más tempranamente y reducir la duración del ciclo independientemente de las condiciones de luz. En este contexto, la comprensión de los mecanismos genéticos que regulan la respuesta al fotoperíodo resulta fundamental para orientar futuros programas de mejoramiento.

2.3. Fenología y desarrollo del trigo

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 (Miralles et al., 2014).

Figura 3*Escala Zadoks*

Nota. Componentes del rendimiento y fases del desarrollo. Tomado de Rawson y Gómez Macpherson (2001).

Durante la vida del cultivo ocurren dos procesos: crecimiento y desarrollo. El crecimiento implica el aumento de la biomasa, mientras que el desarrollo se refiere a la sucesión de estados morfológicos o fisiológicos que se expresan durante el ciclo del cultivo. Ambos procesos están regulados genéticamente e influenciados por el ambiente (Abbate & Divito, 2017). Cada una de estas etapas presenta diferentes requerimientos ambientales y su duración puede verse influida por factores como la temperatura, la disponibilidad hídrica, la vernalización y el fotoperíodo. Conocer la fenología del cultivo permite ajustar prácticas de manejo como la fecha de siembra, la fertilización y el control de enfermedades, apuntando a maximizar el potencial de rendimiento en función del ambiente productivo. Durante la fase vegetativa, el meristema apical del tallo produce primordios foliares de forma continua hasta que se produce la inducción floral, momento en el cual el cultivo transiciona hacia la fase reproductiva y comienza a generar estructuras florales. En la etapa de floración temprana, el meristema inicia la diferenciación de espiguillas, mientras que en la floración tardía comienza la elongación del tallo (Miralles et al., 2014).

Se han desarrollado diversas escalas para describir las etapas fenológicas del trigo, siendo la escala de Zadoks la de uso más extendido a nivel global (Zadoks et al., 1974). Esta clasificación describe estadios morfológicos que abarcan todo el ciclo del cultivo. La

escala se divide en diez fases principales, numeradas del 0 al 9, que a su vez se fraccionan en subfases decimales, permitiendo así una descripción más detallada del avance del cultivo (Fig. 3). Se considera que el cultivo ha alcanzado una determinada etapa fenológica cuando ese estado se observa en al menos el 50% de las plantas observadas (Miralles et al., 2014).

2.4. Fotoperíodo

El fotoperíodo constituye uno de los principales factores ambientales que regulan el desarrollo del trigo, determinando el momento de la floración y la duración de las distintas fases fenológicas (Lombardo et al., 2017). En esta especie, la respuesta al fotoperíodo está regulada principalmente por los loci homólogos del gen *Ppd-I*, localizados en los cromosomas 2A (*Ppd-A1*), 2B (*Ppd-B1*) y 2D (*Ppd-D1*) (Lombardo et al., 2017). Los productos génicos de estos loci corresponden a proteínas de la familia de los reguladores de pseudo-respuesta (PRR, del inglés, *Pseudo-Response Regulator*), componentes clave del reloj circadiano en trigo (Beales et al., 2007). Estas proteínas participan en la regulación de la expresión de *Flowering Locus T1 (FT1)* y del factor de transcripción *Nuclear Factor Y (NF-Y)*, ambos involucrados en la transición hacia el estado reproductivo (Lombardo et al., 2017).

La insensibilidad al fotoperíodo es un carácter dominante, por ello, los cultivares que presentan alelos sensibles en los tres sub-genomas son considerados sensibles al fotoperíodo. Los genotipos con al menos un alelo insensible inician la floración más rápidamente bajo condiciones de días cortos (Slafer & Rawson, 1994). Este rasgo resulta especialmente beneficioso en regiones cálidas, donde una floración temprana permite completar el llenado de grano antes de que se presenten las altas temperaturas y el déficit hídrico del verano (Díaz et al., 2012; Shaw et al., 2012). Por el contrario, los alelos recesivos confieren sensibilidad al fotoperíodo, de modo que estos genotipos requieren días largos para inducir la floración (Beales et al., 2007).

Entre los distintos loci de *Ppd-I*, *Ppd-D1* ha sido consistentemente identificado como el locus de mayor efecto sobre la adaptación fenológica, mientras que *Ppd-B1* ejerce un control secundario o modulador del desarrollo (Laurie, 1997; Shaw et al., 2012; Whittall et al., 2018). El alelo insensible de *Ppd-D1* (*Ppd-D1a*) se asocia a una delección en la región promotora del gen, lo que determina su expresión constitutiva y un adelantamiento marcado de la espigazón, incluso bajo condiciones de días cortos (Beales et al., 2007). Este adelanto fenológico reduce la duración de las fases previas a la floración, particularmente la etapa vegetativa y el período reproductivo temprano, acortando el tiempo disponible para la generación de espiguillas y flores. Como consecuencia, se reduce el número de granos por unidad de superficie, principal componente del rendimiento en trigo (Fischer, 2011; Slafer et al., 1990). En contraste, *Ppd-B1* presenta un efecto fenológico de menor magnitud, asociado principalmente a variaciones en el número de copias del gen, lo que genera cambios más graduales en su nivel de expresión (Shaw et al., 2012). Estudios con líneas isogénicas han confirmado que el grado de

insensibilidad sigue el orden *Ppd-D1a* > *Ppd-A1a* > *Ppd-B1a* (Pérez-Gianmarco et al., 2018), evidenciando la jerarquía de efectos entre loci. La presencia del alelo insensible en este locus tiende a adelantar la floración de forma moderada, permitiendo ajustes finos del ciclo de desarrollo sin comprometer severamente la duración del período crítico para la determinación del número de granos, particularmente el comprendido entre el inicio de encañazón y la floración (Miralles & Slafer, 2007; Slafer & Rawson, 1994).

Desde el punto de vista del rendimiento, estas diferencias entre loci tienen implicancias prácticas relevantes. *Ppd-D1* favorece la adaptación a ambientes con riesgo de estrés térmico o hídrico terminal mediante el escape fenológico; sin embargo, su efecto puede resultar contraproducente en ambientes de alto potencial, donde la reducción de la duración de las fases reproductivas limita la acumulación de biomasa y la generación de granos. *Ppd-B1*, en cambio, permite modificar la fecha de floración sin comprometer severamente el período crítico, lo que explica su utilidad en programas de mejoramiento orientados a maximizar el rendimiento potencial mediante un balance adecuado entre fenología y generación de estructuras reproductivas (Fischer, 2011; Slafer et al., 2005). En esta línea, diversos estudios han demostrado que los alelos insensibles de *Ppd-I* se asocian con una mayor tasa de desarrollo de espiguillas, pero con una menor fertilidad de las espigas, afectando negativamente el número de granos por unidad de superficie (Prieto et al., 2018). Pérez-Gianmarco et al. (2019) atribuyeron específicamente al alelo *Ppd-D1a* una menor duración de la elongación del tallo pre-floración y una reducción en el número de flósculos fértiles, evidenciando que la selección de alelos insensibles puede comprometer el potencial productivo del cultivo incluso en condiciones favorables.

2.5. Vernalización

La vernalización es el proceso mediante el cual la exposición prolongada a bajas temperaturas promueve la floración en el trigo. Según su respuesta a este proceso, los cultivares se clasifican en tres grupos: invernales, que requieren un período de frío para florecer; primaverales, que muestran una respuesta mínima o inexistente; y facultativos, que pueden florecer sin vernalización, pero aceleran su ciclo cuando son vernalizados (Fjellheim et al., 2014; Flood & Halloran, 1986). El rango de temperaturas más efectivo para este proceso oscila entre 2 y 7 °C, y su acumulación comienza desde la imbibición de la semilla hasta el inicio de encañazón. A medida que aumenta la exposición a bajas temperaturas, el desarrollo del cultivo se acelera y el ciclo hasta la floración se acorta. (Miralles et al., 2014). El principal determinante genético de este requisito es el gen *Vrn-1* ubicado en el brazo largo del cromosoma 5, con loci presentes en los tres sub-genomas, cuya expresión se incrementa con la exposición al frío y está vinculada con la transición hacia el desarrollo reproductivo (Hyles et al., 2020; Yan et al., 2004). En el presente experimento se utilizaron líneas isogénicas de hábito primaveral, por lo que el requisito de vernalización no constituyó una limitante para el desarrollo del cultivo, permitiendo estudiar el efecto del fotoperíodo de forma aislada.

2.6. *Precocidad intrínseca*

Una vez satisfechos los requerimientos de vernalización y fotoperíodo, la duración del ciclo del trigo queda determinada por los loci de precocidad intrínseca o *Earliness per se* (EPS) (Snape et al., 2001). Los distintos alelos de estos loci pueden acortar o alargar el ciclo de forma independiente de las condiciones ambientales, influyendo directamente en la duración de las etapas de desarrollo y contribuyendo a la adaptación del cultivo a distintos entornos productivos (Faricelli et al., 2010). Al igual que la vernalización, este factor no fue objeto de estudio en el presente trabajo, pero su consideración es relevante para interpretar correctamente las diferencias fenológicas observadas entre genotipos.

2.7. *Respuesta a la temperatura*

La vernalización, el fotoperíodo y la precocidad intrínseca determinan los requerimientos ambientales que el cultivo debe satisfacer para avanzar en su ciclo fenológico, estableciendo así la base fisiológica de sus distintas etapas de desarrollo. Sin embargo, es la temperatura ambiental la que determina la duración efectiva de cada una de esas etapas, mediante su efecto sobre la tasa de desarrollo del cultivo (Miralles et al., 2014). La relación entre temperatura y desarrollo del trigo no es lineal ni constante a lo largo del ciclo. Cada etapa fenológica presenta temperaturas cardinales propias: una temperatura base (T_b), por debajo de la cual no hay desarrollo; una temperatura óptima (T_o), a la cual la tasa de desarrollo es máxima; y una temperatura crítica o máxima (T_c), por encima de la cual el desarrollo se detiene o la planta puede sufrir daños irreversibles (Miralles et al., 2014). Cuando la temperatura aumenta dentro del rango comprendido entre T_b y T_o , la tasa de desarrollo se incrementa y la duración de las etapas se acorta; por el contrario, cuando disminuye desde T_o hacia T_b , el desarrollo se ralentiza y las etapas se prolongan. Por encima de T_o , la tasa de desarrollo comienza a decrecer, pudiendo comprometer procesos críticos como la formación de espiguillas, la viabilidad del polen y el llenado de grano.

Estas temperaturas cardinales varían según la etapa fenológica considerada. Las temperaturas óptimas para el trigo en la etapa de espiguilla terminal, la antesis y el llenado de grano, determinadas a partir de 65 estudios publicados, son 10,6 °C, 21,0 °C y 20,7 °C, respectivamente (Porter & Gawith, 1999). Esto implica que las etapas reproductivas tardías son menos sensibles al calor que las etapas vegetativas tempranas. Durante el desarrollo temprano de la inflorescencia, un incremento de temperatura de 10 °C a 19 °C acelera el desarrollo reproductivo, mientras que temperaturas superiores a 20 °C retrasan la iniciación de la espiguilla terminal y reducen el número de primordios de espiguillas (Porter & Gawith, 1999; Slafer & Rawson, 1995). En etapas más avanzadas, temperaturas superiores a 31 °C limitan el éxito de la polinización durante la antesis, mientras que durante el llenado de grano valores por encima de 35,4 °C resultan perjudiciales (Porter & Gawith, 1999). Adicionalmente, las temperaturas base y óptimas varían entre cultivares y entre etapas de desarrollo, pudiendo diferir hasta en 7 °C entre genotipos para una misma fase. Esto implica que el uso de una temperatura base única para todos los

genotipos y etapas, como es habitual en los modelos de tiempo térmico, constituye una simplificación que puede introducir errores en la estimación de la duración de las fases fenológicas, particularmente cuando se comparan cultivares con distinto origen genético (Slafer & Rawson, 1995).

En trigo, los valores de temperatura base utilizados habitualmente para el cálculo del tiempo térmico oscilan entre 0 y 5 °C (Miralles et al., 2014). El tiempo térmico acumulado, expresado en grados día (°Cd) y calculado como la suma de las temperaturas medias diarias por encima de T_b , permite expresar la duración de las etapas fenológicas sobre una base fisiológica común, independientemente de las condiciones climáticas particulares de cada año o sitio. Para completar su ciclo biológico desde la siembra hasta la madurez, el trigo requiere acumular entre 1800 y 2400 °Cd, según el cultivar y las condiciones ambientales. Esta unidad facilita comparaciones más robustas entre genotipos y tratamientos, y es por ello la unidad principal utilizada en el presente trabajo para el análisis de las diferencias fenológicas entre genotipos y condiciones de fotoperíodo.

Es importante destacar que fotoperíodo y temperatura no actúan de forma independiente sobre el desarrollo del cultivo, sino que interactúan de manera compleja. Mientras que el fotoperíodo regula principalmente el momento de la inducción floral a través de los genes *Ppd-1*, la temperatura determina la velocidad a la cual el cultivo avanza hacia ese momento y a través de las etapas posteriores. En condiciones naturales ambos factores varían simultáneamente a lo largo de la estación de crecimiento, lo que dificulta aislar el efecto de cada uno. En el presente experimento, el uso de iluminación artificial para extender el fotoperíodo sin modificar la temperatura permitió estudiar el efecto específico del fotoperíodo sobre la fenología y el rendimiento, manteniendo constante la acumulación térmica entre tratamientos. Esta condición experimental es la que justifica el uso de grados día como unidad de comparación entre el tratamiento de fotoperíodo natural y el extendido, ya que ambos tratamientos comparten la misma historia térmica y las diferencias observadas en tiempo térmico pueden atribuirse al efecto del fotoperíodo y del genotipo.

2.8. Formación de rendimiento

El rendimiento del trigo resulta de la interacción entre múltiples factores genéticos, fisiológicos y ambientales a lo largo del ciclo del cultivo. Durante la fase vegetativa, los requerimientos del cultivo son relativamente bajos; a medida que avanza el ciclo, la tasa de crecimiento se incrementa y la demanda de nutrientes y agua se intensifica. Al final del macollaje e inicio de encañazón (Zadoks 30) comienza la etapa de crecimiento acelerado, en la cual se determinará el número final de tallos fértiles y, por ende, el número de espigas por unidad de superficie. Inmediatamente después de la floración se define el número de granos por metro cuadrado, que junto con el peso individual de los granos constituye los dos principales determinantes del rendimiento final (Berger, 2023).

