

## Variabilidad en carbohidratos solubles del tallo y su contribución al rendimiento de grano en trigo

Cristóbal Valdés Valdés  
Gaspar Estrada Campuzano<sup>§</sup>  
Aurelio Domínguez López  
Carlos Gustavo Martínez Rueda  
Edgar Jesús Morales-Rosales

Facultad de Ciencias Agrícolas-Universidad Autónoma del Estado de México-Campus Universitario 'El Cerrillo'. Carretera Toluca-Ixtlahuaca km 15, Entronque El Cerrillo, Toluca, Estado de México. AP. 435. CP. 50200. Tel. y Fax. 01(722) 2965518. (aqua\_alpharadio@yahoo.com.mx; adominguezl@uaemex.mx; cgmartinezr@uaemex.mx; ejmoralesr@uaemex.mx).

<sup>§</sup>Autor para correspondencia: gestradac@uaemex.mx

### Resumen

En trigo la capacidad para almacenar carbohidratos solubles (CHS) en el tallo y remobilizarlos hacia el grano, constituye una característica deseable a incorporar en el germoplasma dirigido a regiones donde ocurre con frecuencia sequía terminal. El objetivo del trabajo fue evaluar la variabilidad en la acumulación y remobilización de los carbohidratos solubles en agua (CHS) y su contribución al rendimiento de grano cuando la fuente postantesis es alterada por defoliación y estrés hídrico. Los experimentos se llevaron a cabo en el ciclo verano-otoño 2013 (temporal, exp. 1) e invierno-primavera 2013-2014 (riego, exp. 2) en Toluca, México, a una densidad de 350 semillas m<sup>-2</sup>, en el exp. 1 la defoliación se realizó 7 días después de antesis y en el exp. 2 no se regó después de antesis. En el exp. 1 se estudiaron 60 líneas élite de trigo y dos tratamientos de reducción de fuente (defoliado y sin defoliar, llamados ambientes en adelante), bajo un diseño de parcelas divididas con 2 repeticiones. El exp. 2 consistió en 20 genotipos seleccionados del exp. 1 y sometidos a dos regímenes hídricos (riego y sequía postfloración) en un diseño de bloques completos al azar con 3 repeticiones en donde cada régimen hídrico se consideró un ambiente. Se observó gran variabilidad para rendimiento de grano (RG) y las características fisiológicas asociadas. El RG fue reducido en promedio 14% por efecto de la defoliación y sequía pos-antesis. La mayor contribución de CHS estuvo en línea con una mayor eficiencia de remobilización. Existen genotipos promisorios para usarse en programas de mejoramiento genético con miras a incorporar características fisiológicas para incrementar el rendimiento potencial bajo condiciones de estreses bióticos o abióticos en pos-antesis.

**Palabras clave:** *Triticum aestivum* L., carbohidratos solubles, defoliación, estrés hídrico.

Recibido: febrero de 2019

Aceptado: mayo de 2019

## Introducción

Uno de los grandes desafíos a los que se enfrentan los programas de mejoramiento genético de trigo nacional e internacional es la búsqueda de atributos fisiológicos que le permitan al cultivo amortiguar los efectos de estreses bióticos y abióticos. Actualmente se sabe que los carbohidratos solubles en agua (CHS) almacenados en el tallo antes de la antesis contribuyen a mantener la tasa de llenado del grano cuando la fotosíntesis declina por efecto de algún estrés (Dreccer *et al.*, 2009). En México las zonas productoras de trigo (Bajío y noroeste) podrían en un futuro inmediato cercano estar limitadas por agua durante el llenado de grano principalmente por el costo que esta representa (Ledesma-Ramírez *et al.*, 2012), mientras que en los valles altos las enfermedades fungosas demeritan los rendimientos de trigo (Hortelano *et al.*, 2013).

En este sentido, contar con germoplasma eficiente en almacenar y removilizar CHS desde el tallo hacia el grano ante cualquier estrés podría ser importante en esta región. El llenado de grano en trigo depende de la cantidad de asimilados almacenados en el tallo, así como de la fotosíntesis de las hojas y espigas; sin embargo, los CHS ayudan a mantener la tasa de llenado de grano cuando la fotosíntesis disminuye debido a estrés biótico y abiótico (Blum, 1998; Ehdaie *et al.*, 2006). La acumulación, translocación y distribución de los CHS en trigo desempeñan un rol importante en el rendimiento de grano (Zhang *et al.*, 2013).

La mayor concentración de CHS en los tallos se asocia con incrementos en el rendimiento y peso de grano bajo condiciones de estrés y de no estrés (Shearman *et al.*, 2005; Rebetzke *et al.*, 2008). La contribución de los CHS al rendimiento varía de acuerdo con las condiciones de crecimiento y puede oscilar de 10 a 20% sin estrés (Shearman *et al.*, 2005) hasta 60% bajo estrés severo (Blum, 1998; van Herwaarden *et al.*, 1998a, b). Estudios recientes mencionan que existe variación genética para la acumulación de los CHS en trigo (van Herwaarden y Richards, 2002; Ruuska *et al.*, 2006); sin embargo, la variabilidad genotípica para almacenar, removilizar y su contribución al rendimiento de grano en líneas élite de trigo aún no es muy clara.

La remobilización de CHS desde los tejidos vegetativos (tallos y vainas) es inducida por senescencia temprana, situación que ocurre cuando el suelo pierde humedad rápidamente durante el llenado de grano (Yang *et al.*, 2000), reduciendo la fotosíntesis, acortando el periodo de llenado y el peso final del grano (Tahir y Nakata, 2005; Zhang *et al.*, 2012). Esta capacidad asociada a la senescencia también está influenciada por el ambiente, genotipo y la demanda de CHS por los granos en desarrollo (Davison y Chevalier, 1992).

Entre las características fisiológicas de la planta asociadas para tolerancia a la sequía, los CHS almacenados en hojas o tallos han sido considerados de suma importancia debido a que no únicamente actúan como un regulador del ajuste osmótico, sino que también es una fuente de carbono para mantener el crecimiento del grano cuando la fotosíntesis es inhibida por estrés hídrico en post-antesis (Van Herwaarden *et al.*, 2006; Yang *et al.*, 2007). Por otro lado, la remobilización de CHS desde los tallos hacia la espiga cambia en función del genotipo y de las condiciones ambientales. Mariotti *et al.* (2003) encontraron que la contribución de CHS en pre-antesis fue 43 a 54% en trigo duro, mientras que en cebada oscila entre 4 y 24% (Przulj y Momcilovic, 2001).