El rendimiento puede expresarse a través de la siguiente ecuación: $\text{Rendimiento} = \text{NG} \times \text{PG}$, donde NG es el número de granos por unidad de superficie, resultado del número de espigas por m^2 (NEP) multiplicado por el número de granos por espiga (GR/esp); y PG es el peso individual de los granos. Estos componentes se determinan en etapas fenológicas sucesivas y presentan distinta sensibilidad a las condiciones ambientales (Miralles et al., 2014). En algunas situaciones puede producirse una compensación o “*trade off*”: incrementos en el número de granos suelen ser parcialmente compensados por reducciones en el peso individual, debido a limitaciones en la disponibilidad de fotoasimilados durante el desarrollo del cultivo (Slafer et al., 1996).

2.9. Efecto de la duración de las fases fenológicas sobre los componentes del rendimiento

La duración de cada fase fenológica influye directamente sobre la determinación de los componentes del rendimiento, siendo la sincronización del ciclo del cultivo con las condiciones ambientales un factor determinante para maximizar la productividad.

Durante el período vegetativo, el cultivo desarrolla su estructura foliar y define su capacidad fotosintética, que será determinante para la acumulación de biomasa en los granos durante las etapas reproductivas (Berger et al., 2018). Este período se extiende desde la emergencia hasta aproximadamente la mitad de la etapa de encañazón; hacia su final, el cultivo suele haber cerrado el surco, interceptando más del 90% de la radiación solar incidente (Abbate, 2004). En cultivares de ciclo largo, la mayor duración de este período permite desarrollar una estructura de cultivo de mayor tamaño, con mayor área foliar y mayor número de macollos fértiles, generando mejores condiciones para la formación de espigas de mayor tamaño y en mayor número (Miralles & Slafer, 1995). El área foliar continúa aumentando hasta unos 10–15 días previos a la antesis, siendo su duración mayor en cultivares de ciclo largo que en los de ciclo corto (Godiño Silva, 2020).

El período crítico, comprendido entre aproximadamente 20 días previos a la floración y 10 días posteriores a ella, es la fase de mayor importancia para la determinación del rendimiento, ya que durante este intervalo se define el número de granos por metro cuadrado, principal componente del rendimiento en trigo (Austin et al., 1980; Miralles et al., 2014; Slafer et al., 1990). Para maximizar el rendimiento, es fundamental que este período transcurra bajo condiciones ambientales favorables, con alta disponibilidad de radiación solar y temperaturas moderadas. En Uruguay, esto implica que la floración debería ocurrir durante las últimas semanas de septiembre y las primeras de octubre (Gaso et al., 2012). La duración total del período crítico oscila entre 27 y 32 días, con escasa variación entre cultivares; los principales factores que modifican su duración son la temperatura y el fotoperíodo, a través de su efecto sobre la velocidad de desarrollo del cultivo (Godiño Silva, 2020; Miralles et al., 2014).

En este sentido, el fotoperíodo afecta el rendimiento principalmente a través de su efecto sobre la duración de las fases fenológicas. Genotipos insensibles al fotoperíodo inducen la floración más tempranamente, acortando las fases previas a la antesis y reduciendo el

tiempo disponible para la generación de estructuras reproductivas, lo que se traduce en un menor número de granos por espiga y, en consecuencia, un menor rendimiento potencial (Godiño Silva, 2020; Salinas, 2015). Además, una floración tardía, como la que puede ocurrir en genotipos sensibles expuestos a fotoperíodos extendidos, expone el período de llenado de grano a temperaturas más elevadas, acortando su duración y reduciendo el peso final de los granos (Godiño Silva, 2020; Porter & Gawith, 1999).

Por último, el llenado de grano se inicia días después de la floración y termina con la madurez fisiológica. Durante este período se determina el peso de grano, el segundo componente que define el rendimiento final del cultivo (Abbate, 2004). Los granos que se fijan durante el período crítico alcanzarán la madurez con un peso que dependerá de las condiciones ambientales durante el llenado, particularmente la temperatura: valores elevados acortan la duración de esta fase y reducen el peso final del grano (Godiño Silva, 2020; Porter & Gawith, 1999).

2.10. Efectos pleiotrópicos de *Ppd-1* sobre el rendimiento

La pleiotropía es el fenómeno genético por el cual un único gen influye en múltiples características fenotípicas de forma simultánea (Mehra & Hintze, 2024). En el caso del gen *Ppd-1*, además de su efecto sobre el momento de floración, existe evidencia creciente de efectos directos sobre la arquitectura de la espiga y la fertilidad floral que operan de forma independiente de los cambios fenológicos que induce. A nivel molecular, *Ppd-1* regula la expresión de *FT1*, promoviendo una transición más temprana hacia el estado reproductivo en genotipos con alelos insensibles (Beales et al., 2007). En cambio, los alelos *Ppd-1* sensibles determinan una expresión más lenta y prolongada de *FT1*, lo que retrasa la floración y permite un mayor período de elongación del tallo y desarrollo de inflorescencias más largas, que contienen un mayor número de espiguillas (Haider & Farrona, 2024). A su vez se demostraron mediante análisis genéticos que *Ppd-1* ejerce un efecto inhibitorio directo sobre la formación de espiguillas pareadas a través de la regulación de *FT1*, estableciendo que la expresión correcta de *Ppd-1* es necesaria para un desarrollo normal de la arquitectura de la inflorescencia. Por otro lado, Slafer et al. (2014) señalaron que los efectos de *Ppd-1* sobre el número de espiguillas responden también a una regulación directa del desarrollo de la inflorescencia, independiente del tiempo de floración. Más recientemente, Gauley et al. (2024) realizaron un análisis transcriptómico de la inflorescencia en desarrollo utilizando líneas casi isogénicas con alelos insensibles y nulos de *Ppd-1*, durante los estadios en que se determina el número de espiguillas y se inicia el desarrollo de los flósculos. Los autores reportaron que *Ppd-1* influye en la expresión génica específica por estadio de genes involucrados en la señalización de auxinas, la identidad del meristema y la degradación de proteínas.

Asimismo, la sensibilidad al fotoperíodo prolonga etapas clave como la elongación del tallo, favoreciendo la supervivencia de primordios florales y un mayor número final de flores fértiles, lo que afecta positivamente los componentes del rendimiento asociados a la espiga (González et al., 2005). Sin embargo, la distinción entre efectos directos e

indirectos del gen *Ppd-1* sobre el rendimiento no siempre es clara en la literatura, y constituye una de las interrogantes del presente trabajo.

3. Materiales y Métodos

3.1. Sitio y condiciones experimentales

El experimento se llevó a cabo en el INIA La Estanzuela (latitud 34°20'17.1"S, longitud 57°41'26.7"W). Esta estación experimental se caracteriza por un clima templado húmedo, con precipitaciones distribuidas a lo largo del año y temperaturas que permiten el cultivo de trigo durante el período invernal. El ensayo se instaló en la unidad experimental chacra 45, en un suelo de aptitud agrícola representativo de la región litoral oeste del país. El ciclo del cultivo se extendió entre el 13 de junio y el 16 de diciembre de 2025.

3.2. Material vegetal

Se evaluaron nueve líneas experimentales de trigo derivadas de tres juegos de líneas isogénicas, cada uno compuesto por tres líneas hermanas contrastantes para los genes *Ppd-B1* y *Ppd-D1* (Tabla 1). Los tres juegos de líneas isogénicas fueron desarrollados en tres fondos genéticos contrastantes: Fortuna, McNeal y Newana. Estos fondos genéticos corresponden a cultivares de trigo con diferente origen genético y aptitudes agronómicas, y fueron seleccionados para evaluar si el efecto de los alelos de *Ppd-1* sobre la fenología y el rendimiento es consistente entre distintos genomas de fondo o si existen interacciones significativas con otros factores genéticos. La semilla fue obtenida del banco de germoplasma del USDA. El genotipo de cada línea se confirmó mediante marcadores moleculares específicos para los alelos *Ppd-B1a* (insensible) y *Ppd-B1b* (sensible) (Díaz et al., 2012), y *Ppd-D1a* (insensible) y *Ppd-D1b* (sensible) (Beales et al., 2007), siguiendo los protocolos de amplificación reportados por los respectivos autores.

Tabla 1

Líneas de trigo evaluadas

Línea	Pedigrí	<i>Ppd-B1</i>	<i>Ppd-D1</i>	Respuesta al fotoperíodo
A1	Fortuna-Rht2*5/Fortuna/Conan	Sensible	Insensible	Insensible-D
A2	Fortuna-Rht2*5/Fortuna/Conan	Sensible	Sensible	Sensible
A3	Fortuna-Rht2*5/Fortuna/Reeder	Insensible	Sensible	Insensible-B
B1	McNeal*6/Conan	Sensible	Sensible	Sensible
B2	McNeal*6/Conan	Sensible	Insensible	Insensible-D
B3	McNeal*6/Reeder	Insensible	Sensible	Insensible-B
C1	Newana*6/Conan	Sensible	Sensible	Sensible
C2	Newana*6/Conan	Sensible	Insensible	Insensible-D
C3	Newana*6/Reeder	Insensible	Sensible	Insensible-B

3.3. Diseño experimental y manejo

El ensayo fue sembrado el 13 de junio de 2025 en la unidad experimental chacra 45 de INIA La Estanzuela. Cada unidad experimental consistió en una parcela de 6 surcos de 3 m de largo, con una separación entre surcos de 0,16 m, resultando en un área total por

parcela de 2,88 m². La densidad de siembra se ajustó en función de la germinación individual de cada línea, con una población objetivo de 40 plantas m⁻¹ de surco.

El diseño experimental fue un factorial completo con dos factores: fotoperíodo (2 niveles: natural y extendido a 24 horas de luz) y genotipo (9 niveles: sensible, insensible-*B* e insensible-*D*), organizado en bloques completos al azar con dos repeticiones. Las nueve líneas se distribuyeron al azar dentro de cada bloque. En total, el diseño constó de 36 unidades experimentales: 18 bajo fotoperíodo natural y 18 bajo fotoperíodo extendido.

El tratamiento de fotoperíodo natural consistió en la exposición del cultivo a la duración del día correspondiente a cada fecha del ciclo. El tratamiento de fotoperíodo extendido consistió en la eliminación del período de oscuridad nocturna mediante iluminación artificial continua, asegurando condiciones de luz ininterrumpida durante las 24 horas del día, utilizando lámparas LED instaladas a 1,8 m de altura, con una lámpara por parcela ubicada en el centro de esta. La intensidad de la radiación solar natural registrada al mediodía del 9 de septiembre fue de 1679 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que la intensidad provista por las lámparas artificiales durante el período nocturno fue de 3–4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, valor suficiente para inducir una respuesta fisiológica al fotoperíodo en trigo, actuando como señal fotoperiódica y no como fuente significativa de energía para la fotosíntesis (Slafer & Rawson, 1994). El tratamiento de fotoperíodo extendido se mantuvo desde la emergencia hasta que la última parcela alcanzó la antesis.

Previo a la siembra, la semilla fue tratada con un curasemillas de acción insecticida y fungicida, compuesto por una mezcla de thiamethoxam (60 cc), cerealero (100 cc) y agua (740 cc), aplicada a razón de 10 cc por cada 100 g de semilla. Asimismo, se realizó un análisis de suelo para determinar el contenido de nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K), así como las características físicas básicas del perfil.

A lo largo del ciclo del cultivo se realizaron cuatro aplicaciones de urea como fuente nitrogenada, con el objetivo de asegurar que la nutrición no constituyera un factor limitante del rendimiento durante el experimento. El detalle de fechas y dosis se presenta en la Tabla A1. El manejo fitosanitario consistió en una aplicación de herbicidas postemergentes y cuatro aplicaciones de fungicidas sistémicos, cuyos detalles se presentan en la Tabla A2.

3.4. Variables registradas

A lo largo del ciclo del cultivo se registraron variables fenológicas y de rendimiento. La fecha de emergencia se registró para cada parcela, considerando como tal el momento en que el 50% de las plantas emergidas superaban los 2 cm de altura.

Aproximadamente dos semanas después de la emergencia, se delimitó un metro lineal en uno de los surcos internos de cada parcela, con una densidad aproximada de 40 plantas m⁻¹, el cual fue utilizado para el recuento de espigas por m² y para la cosecha manual de componentes de rendimiento al momento de la madurez fisiológica.

Las variables fenológicas registradas fueron:

- Primer nudo (Z3.1): se registró cuando el primer nudo era palpable a aproximadamente 2 cm del suelo en al menos 10 plantas seleccionadas al azar por parcela.
- Floración (Z6.5): se registró cuando el 50% de las plantas de la parcela exhibían anteras emergidas de color amarillo.
- Madurez fisiológica (Z8.7): se registró cuando el 50% de las plantas de la parcela presentaban el pedúnculo con cambio de coloración de verde a amarillo, indicando el cese del aporte de fotoasimilados al grano.

Las fechas de cada estadio fenológico fueron expresadas como tiempo térmico acumulado desde la emergencia, en grados día (GD) (°Cd), calculado según la siguiente ecuación:

$$GD = \sum_{i=1}^n \left(\frac{T_{max} + T_{min}}{2} \right) - T_{base}$$

donde, T_{base} corresponde a la temperatura base (0 °C, valor de referencia estándar para trigo según Miralles et al., 2014), T_{max} representa la temperatura máxima diaria y T_{min} la temperatura mínima registrada en cada día. En los días en que la temperatura media resultó inferior a T_{min} , la contribución al tiempo térmico se consideró nula. Los GD se acumularon desde la fecha de emergencia de cada parcela hasta cada estadio fenológico evaluado. Dado que ambos tratamientos de fotoperíodo compartieron la misma historia térmica, las diferencias en tiempo térmico acumulado entre tratamientos son atribuibles exclusivamente al efecto del fotoperíodo y del genotipo. Los datos de temperatura máxima y mínima diaria fueron obtenidos de la base de datos agroclimática del GRAS-INIA (INIA, 2025).

Una vez alcanzada la madurez fisiológica, el metro lineal marcado fue cosechado a mano y sobre él se registraron los siguientes componentes de rendimiento:

- Número de espigas por m²: recuento total de espigas en el metro lineal marcado.
- Número de granos por espiga: se contaron los granos de todas las espigas de cuatro plantas seleccionadas al azar, calculando el promedio por espiga.
- Peso de grano (PG): calculado a partir del peso total y el número total de granos de las cuatro plantas seleccionadas, mediante la fórmula: $PG = (\text{peso total de granos} / \text{número total de granos}) \times 1000$.

Adicionalmente, los cuatro surcos internos de cada parcela fueron cosechados con una cosechadora Wintersteiger Quantum, obteniendo el peso de grano en gramos. El rendimiento se expresó en kg ha⁻¹ mediante la siguiente fórmula: $\text{Rendimiento (kg ha}^{-1}\text{)} = [\text{peso cosechado (g)} \times 10] / \text{área cosechada (m}^2\text{)}$, donde el área cosechada correspondió a $4 \text{ surcos} \times 0,16 \text{ m} \times 3 \text{ m} = 1,92 \text{ m}^2$, equivalente a dividir por 1000 para convertir gramos a kilogramos y multiplicar por 10.000 para escalar de m² a hectárea.

3.5. Análisis estadístico

Una vez conformada la base de datos, se calcularon las medias ajustadas para las variables mediante modelos lineales mixtos, utilizando el paquete *lme4* (Bates et al., 2015) y *lmerTest* (Kuznetsova et al., 2017) del software R (R Core Team, versión 4.3.3). Las comparaciones entre medias ajustadas se realizaron mediante el test de Tukey con un nivel de significancia de $p < 0,05$, utilizando el paquete *emmeans* (Lenth et al., 2026).

Modelo 1 — Evaluación del efecto del fondo genético

En una primera instancia se ajustó un modelo lineal mixto factorial completo con el objetivo de evaluar si el efecto del genotipo sobre las variables de respuesta era consistente entre los fondos genéticos, y de esta forma determinar si dicho factor debía ser incluido en el modelo de análisis principal. El modelo utilizado fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + F_i + G_{j(k)} + B_k + (FxG)_{ij} + (FxB)_{ik} + (GxB)_{jk} + (FxGxB)_{ijk} + R_{l(i)} + \varepsilon_{ijkl}$$

donde Y_{ijkl} representa el valor observado de la variable de respuesta, μ es la media general, F_i es el efecto fijo del i -ésimo fotoperíodo ($i = 1$: natural; $i = 2$: extendido), G_j es el efecto fijo del j -ésimo genotipo ($j = 1$: sensible; $j = 2$: insensible-B; $j = 3$: insensible-D) anidado al k -ésimo fondo genético, B_k es el efecto fijo del k -ésimo fondo genético ($k = 1$: Fortuna; $k = 2$: McNeal; $k = 3$: Newana), $(FxG)_{ij}$ es el efecto fijo de la interacción entre el i -ésimo fotoperíodo y el j -ésimo genotipo, $(FxB)_{ik}$ es el efecto fijo de la interacción entre el i -ésimo fotoperíodo y el k -ésimo fondo genético, $(GxB)_{jk}$ es el efecto fijo de la interacción entre el j -ésimo genotipo y el k -ésimo fondo genético, $(FxGxB)_{ijk}$ es el efecto fijo de la interacción triple entre fotoperíodo, genotipo y fondo genético, $R_{l(i)} \sim N(0, \sigma_R^2)$ es el efecto aleatorio de la l -ésima repetición anidada dentro del i -ésimo fotoperíodo, y $\varepsilon_{ijkl} \sim N(0, \sigma^2)$ es el error experimental, asumido independiente con distribución normal de media cero y varianza constante.

Modelo 2 — Análisis principal de variables fenológicas y de rendimiento

Dado que la interacción entre genotipo y fondo genético no resultó significativa para la variable central del estudio (GD Z6.5), se procedió a trabajar con un modelo simplificado que excluye el factor fondo genético. Este modelo permitió obtener estimaciones más estables de los efectos de interés dado el número de observaciones disponibles. El modelo utilizado fue:

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + G_j + (FxG)_{ij} + R_{k(i)} + \varepsilon_{ijk}$$

donde Y_{ijk} es el valor observado de la variable de respuesta, μ es la media general, F_i es el efecto fijo del i -ésimo fotoperíodo ($i = 1$: natural; $i = 2$: extendido), G_j es el efecto fijo

del j -ésimo genotipo ($j = 1$: sensible; $j = 2$: insensible-B; $j = 3$: insensible-D), $(FxG)_{ij}$ es el efecto fijo de la interacción entre el i -ésimo fotoperíodo y el j -ésimo genotipo, $R_{k(i)} \sim N(0, \sigma_R^2)$ es el efecto aleatorio de la k -ésima repetición anidada dentro del i -ésimo fotoperíodo, y $\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$ es el error experimental, asumido independiente con distribución normal de media cero y varianza constante.

Modelo 3a — Análisis de covarianza para evaluar efectos pleiotrópicos controlando por fotoperíodo y genotipo.

Con el objetivo de determinar si los efectos del gen *Ppd-1* sobre el rendimiento y sus componentes son exclusivamente indirectos, mediados por cambios en la duración del ciclo hasta la floración, o si existen efectos directos independientes de la fenología, se planteó un modelo de análisis de covarianza (ANCOVA). La lógica del análisis consiste en comparar la significancia estadística del factor genotipo antes y después de incorporar los grados día acumulados hasta la floración (GD Z6.5) como covariable. Si el factor genotipo pierde significancia al incluir la covariable, los efectos sobre el rendimiento se atribuyen íntegramente a diferencias en la duración del ciclo. Si el factor genotipo mantiene su significancia, se concluye la existencia de efectos pleiotrópicos directos independientes de la fenología. En otras palabras, el modelo intenta responder la siguiente pregunta: ¿Controlando por fotoperíodo y genotipo, GD_Z6.5 explica varianza adicional en rendimiento?

El modelo utilizado fue:

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + G_j + (FxG)_{ij} + \beta GD_Z65_{ijk} + R_{k(i)} + \varepsilon_{ijk}$$

donde $\beta \cdot GD_{Z65_{ijk}}$ es el efecto de la covariable grados día acumulados desde emergencia hasta floración, modelado a través de un coeficiente de regresión común β , y el resto de los términos son equivalentes a los descritos en el Modelo 2.

Modelo 3b — Análisis de covarianza para evaluar efectos pleiotrópicos controlando por genotipo.

El modelo planteado es:

$$Y_{ij} = \mu + G_i + \beta GD_Z65_{ij} + R_{j(i)} + \varepsilon_{ij}$$

Este modelo presenta la misma lógica que el *modelo 3a* removiendo el factor F_i de fotoperíodo con el fin de analizar si controlando solamente por la variable GD_Z6.5 el factor genotipo continúa siendo significativo sobre el rendimiento. Este modelo se utilizó tanto con la base de datos completa como con la base de datos limitada a los datos de fotoperíodo extendido, ya que este factor es el que absorbe la mayor proporción de variación.

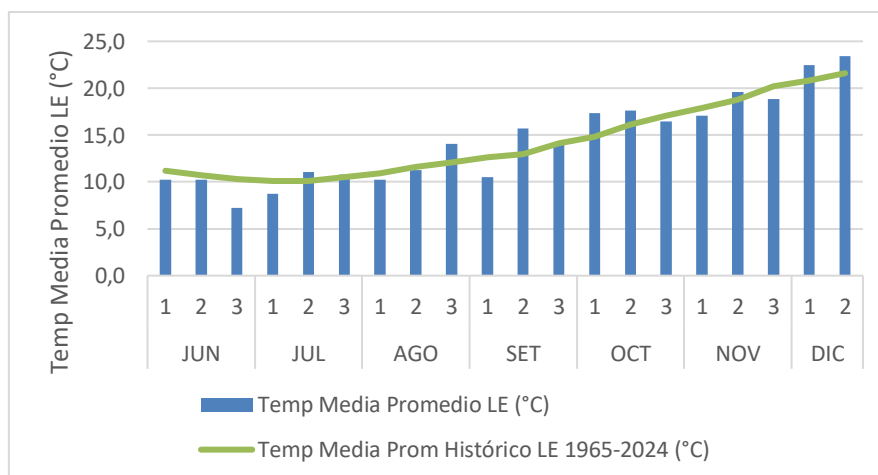
4. Resultados

4.1. Variables Ambientales

Las condiciones térmicas registradas durante el ciclo del cultivo (junio–diciembre de 2025) siguieron la tendencia estacional esperada (Fig. 4). Las principales desviaciones respecto al promedio histórico se concentraron en dos momentos: durante la tercera década de junio y la primera de julio, cuando las temperaturas fueron aproximadamente 3 °C inferiores al histórico (7 °C y 8,5 °C respectivamente), coincidiendo con el período de siembra y emergencia; y durante el mes de diciembre, cuando las temperaturas medias superaron los 22 °C, entre 2 y 3 °C por encima del promedio histórico y por encima de la temperatura óptima para el llenado de grano en trigo (20,7 °C; Porter & Gawith, 1999). Este último aspecto es relevante para interpretar el peso grano de los genotipos de ciclo más largo, cuyo llenado de grano se extendió hasta ese período. Durante las fases vegetativas y el período crítico, las condiciones térmicas fueron representativas del sitio. Por otro lado, las precipitaciones se mantuvieron en torno al promedio histórico a lo largo del ciclo, sin períodos de déficit hídrico prolongado que pudieran haber constituido una limitante para el cultivo como se observa en Figura A1 del anexo. La heliofanía mostró el patrón estacional esperado, con valores por encima del promedio histórico a partir de septiembre y especialmente durante octubre, período coincidente con el período crítico de la mayoría de los genotipos evaluados, lo que favoreció una mayor disponibilidad de radiación durante la etapa de determinación del número de granos (Figura A2).

Figura 4

Temperatura media por década en La Estanzuela



Nota. Ciclo del cultivo (Junio–diciembre de 2025, barras azules) en comparación con el promedio histórico (1965–2024, línea verde). Elaboración con datos del INIA (2025).

4.2. Análisis del fondo genético

Con el objetivo de evaluar si el efecto de los alelos de *Ppd-1* sobre las variables de respuesta era consistente entre los fondos genéticos, se ajustó un modelo lineal mixto que incluyó el factorial completo entre fotoperíodo, genotipo y fondo genético. Esta evaluación permitió determinar si las líneas experimentales podían ser analizadas en conjunto o si requerían análisis estratificado por fondo genético. Los resultados del ANOVA tipo III para la variable central del estudio, grados día a floración (GD Z6.5), se presentan en la Tabla 2.

Tabla 2

ANOVA tipo III sobre un modelo lineal mixto para la variable GD Z6.5

Fuente de variación	SC	CM	gl num.	gl den.	F	p-valor	Sig.
Fotoperíodo (F)	654953	654953	1	18	323,46	< 0.001	***
Genotipo (G)	790177	395089	2	18	195,12	< 0.001	***
Fondo genético (B)	32392	16196	2	18	7,998	0,0033	**
F × G	249602	124801	2	18	61,63	< 0.001	***
F × B	30317	15159	2	18	7,486	0,0043	**
G × B	8131	2033	4	18	1,004	0,4313	ns
F × G × B	10485	2621	4	18	1,295	0,3093	ns

Nota. Códigos de significancia: *** $p < 0,001$ | ** $p < 0,01$ | * $p < 0,05$ | . $p < 0,1$ | ns $p \geq 0,1$. SC = suma de cuadrados; CM = cuadrado medio; gl num. = grados de libertad del numerador; gl den. = grados de libertad del denominador. Grados de libertad calculados por el método de Satterthwaite. Efecto aleatorio: repetición anidada dentro de fotoperíodo.

Para GD Z6.5, la interacción entre genotipo y fondo genético (GxB) no resultó significativa ($F_{4,18} = 1,00$; $p = 0,43$), ni tampoco la interacción triple fotoperíodo × genotipo × fondo genético (FxGxB) ($F_{4,18} = 1,29$; $p = 0,31$). Esto indica que el efecto de los alelos de *Ppd-1* sobre el tiempo a antesis es consistente entre los tres fondos genéticos evaluados, independientemente de las condiciones de fotoperíodo. Un patrón similar se observó para GD Z3.1, granos por espiga y peso de grano, donde la interacción genotipo × fondo genético (GxB) tampoco alcanzó significancia estadística ($p = 0,11$, $p = 0,10$ y $p = 0,22$, respectivamente). En cambio, se detectaron interacciones significativas entre genotipo y fondo genético (GxB) para GD Z8.7 ($F_{4,18} = 4,81$; $p = 0,008$), espigas por m² ($p = 0,009$) y rendimiento ($p < 0,001$), indicando que el efecto del genotipo sobre estas variables no es completamente independiente del fondo genético (Tabla A3).

Dado que el objetivo principal del trabajo es estimar el efecto de los alelos de *Ppd-1* sobre la fenología hasta floración y sobre el rendimiento, y que para la variable que responde más directamente a la acción de dicho gen (GD Z6.5), el fondo genético no introduce variación significativa en la respuesta al genotipo, se optó por trabajar con un modelo

simplificado que excluye el factor fondo genético para todos los análisis principales. Los resultados del ANOVA tipo III para cada variable se presentan en Tabla A3.

4.3. Diferencias de ciclo y duración de fases bajo cada fotoperíodo y genotipo

Con el fin de responder el primer objetivo específico, comparar la duración de las fases fenológicas entre líneas isogénicas contrastantes para los alelos *Ppd-B1* y *Ppd-D1* bajo condiciones de fotoperíodo natural y extendido, se analizaron los grados día acumulados desde la emergencia hasta primer nudo (GD Z3.1), floración (GD Z6.5) y madurez fisiológica (GD Z8.7). Los resultados del ANOVA tipo III indicaron efectos significativos del fotoperíodo y del genotipo sobre las tres variables fenológicas evaluadas ($p < 0,001$ en todos los casos). La interacción fotoperíodo $\times$ genotipo fue significativa para GD Z6.5 ($p < 0,001$) y GD Z8.7 ($p = 0,007$), pero no para GD Z3.1 ($p = 0,67$), lo que indica que la magnitud de las diferencias entre genotipos varía entre fotoperíodos principalmente a partir del estadio de floración. Las medias ajustadas, errores estándar y resultados de las comparaciones de Tukey se presentan en la Tabla 3.