Ehdaie *et al.* (2008) encontraron en conjunto de 11 genotipos diversos de trigo que los asimilados actuales y las reservas en los tallos contribuyeron entre 19.1 a 53.6% en riego, mientras que en sequía el rango fue de 36.6 a 65.4%. La variabilidad en las reservas acumuladas y aquellas remobilizadas hacia el grano depende del genotipo, magnitud del estrés e incluso del método utilizado para medir los CHS (Ehdaie *et al.*, 2006).

En los últimos años el mejoramiento genético ha utilizado la selección hacia una mayor acumulación de CHS en el tallo como una herramienta importante para mejorar la adaptación a ambientes desfavorables (van Herwaarden and Richards 2002; Ehdaie *et al.*, 2006, 2008). Se ha mencionado que existe variación genética para acumulación de CHS en el tallo en antesis y que el mejoramiento genético para incrementar la cantidad de CHS puede ser posible debido a que es un carácter altamente heredable (Ruuska *et al.*, 2006), pero controlado por una compleja regulación poligénica (Rebetzke *et al.*, 2008).

Estudios recientes con cultivares modernos y antiguos de trigo indican que el mejoramiento genético en esta especie ha incrementado la capacidad de almacenamiento de CHS en el tallo de las nuevas variedades (Foulkes *et al.*, 2007). Lo anterior, requiere la búsqueda de las relaciones entre los CHS con caracteres agronómicos que permitan al mejorador identificar progenitores o líneas avanzadas con altos contenidos o con alta eficiencia de remobilización de CHS. Recientemente el consorcio mundial de trigo agrupó un conjunto de líneas elite en un ensayo internacional denominado CIMCOG (CIMMYT México Core Germplasm Panel) (Foulkes *et al.*, 2011), con genotipos adaptados a diversas regiones del mundo.

La caracterización de dicho germoplasma en respuesta a diferentes tipos de estrés podría ayudar a identificar cultivares con alta capacidad para almacenar y remobilizar CHS cuando existen estreses bióticos y abióticos pos-antesis.

El objetivo del trabajo fue evaluar la variabilidad en la acumulación y remobilización de los carbohidratos solubles en agua y su contribución al rendimiento de grano cuando la fuente postantesis es alterada por defoliación y estrés hídrico.

## **Materiales y métodos**

Dos experimentos se llevaron a cabo en la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma del Estado de México (UAEM), Toluca, México a 19° 15' 33" latitud norte, 99° 39' 38" longitud oeste y 2 640 msnm. El clima de esta localidad se clasifica como semifrío sub-húmedo con lluvias en verano, con un rango anual de precipitación de 800 a 1 300 mm y temperatura de 8 a 14 °C (INEGI, 2009). Los experimentos se establecieron en un suelo tipo Vertisol pélico con textura franco-arcillosa (USDA, 2000).

Los genotipos utilizados fueron 60 líneas de trigo con buena adaptación agronómica que forman parte del material elite CIMCOG. La colección completa de los genotipos del grupo CIMCOG es potencialmente útil, en los programas de mejoramiento dirigidos a elevar más el potencial de rendimiento. Por esta razón, son el principal germoplasma estudiado hasta el momento por el consorcio mundial de trigo (Reynolds *et al.*, 2011).

El exp. 1 se llevó a cabo en el ciclo verano-otoño (V-O) del año 2013 (temporal), que consistió en la combinación factorial de los 60 genotipos de trigo y dos tratamientos de reducción de la fuente (D= defoliado y SD= sin defoliar), estos últimos nombrados ambientes. Los tratamientos se distribuyeron en un arreglo de parcelas divididas con 2 repeticiones, en donde la parcela grande correspondió a los genotipos y la subparcela a los ambientes.

La siembra se realizó manualmente a una densidad de población de 350 semillas por m<sup>2</sup> en parcelas de 2 surcos de 3 m de largo y 0.2 m de separación. Siete días después de antesis (Zadoks 60) (Zadoks *et al.*, 1974), las plantas de 1 m de longitud de las 2 hileras de cada parcela fueron defoliadas manualmente eliminando todas las hojas verdes.

El exp. 2 fue conducido en invierno-primavera (I-P) 2013-2014, que consistió en la combinación factorial de 20 líneas de trigo (seleccionadas del exp. 1 por mostrar diferente capacidad para almacenar y removilizar CHS, pero similar ciclo a antesis) y dos tratamientos de disponibilidad de agua (R= riego durante todo el ciclo y S= riego hasta antesis y sequía postantesis). En cada situación (R y S), los genotipos fueron distribuidos en un diseño de bloques completos al azar con 3 repeticiones. La disponibilidad de agua se consideró como ambiente. Los cultivares se sembraron manual a una densidad de 350 semillas por m<sup>2</sup> en parcelas de 6 surcos de 3 m de largo y 0.2 m de separación.

El agua fue controlada mediante riego por goteo. Los experimentos se mantuvieron libres de malezas, plagas y enfermedades. La fertilización consistió en la fórmula 200-60-30, fraccionando el nitrógeno en la siembra, espiguilla terminal (encañe) y hoja bandera expandida.

### **Rendimiento de grano y sus componentes**

En madurez fisiológica (Z89) (Zadoks *et al.*, 1974) se extrajeron las plantas de 0.4 m<sup>2</sup> en cada parcela. El peso seco de hojas, tallos y espigas se registró después de secar las muestras en una estufa de aire forzado durante 72 h a 70 °C, hasta alcanzar peso constante. Se determinó el rendimiento de grano por m<sup>2</sup> (RG) al pesar el grano obtenido en la muestra y el peso individual de grano (PIG) al contar y pesar 1 000 granos.

### **Análisis de laboratorio**

El contenido de CHS se determinó en antesis (CHSAnt) y madurez fisiológica (CHSMf), seleccionando al azar una submuestra de 20 tallos principales fértiles (sin espiga ni lámina foliar) de la muestra de biomasa de cada parcela en cada tratamiento. Los CHS fueron extraídos y medidos utilizando el método de antrona de Yemm y Willis (1954) descrito por Galicia *et al.* (2009). Los datos se obtuvieron como porcentaje de CHS en materia seca. Éstos mismos se utilizaron para calcular el contenido de CHS por tallo (g tallo<sup>-1</sup>) o por unidad de área (g m<sup>-2</sup>), de acuerdo con el procedimiento descrito por Pask *et al.* (2013).

La cantidad de CHS movilizados desde el tallo a la espiga, la eficiencia de remobilización y la contribución al rendimiento de grano fueron calculados utilizando las siguientes fórmulas (Shakiba *et al.*, 1996): 1. Cantidad total de CHS removilizados o translocados (CHSTransl)= cantidad máxima de CHS-cantidad de CHS en madurez; 2. Eficiencia total de remobilización ERCHS= cantidad total de CHS removilizados x 100/cantidad máxima de CHS; 3. Contribución al rendimiento de grano (CRG)= cantidad total de CHS removilizados x 100/rendimiento de grano; y 4. carbohidratos solubles en agua presente en el grano (CHSG).

## Análisis estadístico

Se realizaron análisis de varianza con los modelos mencionados (Littell *et al.*, 1996) para evaluar el efecto de los tratamientos (ambientes) sobre cada una de las variables estudiadas. Cuando los análisis de varianza revelaron diferencias significativas, los valores medios para cada tratamiento fueron comparados usando la diferencia mínima significativa honesta (DMSH) de Tukey al 5% (Palaniswamy y Palaniswamy, 2006) utilizando el software SAS (SAS, 2002).

## Resultados y discusión

### Efecto de los tratamientos sobre las variables estudiadas

En el análisis de varianza se observaron efectos importantes de los tratamientos sobre las variables evaluadas en ambos experimentos (Cuadro 1 y 2). Se puede apreciar que en el exp. 1 el efecto de los genotipos fue altamente significativo ( $p < 0.01$ ) para todas las variables analizadas de igual manera para ambientes con excepción de CHSAnt y la interacción genotipo-ambiente (GxA) no fue significativa para el PIG (Cuadro 1). Los coeficientes de variación fluctuaron entre 0.9 a 19.3% correspondiendo a carbohidratos solubles almacenados en el tallo en antesis y carbohidratos solubles almacenados en madurez fisiológica (CHSMf) (Cuadro 1).

**Cuadro 1. Valores de F y su significancia estadística para las variables evaluadas en los experimentos 1 y 2.**

FV	gl	RG (g m <sup>-2</sup> )	PIG (mg)	CHSAnt (g m <sup>-2</sup> )	CHSMf (g m <sup>-2</sup> )	CHSTransl (g m <sup>-2</sup> )	ERCHS (%)	CRG (%)
Exp. 1								
Repetición	1	8*	0.02ns	0.6ns	15.1*	1.8ns	6.6*	6.1*
Genotipos (G)	59	8** 62	5.2** 49	20.3** 95	8.1** 39	22.2** 83	14.8** 59	26.4** 80
Error a (CM)	59	1969.7	12.6	1698	508.9	1660.1	89.8	106.6
Ambientes (A)	1	336.3**	78.6**	4ns	305.1**	298.3** 4	194.5**	519.7** 8
		19	14		20		11	
G x A	59	1.7* 6	1.4ns	4**	7.8** 31	8** 7	6.5** 22	7.1** 7
Error b (CM)	60	874.7	14.7	6.6	413.9	411.2	76.2	34.4
CV (%)		6.7	8.6	0.9	19.3	11.7	15	14
Exp. 2								
Repetición/A	4	1.3ns	0.1ns	0.7ns	0.7ns	0.5ns	0.5ns	0.1ns
Ambiente (A)	1	52.3* 20	448.5**	446.4**	1330.7**	1281.2** 58	1841.8**	4536.6**
			18	35	54		71	62
Genotipo (G)	19	8.2** 48	7.8** 48	21.5** 44	22** 24	15.6** 23	8.4** 12	11.5** 20
G x A	19	0.9ns	1.3ns	5.9** 12	14.4** 16	8** 12	8.5** 12	6.3** 11
Error (CM)	76	1634.8	6.8	1420.5	128.2	1415.9	33.7	140.6
CV (%)		10	6.8	13.3	19.9	16.7	7.6	20

\*= Significativo ( $p < 0.05$ ); \*\*= altamente significativo ( $p < 0.01$ ) y ns= ( $p > 0.05$ ) no significativo. CM= cuadrado medio del error; FV= fuente de variación, gl= grados de libertad; RG= rendimiento de grano; PIG= peso individual de grano; CHSAnt= carbohidratos solubles en agua al momento de antesis; CHSMf= carbohidratos solubles en agua en madurez fisiológica; CHSTransl= carbohidratos solubles translocados (diferencia entre CHSAnt y CHSMf); ERCHS= eficiencia total de removilización; CRG= contribución al rendimiento de grano. Números en negritas indican la contribución del factor a la suma de cuadrados total en (%). El número en negritas indica la contribución del factor a la suma de cuadrados total en (%).

La variabilidad observada entre genotipos en términos de RG representó 62 y 48% en el experimento 1 y 2, respectivamente de la variación total, mientras que para el PIG representó el 50% en ambos experimentos. Para la acumulación de carbohidratos solubles en el tallo en anthesis (CHSAnt) el efecto genotípico observó 95% de la variabilidad total, lo cual coincide con evidencias en la literatura que mencionan que existe variabilidad genética para la acumulación de CHS en el tallo de trigo (Ruuska *et al.*, 2006; Dreccer *et al.*, 2009).

Por otro lado, la variabilidad entre genotipos en términos de removilización de CHS y contribución de estos al rendimiento de grano representó 83 y 80% de la variabilidad total, lo cual indica que el mejoramiento genético en trigo hacia una mayor contribución al RG de las reservas almacenadas podría ser posible para estabilizar el rendimiento de grano en ambientes donde el estrés por factores bióticos y abióticos es frecuente (Ehdaie *et al.*, 2008).