Tabla 3

Medias ajustadas de las variables fenológicas para cada combinación de genotipo y fotoperíodo

Fotoperíodo	Genotipo	GD Z3.1 (°Cd)	GD Z6.5 (°Cd)	GD Z8.7 (°Cd)
Natural	Sensible	704 $\pm$ 19,8 a	1668 $\pm$ 25,6 a	2310 $\pm$ 36,8 a
	Insensible-B	662 $\pm$ 19,8 ab	1242 $\pm$ 25,6 b	1938 $\pm$ 36,8 b
	Insensible-D	630 $\pm$ 19,8 b	1132 $\pm$ 25,6 c	1889 $\pm$ 36,8 b
Extendido	Sensible	641 $\pm$ 19,8 a	1169 $\pm$ 25,6 a	1924 $\pm$ 36,8 a
	Insensible-B	567 $\pm$ 19,8 b	1044 $\pm$ 25,6 b	1719 $\pm$ 36,8 b
	Insensible-D	547 $\pm$ 19,8 b	1021 $\pm$ 25,6 b	1717 $\pm$ 36,8 b

Nota. Letras distintas dentro de cada fotoperíodo y variable indican diferencias significativas entre genotipos (test de Tukey, $p < 0,05$).

En términos generales, el fotoperíodo extendido redujo la duración de todas las fases fenológicas en todos los genotipos, evidenciando el efecto inductor de la luz continua sobre el desarrollo del cultivo. Asimismo, se observó una jerarquía consistente entre genotipos en ambos fotoperíodos: el sensible presentó el ciclo más largo, seguido por el insensible-B y finalmente el insensible-D (Tabla 3, Figura 5).

Para la variable GD Z3.1, en fotoperíodo natural, el genotipo sensible acumuló 704 °Cd hasta primer nudo, valor significativamente superior al del insensible-D (630 °Cd; $p = 0,030$), mientras que el insensible-B (662 °Cd) no se diferenció de ninguno de los otros dos genotipos (Tabla 3, Figura 4). En fotoperíodo extendido, el sensible (641 °Cd) se diferenció significativamente de ambos insensibles ($p = 0,030$ y $p = 0,005$), sin que insensible-B (567 °Cd) e insensible-D (547 °Cd) se distinguieran entre sí ($p = 0,76$). La ausencia de interacción fotoperíodo $\times$ genotipo ($p = 0,67$) indica que la magnitud de estas diferencias fue similar en ambas condiciones lumínicas.

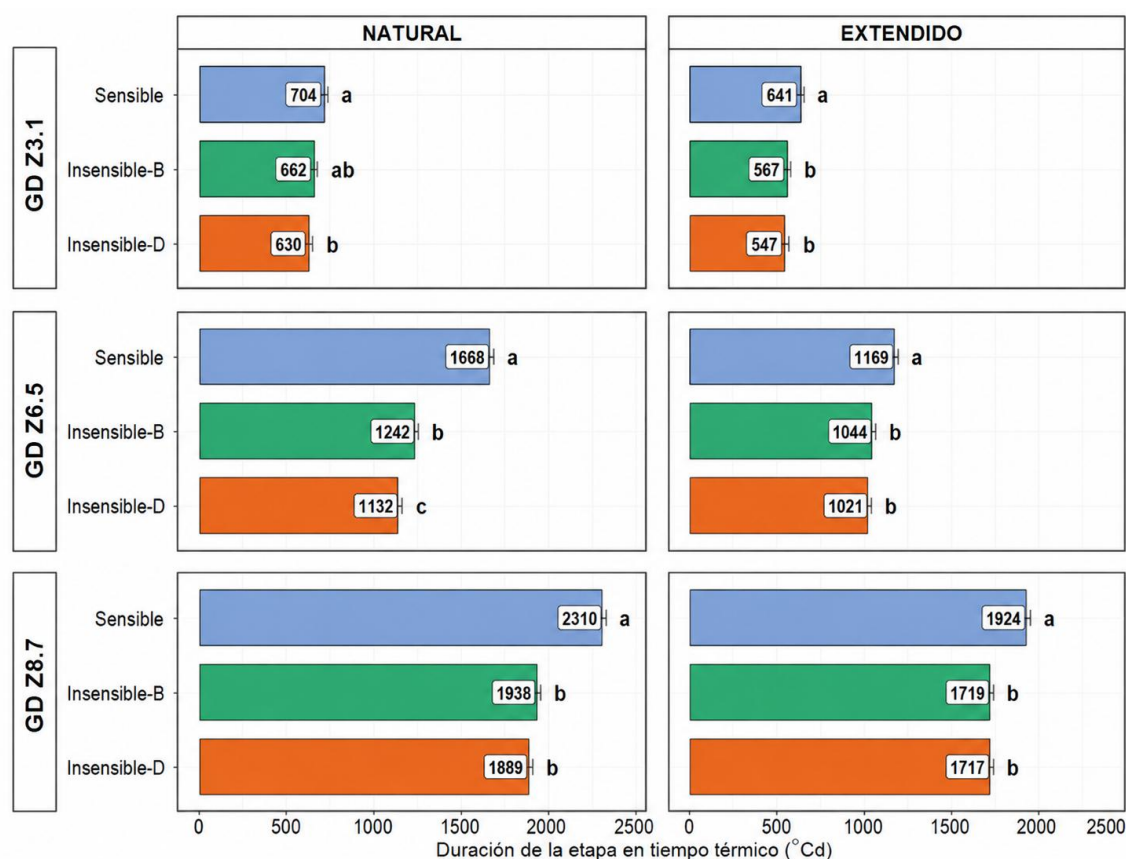
Para GD Z6.5, las diferencias entre genotipos se amplificaron notablemente al momento de la floración, especialmente bajo fotoperíodo natural. En esa condición, los tres genotipos se diferenciaron entre sí ($p < 0,001$ en todos los casos), con el sensible acumulando 1668 °Cd, frente a 1242 °Cd del insensible-B y 1132 °Cd del insensible-D (Tabla 4, Figura 5). Estas diferencias representan acortamientos de 426 °Cd y 536 °Cd respecto al genotipo sensible para los alelos *Ppd-B1* y *Ppd-D1* respectivamente, evidenciando la mayor capacidad del alelo *Ppd-D1a* para adelantar la floración bajo días cortos crecientes.

En fotoperíodo extendido, las diferencias se redujeron considerablemente: el sensible acumuló 1169 °Cd, mientras que insensible-B (1044 °Cd) e insensible-D (1021 °Cd) se diferenciaron del sensible ($p = 0,004$ y $p < 0,001$) pero no entre sí ($p = 0,80$). La interacción significativa fotoperíodo $\times$ genotipo ($p < 0,001$) confirma que el efecto diferencial de los alelos *Ppd-D1* y *Ppd-B1* sobre el tiempo a floración es mayor bajo fotoperíodo natural que bajo fotoperíodo extendido, condición en la que el estímulo inductivo máximo atenúa las diferencias entre genotipos insensibles.

El patrón observado a antesis se mantuvo hasta la madurez fisiológica. En fotoperíodo natural, el sensible (2310 °Cd) se diferenció significativamente de ambos insensibles ($p < 0,001$), sin que insensible-B (1938 °Cd) e insensible-D (1889 °Cd) presentaran diferencias entre sí ($p = 0,62$). En fotoperíodo extendido se observó el mismo patrón de significancia, con valores de 1924 °Cd, 1719 °Cd y 1717 °Cd para sensible, insensible-B e insensible-D respectivamente (Tabla 3, Figura 5). La interacción fotoperíodo $\times$ genotipo fue significativa ($p = 0,007$), con el genotipo sensible mostrando la mayor reducción del ciclo total al pasar de fotoperíodo natural a extendido (386 °Cd), frente a reducciones de 219 °Cd y 172 °Cd en insensible-B e insensible-D respectivamente.

Figura 5

Medias ajustadas de la duración de las fases fenológicas en tiempo térmico acumulado (°Cd)



Nota. Desde la emergencia hasta el primer nudo (GD Z3.1), floración (GD Z6.5) y madurez fisiológica (GD Z8.7), para cada genotipo bajo fotoperíodo natural y extendido. Las barras de error representan el error estándar de la media ajustada. Letras distintas dentro de cada fotoperíodo indican diferencias significativas entre genotipos (test de Tukey, $p < 0,05$).

En conjunto, los resultados confirman que los alelos de insensibilidad al fotoperíodo reducen la duración de todas las fases fenológicas evaluadas. Bajo fotoperíodo natural, el alelo *Ppd-D1* produce un acortamiento significativamente mayor que *Ppd-B1*, diferencia que desaparece bajo luz continua donde ambos genotipos insensibles presentan duraciones equivalentes. Estas modificaciones en la duración de las fases fenológicas constituyen el mecanismo a través del cual el gen *Ppd-1* puede influir sobre los componentes del rendimiento, aspecto que se analiza a continuación.

4.4. Componentes del rendimiento: análisis comparativo entre genotipos y fotoperíodos

Con el fin de responder al segundo objetivo específico, evaluar el efecto de los genes *Ppd-B1* y *Ppd-D1* sobre el rendimiento y sus componentes bajo condiciones de fotoperíodo natural y extendido, se analizaron el rendimiento en kg ha^{-1} , el número de

espigas por m², el número de granos por espiga y el peso de grano. Las medias ajustadas, errores estándar y resultados de las comparaciones de Tukey para todas las variables se presentan en la Tabla 4.

Tabla 4

Medias ajustadas ($\pm$ error estándar) del rendimiento y sus componentes según genotipo y fotoperíodo

Fotoperíodo	Genotipo	Rendimiento (kg ha⁻¹)	Espigas/m²	Granos/ espiga	PG (mg)
Natural	Sensible	4921 $\pm$ 465 a	1164 $\pm$ 131 a	37,6 $\pm$ 2,66 a	28,9 $\pm$ 2,24 a
	Insensible-B	4195 $\pm$ 465 ab	1262 $\pm$ 131 a	30,5 $\pm$ 2,66 ab	30,4 $\pm$ 2,24 a
	Insensible-D	2982 $\pm$ 465 b	1058 $\pm$ 131 a	24,9 $\pm$ 2,66 b	32,2 $\pm$ 2,24 a
Extendido	Sensible	3544 $\pm$ 465 a	1306 $\pm$ 131 a	25,2 $\pm$ 2,66 a	30,6 $\pm$ 2,24 a
	Insensible-B	4108 $\pm$ 465 a	1518 $\pm$ 131 a	20,2 $\pm$ 2,66 a	30,0 $\pm$ 2,24 a
	Insensible-D	3689 $\pm$ 465 a	2102 $\pm$ 131 b	20,8 $\pm$ 2,66 a	32,3 $\pm$ 2,24 a

Nota. Letras distintas dentro de cada fotoperíodo indican diferencias significativas entre genotipos (test de Tukey, $p < 0,05$).

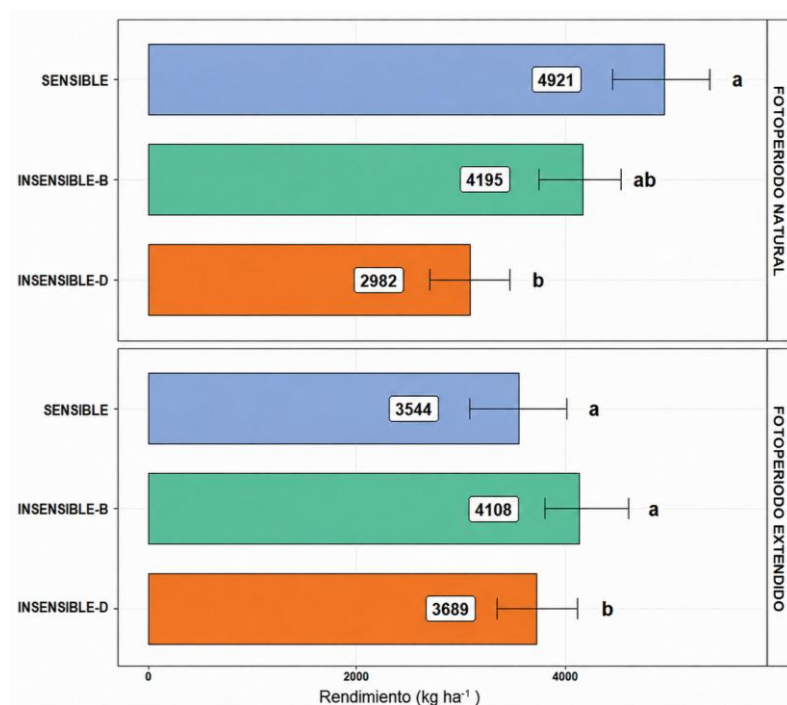
Para la variable rendimiento, el ANOVA tipo III indicó efectos significativos del genotipo ($p = 0,027$) y de la interacción fotoperíodo $\times$ genotipo ($p = 0,018$) sobre el rendimiento, mientras que el efecto principal del fotoperíodo no fue significativo ($p = 0,51$). En fotoperíodo natural, el genotipo sensible presentó el mayor rendimiento (4921 kg ha⁻¹), seguido por el insensible-B (4195 kg ha⁻¹) y el insensible-D (2982 kg ha⁻¹). El test de Tukey indicó que únicamente la diferencia entre el sensible y el insensible-D fue estadísticamente significativa ($p = 0,002$), mientras que el insensible-B ocupó una posición intermedia sin diferenciarse de ninguno de los otros dos genotipos ($p = 0,36$ vs sensible; $p = 0,068$ vs insensible-D; Tabla 4, Figura 6).

En fotoperíodo extendido, el rango de variación entre genotipos se redujo considerablemente y no se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre ningún par de genotipos ($p > 0,50$ en todos los casos). El insensible-B presentó la mayor media (4108 kg ha⁻¹), seguido por el insensible-D (3689 kg ha⁻¹) y el sensible (3544 kg ha⁻¹; Tabla 4, Figura 6). La interacción significativa fotoperíodo $\times$ genotipo refleja que el patrón de diferencias entre genotipos es marcadamente distinto entre condiciones: bajo fotoperíodo natural el sensible supera al insensible-D en 1939 kg ha⁻¹, mientras que bajo fotoperíodo extendido esa brecha desaparece. Considerando el efecto del fotoperíodo dentro de cada genotipo, solo el sensible presentó una reducción significativa del rendimiento al pasar de fotoperíodo natural a extendido (1377 kg ha⁻¹; $p = 0,045$), mientras que los genotipos insensibles no mostraron diferencias significativas entre

condiciones lumínicas ($p = 0,90$ y $p = 0,29$ para insensible-B e insensible-D respectivamente).