### Respuesta general de los ambientes

Con excepción de CHSAnt, la defoliación afectó significativamente ( $p < 0.05$ ) todas las variables estudiadas. El RG, PIG, CHSMf y CHSG disminuyeron en promedio 14, 9, 35 y 10%, respectivamente respecto al tratamiento no defoliado, mientras que, CHSTransl, ERCHS y CRG aumentaron significativamente en 30, 31 y 52% respectivamente (Cuadro 2) con defoliación. La sequía disminuyó en promedio el RG, PIG y CHSMf en 14, 9 y 71%, respectivamente con respecto al riego, mientras que en las variables CHSAnt, CHSTransl, ERCHS, CRG, CHSG, se observaron incrementos significativos (56, 142, 56, 181 y 13%, respectivamente) respecto al tratamiento regado (Cuadro 2).

**Cuadro 2. Valores medios para variables evaluadas en cada ambiente (D= defoliado, SD= sin defoliar, R= riego, S= sequía). Medias como promedio de genotipos.**

Ambiente	RG (g m <sup>-2</sup> )	PIG (mg)	CHSAnt (g m <sup>-2</sup> )	CHSMf (g m <sup>-2</sup> )	CHSTransl (g m <sup>-2</sup> )	ERCHS (%)	CRG (%)	CHSG (%)
SD	475.6 a	46.3 a	278.5 a	127.9 a	150.6 b	50.2 b	33 b	1 a
D	405.6 b	41.9 b	277.9 a	82 b	195.9 a	65.9 a	50.2 a	0.9 b
R	431.4 a	39.7 a	219.6 b	88.1 a	131.5 b	58.9 b	31 b	0.8 b
S	371.8 b	36 b	343.3 a	25.1 b	318.2 a	92.2 a	87.2 a	0.9 a

Medias con la misma letra dentro de cada experimento no difieren significativamente con la DMSH al 5%. RG= rendimiento de grano; PIG= peso individual de grano; CHSAnt= carbohidratos solubles en agua al momento de anthesis; CHSMf= carbohidratos solubles en agua en madurez fisiológica; CHSTransl= cantidad total de carbohidratos solubles removilizados (diferencia entre CHSAnt y CHSMf); ERCHS= eficiencia total de removilización; CRG= contribución al rendimiento de grano; CHSG= carbohidratos solubles en agua presente en el grano.

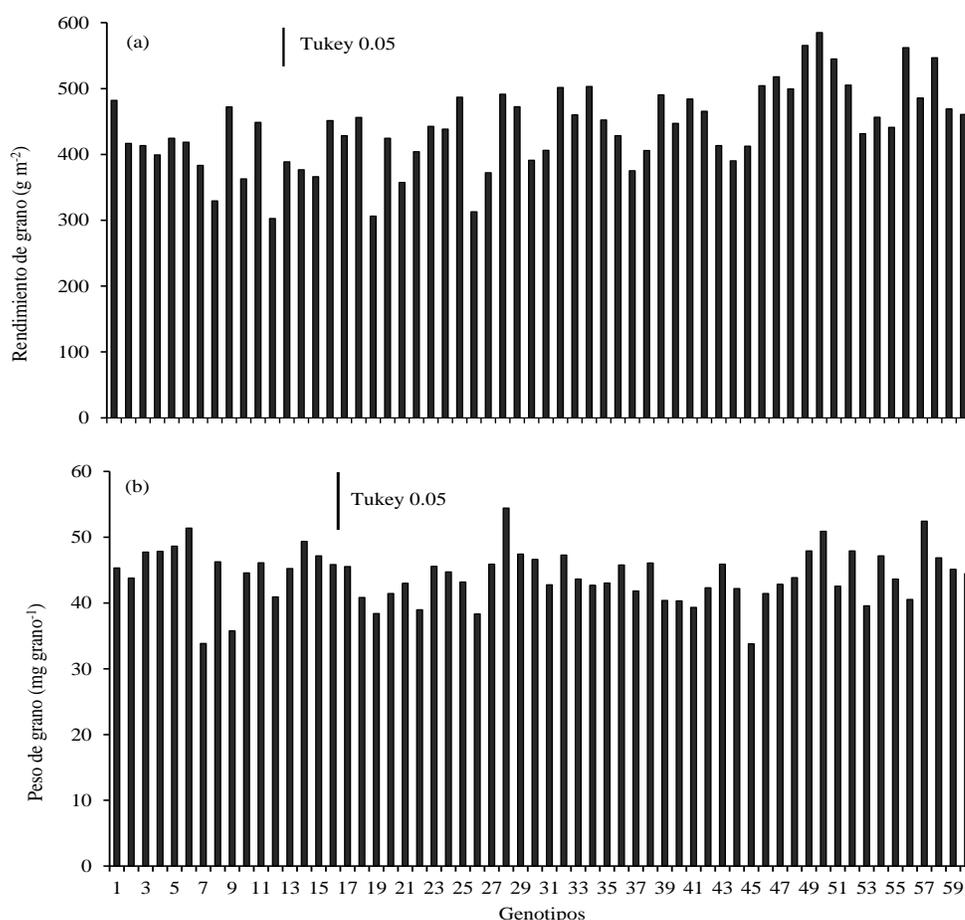
En ambos experimentos existieron incrementos significativos en los valores de CHSTransl, ERCHS y CRG (30, 31 y 52%, respectivamente en defoliación, 142, 56 y 181%, respectivamente en sequía). La contribución de las reservas del tallo al rendimiento de grano se incrementó, cuando los genotipos se sometieron a los distintos ambientes (defoliación y sequía), siendo la contribución y removilización de los asimilados durante el llenado de grano mayor bajo condiciones de sequía. Resultados similares reportan que la contribución relativa de las reservas del tallo hacia el rendimiento de grano varía ampliamente dependiendo las condiciones ambientales y genotipos y sus valores oscilan entre 6 y 100% (Borrell *et al.*, 1993).