Figura 6

Medias ajustadas del rendimiento (kg ha^{-1}) para cada genotipo bajo fotoperíodo natural y extendido

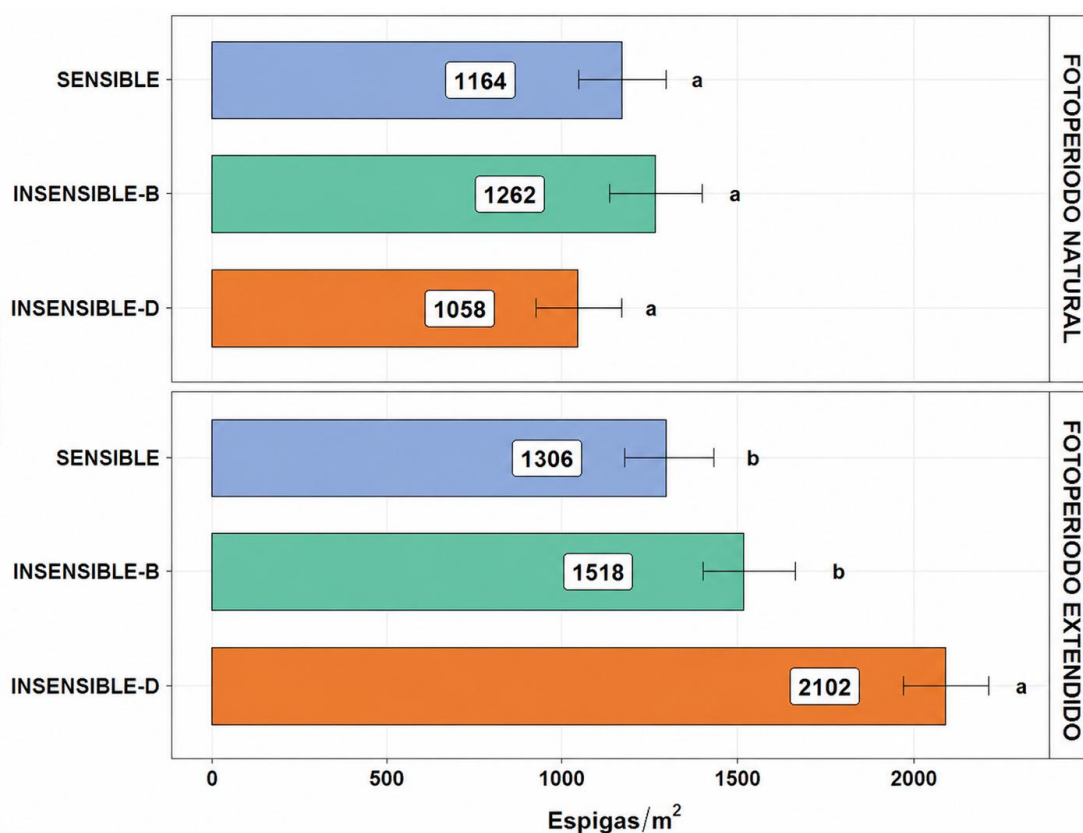


Nota. Las barras de error representan el error estándar de la media ajustada. Letras distintas dentro de cada fotoperíodo indican diferencias significativas entre genotipos.

Para espigas por m^2 , el ANOVA indicó efectos significativos del fotoperíodo ($p < 0,001$), del genotipo ($p = 0,023$) y de la interacción fotoperíodo $\times$ genotipo ($p < 0,001$). En fotoperíodo natural, ningún genotipo se diferenció significativamente de los demás ($p > 0,51$ en todos los casos), con medias de 1164, 1262 y 1058 espigas/ m^2 para sensible, insensible-B e insensible-D respectivamente (Tabla 4, Figura 7). En fotoperíodo extendido, el insensible-D se destacó con 2102 espigas/ m^2 , diferenciándose significativamente del sensible ($p = 0,0003$) y del insensible-B ($p = 0,008$), mientras que estos últimos no se diferenciaron entre sí ($p = 0,49$). Considerando el efecto del fotoperíodo dentro de cada genotipo, únicamente el insensible-D mostró un aumento significativo en el número de espigas al pasar de fotoperíodo natural a extendido (1044 espigas/ m^2 de incremento; $p < 0,001$), mientras que en sensible e insensible-B ese efecto no fue significativo ($p = 0,45$ y $p = 0,18$ respectivamente).

Figura 7

Medias ajustadas del número de espigas por m² para cada genotipo

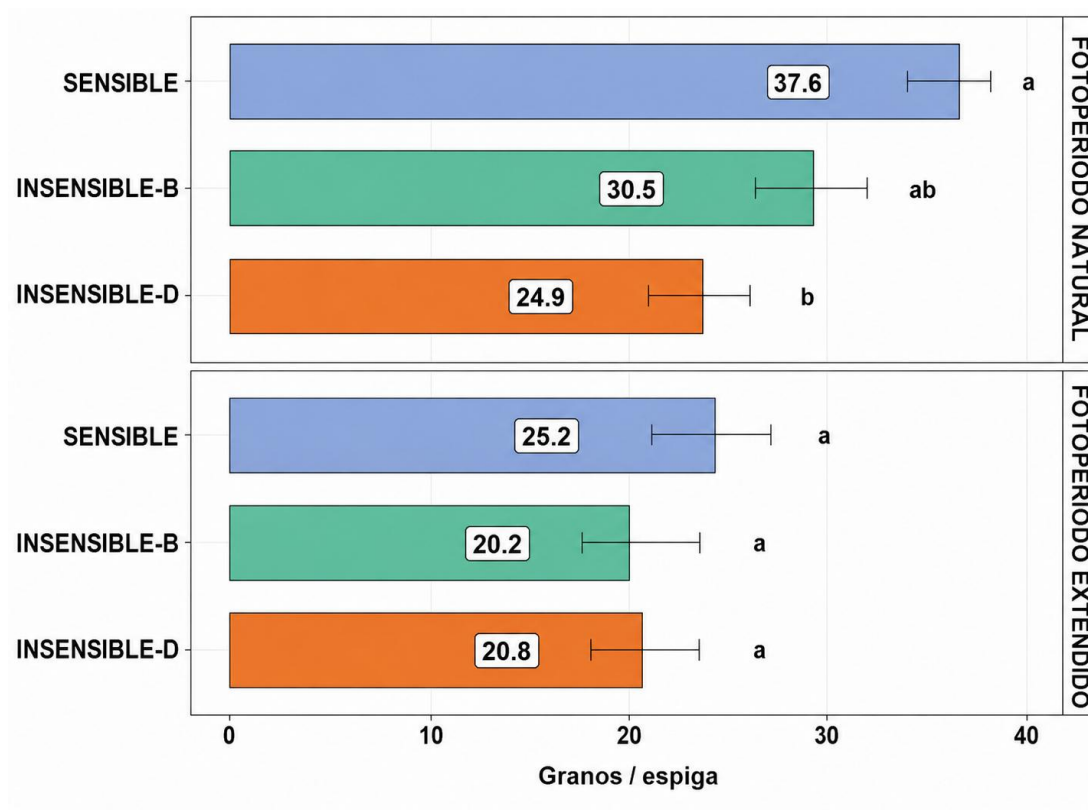


Nota. Medias ajustadas bajo fotoperíodo natural y extendido. Las barras de error representan el error estándar de la media ajustada. Letras distintas dentro de cada fotoperíodo indican diferencias significativas entre genotipos (test de Tukey, $p < 0,05$).

Para granos por espiga, el ANOVA indicó efectos significativos del fotoperíodo ($p < 0,001$) y del genotipo ($p = 0,003$), pero no de la interacción fotoperíodo $\times$ genotipo ($p = 0,22$), lo que indica que el efecto del genotipo sobre esta variable fue similar en ambas condiciones lumínicas. En fotoperíodo natural, el sensible (37,6 granos/espiga) fue el único genotipo que se diferenció significativamente del insensible-D (24,9 granos/espiga; $p = 0,004$), mientras que el insensible-B (30,5 granos/espiga) ocupó una posición intermedia sin diferenciarse de ninguno de los otros dos (Tabla 4, Figura 8). En fotoperíodo extendido, los tres genotipos presentaron valores más próximos entre sí (25,2; 20,2 y 20,8 granos/espiga para sensible, insensible-B e insensible-D respectivamente) y no se detectaron diferencias significativas entre ningún par ($p > 0,37$ en todos los casos). El efecto del fotoperíodo fue significativo para el sensible (reducción de 12,4 granos/espiga al pasar a fotoperíodo extendido; $p = 0,004$) y para el insensible-B (reducción de 10,3 granos/espiga; $p = 0,012$), pero no para el insensible-D (reducción de 4,1 granos/espiga; $p = 0,29$).

Figura 8

Medias ajustadas del número de granos por espiga para cada genotipo



Nota. Medias ajustadas bajo fotoperíodo natural y extendido. Las barras de error representan el error estándar de la media ajustada. Letras distintas dentro de cada fotoperíodo indican diferencias significativas entre genotipos (test de Tukey, $p < 0,05$).

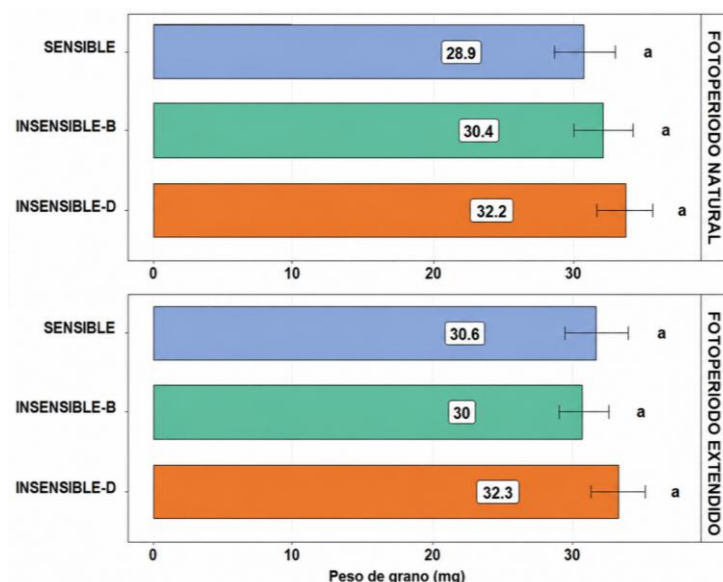
Para peso de grano, el ANOVA no detectó efectos significativos del fotoperíodo ($p = 0,77$), el genotipo ($p = 0,44$) ni de su interacción ($p = 0,86$) sobre el peso de grano. Las medias se ubicaron en un rango estrecho en ambos fotoperíodos, entre 28,9 g y 32,3 g, sin que ninguna comparación de Tukey alcanzara significancia estadística ($p > 0,55$ en todos los casos; Tabla 4, Figura 9). El peso de grano se presenta como el componente del rendimiento más estable frente a las diferencias genotípicas y lumínicas evaluadas en este experimento.

En conjunto, los resultados evidencian que los efectos de los alelos de *Ppd-1* sobre el rendimiento operan principalmente a través de modificaciones en el número de granos por espiga, componente que mostró las diferencias más consistentes entre genotipos bajo fotoperíodo natural. El número de espigas por m^2 , en cambio, respondió de manera diferencial al fotoperíodo según el genotipo, siendo el insensible-D el único que mostró un incremento significativo bajo luz continua. El peso de grano no fue afectado por ninguno de los factores evaluados. Estos patrones sugieren que las diferencias en rendimiento observadas entre genotipos están mediadas por cambios en la duración de las

fases fenológicas que determinan la generación de estructuras reproductivas, hipótesis que se evalúa formalmente en la sección siguiente mediante el análisis de covarianza.

Figura 9

Medias ajustadas del peso de grano (mg) para cada genotipo



Nota. Medias ajustadas bajo fotoperíodo natural y extendido. Las barras de error representan el error estándar de la media ajustada. No se detectaron diferencias significativas entre genotipos en ninguna condición de fotoperíodo (test de Tukey, $p > 0,05$ en todos los casos).

4.5. Evaluación de efectos pleiotrópicos del gen *Ppd-1* sobre el rendimiento

Con el fin de responder el tercer objetivo específico, determinar si los efectos de *Ppd-B1* y *Ppd-D1* sobre el rendimiento se deben exclusivamente a modificaciones en la duración del ciclo hasta floración o si existen efectos directos independientes de la fenología, se ajustó un modelo de análisis de covarianza (ANCOVA). La lógica del análisis consiste en comparar la significancia estadística del factor genotipo antes y después de incorporar los grados día acumulados hasta la antesis (GD Z6.5) como covariable. Si el factor genotipo pierde significancia al incluir la covariable, se concluye que su efecto sobre el rendimiento estaría mediado íntegramente por diferencias en la duración del ciclo. Si el genotipo mantiene su significancia, se concluye la existencia de efectos pleiotrópicos directos independientes de la fenología. Los resultados del ANOVA tipo III para ambos modelos se presentan en la Tabla 5.

Tabla 5

ANOVA tipo III sobre variable rendimiento (kg ha⁻¹), sin y con la covariable GD Z6.5

Fuente de variación	Sin covariable GD Z6.5		Con covariable GD Z6.5	
	F	p	F	p
Fotoperíodo	0,51	0,514	1,29	0,264
Genotipo	4,06	0,027 *	3,30	0,050 *
GD Z6.5	—	—	0,81	0,374
Fotoperíodo × Genotipo	4,57	0,018 *	3,13	0,057

Sin la covariable, el factor genotipo resultó significativo sobre el rendimiento ($F_{2,32} = 4,06$; $p = 0,027$). Al incorporar GD Z6.5 como covariable, el efecto del genotipo se mantuvo en el límite de la significancia estadística ($F_{2,32} = 3,30$; $p = 0,050$), mientras que la covariable GD Z6.5 no resultó significativa ($F_{1,32} = 0,81$; $p = 0,374$). La interacción fotoperíodo × genotipo pasó de ser significativa ($p = 0,018$) a marginal ($p = 0,057$) al incorporar la covariable (Tabla 5). La comparación de modelos mediante el test de razón de verosimilitud confirmó que la incorporación de GD Z6.5 no mejoró significativamente el ajuste del modelo ($\chi^2 = 0,80$; $gl = 1$; $p = 0,37$).