Evidencias en la literatura mencionan que la reducción en la asimilación bajo estrés de humedad post-antesis inducirá a una mayor movilización de reservas del tallo que serán utilizadas por el grano (Yang *et al.*, 2000). Así también, diversos estudios han demostrado que el estrés hídrico durante el llenado de grano promueve la senescencia de las plantas y aumenta la removilización de las reservas de carbono almacenados en pre-antesis hacia el grano (Ahmadi *et al.*, 2009). La mayor contribución al rendimiento de grano bajo condiciones de estrés (defoliación y sequía post antesis) estuvo en línea con una mayor eficiencia de remobilización de los CHS desde el tallo.

El rendimiento de grano fue reducido marginalmente (14% en promedio) tanto por defoliación como por sequía, lo cual puede ser atribuido a que la magnitud de retranslocación de asimilados fue mucho mayor (59%), bajo esa condición, actuando como un elemento de compensación importante para garantizar el llenado de grano (Singh y Singh, 2002; Ehdai *et al.*, 2008).

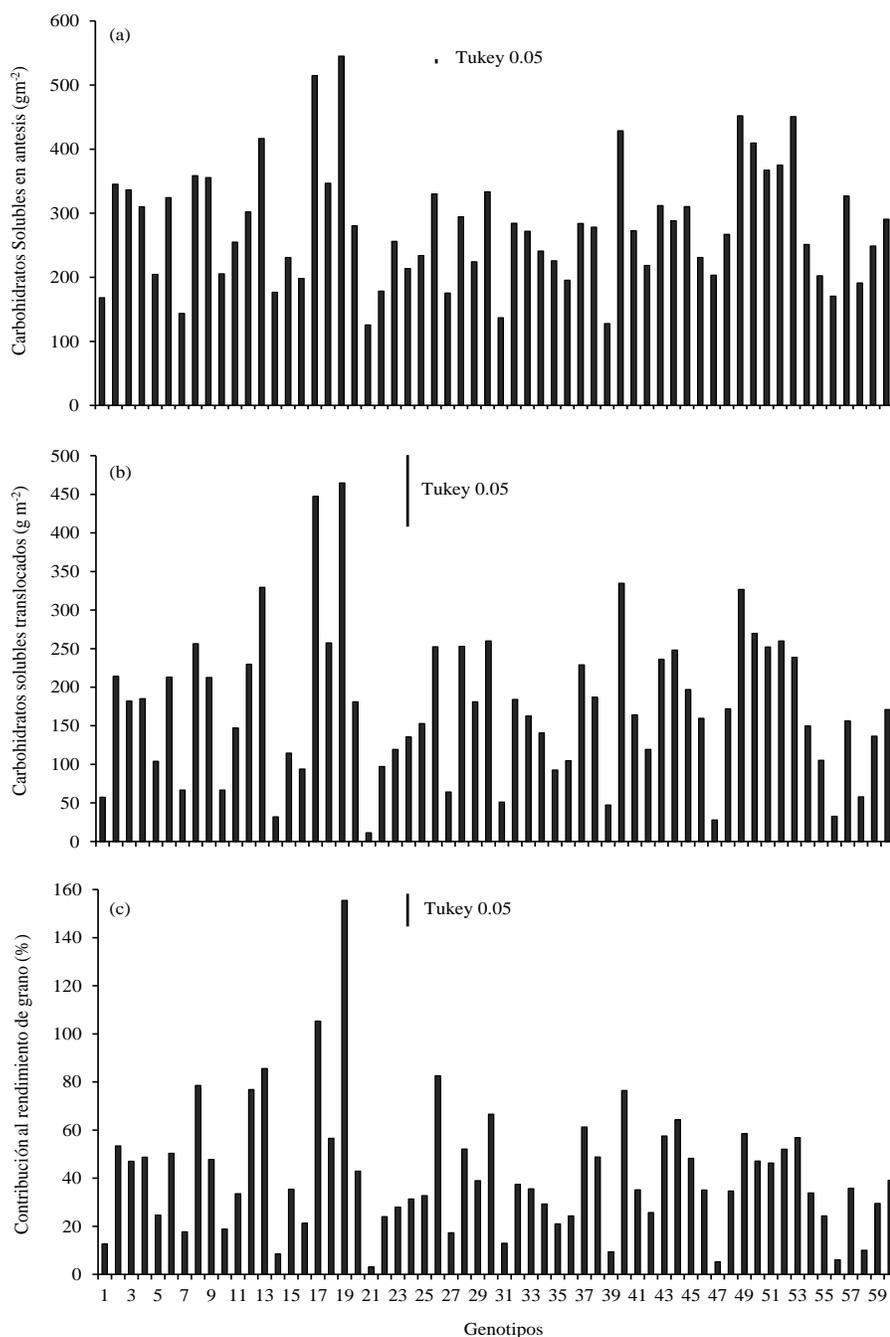
### Efecto general de los genotipos

Se observó una amplia variabilidad entre los 60 genotipos evaluados, en las variables RG, PIG, CHS en antesis, CHS translocados y contribución de CHS al rendimiento de grano (Figura 1 y 2). El RG osciló entre 302 a 585 g m<sup>-2</sup>, el PIG estuvo entre 31 y 57 mg grano<sup>-1</sup> (Figura 1).



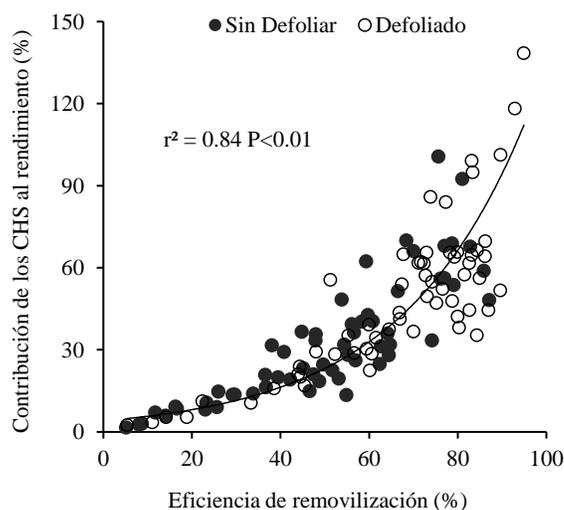
**Figura 1. Rendimiento de grano, a) peso de grano; y b) para 60 líneas de trigo cultivadas en Toluca, México. Datos promedio de ambientes (defoliado y sin defoliar).**

Mientras que los CHS en antesis estuvieron en el rango de 125.6 a 545.1 g m<sup>-2</sup>, los CHS translocados entre 11.2 hasta 464.9 g m<sup>-2</sup> y la contribución de CHS al rendimiento osciló entre 3 y 155.5% (Figura 2). Una mayor cantidad de CHS removilizados hacia los granos estuvo en línea con una mayor contribución de estos al RG. En este sentido, los genotipos 8, 12, 13, 17, 19, 26 y 40, que translocaron entre 76 a 469.4 g m<sup>-2</sup>, en términos porcentuales también contribuyeron en mayor medida al rendimiento de grano (76.4 a 155.5%) (Figura 2).



**Figura 2. Carbohidratos solubles en antesis (a) carbohidratos solubles translocados; (b) contribución al rendimiento de grano; y (c) para 60 líneas de trigo. Datos promedio de ambientes (defoliado y sin defoliar).**

La gran variabilidad observada para el rendimiento de grano, acumulación de CHSAnt y contribución al rendimiento de grano pone de manifiesto que dentro del germoplasma élite de trigo (CIMCOG) existe potencial para seleccionar progenitores para programas de mejoramiento genético para incorporar características fisiológicas promisorias (CHS) (Rebetzke *et al.*, 2008) que permitan incrementar el rendimiento bajo condiciones de estrés biótico (enfermedades foliares) (Serrago *et al.*, 2011) o abiótico (sequía) (Foulkes *et al.*, 2007). Una mayor contribución de CHS al rendimiento de grano estuvo relacionada con una mayor eficiencia de remobilización (Figura 3). En las plantas defoliadas existió mayor contribución de los CHS al rendimiento de grano (2.4 y 138.4%) con respecto a las plantas sin defoliar (5.2 y 100.6%). De la misma manera, la eficiencia de remobilización presentó valores en promedio más altos en las plantas defoliadas (rango entre 5.4 a 94.9%) en relación con las no defoliadas (5.2 a 87.1%) (Figura 3).

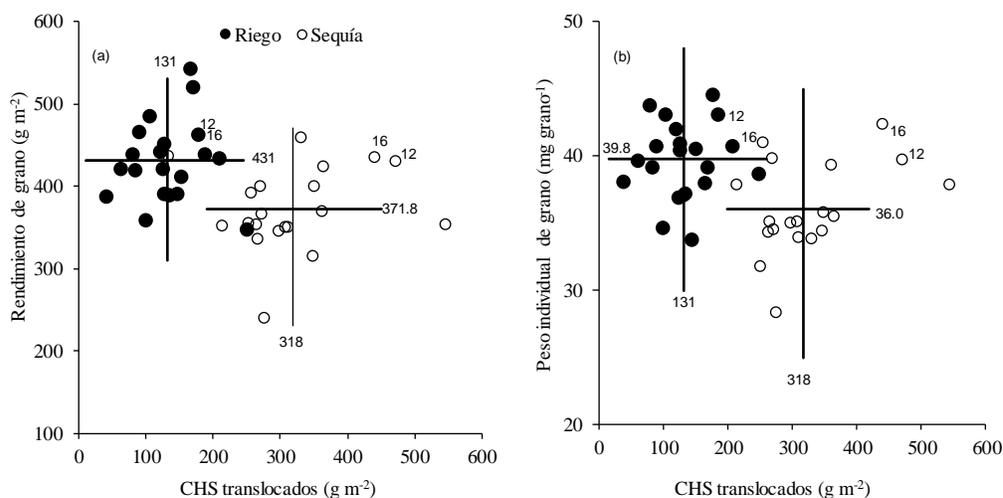


**Figura 3. Relación entre la contribución de carbohidratos solubles al rendimiento y eficiencia de remobilización, en 60 líneas de trigo cultivadas bajo condiciones de defoliado y sin defoliar.**

### Efecto del estrés hídrico sobre los CHS y el rendimiento de grano

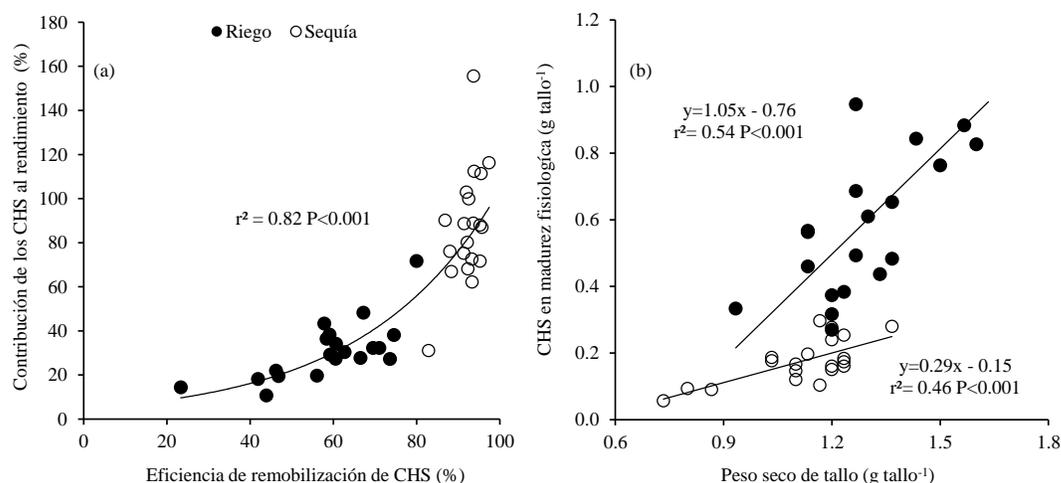
El estrés hídrico post-antesis afectó el RG, el PIG y la cantidad de CHS translocados del tallo hacia el grano en los distintos cultivares (Figura 4). El RG promedio en sequía fue de 371.8 g m<sup>-2</sup> y bajo riego 431.5 g m<sup>-2</sup>, lo cual representa una reducción 14% respecto al tratamiento con riego. En este sentido, la translocación de CHS bajo condiciones de sequía fue mayor (318.2 g m<sup>-2</sup>) con respecto a riego (131.5 g m<sup>-2</sup>), representando un incremento del 141% respecto a la condición de riego. Resultados similares de remobilización de CHS fueron encontrados por Zhang *et al.* (2012) cuando la disponibilidad de agua representó solo 50% de una condición favorable.