Con la misma lógica de la tabla 5, en la tabla 6 se utiliza el modelo 3b con la base de datos completa. En donde, a través de un modelo ajustado de análisis de covarianza se compara la significancia estadística del factor genotipo antes y después de incorporar la variable grados días a antesis. Sin embargo, en esta situación se desea conocer si controlando solo por la variable GD_Z6.5 (excluyendo el factor fotoperíodo) el factor genotipo continúa siendo significativo sobre el rendimiento.

Tabla 6

ANOVA tipo III sobre la variable rendimiento (kg ha⁻¹)

Fuente de variación	Sin covariable GD Z6.5		Con covariable GD Z6.5	
	F	p	F	p
Genotipo	2,79	0,75	2,92	0,69
GD Z6.5	—	—	2,50	0,12

Nota. Sin y con la covariable GD Z6.5 (sin factor fotoperíodo).

Sin la covariable, el factor genotipo no resultó significativo sobre el rendimiento ($F_{2,32} = 2,79$; $p = 0,75$). Al incorporar GD Z6.5 como covariable, el efecto del genotipo se mantuvo sin significancia ($F_{2,32} = 2,92$; $p = 0,69$), mientras que la covariable GD Z6.5 no resultó significativa ($F_{1,32} = 2,50$; $p = 0,12$).

Por otro lado, también se planteó el modelo 3b utilizando únicamente los datos de rendimiento bajo fotoperíodo extendido (Tabla 7). Esta condición fue seleccionada deliberadamente porque bajo fotoperíodo natural, los alelos de *Ppd-1* generan diferencias marcadas en la duración del ciclo (GD Z6.5) entre genotipos, lo que introduce alta colinealidad entre el factor genotipo y la covariable, dificultando la interpretación del efecto independiente del gen sobre el rendimiento. En contraste, bajo fotoperíodo extendido las diferencias fenológicas se atenúan, reduciendo esta colinealidad y permitiendo una evaluación más clara de si existen efectos pleiotrópicos directos. El análisis mostro que tanto sin incluir como incluyendo la covariable GD Z6.5 en el modelo, el factor genotipo no resultó significativo sobre el rendimiento ($F_{2,32} = 0,65$; $p = 0,53$ o $F_{2, 32} = 0,61$; $p = 0,56$).

Tabla 7

ANOVA tipo III sobre la variable rendimiento (kg ha⁻¹)

Fuente de variación	Sin covariable GD Z6.5		Con covariable GD Z6.5	
	F	p	F	p
Genotipo	0,65	0,53	0,61	0,56
GD Z6.5	—	—	0,03	0,87

Nota. Sin y con la covariable GD Z6.5 (sin factor fotoperíodo). Con datos de rendimiento bajo fotoperíodo extendido.

Estos resultados indican que la duración del ciclo hasta floración no explica de forma significativa la variación en rendimiento entre genotipos una vez considerados los efectos del fotoperíodo y el genotipo. A su vez, el efecto del genotipo no desaparece al incorporar la covariable, lo que podría sugerir la existencia de efectos adicionales independientes de la fenología. Sin embargo, dado que la covariable GD Z6.5 tampoco resultó significativa, no es posible concluir con los datos disponibles que el gen *Ppd-1* ejerza efectos pleiotrópicos directos sobre el rendimiento. En consecuencia, la hipótesis planteada al inicio del trabajo, que la influencia de *Ppd-1* sobre la productividad es de carácter indirecto, mediada por la duración del ciclo, no puede rechazarse, aunque tampoco puede confirmarse de manera concluyente con el presente diseño experimental.

5. Discusión

5.1. Comparación con estudios previos de *Ppd-B1* y *Ppd-D1*

Los resultados fenológicos del presente experimento son consistentes con lo reportado por Pérez-Gianmarco et al. (2018), quienes documentaron que los genotipos con alelos de insensibilidad acortan el tiempo térmico acumulado hasta cada estadio fenológico. En el presente trabajo, los genotipos insensibles presentaron una menor duración en tiempo térmico hasta Z3.1, Z6.5 y Z8.7 en comparación con el genotipo sensible, tanto bajo fotoperíodo natural como extendido (Figura 5). Asimismo, los resultados concuerdan con la jerarquía de efectos entre loci documentada en la literatura, donde el locus *Ppd-D1* ejerce un mayor efecto sobre la reducción del tiempo a floración que *Ppd-B1* (Laurie, 1997; Pérez-Gianmarco et al., 2018; Shaw et al., 2012). Esta diferencia fue particularmente evidente bajo fotoperíodo natural, donde los tres genotipos se diferenciaron significativamente entre sí en tiempo a antesis, con el insensible-D presentando el ciclo más corto. La presencia del alelo *Ppd-D1*, asociado a una delección en la región promotora del gen que determina su expresión constitutiva (Beales et al., 2007), permite al cultivo inducir la floración incluso bajo condiciones de fotoperíodos más cortos, explicando su mayor efecto de acortamiento respecto al alelo *Ppd-B1*.

Bajo fotoperíodo extendido, en cambio, la diferencia entre los dos genotipos insensibles desapareció: insensible-B e insensible-D presentaron tiempos a antesis estadísticamente equivalentes (1044 y 1021 °Cd respectivamente; $p = 0,80$). Este resultado es interpretable a partir del mecanismo de acción de *Ppd-1*: bajo condiciones de luz continua, todos los genotipos perciben un estímulo inductivo máximo y uniforme, lo que satura la respuesta al fotoperíodo y atenúa las diferencias entre alelos. En consecuencia, la ventaja adaptativa del alelo *Ppd-D1*, su capacidad de inducir la floración bajo días cortos, no se expresa en un ambiente de luz artificial continua. Este fenómeno es consistente con lo señalado por Slafer y Rawson (1994), quienes documentaron que la magnitud del efecto de los genes *Ppd-1* sobre el desarrollo es función de la distancia entre el fotoperíodo ambiental y el umbral de saturación de cada genotipo.

Por otra parte, todos los genotipos requirieron menos días para alcanzar cada estadio fenológico bajo fotoperíodo extendido en comparación con fotoperíodo natural, con el genotipo sensible mostrando la mayor reducción en tiempo térmico al pasar entre condiciones (500 °Cd de diferencia a antesis). Este comportamiento es consistente con lo esperado desde el punto de vista fisiológico: el genotipo sensible es el que más se beneficia del aumento del fotoperíodo, dado que sus alelos recesivos lo hacen más dependiente de días largos para inducir la floración.

5.2. Cómo los alelos *Ppd-1* modificaron las fases críticas y su efecto sobre rendimiento

El genotipo sensible bajo fotoperíodo natural presentó el mayor rendimiento del experimento (4921 kg ha⁻¹) (Figura 6), resultado que puede interpretarse a partir de la

mayor duración de sus fases fenológicas previas a la floración. González et al. (2005) reportaron que la prolongación de etapas como la elongación del tallo favorece la supervivencia de primordios florales y el número final de flores fértiles. En el presente experimento, el genotipo sensible presentó el mayor tiempo térmico a floración (1668 °Cd en fotoperíodo natural), lo que equivale a un período Z3.1 a Z6.5 más extenso y en el mayor número de granos por espiga registrado (37,6 granos/espiga) (Figura 8). Si bien este genotipo no se diferenció significativamente del insensible-B en rendimiento ($p = 0,36$), la tendencia hacia mayores valores es consistente con el mecanismo propuesto.

El genotipo insensible-D presentó el menor rendimiento bajo fotoperíodo natural (2982 kg ha⁻¹), diferenciándose significativamente del sensible ($p = 0,002$). Este resultado es consistente con lo documentado por Pérez-Gianmarco et al. (2018) y Pérez-Gianmarco et al. (2019), quienes señalaron que la reducción de la fase vegetativa y del período reproductivo temprano asociada al alelo *Ppd-D1a* disminuye el número de espiguillas y flores fértiles. En el presente trabajo, el insensible-D presentó el menor tiempo a Z3.1 (630 °Cd) y a Z6.5 (1132 °Cd) bajo fotoperíodo natural, lo que implica una menor duración del período de generación de estructuras reproductivas. La menor duración de la fase vegetativa se asocia a plantas de menor envergadura con menor capacidad fotosintética disponible durante el período crítico, lo que incrementa el aborto floral y reduce el número de granos por espiga (24,9 granos/espiga; González et al., 2005). La combinación de estos factores podría explicar la baja productividad del insensible-D bajo fotoperíodo natural.

El genotipo insensible-B ocupó una posición intermedia en rendimiento (4195 kg ha⁻¹) que no se diferenció estadísticamente ni del sensible ($p = 0,36$) ni del insensible-D ($p = 0,068$). Este comportamiento es coherente con el menor efecto fenotípico del alelo *Ppd-B1* en comparación con *Ppd-D1*, documentado por Shaw et al. (2012). La reducción moderada del tiempo a antesis que produce el alelo *Ppd-B1* (426 °Cd menos que el sensible en fotoperíodo natural) permitió mantener una duración suficiente del período crítico para sostener un número de granos por espiga intermedio (30,5 granos/espiga), en concordancia con lo reportado por Slafer y Rawson (1994) y Miralles y Slafer (2007).

Bajo fotoperíodo extendido, el rango de variación en rendimiento entre genotipos se redujo considerablemente y no se detectaron diferencias significativas entre ningún par de genotipos ($p > 0,50$ en todos los casos). Este resultado es consecuencia directa de la atenuación de las diferencias fenológicas entre genotipos bajo luz continua. Al reducirse la brecha en el tiempo a floración, causó una reducción en la diferencia de número de grano por espiga, resultando en valores más homogéneos (entre 20,2 y 25,2) y, en consecuencia, de rendimiento. Cabe destacar que el genotipo insensible-D mostró bajo fotoperíodo extendido un aumento notable en el número de espigas por m² (2102 espigas/m²) (Figura 7), valor significativamente superior al de los demás genotipos ($p < 0,001$ vs sensible; $p = 0,008$ vs insensible-B). Una posible explicación es que el acortamiento del ciclo vegetativo bajo luz continua haya promovido una mayor tasa de macollaje en este genotipo, aunque esta hipótesis requiere confirmación experimental.

El número de espigas por m² no mostró diferencias significativas entre genotipos bajo fotoperíodo natural ($p > 0,51$ en todos los casos), lo que sugiere que las diferencias en rendimiento observadas en esa condición se explican principalmente por diferencias en el número de granos por espiga y no por la densidad de espigas. Este patrón es consistente con la literatura que señala al número de granos por unidad de superficie como el principal determinante del rendimiento en trigo (Fischer, 2011; Slafer et al., 1990).

El peso del grano no presentó diferencias significativas entre genotipos ni entre fotoperíodos ($p > 0,44$ en todos los casos). Los valores se mantuvieron en un rango estrecho (28,9–32,3 mg) (Figura 9), sin una tendencia clara asociada al genotipo. Si bien el insensible-D tendió a presentar los mayores valores de PG en ambos fotoperíodos, esta tendencia no alcanzó significancia estadística. Una posible explicación es el mecanismo de compensación fuente-destino descrito por Slafer et al. (1996): un menor número de granos por espiga reduciría la competencia por fotoasimilados, favoreciendo el llenado individual de cada grano. Sin embargo, dado que las diferencias no son significativas, esta interpretación debe tomarse con cautela. Por otra parte, el genotipo sensible presentó las menores medias de PG bajo fotoperíodo natural, lo cual puede atribuirse en parte a que su período de llenado de grano se extendió hasta mediados de diciembre, cuando las temperaturas medias superaron la temperatura óptima para el llenado (20,7 °C; Porter & Gawith, 1999), acortando la duración efectiva de esa fase.

Finalmente, el mayor rendimiento del insensible-B bajo fotoperíodo extendido (4108 kg ha⁻¹) en comparación con los demás genotipos en esa condición no puede atribuirse de manera simple a ninguno de los tres componentes evaluados, ya que este genotipo no presentó los mayores valores en ninguno de ellos. Este resultado podría estar asociado a variabilidad ambiental entre parcelas, incluyendo diferencias en implantación, presencia de malezas y eficacia del control fitosanitario, factores que pueden afectar el rendimiento de manera heterogénea entre unidades experimentales y que no fueron controlados de forma individual en el diseño.

5.3. Evaluación de efectos pleiotrópicos

El análisis de covarianza indicó que al incorporar GD Z6.5 como covariable, el efecto del genotipo sobre el rendimiento se mantuvo en el límite de la significancia estadística ($p = 0,050$), mientras que la covariable no resultó significativa ($p = 0,374$) (Tabla 5). Este resultado no permite concluir de manera inequívoca ni la presencia ni la ausencia de efectos pleiotrópicos directos del gen *Ppd-1* sobre el rendimiento.

Sin embargo, cuando se excluye el factor fotoperíodo del modelo, tanto en el análisis de la base entera de datos como solo los datos de rendimiento bajo fotoperíodo extendido, el efecto del genotipo no es significativo (Tablas 6, 7). La limitante que presenta el último análisis (Tabla 7) es que los rendimientos bajo fotoperíodo extendido no resultaron significativamente diferentes. En consecuencia, en dicho análisis es poco probable

detectar pleiotropía, incluso si la hubiera. Por otro lado, los análisis de la Tabla 6 (realizados sobre toda la base de datos) revelan que la exclusión del factor fotoperíodo elimina la posible significancia del efecto genotípico sobre el rendimiento. Este análisis sugiere que el efecto del genotipo sobre el rendimiento se da bajo un mecanismo de activación ambiental (fotoperíodo); al remover este factor del análisis, el genotipo pierde su capacidad de influir diferencialmente. Esto demuestra que el impacto directo o constitutivo del genotipo sobre el componente de rendimiento es mínimo sin la modulación fotoperiódica.