En regiones donde la disponibilidad de agua para el llenado de grano es limitante, los CHS juegan un papel importante en la definición del RG (Ehdaie *et al.*, 2008), por lo que, la identificación de genotipos con habilidad de acumular y remobilizar CHS desde el tallo resulta prioritario en programas de mejoramiento genético (Dreccer *et al.*, 2009). En base a la gran variabilidad observada en ambos ambientes se identificó genotipos (12 y 16) que no mostraron cambios significativos en el RG y en el PIG en ambos ambientes, debido principalmente a su capacidad de remobilizar asimilados desde el tallo hacia la espiga (Figura 4a, 4b).



**Figura 4. Relación entre rendimiento de grano (a) peso individual de grano; y (b) carbohidratos solubles translocados desde el tallo hacia la espiga, en 20 líneas de trigo cultivadas en dos ambientes. Líneas verticales y horizontales dentro de las figuras representan la media de cada ambiente.**

El PIG en promedio fue afectado marginalmente (9.5%) por el déficit de agua pos-antesis, mientras que la translocación de CHS bajo esta condición representó 59% respecto del tratamiento testigo (Figura 4b). La contribución de los CHS al rendimiento de grano en sequía fue mayor (rango entre 31.0 a 155.6%) con respecto al riego, así también se observó mayor eficiencia de remobilización (82.9 a 95.7%) con respecto a los cultivares crecidos en condiciones de riego, con valores de 10.8 a 71.7% para la contribución al rendimiento y de 23.3 a 80% en eficiencia de remobilización (Figura 5a).



**Figura 5. Relación entre contribución CHS al rendimiento y eficiencia de remobilización de CHS (a) CHS en madurez fisiológica y el peso seco del tallo (b), en 20 líneas de trigo cultivadas bajo condiciones de riego y sequía.**

En sequía se pudo apreciar que para valores similares de eficiencia de remobilización existió una amplia variabilidad en la contribución de los CHS al rendimiento de grano (Figura 5a). Un mayor contenido de CHS por tallo en madurez fisiológica estuvo asociado con un mayor peso seco de los mismos en esa etapa (Figura 5b). El contenido de carbohidratos almacenados en el tallo para los genotipos crecidos en condiciones de riego fue de 0.27 a 1.23 g tallo<sup>-1</sup>, mientras que en situación de sequía fue de 0.06 a 0.28 g tallo<sup>-1</sup> (Figura 5b).

## Conclusiones

Existió variabilidad entre los genotipos estudiados para rendimiento de grano y para acumulación y removilización de CHS hacia el grano. La cantidad de CHS removilizados, eficiencia de removilización y contribución al rendimiento se incrementaron significativamente (30, 31 y 52% en defoliación y 142, 56 y 181% en sequía, respectivamente). Existen genotipos (8, 12, 13, 17, 19, 26 y 40) que podrían tener potencial para usarse en programas de mejoramiento genético con miras a incorporar características promisorias. La contribución de CHS al rendimiento de grano relacionó con una mayor eficiencia de removilización.

## Agradecimientos

El autor Cristóbal Valdés-Valdés, agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT) por la beca que le permitió realizar sus estudios de Doctorado en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales. El presente trabajo fue parte del proyecto 'ensayo de adaptación de trigo diversos a ambientes contrastantes en México' con clave 3350/2012E.

## Literatura citada

- Ahmadi, A.; Joudi, M. and Janmohammadi, M. 2009. Late defoliation and wheat yield: little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Res.* 113(1):90-93.
- Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica.* 100(1-3):77-83.
- Borrell, A.; Incoll, L. D. and Dalling, M. J. 1993. The influence of the Rht1 and Rht2 alleles on the deposition and use of stem reserve in wheat. *Ann. Bot.* 71(4):317-326.
- Davidson, D. J. and Chevalier, P. M. 1992. Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stems of spring wheat. *Crop Sci.* 32(1):186-190.
- Dreccer, M. F.; van Herwaarden, A. F. and Chapman, S. C. 2009. Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Res.* 112(1):43-54.
- Ehdaie, B.; Alloush, G. A. and Waines, J. G. 2008. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Res.* 106(1):34-43.
- Ehdaie, B.; Alloush, G. A.; Madore, M. A. and Waines, J. G. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. *Crop Sci.* 46(5):2093-2103.

- Foulkes, M. J.; Slafer, G. A.; Davies, W. J.; Berry, P. M.; Sylvester-Bradley, R.; Martre, P.; Calderini, D. F.; Griffiths, S. and Reynolds, M. P. 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.* 62(2):469-486.
- Foulkes, M. J.; Sylvester-Bradley, R.; Weightman, R. and Snape, J. W. 2007. Identifying physiological traits associated with improved drought resistance in winter wheat. *Field Crops Res.* 103(1):11-24.
- Galicia, L.; Nurit, E.; Rosales, A. and Palacios-Rojas, N. 2009. Laboratory protocols. Soluble sugars determination using anthrone reagent. Centro Internacional de Maíz y Trigo (CIMMYT). El Batán, Estado de México. 22-25 pp.
- Hortelano, S. R. R.; Villaseñor, M. H. E.; Martínez, C. E.; Rodríguez, G. M. F.; Espitia, R. E. y Mariscal, A. L. A. 2013. Estabilidad de variedades de trigo recomendadas para siembras de temporal en los Valles Altos de la Mesa Central. *Rev. Mex. Cienc. Agríc.* 4(5):713-725.
- INEGI. 2009. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Producción Agrícola Estatal. México. <http://www.inegi.org.mx/est/contenidos/proyectos/agro/ca2007/resultados-agricola/default.aspx>.
- Kobata, T.; Palta, J. A. and Turner, N. C. 1992. Rate of development of post-anthesis water deficits and grain filling of spring wheat. *Crop Sci.* 32(5):1238-1242.
- Ledesma-Ramírez, L.; Solís-Moya, E.; Suaste-Franco, M. P.; Rodríguez-Caracheo, J. F. y de la Cruz-Gonzalez, M. L. 2012. Análisis gge biplot del rendimiento de trigo (*Triticum* spp.) con riego normal y restringido en el Bajío, México. *Agrociencia.* 46(1):119-131.
- Littell, R. C.; Milliken, G. A.; Stroup, W. W. and Wolfinger, R. D. 1996. SAS<sup>®</sup> system for mixed models. Cary, NC. SAS Institute Inc. 633 p.
- Mariotti, M.; Arduini, I. and Lulli, L. 2003. Traslocazione della biomassa nel frumento duro durante il grain-filling. *In: Proceedings of the XXXV Congress of the Italian Society of Agronomy, Napoli.* Mori, M. and Fagnano, M. (Eds.) 16-18 September. Imago Media, Caserta, Italy. 339-340 pp.
- Palaniswamy, U. R. and Palaniswamy, K. M. 2006. Handbook of statistics for teaching and research in plant and crop science. The Harworth Press, Inc., New York. 624 p.
- Pask, A. J. D.; Pietragalla, J.; Mullan, D. M.; Chavez-Dulanto, P. N. and Reynolds, M. P. 2013. Physiological breeding II. A field guide to wheat phenotyping. CIMMYT. Mexico, DF. 133 p.
- Przulj, N. and Momcilovic, V. 2001. Genetic variation for dry matter and nitrogen accumulation and translocation in two-rowed spring barley I. Dry matter translocation. *Eur. J. Agron.* 15(4):241-254.
- Rebetzke, G. J.; Van Herwaarden, A. F.; Jenkins, C.; Weiss, M.; Lewis, D.; Ruuska, S.; Tabe, L.; Fettell, N. A. and Richards, R. A. 2008. Quantitative trait loci for water-soluble carbohydrates and associations with agronomic traits in wheat. *Austr. J. Agric. Res.* 59(10):891-905.
- Reynolds, M. P.; Bonnett, D.; Chapman, S. C.; Furbank, R. T.; Mans, Y.; Mather, D. E. and Parry, M. A. 2011. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies. *J. Exp. Bot.* 62(2):439-452.
- Ruuska, S. A.; Rebetzke, G. J.; Van Herwaarden, A. F.; Richards, R. A.; Fettell, N. A.; Tabe, L. and Jenkins, C. L. D. 2006. Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Functional Plant Biol.* 33(9):799-809.

- Sas Institute. 2002. SAS/STAT 9.0 User's guide. SAS Inst., Cary, NC. 633 p.
- Serrago, R. A.; Carretero, R.; Bancalab, M. O. and Miralles, D. J. 2011. Grain weight response to foliar diseases control in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 120(3):352-359.
- Shakiba, M. R.; Ehdaie, B.; Madore, M. A. and Waines, J. G. 1996. Contribution of internode reserves to grain yield in a tall and semidwarf spring wheat. *J. Genet. Breed.* 50(1):91-100.
- Shearman, V. J.; Sylvester-Bradley, R.; Scott, R. K. and Foulkes, M. J. 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Sci.* 45(1):175-185.
- Singh, D. and Singh, D. 2002. Effect of leaf blade and awn on grain yield on rainfed wheat (*Triticum aestivum* L.) at different stages of spike development. *Ind. J. Agric. Sci.* 72(7):468-471.
- Tahir, I. S. A. and Nakata, N. 2005. Remobilization of nitrogen and carbohydrate from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling. *J. Agron. Crop Sci.* 191(2):106-115.
- USDA. 2000. Natural Resources Conservation Service. World Soil Resources Natural Resources Conservation Service ([www.nhq.usda.gov/WSR/](http://www.nhq.usda.gov/WSR/)). United States Department of Agriculture. Washington, DC.
- Van Herwaarden, A. F. and Richards, R. A. 2002. Water soluble carbohydrate accumulation in the stems is related to breeding progress in Australian wheats. Plant breeding for the 11<sup>th</sup> millennium. *In: McComb, J. A. (Ed.). Proceedings of the 12<sup>th</sup> Plant Breeding Conference, Perth, 15-20 September.* 878-882 pp.
- Van Herwaarden, A. F.; Angus, J. F.; Richards, R. A. and Farquhar, G. D. 1998b. Haying-off, the negative grain yield response to nitrogen fertiliser. II. Carbohydrate and protein dynamics. *Aust. J. Agric. Res.* 49(7):1083-1093.
- Van Herwaarden, A. F.; Richards, R. A.; Farquhar, G. D. and Angus, J. F. 1998a. Haying-off, the negative grain yield response to nitrogen fertilizer. I. Biomass, grain yield and water use. *Aust. J. Agric. Res.* 49(7):1067-1081.
- Van Herwaarden, A.; Richards, R. and Angus, J. 2006. Water-soluble carbohydrates and yield in wheat. The Australian Society of Agronomy. Proceedings of 13<sup>th</sup> Agronomy Conference (<http://www.regional.org.au/au/asa/2003/c/6/vanherwaarden.htm>).
- Yang, D. L.; Jing, R. L.; Chang, X. P. and Li, W. 2007. Identification of quantitative trait loci and environmental interactions for accumulation and remobilization of water-soluble carbohydrates in wheat (*Triticum aestivum* L.) stems. *Genetics.* 176(1):571-584.
- Yang, J. C.; Zhang, J. H.; Huang, Z. L.; Zhu, Q. S. and Wang, L. 2000. Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat. *Crop Sci.* 40(6):1645-1655.
- Yemm, E. W. and Willis, A. J. 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem. J.* 57(3):508-514.
- Zadoks, J. C.; Chang, T. T. and Konzak, C. F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 14(6):415-421.
- Zhang, H.; Turner, N. C. and Poole, M. L. 2012. Increasing the harvest index of wheat in the high rainfall zones of southern Australia. *Field Crops Res.* 129(2):111-123.
- Zhang, Y. P.; Zhang, Y. H.; Xue, Q. W. and Wang, Z. M. 2013. Remobilization of water-soluble carbohydrates in non-leaf organs and contribution to grain yield in winter wheat under reduced irrigation. *International J. Plant Production.* 7(1):97-116.