Estos resultados nos llevan a rechazar la hipótesis de pleiotropía del gen *Ppd-1* sobre el rendimiento. Sin embargo, es necesario realizar el ensayo durante más años con el objetivo de obtener resultados más sólidos y respaldar este análisis. Un método alternativo para comprobar pleiotropía es a través de datos moleculares; en donde se busca demostrar que un mismo marcador genético (como un SNP o QTL) controla directamente más de un rasgo a la vez. Para comprobarlo, se suelen utilizar poblaciones biparentales o de asociación, utilizando modelos GWAS multivariados, donde se analizan múltiples fenotipos de forma conjunta para identificar variantes con efectos genéticos compartidos (Zhou & Stephens, 2014).

5.4. Implicancias para el mejoramiento genético y la adaptación del trigo a distintas latitudes.

Los resultados obtenidos aportan información relevante para orientar la selección de genotipos de trigo según el objetivo productivo y el ambiente de cultivo. El gen *Ppd-1* se confirma como un determinante clave de la duración de las fases fenológicas, con efectos cuantificables sobre el rendimiento mediados por cambios en el número de granos por espiga.

En ambientes con fotoperíodos largos y ventanas de crecimiento limitadas, como las zonas ubicadas en torno a los 50° S, donde el período estival presenta condiciones térmicas adecuadas para el trigo (máximas medias entre 14 y 19 °C; WeatherSpark, s.f.) pero de duración reducida, el uso de genotipos con alelos de insensibilidad permitiría completar el ciclo dentro de esa ventana. En ese contexto, el genotipo insensible-B se presenta como una alternativa promisoría respecto al insensible-D, dado que bajo las condiciones evaluadas exhibió una duración de ciclo similar al insensible-D pero con un mayor potencial de rendimiento, sin diferenciarse estadísticamente del genotipo sensible. No obstante, esta recomendación debe validarse en experimentos plurianuales antes de ser generalizada.

En las condiciones de Uruguay (latitudes 30–35° S), la elección entre genotipos sensibles e insensibles depende del objetivo del productor. En sistemas de rotación intensiva donde se prioriza la liberación temprana del lote para la siembra del cultivo estival, la utilización de un genotipo insensible es conveniente. En ese caso, los resultados del presente trabajo sugieren que el insensible-B es preferible al insensible-D: ambos presentaron ciclos similares bajo fotoperíodo natural en tiempo térmico a madurez fisiológica (diferencia no

significativa; $p = 0,62$), pero el insensible-B tendió a un mayor rendimiento, sin diferenciarse estadísticamente del genotipo sensible ($p = 0,36$). En cambio, cuando el objetivo es maximizar el rendimiento sin restricciones de fecha de cosecha, el genotipo sensible presentó el mayor potencial productivo, aunque la diferencia con el insensible-B no fue estadísticamente significativa en este experimento.

5.5. Limitaciones del experimento

El presente experimento evaluó únicamente los sub-genomas B y D, sin incluir el locus *Ppd-A1*. Esta decisión se fundamenta en que dicho locus presenta escaso polimorfismo funcional en trigo hexaploide: los pocos polimorfismos detectados en *Ppd-A1* no han sido estrictamente vinculados a funcionalidad (Beales et al., 2007), y los alelos de insensibilidad *Ppd-A1* caracterizados hasta la fecha se identificaron principalmente en trigo tetraploide (Wilhelm et al., 2009), siendo infrecuentes en el germoplasma de trigo harinero. La jerarquía de efectos entre loci sigue el orden $Ppd-D1 > Ppd-A1 > Ppd-B1$ (Pérez-Gianmarco et al., 2018; Shaw et al., 2012), por lo que la exclusión del sub-genoma A no compromete el análisis de los efectos de mayor magnitud agronómica.

En segundo lugar, el material vegetal utilizado correspondió a líneas experimentales sin resistencia genética a enfermedades. Dado que las condiciones ambientales del invierno favorecen el desarrollo de patógenos foliares en trigo, la presencia no uniforme de enfermedades entre parcelas puede haber introducido variabilidad en las estimaciones de rendimiento, limitando la precisión de las comparaciones entre genotipos.

En tercer lugar, la interacción significativa entre genotipo y fondo genético detectada para el rendimiento ($p < 0,001$) indica que el efecto de los alelos de *Ppd-1* sobre la productividad no fue consistente entre los tres fondos genéticos evaluados. Este resultado limita la generalización de las conclusiones sobre rendimiento y refuerza la necesidad de evaluar estos efectos en un mayor número de ensayos y en condiciones ambientales contrastantes antes de establecer recomendaciones definitivas para el mejoramiento.

En cuarto lugar, el experimento corresponde a un único ciclo productivo (2025), lo que impide distinguir el efecto específico del año de las tendencias atribuibles al genotipo y al fotoperíodo. La repetición del experimento en años sucesivos es necesaria para confirmar la consistencia de los resultados obtenidos.

6. Conclusiones

Los alelos de insensibilidad al fotoperíodo del gen *Ppd-1* redujeron la duración de las fases fenológicas del cultivo de trigo, con una jerarquía de efectos consistente con la literatura: el alelo *Ppd-D1* produjo un mayor acortamiento del tiempo a antesis que el alelo *Ppd-B1*, diferenciándose significativamente entre sí bajo fotoperíodo natural. Bajo fotoperíodo extendido, esta diferencia desapareció: la exposición continua a luz generó un estímulo inductivo máximo que anuló la ventaja del alelo *Ppd-D1* para florecer bajo días cortos, igualando la respuesta fenológica de ambos genotipos insensibles.

Las modificaciones en la duración del ciclo se tradujeron en diferencias en rendimiento principalmente a través del número de granos por espiga. El genotipo con mayor tiempo a antesis presentó el mayor número de granos por espiga y el mayor rendimiento, mientras que el genotipo con menor tiempo a antesis mostró el comportamiento opuesto. El peso de grano y el número de espigas por m² no fueron los componentes determinantes de las diferencias de rendimiento entre genotipos bajo fotoperíodo natural. Bajo fotoperíodo extendido, la reducción de las diferencias fenológicas entre genotipos se reflejó en una mayor paridad en el rendimiento final.

El conjunto de los análisis de covarianza aportó evidencia para descartar efectos pleiotrópicos directos del gen *Ppd-1* sobre el rendimiento. Los resultados obtenidos indican que su efecto en la productividad opera exclusivamente a través de la modificación del ciclo hasta floración. No obstante, la incorporación de evaluaciones a campo adicionales para lograr resultados más robustos y enfoques moleculares complementarios al diseño fenotípico de campo serían necesarios para profundizar y respaldar las conclusiones obtenidas.

7. 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). IPNI. https://www.researchgate.net/publication/320716985_Manual_del_Cultivo_de_Trigo
- 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-Abbate2/publication/307984867_ECOFISIOLOGIA_DE_TRIGO_ASPECTOS_PRACTICOS_PARA_EL_MANEJO_DEL_CULTIVO/links/57d628e608ae6399a393f0f0/ECOFISIOLOGIA-DE-TRIGO-ASPECTOS-PRACTICOS-PARA-ELMANEJO-DEL-CULTIVO.pdf
- Austin, R. B., Bingham, J., Blackwell, R. D., Evans, L. T., Ford, M. A., Morgan C. L., & Taylor, M. (1980). Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *The Journal of Agricultural Science*, 94(3), 675-689. <https://doi.org/10.1017/S0021859600028665>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- 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>
- Berger, A. (2023). El trigo marcó un nuevo récord: Qué factores influyeron en este avance y cómo consolidar altos rendimientos. *Revista INIA*, (73), 27-30. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/17258/1/Revista-INIA-73-junio-2023-09.pdf>
- Berger, A., Gaso, D., Calistro, R., & Morales, M. (2018). Limitantes ambientales y potencial de rendimiento de trigo en Uruguay. En S. German, M. Quincke, D. Vazquez, M. Castro, S. Pereyra, P. Silva, & A. García (Eds.), *Seminario Internacional “1914-2014: Un siglo de mejoramiento de trigo en La Estanzuela INIA”* (pp. 112-123). INIA. <https://inia.uy/sites/default/files/publications/2024-10/st-241-2018.p.112-123-Berger-et-al.pdf>
- Cherlinka, V. (2026, 7 de mayo). *Cultivo de trigo: Cómo sembrar, manejar y cosechar*. EOS Data Analytics. <https://eos.com/es/blog/cultivo-de-trigo/>
- Contardi, M., & Terré, E. (2025, 1 de agosto). *Guía del mercado de Trigo*. Bolsa de Comercio de Rosario. <https://www.bcr.com.ar/es/mercados/investigacion-y-desarrollo/informativo-semanal/noticias-informativo-semanal/guia-del>

- Contatore, A., & Ernst, O. (2024). Valorando la rotación y la diversidad de cultivos en producto y resultado económico. *Cangué*, (47), 15-21.
<https://cangu.eemac.edu.uy/app/uploads/2024/12/4-valorando-la-rotacion-y-la-diversidad-de-cultivos-en-producto-y-resultado-economico.pdf>
- 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., & Fischer, R. A. (1999). Yield potential: Its definition, measurement, and significance. *Crop Science*, 39(6), 1544-1551.
<https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3961544x>
- 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>
- Feldman, M., & Levy, A. A. (2012). Genome evolution due to Allopolyploidization in wheat. *Genetics*, 192(3), 763-774.
<https://academic.oup.com/genetics/article/192/3/763/5935107>
- Fischer, R. A. (2011). Wheat physiology: A review of recent developments. *Crop and Pasture Science*, 62(2), 95-114. <https://doi.org/10.1071/CP10344>
- Fjellheim, S., Boden, S. A., & Trevaskis, B. (2014). The role of seasonal flowering responses in adaptation of grasses to temperate climates. *Frontiers in Plant Science*, 5, Artículo e431. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00431>
- 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)
- García Préchac, F., Ernst, O., Arbeletche, P., Pérez Bidegain, M., Pritsch, C., Ferenczi, A., & Rivas, M. (2010). *Intensificación agrícola: Oportunidades y amenazas para un país productivo y natural*. Universidad de la Republica.
https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/bitstream/20.500.12008/9510/1/libro_blanco_intensificacion_agro.pdf
- Gasó, D., Berger, A., Ibáñez, W., & Ceretta, S. (2012). *Adaptación de cultivos de invierno, trigo y cebada a la zona agrícola del noreste de Uruguay*. INIA.
<https://inia.uy/sites/default/files/publications/2025-08/st-200-2012.pdf>
- Gauley, A., Pasquariello, M., Yoshikawa, G. V., Alabdullah, A. K., Hayta, S., Smedley, M. A., Dixon, L. E., & Boden, S. A. (2024). *Photoperiod-1* regulates the wheat inflorescence transcriptome to influence spikelet architecture and flowering time. *Current Biology*, 34(11), 2330-2343. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.04.029>

- Godiño Silva, M. (2020). *Rendimiento de trigo (Triticum aestivum L.) en Uruguay durante el período 1997-2018* [Tesis de maestría. Universidad de la República]. Colibri. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/29941>
- González, F. G., Slafer, G. A., & Miralles, D. J. (2005). Floret development and survival in wheat plants exposed to contrasting photoperiod and radiation environments during stem elongation. *Functional Plant Biology*, 32(3), 189-197. <https://doi.org/10.1071/FP04104>
- Haider, S., & Farrona, S. (2024). Decoding histone 3 lysine methylation: Insights into seed germination and flowering. *Current Opinion in Plant Biology*, 81, Artículo e102598. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2024.102598>
- 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. (2025). *Banco de Datos Agroclimáticos*. <https://inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>
- International Wheat Genome Sequencing Consortium, Appels, R., Eversole, K., Feuillet, C., Keller, B., Rogers, J., Stein, N., Pozniak, C. J., Choulet, F., Distelfeld, A., Poland, J., Ronen, G., Barad, O., Baruch, K., Keeble-Gagnère, G., Mascher, M., Sharpe, A. G., Ben-Zvi, G., Josselin, A. A., Himmelbach, A., ... Wang, L. (2018). Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*, 361(6403), Artículo eaar7191. <https://doi.org/10.1126/science.aar7191>
- Kantolic, A. G., & Satorre, E. (2004). Elementos centrales de ecofisiología del cultivo de soja. En M. Díaz-Zorita & G. Duarte (Eds.), *Manual práctico para la producción de soja* (pp. 19-37). Hemisferio Sur.
- Khalid, A., Hameed, A., & Tahir, M. F. (2023). Wheat quality: A review on chemical composition, nutritional attributes, grain anatomy, types, classification, and function of seed storage proteins in bread making quality. *Frontiers in Nutrition*, 10, Artículo e1053196. <https://doi.org/10.3389/fnut.2023.1053196>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). LmerTest package: Tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, 82(13), 1-26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Laurie, D. A. (1997). Comparative genetics of flowering time. *Plant Molecular Biology*, 35, 167-177. <https://doi.org/10.1023/A:1005726329248>
- Lenth, R. V., Piaskowski, J., Banfai, B., Bolker, B., Buerkner, P., Giné-Vázquez, I., Hervé, M., Jung, M., Love, J., Miguez, F., Riebl, H., & Singmann, H. (2026). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means* (Versión 2.0.3) [Software]. Comprehensive R Archive Network. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>

- Lombardo, L. A., Nisi, M. M., Ghione, C. E., Fisore, G. D., & Helguera, M. (2017). Evaluación fenotípica y molecular de alelos de los genes *Ppd-1* en una población biparental de trigo pan. *Agriscientia*, 34(2), 45-57.
<https://www.scielo.org.ar/pdf/agrisc/v34n2/v34n2a05.pdf>
- Major, D. J. (1980). Photoperiod response characteristics controlling flowering of nine crop species. *Canadian Journal of Plant Science*, 60(3), 777-784.
<https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.4141/cjps80-115>
- Mehra, P., & Hintze, A. (2024). The role of pleiotropy and epistasis on evolvability and robustness in a two-peak fitness landscape. *Biology*, 13(12), Artículo e1003.
<https://doi.org/10.3390/biology13121003>
- Miralles, D. J., González, F. G., Abeledo, L. G., Serrago, R. A., Alzueta, I., García, G. A., de San Celedonio, R. P., & Lo Valvo, P. (Eds.). (2014). *Manual de trigo y cebada para el Cono Sur: Procesos fisiológicos y bases de manejo*. Orientación Gráfica Editora. https://aws.agroconsultasonline.com/ticket.html/Miralles%20-%20Manual%20de%20Trigo%20-%20press.pdf?op=d&ticket_id=9972&evento_id=20750
- Miralles, D. J., & Slafer, G. A. (1995). Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source–sink manipulations. *Field Crops Research*, 43(2-3), 55-66.
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/037842909500041N>
- Miralles, D. J., & Slafer, G. A. (2007). Sink limitations to yield in wheat: How could it be reduced? *Journal of Agricultural Science*, 145(2), 139-149.
<https://repositori.udl.cat/server/api/core/bitstreams/68e7b6da-af98-407c-8b83-fcf307f4ecd3/content>
- Muehlbauer, G. J., Specht, J. E., Thomas-Compton, M. A., Staswick, P. E., & Bernard, R. L. (1988). Near-isogenic-lines: A potential resource in the integration of conventional and molecular marker linkage maps. *Crop Science*, 28(5), 729-735.
<https://acsess.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2135/cropsci1988.0011183X002800050002x>
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2020). *Anuario Estadístico Agropecuario 2020*. MGAP. <https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2020/ANUARIO2020.pdf>
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2024). *Anuario Estadístico Agropecuario 2024*. MGAP. <https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2024/Anuario2024/%20ANUARIO2024.pdf>
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2025a). *Anuario Estadístico Agropecuario 2025*. MGAP. <https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2025/ANUARIO2025.pdf>

- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2025b). *DIEA presenta los resultados de la Encuesta Agrícola “Primavera-verano 2024/25”*. MGAP. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/comunicacion/noticias/diea-presenta-resultados-encuesta-agricola-primavera-verano-202425>
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2026). *DIEA presenta los resultados de la Encuesta Agrícola “Primavera-Verano 2025/26”*. MGAP. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/comunicacion/noticias/diea-presenta-resultados-encuesta-agricola-primavera-verano-202526>
- Pérez-Gianmarco, T. I., Severini, A. D., & González, F. G. (2020). Photoperiod-sensitivity genes (*Ppd-1*): Quantifying their effect on the photoperiod response model in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 71(3), 1185-1198. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz483>
- Pérez-Gianmarco, T., Slafer, G., & González, F. G. (2018). ¿Cómo afectan los genes de sensibilidad al fotoperíodo *PPD-1* al desarrollo del trigo a antesis? *Revista de Tecnología Agropecuaria*, 10(36), 30-34. <http://hdl.handle.net/20.500.12123/2641>
- Pérez-Gianmarco, T. I., Slafer, G. A., & González, F. G. (2019). Photoperiod-sensitivity genes shape floret development in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 70(4), 1339-1348. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery449>
- Porter, J. R., & Gawith, M. (1999). Temperatures and the growth and development of wheat: A review. *European Journal of Agronomy*, 10(1), 23-36. <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1161030198000471>
- Prieto, P., Ochagavía, H., Savin, R., Griffiths, S., & Slafer, G. A. (2018). Dynamics of floret initiation/death determining spike fertility in wheat as affected by *Ppd* genes under field conditions. *Journal of Experimental Botany*, 69(10), 2633-2645. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery105>
- Quincke, M., Pereyra, S., Vazquez, D., Silva, P., & German, S. (2018). Hitos y perspectivas del mejoramiento genético de trigo en Uruguay. En S. German, M. Quincke, D. Vazquez, M. Castro, S. Pereyra, P. Silva, & A. García (Eds.), *Seminario Internacional “1914-2014: Un siglo de mejoramiento de trigo en La Estanzuela”* (pp. 2-11). INIA. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/12213/1/st-241-2018.p.2-11-Quincke-et-al.pdf>
- Rava, C., & Lavista, N. (2024). Trigo y derivados: Situación y perspectivas. En *Anuario OPYPA 2024*. MGAP. https://descargas.mgap.gub.uy/OPYPA/Anuarios/Anuario_opypa2025/CP/7/CP7WEB/CP7Trigoyderivados.pdf
- Rawson, H. M., & Gómez Macpherson, H. (Eds.). (2001). *Trigo regado: Manejo del cultivo*. FAO. <https://www.fao.org/4/x8234s/x8234s05.htm>

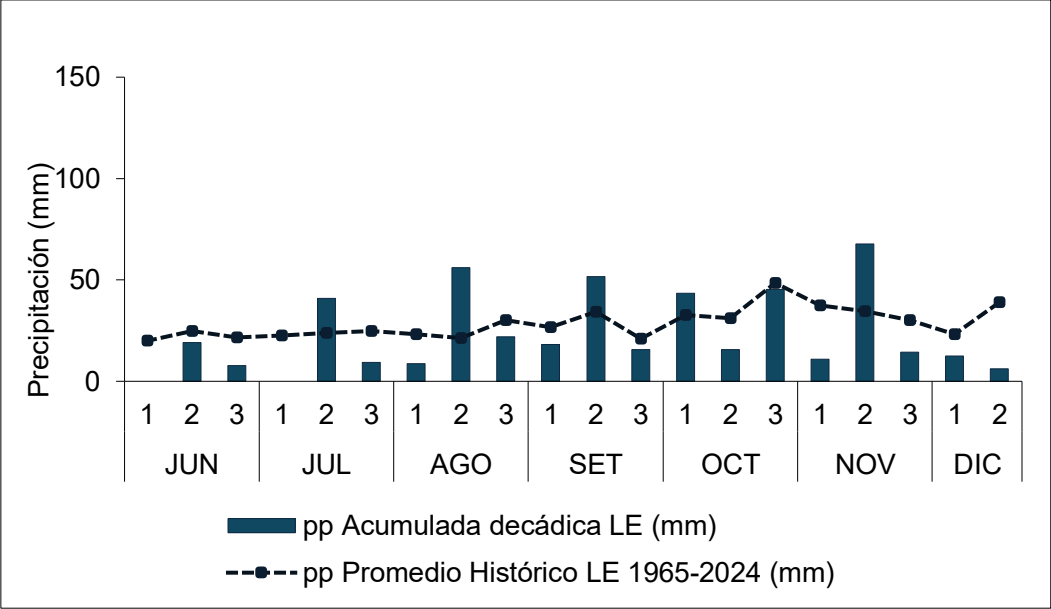
- Salinas, A. (2015). *Impacto de los factores ambientales en la definición de los rendimientos de los cultivos: Trigo, resultados de la campaña 2013*. Engormix. <https://www.engormix.com/agricultura/articulos/impacto-factoresambientales-definicion-t32673.htm>
- Shaw, L. M., Turner, A. S., & Laurie, 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>
- Slafer, G. A., Andrade, F. H., & Satorre, E. H. (1990). Genetic-improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain-yield. *Field Crops Research*, 23(3-4), 255-263. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(90\)90058-J](https://doi.org/10.1016/0378-4290(90)90058-J)
- Slafer, G. A., Araus, J. L., Royo, C., & Del Moral, L. F. G. (2005). Promising eco-physiological traits for genetic improvement of cereal yields in Mediterranean environments. *Annals of Applied Biology*, 146(1), 61-70. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2005.04048.x>
- 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. <https://repository.cimmyt.org/server/api/core/bitstreams/aa73745f-445a-4ac4-979c-800ffaa46d87/content#page=108>
- Slafer, G. A., & Rawson, H. M. (1994). Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: A re-examination of some assumptions made by physiologists and modelers. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21(4), 393-426. <https://doi.org/10.1071/PP9940393>
- Slafer, G. A., & Rawson, H. M. (1995). Base and optimum temperatures vary with genotype and stage of development in wheat. *Plant, Cell & Environment*, 18(6), 671-679. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00568.x>
- Slafer, G. A., Savin, R., & Sadras, V. O. (2014). Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment. *Field Crops Research*, 157, 71-83. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.12.004>
- 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://link.springer.com/article/10.1023/A:1017541505152>
- Verges, R. P. (2001). Mejoramiento para trigos doble propósito en INIA- La Estanzuela, Uruguay. En M. Kohli, M. Díaz de Ackermann, & M. Castro (Eds.), *Estrategias y metodologías utilizadas en el mejoramiento de trigo: Un enfoque multidisciplinario* (pp. 43-50). INIA; CIMMYT.

- WeatherSpark. (s.f.). *Climate and Average Weather Year Round in Río Gallegos*.
<https://weatherspark.com/y/27031/Average-Weather-in-R%C3%ADo-Gallegos-Argentina-Year-Round>
- 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(12), 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://link.springer.com/article/10.1007/s00122-008-0898-9>
- Yan, L., Loukoianov, A., Blechl, A., Tranquilli, G., Ramakrishna, W., SanMiguel, P., Bennetzen, J., Echenique, V., & Dubcovsky, J. (2004). The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor downregulated by vernalization. *Science*, 303(5664), 1640-1644. <https://doi.org/10.1126/science.1094305>
- Zadoks, J. W., Chang, T. T., & Konzak, C. F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14(6), 415-421.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x>
- Zhou, X., & Stephens, M. (2014). Efficient multivariate linear mixed model algorithms for genome-wide association studies. *Nature Methods*, 11(4), 407-409.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24531419/>

8. Anexo

Figura A1

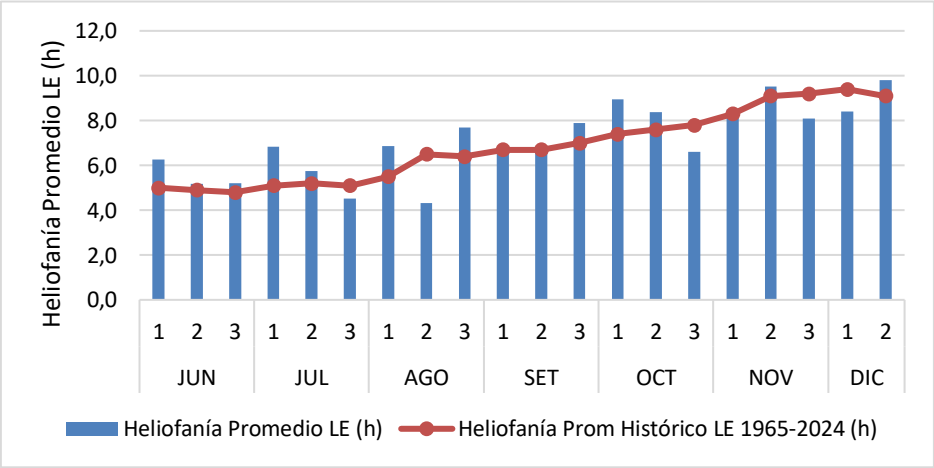
Precipitación acumulada en La Estanzuela en comparación con precipitaciones históricas, durante el ciclo del cultivo



Nota. Elaborado con base de datos del Instituto Nacional Investigación de Agropecuaria (2025).

Figura A2

Heliófila en La Estanzuela: Ciclo cultivo frente al promedio histórico



Nota. Elaborado con base de datos del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (2025).

Tabla A1*Fertilizaciones nitrogenadas realizadas durante el ciclo del cultivo*

Fecha	Fertilizante	Dosis (kg/ha)	N aportado (kg N/ha)
4/7/2025	Urea	200	92
24/7/2025	Urea	200	92
15/8/2025	Urea	200	92
25/9/2025	Urea	200	92
Total		800	368

Tabla A2*Manejo fitosanitario realizado durante el ciclo del cultivo*

Fecha	Producto	Dosis	Objetivo
29/7/2025	Axial + Paradigm + TA35 + U10	900 cc/ha + 25 g/ha + 35 cc/ha + 50 cc/ha	Control de malezas gramíneas y hoja ancha
18/8/2025 y 10/9/2025	Xantho	1,2 L/ha	Control de enfermedades foliares
1/10/2025 y 7/11/2025	Miravis	0,6 L/ha	Control de enfermedades foliares
7/11/2025	Swing Plus + TA30 + U10	1,5 L/ha + 50 cc/ha c/u	Control de enfermedades foliares y de espiga

Tabla A3*ANOVA Tipo III para todas las variables de respuesta**Modelo: Variable ~ Fotoperíodo × Genotipo × Fondo genético + (1 | Fotoperíodo:Rep). Valores presentados: F (p-valor).*

Fuente de variación	GD Z3.1	GD Z6.5	GD Z8.7	Espigas/m ²	Granos/espiga	PG (mg)	Rendimiento (kg ha ⁻¹)
Fotoperíodo (F)	24.47 (< 0.001) ***	323.46 (< 0.001) ***	479.79 (< 0.001) ***	56.21 (< 0.001) ***	48.18 (< 0.001) ***	0.12 (0.7273) ns	0.51 (0.5135) ns
Genotipo (G)	9.17 (0.0018) **	195.12 (< 0.001) ***	289.78 (< 0.001) ***	9.69 (< 0.001) ***	15.76 (< 0.001) ***	1.21 (0.309) ns	8.86 (< 0.001) ***
Fondo genético (B)	0.43 (0.6592) ns	8.0 (0.0033) **	57.23 (< 0.001) ***	6.38 (0.0043) **	8.21 (0.0012) **	1.44 (0.2509) ns	1.61 (0.2161) ns
F × G	0.32 (0.729) ns	61.63 (< 0.001) ***	30.2 (< 0.001) ***	19.58 (< 0.001) ***	3.75 (0.0332) *	0.21 (0.8083) ns	9.96 (< 0.001) ***
F × B	0.35 (0.7114) ns	7.49 (0.0043) **	8.85 (0.0021) **	0.31 (0.7382) ns	3.59 (0.0379) *	2.56 (0.0916) ns	0.45 (0.6404) ns
G × B	2.18 (0.1129) ns	1.0 (0.4313) ns	4.81 (0.0081) **	3.97 (0.009) **	2.09 (0.1025) ns	1.5 (0.2224) ns	7.28 (< 0.001) ***
F × G × B	0.21 (0.9322) ns	1.29 (0.3093) ns	5.96 (0.0031) **	4.53 (0.0046) **	4.35 (0.0057) **	0.51 (0.7291) ns	1.13 (0.3586) ns

*Formato: F (p-valor) código_sig. | *** p<0,001 | ** p<0,01 | * p<0,05 | . p<0,1 | ns no significativo**Verde: p<0,001 | Azul: p<0,01 | Amarillo: p<0,05 | Sin color: ns. GD Z6.5 con DenDF corregido por modelo del autor.*

p < 0,001

p < 0,01

p < 0,05

Bibliografía Anexo

Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. (2025). *Banco de Datos Agroclimáticos*. <https://inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico>