



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE MAGISTER EN CIENCIAS AGRARIAS

**Factores Determinantes del Peso Potencial y Final del Fruto de
Cultivares de Cártamo (*Carthamus tinctorius* L.)**

Ing. Agrónoma María Ángela David

Bahía Blanca

Argentina

2017

**Factores Determinantes del Peso Potencial y Final del Fruto de Cultivares de
Cártamo (*Carthamus tinctorius* L.)**

**TESIS PRESENTADA COMO REQUISITO PARA OPTAR AL GRADO
ACADÉMICO DE MAGISTER EN CIENCIAS AGRARIAS**

Ing. Agrónoma María Ángela David

CONTENIDO

PREFACIO	v
AGRADECIMIENTOS	vi
ABREVIATURAS	vii
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABLAS	xi
RESUMEN	xii
SUMMARY	xiv
1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 El cártamo: generalidades	1
1.1.1 Importancia del cultivo	1
1.1.2 Descripción.....	2
1.1.3 Dinámica del crecimiento del fruto	4
1.1.4 Dinámica de humedad del fruto.....	8
1.1.5 Madurez fisiológica del fruto.....	9
1.2 Objetivos e Hipótesis	12
2 MATERIALES Y MÉTODOS	14
2.1 Material experimental.....	14
2.2 Sitio experimental y manejo del cultivo	14
2.2.1 Experimento I: Campo experimental del Dpto. de Agronomía	14
2.2.2 Experimento II: Campo experimental ACA Cabildo.....	15
2.3 Determinaciones.....	15
2.3.1 Dinámica de peso fresco y peso seco del fruto, pericarpio y embrión.....	15
2.3.2 Contenido y concentración de humedad del fruto, pericarpio y embrión	16
2.3.3 Número de células del pericarpio y del embrión	16
2.3.4 Análisis estadístico	19
3 RESULTADOS.....	23
3.1 Dinámica de acumulación de peso seco del fruto, pericarpio y embrión	24
3.1.1 Factores determinantes de la dinámica de acumulación de peso seco del pericarpio	27
3.1.2 Factores determinantes de la dinámica de acumulación de peso seco del embrión	29
3.1.3 Peso seco final del fruto.....	33
3.2 Dinámica de humedad del fruto, pericarpio y embrión	34

3.2.1	Dinámica del peso fresco y del contenido de agua del fruto, pericarpio y embrión	34
3.2.2	Dinámica de la concentración de agua del fruto, pericarpio y embrión.....	38
3.2.3	Factores determinantes de la dinámica de humedad del fruto, pericarpio y embrión	40
3.3	Relación entre los factores de crecimiento del fruto y su peso seco final	46
4	DISCUSIÓN	51
4.1	Dinámica de crecimiento del fruto	51
4.2	Variación Genética	52
4.3	Variación Ambiental	53
4.4	Factores determinantes del peso seco del fruto	55
4.5	Madurez fisiológica.....	57
4.6	Tasa de secado del fruto	58
4.7	Implicancias a campo	59
5	CONCLUSIONES	61
6	ASPECTOS NO RESUELTOS Y PERSPECTIVAS	63
7	REFERENCIAS.....	65
8	APÉNDICE I	75

PREFACIO

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Magister en Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otras. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en la Cátedra de Morfología Vegetal, del Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur durante el período comprendido entre los años 2012 y 2016, bajo la dirección de la Dra. Lilia Ivone Lindström, Profesora Asociada de Morfología Vegetal (DA-UNS).

Departamento de Agronomía
Universidad Nacional del Sur

María Ángela David



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el 17/03/2017, mereciendo la calificación de 10 (diez)

AGRADECIMIENTOS

A la Dra Lilia Ivone Lindström, directora de esta tesis, por sus consejos, por apoyarme y sobre todo por recibirme siempre sin importar si era fin de semana o feriado.

A mis compañeras y amigas de Morfología Vegetal, por estar siempre disponibles ante cualquier consulta y totalmente dispuestas a transmitirme toda su experiencia.

A Oleaginosa Moreno Hermanos S.A. y a la SGCyT-UNS, que otorgaron los fondos para la realización de este proyecto.

Al Departamento de Agronomía, que me brindó un cálido espacio para desarrollar mis tareas.

A mis papás y hermanos, por brindarme su apoyo incondicional siempre.

ABREVIATURAS

DDA: Días desde antesis

MCAE: Máximo contenido de agua del embrión

MCAF: Máximo contenido de agua del fruto

MCAP: Máximo contenido de agua del pericarpio

MF: Madurez fisiológica

MPSE: Máximo peso seco del embrión

MPSF: Máximo peso seco del fruto

MPSP: Máximo peso seco del pericarpio

NCE: Número de células del embrión

NCP: Número de células del pericarpio

PLLP: periodo de llenado del pericarpio

PLLE: periodo de llenado del embrión

TCE: Tasa de crecimiento del embrión

TCP: Tasa de crecimiento del pericarpio

TSF: Tasa de secado del fruto

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. A. Capítulo de cártamo en antesis y B. Planta en madurez fisiológica.....	3
Figura 2. Partes del fruto de cártamo. A-B. Pericarpio y C. embrión.	3
Figura 3. Sección transversal del pericarpio del cultivar AG Phoenix de cártamo. Epidermis externa (Ep); Estratos esclerificados (EEPE) y no esclerificados (ENEPE) del parénquima externo; capa de fitomelanina (fi); haz vascular (Hv); parénquima interno (PI). Tomado de Fernandez (2016).	4
Figura 4. Cámara de Neubauer.	17
Figura 5. Contador de células	17
Figura 6. Cuadrícula de la Cámara de Neubauer.	18
Figura 7. Microscopio Nikon Labophot-2 provisto de cámara fotográfica digital.....	19
Figura 8. Precipitaciones (■) y temperaturas medias (—) mensuales durante el ciclo de crecimiento. A. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y B. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. FS: fecha de siembra. PLL: periodo de llenado del fruto. C: cosecha.	23
Figura 9. Dinámica del peso seco del pericarpio, del embrión y del fruto de cinco cultivares de cártamo. 2012. Departamento de Agronomía-UNS.	25
Figura 10. Dinámica del peso seco del pericarpio, del embrión y del fruto de cinco cultivares de cártamo. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo.....	26
Figura 11. A. Máximo peso seco y B. Periodo de llenado del pericarpio de cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 2,51 (A) y 3,61 (B).	28
Figura 12. Número de células del pericarpio de cinco cultivares de cártamo durante dos años consecutivos A. 2012. Departamento de Agronomía-UNS B. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 503765.	29
Figura 13. Máximo peso seco del embrión de cinco cultivares de cártamo durante dos años consecutivos A. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. B. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 2,85.	31
Figura 14. Tasa de crecimiento del embrión (TCE) de cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 0,41.	32
Figura 15. Número de células del embrión de cinco cultivares de cártamo durante dos años consecutivos. A. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. B. 2013. Asociación de Cooperativas	

Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 185693.	32
Figura 16. Máximo peso seco del fruto de cinco cultivares de cártamo durante dos años consecutivos A. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. B. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 4,46.....	34
Figura 17. Dinámica del peso fresco (A-E) y del contenido de agua (F-J) del pericarpio, del embrión y del fruto de cinco cultivares de cártamo. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. Cada punto es el promedio de tres repeticiones.....	36
Figura 18. Dinámica del peso fresco (A-E) y del contenido de agua (F-J) del pericarpio, del embrión y del fruto de cinco cultivares de cártamo. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Cada punto es el promedio de tres repeticiones.....	37
Figura 19. Evolución de la concentración de agua (%) del fruto, del pericarpio y del embrión en base fresca de cinco cultivares de cártamo desde la antesis hasta la madurez de cosecha. A-E 2012. Departamento de Agronomía-UNS. F-J 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Cada punto es el promedio de tres repeticiones.....	39
Figura 20. Días desde antesis en que se alcanzó A. el máximo contenido de agua del pericarpio y B. del fruto en cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 1,14 (A); 0,76 (B).....	41
Figura 21. Máximo contenido de agua A. del pericarpio (MCAP), B. del embrión (MCAE) y C. del fruto (MCAF) de cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 5,06 (A); 1,47 (B); 5,86 (C).....	42
Figura 22. Humedad del fruto (%) al registrarse el máximo peso seco del pericarpio en cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. A. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y B. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 9,20.	44
Figura 23. Humedad del fruto (%) al registrarse el máximo peso seco del embrión de cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 5,50.	45
Figura 24. Tasa de secado del fruto (mg/día) de cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 0,31.....	46
Figura 25. Relación entre el máximo peso seco del fruto y A-B. los DDA en que se alcanzó el MPSP y el MPSE, C-D. el número de células del pericarpio (NCP) y del embrión (NCE), E-F. la tasa de crecimiento del pericarpio (TCP), del embrión (TCE) y G-H. el periodo del llenado del pericarpio (PLLP) y del embrión (PLLE), en cinco cultivares de cártamo durante dos ciclos de	

crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS (Círculos azules). 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo (Círculos amarillos).	47
Figura 26. Relación entre el máximo peso seco del fruto y A-B-C. los DDA en que se alcanzó el máximo contenido de agua del pericarpio (MCAP), del embrión (MCAE) y del fruto (MCAF) respectivamente, D-E-F. el MCAP, el MCAE y el MCAF, y G. la tasa de secado del fruto (TSF) en cinco cultivares de cártamo durante dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS (Círculos azules). 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo (Círculos amarillos).	48
Figura 27. Sección transversal del pericarpio de un fruto maduro de A. girasol y B. cártamo. cu: cutícula. CM: capa media. CN: capa negra. EIC: estratos internos comprimidos. ENEPE: estratos no esclerificados del PE. f: hacecillo de fibras. fi: capa de fitomelanina. Hv: haz vascular comprimido. PE: parénquima externo. PI: parénquima interno.	57

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre los factores de dinámica de peso seco del pericarpio de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. DDA: días desde antesis en que se alcanzó el máximo peso seco del pericarpio (MPSP); TCP: tasa de crecimiento del pericarpio y NCP: número de células del pericarpio.....	27
Tabla 2. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre los factores de dinámica de peso seco del embrión de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. DDA: días desde antesis en que se alcanzó el máximo peso seco del embrión (MPSE); TCE: tasa de crecimiento del embrión, PLLE: periodo de llenado del embrión y NCE: número de células del embrión.	31
Tabla 3. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre el máximo peso seco (MPSF) de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo.	33
Tabla 4. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre los factores de dinámica de contenido de agua del fruto de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. DDA: días desde antesis en que se alcanzó el máximo contenido de agua (MCA).	40
Tabla 5. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre la concentración de agua del fruto (% de agua) al momento de alcanzar el máximo peso seco del pericarpio (MPSP) y del embrión (MPSE) de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo.	43
Tabla 6. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre la tasa de secado del fruto del fruto de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo.	45
Tabla 7. Coeficientes de correlación de Pearson de las variables de la dinámica de peso seco, dinámica de humedad y número de células del pericarpio, del embrión y del fruto con el peso seco final del fruto de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. ACA Cabildo. MPSF: máximo peso seco del fruto. Los valores de las variables fueron estandarizados por año.	50

RESUMEN

El peso del fruto es un componente crítico del rendimiento de los cultivos de granos y su valor final está determinado por el contenido de materia seca y agua que acumule. Por lo tanto, el rendimiento final del cultivo está ligado a la dinámica del crecimiento y humedad del fruto. Analizar el número de células que se fijan en el pericarpio y embrión y la dinámica de acumulación de materia seca y del contenido de agua del fruto, pericarpio y embrión de cártamo resulta clave para identificar los factores determinantes del peso final del fruto en este cultivo. Los objetivos de esta tesis fueron evaluar, en cinco cultivares de cártamo durante dos años consecutivos: 1) la dinámica de peso seco y fresco del pericarpio, embrión y fruto y 2) el número de células del pericarpio y embrión. En todos los cultivares, el pericarpio alcanzó su máximo peso seco y contenido de agua entre 10 y 12 días desde anthesis (DDA) y el máximo peso seco del embrión 22 DDA, siendo su período de llenado efectivo de 13 días. El pericarpio fue el componente del fruto que más contribuyó a la dinámica de humedad del mismo en todos los cultivares y en los dos años estudiados. Las diferencias entre cultivares en el máximo peso seco del pericarpio estuvieron asociadas a una tendencia similar en su periodo de llenado. Las diferencias entre cultivares en la tasa de crecimiento del embrión se trasladaron a diferencias en su máximo peso seco, pero no en el número de células fijadas en el mismo. El máximo peso seco del pericarpio y del embrión fueron menores en el segundo año de ensayo, lo que estuvo asociado a una disminución en el número de células fijadas y en la tasa de crecimiento del pericarpio y a una reducción en el periodo de llenado del embrión. El máximo contenido y concentración de agua del pericarpio y peso fresco del fruto disminuyeron en el segundo año de ensayo. El volumen del pericarpio se habría constituido en una limitante física para que el embrión alcanzara su volumen y peso potencial, acortando el periodo de llenado del mismo. Estos resultados serían consecuencia de las escasas precipitaciones registradas durante el desarrollo del fruto (noviembre y diciembre) en el segundo año de ensayo respecto al primero. El máximo peso seco del fruto se correlacionó con el máximo contenido de agua del pericarpio y del fruto, y con la tasa de crecimiento del embrión. La concentración de agua del fruto en madurez fisiológica fue de entre 36 y 44 %. La escasez de precipitaciones del segundo año anticipó la madurez fisiológica, registrándose dicho estadio con una mayor concentración de agua

del fruto con respecto al primer año. En esta tesis se establece por primera vez la dinámica de los factores fisiológicos que intervienen en la determinación del peso seco final del fruto de distintos genotipos y el efecto de condiciones hídricas desfavorables durante el periodo de desarrollo del fruto.

SUMMARY

Fruit weight is a critical component of grain crop yield, and its final value is determined by the dry matter and water accumulation. Therefore, safflower crop yield is linked to fruit growth and the moisture dynamics. Determine the number of cell fixed in the the pericarp and embryo, as well as fruit, pericarp and embryo dry matter accumulation and water content dynamic are key to their final fruit weight. The aims of this thesis were to assess: 1) the dry weight and fresh weight of pericarp, embryo, and fruit and 2) the number of pericarp cells and number of embryo cells in five safflower cultivars during two consecutive years. In all cultivars, pericarp reached its maximum dry weight and water content almost at the same time, between 10 and 12 days after anthesis (DAA), while maximum embryo dry wight was 22 DAA with an embryo filling period of 13 days. The pericarp was the fruit component that most contributed to fruit moisture dynamics in all cultivars and during the two years studied, providing the highest fresh weight, water content and water concentration in fruits. Maximum pericarp dry weight differences between cultivars were associated with a similar trend in pericarp filling period. Embryo growth rate differences among cultivars were linked to differences in maximum embryo dry weight, but they were not associated with number of embryo cells differences. The maximum dry weight of the pericarp and the embryo were lower in the second year, which was associated with a lower number of cells and growth rate of the pericarp and a shorter embryo filling period. Maximum pericarp water content was lower in the second year than in the first one. As a result, second year pericarp volume was a physical limitation to embryo development shortening embryo filling period. This would be a consequence of low rainfall during November and December, the months of safflower fruit development. Correlations with maximum fruit dry weight confirmed that embryo growth rate, maximum pericarp water content and maximum fruit water content were the factors that largely determined genotype variation in maximum fruit dry weight. Physiological maturity was reached at values of fruit moisture between 36 and 44%. Low rainfall in the second year advanced physiological maturity, reducing embryo filling period duration in half, with more fruit moisture than in the first year. The results show for the first time the dynamics of

the physiological factors acting to determine the final dry weight of fruits from different safflower cultivars and the effect of adverse water conditions during the fruit development period.

Certifico que fueron incluidos los cambios y correcciones sugeridos por los jurados.

Dra. Lilia Ivone Lindström

1 INTRODUCCIÓN

1.1 El cártamo: generalidades

1.1.1 Importancia del cultivo

El cártamo se adapta a suelos poco fértiles y es más resistente a la sequía que el sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench), maíz (*Zea mays* L.), algodón (*Gossypium spp.* L.) y trigo (*Triticum aestivum* L.), dado que la planta tiene un sistema radical muy extenso y profundo (2 a 4 metros) que le permite aprovechar mejor la humedad residual del suelo o llegar incluso al manto freático (Robles, 1989; Oelke *et al.*, 2000; Lyon *et al.*, 2007). Por ello, el cártamo es una especie con potencial en la región semiárida y subhúmeda pampeana y en los valles irrigados de la Patagonia Norte (Franco, 2011; Franchini *et al.*, 2014). Además, constituye una alternativa al monocultivo de trigo en la zona semiárida pampeana, utilizándose para su implantación y cosecha la misma maquinaria que para trigo. La inclusión de un cultivo de hoja ancha reduciría el uso de agroquímicos y permitiría cortar el ciclo de vida de insectos, enfermedades y malezas. Se diversificaría también el riesgo productivo dado que el periodo crítico de generación del rendimiento del cártamo difiere del de los cereales de invierno (Rivas y Matarazzo, 2009). Su ciclo invernal permitiría disminuir la estacionalidad de la producción de oleaginosas y reducir la erosión del suelo manteniéndolo cubierto durante épocas críticas invernales y, a su vez, diversificar los recursos en zonas limitantes para otros cultivos como el girasol (*Helianthus annuus* L.) (Franco, 2011).

Como cultivo oleaginoso, su valor de mercado es idéntico al del girasol con bonificaciones si el contenido de materia grasa supera un valor base del 33 % (Smith, 2002; Lang, 2011). El cártamo es considerado una oleaginosa de importancia secundaria, y si se logra la expansión esperada no sólo se conseguirán nuevos mercados, sino también se prolongará el tiempo de actividad de las plantas procesadoras (Baümler, 2002).

Además, su expansión en superficie sembrada acompañaría a la demanda de la población mundial, decidida a consumir aceites vegetales más saludables comparados con

las grasas animales promotoras del colesterol. El aceite de cártamo posee un alto contenido de ácidos grasos monoinsaturados y poliinsaturados, considerados benéficos para la salud al reducir el riesgo de enfermedades cardiovasculares. Contiene un 78 % de ácido linoleico (omega 6), un 13,5 % de ácido oleico (omega 9) y sólo un 8 % de ácidos grasos saturados. El aceite proveniente de cultivares de cártamo alto oleico contiene hasta un 80 % de ácido oleico (Knowles, 1989).

1.1.2 Descripción

El cártamo (*Carthamus tinctorius* L.) es una oleaginosa anual perteneciente a la familia Asteraceae, al igual que el girasol. Según el país donde se lo cultive se lo denomina cártamo, falso azafrán, alazor, azafrán romí, bastardo, safflower, entre otros. Existe solamente como especie cultivada y su altura oscila entre 40 y 180 cm (Smith, 1996).

Para su germinación requiere que la temperatura del suelo supere los 4°C, siendo la temperatura óptima para la emergencia de 15°C. Luego, sobreviene la fase de roseta durante la cual la planta desarrolla una profunda raíz pivotante de 2 a 4 metros. La tasa de crecimiento de la planta durante el estadio de roseta, que dura de 30 a 40 días, es baja, pudiéndose generar problemas de enmalezamiento (Smith, 1996; Comité Nacional Sistema Producto, 2005). Posteriormente se produce la elongación de los entrenudos y la ramificación del tallo principal. Las ramificaciones producen de uno a cinco capítulos de 2 a 4 cm de diámetro, con flores de colores brillantes (amarillo, naranja o rojo) cuya antesis ocurre a fines de la primavera (Fig. 1 A-B). Cada capítulo produce entre 15 y 30 frutos, los cuales permanecen protegidos por las brácteas (Comité Nacional Sistema Producto, 2005).

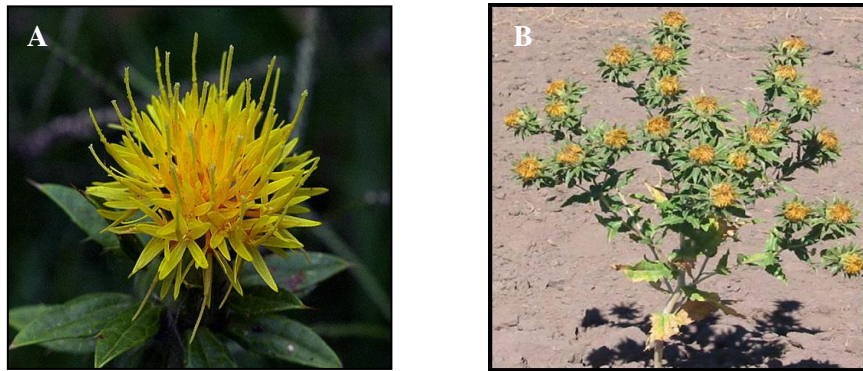


Figura 1. A. Capítulo de cártamo en antesis y B. Planta en madurez fisiológica.

El fruto es una cipsela (genéricamente grano) que carece de papus (Fig. 2). El pericarpio (cáscara), rígido y esclerificado, representa entre un 20 y 60 % del peso seco del fruto (Smith, 1996). El embrión (pepa) posee un 28-38 % de aceite, y la harina resultante de la molienda de los frutos sin descascarar un 14-15 % de proteína y 32-40 % de fibra bruta (Lata y Prakash, 1984).

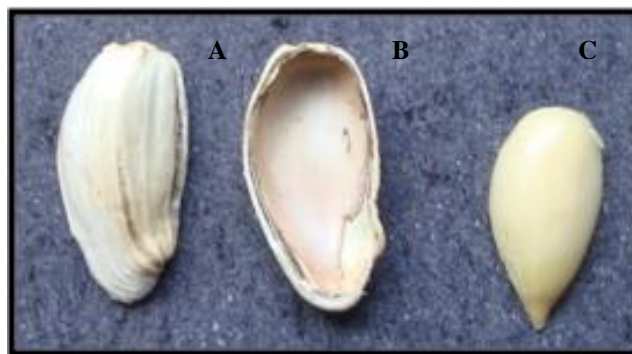


Figura 2. Partes del fruto de cártamo. A-B. Pericarpio y C. embrión.

El pericarpio de un fruto maduro de cártamo está constituido por una epidermis externa, luego un parénquima externo esclerificado en grado variable y un parénquima interno de paredes gruesas y esclerificadas en el cual se distinguen los haces vasculares. Ambos parénquimas están separados por una capa de fitomelanina (Fig. 3; Lata y Prakash, 1984).

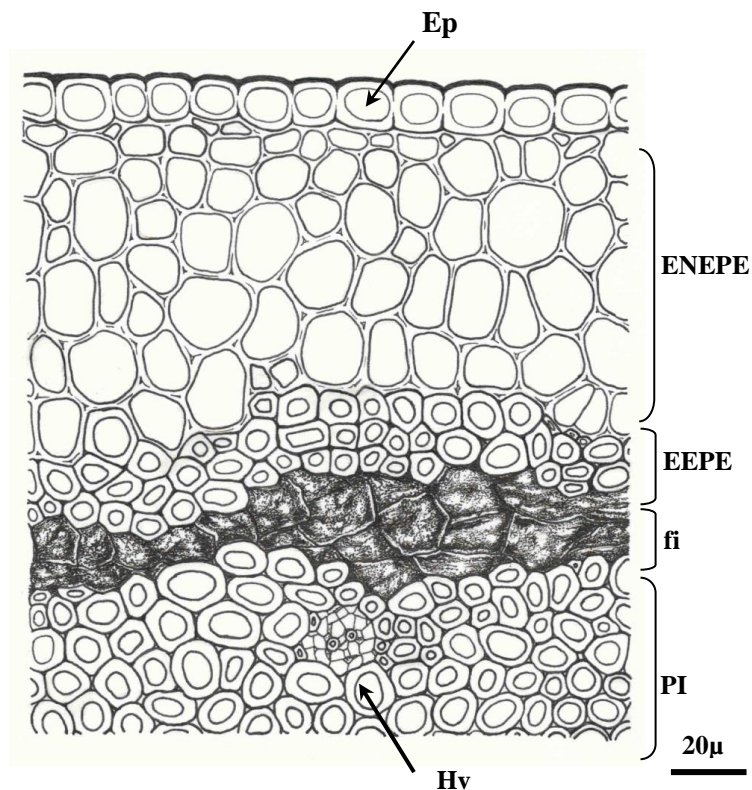


Figura 3. Sección transversal del pericarpio del cultivar AG Phoenix de cártamo. Epidermis externa (Ep); Estratos esclerificados (EEPE) y no esclerificados (ENEPE) del parénquima externo; capa de fitomelanina (fi); haz vascular (Hv); parénquima interno (PI). Tomado de Fernandez (2016).

1.1.3 Dinámica del crecimiento del fruto

El rendimiento de aceite del cultivo de cártamo puede descomponerse en el número de capítulos por unidad de superficie, el número de frutos maduros que se desarrollan en el capítulo, el peso individual de los frutos y su contenido de materia grasa (Smith, 1996).

El peso del fruto es el último componente del rendimiento en definirse, completando su desarrollo con el fin del ciclo del cultivo. Por lo tanto, el rendimiento del cultivo está absolutamente ligado a la dinámica del crecimiento de este componente (Calderini *et al.*, 2007). Además, el peso y volumen del fruto y la estructura del pericarpio de cártamo y girasol inciden sobre la facilidad con que la cáscara se separa de la pepa, la que puede evaluarse determinando la aptitud al descascarado (AD) de los frutos, durante su industrialización (Lindström, 2012; Baratcabal, 2015; Fernandez, 2016).

El peso seco final del fruto es el producto de la tasa y la duración de su crecimiento (periodo de llenado del fruto). Para explicar la variabilidad en el peso final del fruto generada por el genotipo o el ambiente en que se produce el desarrollo del cultivo es necesario conocer los procesos que intervienen en la regulación de estos dos factores (Egli, 1998).

La dinámica de acumulación de peso seco de los frutos de la mayoría de los cultivos de granos presenta tres fases bien definidas (Adams y Rinne, 1980; Egli, 1998). Durante la Fase I o fase “lag” del crecimiento, caracterizada por el lento aumento del peso seco del fruto y su semilla (embrión o endosperma), el pericarpio alcanza su máximo peso seco y las células de la semilla se dividen activamente (Egli *et al.*, 1981). Al final de este período el número de células del embrión o del endosperma alcanza su máximo valor y queda establecida la capacidad potencial de la semilla para acumular reservas (Andrade *et al.*, 2005). En la Fase II, la acumulación de reservas en la semilla se produce a una tasa prácticamente constante. Esta última afirmación es verdadera si el ambiente en donde se desarrollan las células es uniforme, ya que la tasa de crecimiento de una semilla podría modificarse si cambian las condiciones ambientales en las que se está produciendo su desarrollo (Egli, 1998). En esta fase, el marcado aumento de tamaño de la semilla se produce como consecuencia del aumento del volumen celular (Egli, 1998). En la Fase III, la acumulación de reservas en la semilla declina paulatinamente hasta detenerse cuando el fruto alcanza la madurez fisiológica (MF) y así su máximo peso (Egli, 1998). Es decir, el peso y estructura final del fruto resulta del desarrollo coordinado del pericarpio y su semilla.

1.1.3.1 Desarrollo del pericarpio

Luego de la fecundación, la tasa (TCP) y duración del crecimiento del pericarpio definen el peso final del mismo. La TCP depende del número de células que se fijan en la pared del ovario, y la duración del crecimiento del volumen que estas células puedan alcanzar. Ambos factores están sujetos a variabilidad genética y ambiental (Egli, 1998).

En cártamo, las divisiones celulares en la pared del ovario concluirían durante la preantesis (Franchini *et al.*, 2014), por lo que el tamaño potencial del pericarpio quedaría fijado durante dicho período. Luego de la fecundación, el pericarpio aumenta de volumen y de peso durante aproximadamente 7 a 10 días, es decir que alcanza su volumen y peso final cuando el embrión es aún muy pequeño (Franchini *et al.*, 2014). Esto sugiere que, al igual que lo que ocurre en otros cereales y oleaginosas (Millet, 1986; Egli *et al.*, 1987; Calderini *et al.*, 1999; Ugarte *et al.*, 2007), el grado de desarrollo alcanzado por el pericarpio del cártamo podría condicionar el posterior desarrollo de su semilla y, por ende, el peso final del fruto (Aguirrezábal *et al.*, 2003; Cantagallo *et al.*, 2004).

En trigo, se ha encontrado que el peso de los frutos está asociado con el peso de los carpelos en antesis y que el período inmediatamente previo a la antesis, cuando crecen los carpelos florales, es determinante del peso de los frutos (Lizana *et al.*, 2007). Es decir que el pericarpio condicionaría también el peso potencial de los mismos (Lizana *et al.*, 2007). Estos autores observaron que el peso final de los frutos de trigo estaba relacionado con el volumen de los mismos a cosecha ($R^2 = 0,87$), y dicho volumen con el número de células del pericarpio ($R^2 = 0,52$).

1.1.3.2 Desarrollo de la semilla

El desarrollo de la semilla sigue el mismo modelo de desarrollo del fruto comprendiendo las tres fases mencionadas. Este modelo de desarrollo de la semilla ha sido observado en soja (*Glycine max* L. Merrill; Bils y Howell, 1963; Guldán y Brun, 1985), trigo (Wardlaw, 1970; Gao *et al.*, 1993; Calderini *et al.*, 2007; Lizana *et al.*, 2007), maíz (Reddy y Daynard, 1983; Jones *et al.*, 1996), arroz (*Oryza sativa* L.; Kailasam *et al.*, 1989) y girasol (Lindström y Hernández, 2015). Aún no se ha analizado si existe variabilidad genética en la duración de cada una de las fases que caracterizan la dinámica de acumulación de materia seca de la semilla.

El peso final que alcanza una semilla es la resultante del producto entre su tasa de crecimiento y la duración de su período de llenado (Johnson y Tanner, 1972). Por lo tanto, para determinar las causas que generan variaciones en el peso final de las semillas es

necesario conocer qué factores afectan o regulan la tasa de crecimiento de la semilla y el periodo de llenado de la semilla, factores sujetos a control genético y ambiental (Egli, 1998; Lindström *et al.*, 2006).

Las diferencias genéticas en la tasa de crecimiento de la semilla son reguladas por la misma a través del número de células que se fijan en el endosperma o el embrión (Egli, 1998; Lemontey *et al.*, 2000; Lizana *et al.*, 2007). Durante el desarrollo de la semilla, el aumento de volumen celular no es ilimitado, por lo que su peso final y la capacidad de acumular materia seca de su tejido seminal quedarán determinados por el número de células presentes en el embrión o el endosperma. Así por ejemplo, las diferencias genotípicas en la tasa de crecimiento de la semilla se correlacionaron con el número de células del embrión en soja (Egli *et al.*, 1981) y arveja (*Pisum sativum* L.; Munier-Jolain y Ney; 1998), y del endosperma de trigo (Gleadow *et al.*, 1982), cebada (*Hordeum vulgare* L.; Brocklehurst, 1977) y maíz (Jones *et al.*, 1996).

Munier-Jolain y Ney (1998) observaron en tres especies de legumbres que los cambios en la disponibilidad de fotoasimilados luego de finalizada la división celular no afectaban la tasa de crecimiento del embrión (TCE). Esto permitió inferir que la tasa de crecimiento de la semilla (Fase II; Egli, 1998) se relacionaba con el número de células fijadas en la semilla durante la fase de división celular (Fase I, Egli, 1998).

El número de células del endosperma, la tasa de crecimiento del fruto y el peso final del mismo se correlacionaron positivamente en maíz (Reddy y Daynard, 1983), trigo y cebada (Brocklehurst, 1977; Gleadow *et al.*, 1982; Calderini *et al.*, 2007). De la misma manera, las variaciones en el peso de la semilla de arveja se correlacionaron con el número de células del embrión (Munier-Jolain y Ney, 1998).

En otros cultivos de granos, se han realizado claros avances en el entendimiento de la regulación del peso de los mismos por parte de la planta y el ambiente en el que éstas crecen desde la década del 60 (Sofield *et al.*, 1977; Jones *et al.*, 1985; Wardlaw *et al.*, 1989; Egli, 1998; Lindström y Hernández, 2015). La dinámica de los procesos que intervienen en la determinación del peso potencial y final del pericarpio y del embrión de cártamo, así como su variabilidad genética y ambiental, no han sido estudiados. Tampoco se ha

investigado la relación entre el peso máximo o final de los frutos (MPSF) y el número de células del pericarpio (NCP) y del embrión (NCE). Si se comprobara que estos factores son determinantes del peso del fruto en cártamo y que existe variabilidad genética en este componente, se podría manipular esta variable por medio del mejoramiento para incrementar el rendimiento del cultivo y la facilidad con que la cáscara se separa de la semilla durante su industrialización (Nolasco *et al.*, 2005; Lindström, 2012).

1.1.4 Dinámica de humedad del fruto

El desarrollo de los frutos también puede ser descripto en términos de su contenido y concentración de agua. El contenido de agua del fruto aumenta luego de antesis hasta alcanzar un valor máximo. A partir de ese momento, la humedad del fruto decrece alcanzando, en MF, un valor que es característico de cada especie (Egli, 1998). El máximo contenido de agua se registra al inicio de la etapa de llenado en girasol (antes de que el fruto alcance el 50% de llenado del embrión; Rondanini *et al.*, 2009), en maíz y trigo ocurre más tarde (entre el 50 y 75% del llenado; Borrás *et al.*, 2004; Altenbach *et al.*, 2003; Gooding *et al.*, 2003) y cerca de la MF en soja (Fraser *et al.*, 1982; Swank *et al.*, 1987; Egli *et al.*, 1987). En soja, la concentración de agua del fruto es del 80% al inicio de su desarrollo y declina hasta el 55% en MF. El mismo comportamiento se ha observado en trigo y maíz, aunque la concentración de agua en MF varía entre especies, siendo del 43 % en trigo y del 37 % en maíz (Egli, 1998).

El máximo contenido de agua del fruto (MCAF) es un indicador del volumen y peso final del mismo en trigo (Hasan *et al.*, 2011), maíz (Borrás *et al.*, 2004; Hasan *et al.*, 2011) y girasol (Rondanini *et al.*, 2009). En estos cultivos, el aumento en el contenido de agua del fruto durante la Fase I de crecimiento del mismo está representado por el incremento que ocurre en el pericarpio, y al inicio de la Fase II por el que ocurre en el embrión o endosperma. En ambos casos, refleja el movimiento del agua hacia las células que genera la expansión celular (Egli, 1998). Una vez finalizada la Fase I de crecimiento del fruto, el pericarpio finalizó su crecimiento y ya se fijó el número de células del embrión o endosperma, por lo que el aumento en el peso del fruto durante la Fase II está relacionado

con el incremento en el volumen de las células del embrión o endosperma, el que representa el espacio disponible para acumular reservas en dichos órganos (Egli, 1998). Durante el llenado de los frutos, las reservas que se depositan reemplazan el agua contenida en las células del embrión o endosperma hasta que dicho contenido de agua alcanza un valor mínimo que es característico de cada especie (Egli, 1998). En ese momento, el fruto alcanza la MF. Esto sugiere que la dinámica de humedad del fruto intervendría en la regulación de su desarrollo. En trigo (Calderini *et al.*, 2007) y en girasol (Mantese *et al.*, 2007) el peso seco final del fruto se correlacionó positivamente con el MCAF.

Rondanini *et al.* (2009) analizaron la dinámica del contenido de agua del fruto, pericarpio y embrión de girasol. El pericarpio fue el principal componente en la dinámica de humedad del fruto, ya que si bien representó entre un 17 y 35 % del peso seco final del mismo, aportó entre el 65 y 70 % del MCAF. Estos autores determinaron que el máximo contenido de agua del pericarpio (MCAP) de girasol estaba relacionado ($R^2 = 0,90$) con el peso final del fruto y del embrión. Además, las diferencias entre genotipos en el MCAP se tradujeron en diferencias, en el mismo sentido, en el volumen final del pericarpio y del embrión en MF. A su vez, los frutos de mayor tamaño presentaron una mayor tasa de secado luego de la MF (Rondanini *et al.*, 2009). Borrás *et al.* (2003) también hallaron una correlación positiva entre el contenido de agua del fruto de maíz ($R^2 = 0,94$) durante las dos o tres semanas posteriores a la antesis y el peso final del mismo.

Los estudios antes mencionados no se han realizado en cártamo, por lo que analizar la dinámica de humedad del fruto permitiría comprender uno de los componentes que intervendría en la determinación de su peso final. Además, estudiar la dinámica de humedad del fruto posibilitaría establecer el porcentaje de agua con que el mismo alcanza la MF, y si dicho factor se mantiene constante entre genotipos.

1.1.5 Madurez fisiológica del fruto

El rendimiento del cultivo termina de fijarse cuando cesa la acumulación de reservas en el fruto y éste alcanza la MF (Egli, 1998). A partir de ese momento, los frutos pierden agua sin variar su peso seco hasta alcanzar la madurez de cosecha, punto en que el

contenido de agua resulta adecuado para su recolección. A medida que el cultivo se seca en el campo y disminuye así la humedad del fruto, se generan pérdidas de plantas y disminución del rendimiento a causa de diversos factores. El cultivo se hace más susceptible al daño por pájaros, plagas y enfermedades. Aumentan las pérdidas por la rotura de los capítulos, la caída espontánea de los granos y la tendencia al vuelco de las plantas. Además, la eficiencia de la cosechadora será menor. Así por ejemplo, cuando los granos de soja poseen un 16% de humedad es más fácil la puesta a punto de la cosechadora para un mejor trabajo con menores pérdidas; las vainas no están tan quebradizas y la paja con mayor contenido de agua soporta mejor todo el pasaje por la máquina sin romperse, permitiendo una mejor separación del grano (Rodríguez, 2003). Por lo tanto, investigar el momento en que el fruto de cártamo alcanza la MF permitiría anticipar la cosecha mediante la aplicación de desecantes reduciendo los riesgos de mermas en el rendimiento por las causas antes mencionadas, o bien implementar un doble cultivo con especies de ciclo estival, como podría ser el sorgo. La cosecha del cártamo se realiza a mediados de enero en la región del sudoeste bonaerense. Las lluvias registradas en el mes de enero de 2011 superaron los 100 mm, lo que produjo el brotado de los frutos en la planta en la mayoría de los cultivos de cártamo de la zona, con la consiguiente disminución de la calidad de los mismos (Franchini *et al.*, 2011; datos no publicados). Conocer el momento en que el fruto de cártamo alcanza la MF habría permitido adelantar la cosecha y evitar el brotado de los frutos.

La MF puede determinarse realizando cosechas periódicas de frutos y analizando la dinámica del peso seco de los mismos (Franchini *et al.*, 2012). El cambio de color de las brácteas de los capítulos también ha sido utilizado como un indicador visual de la MF de los frutos de cártamo (Flemmer *et al.*, 2010). Este indicador es subjetivo y el grado de coincidencia con la MF del fruto puede variar como consecuencia de factores ambientales (temperatura y disponibilidad de agua) y, además, no ha sido validado críticamente respecto del logro del máximo peso del fruto de cártamo (Flemmer *et al.*, 2010 y Franchini *et al.*, 2012).

Otra manera de establecer el momento en que se alcanza la MF consiste en determinar la concentración de agua del fruto que coincide con su máximo peso seco. En semillas de soja, el porcentaje de agua determinado en MF fue del 55% (Egli, 1998) y en frutos de girasol del 38% (Rondanini *et al.*, 2007), mientras que en los cariopses de trigo y maíz fue del 43% y 37%, respectivamente (Calderini *et al.*, 2000; Borrás y Westgate, 2006).

La concentración de agua con que el fruto alcanza la MF es similar entre los diferentes cultivares de soja (Egli, 1998), mientras que en maíz (Egli, 1998) y girasol (Sandoval, 2014; Sandoval y Zuil, 2014) difiere entre cultivares y/o ambientes. Si la concentración de agua del fruto con que se alcanza la MF en cártamo fuera similar en todos los cultivares, este factor podría ser utilizado como indicador de dicho estadio.

La concentración de agua con que el fruto de cártamo alcanza la MF (39 %) no difirió entre los cultivares CW 88 OL y CW 99 OL (CAL WEST USA California), mientras que la humedad recomendada para la cosecha (10 a 13 %) se alcanzó aproximadamente a los 33 DDA (Franchini *et al.*, 2014). Por el contrario, Shakeri-Amoughin *et al.* (2012) observaron en el cultivar Sinai que la MF se alcanzó a los 42 DDA, con un 13,2 %. Resultados tan contrastantes sugieren la necesidad de verificar si la relación entre la dinámica de peso seco y de humedad de los frutos de cártamo se mantiene constante entre distintos cultivares y si es afectada por condiciones ambientales o de manejo del cultivo. Ello permitiría, al igual que en girasol, desarrollar un modelo de predicción del momento en que se alcanza la MF basado en la concentración de agua de los frutos (Rondanini, 2005).

Los aspectos revisados en las secciones anteriores no han sido investigados en cártamo. Constituyen parte de la información requerida para definir los factores en base a los cuales seleccionar cultivares y establecer normas de manejo compatibles con la maximización del rendimiento de este cultivo en el sudoeste de la Provincia de Buenos Aires.

1.2 Objetivos e Hipótesis

Considerando que el rendimiento del cultivo de cártamo se encuentra estrechamente relacionado al peso del fruto, es de suma importancia conocer los diferentes componentes fisiológicos implicados en el crecimiento y desarrollo de los frutos de este cultivo. Así, analizar la dinámica celular y de acumulación de materia seca y de agua del fruto entero y del pericarpio y el embrión de cártamo resulta clave para identificar los determinantes del peso final de los mismos. La comprensión de esos mecanismos permitiría avanzar en el conocimiento de los determinantes genéticos y ambientales que controlan su crecimiento creando un marco conceptual de análisis, inexistente aún en esta especie.

Por ello y en base a los antecedentes citados se plantea como objetivo general de esta tesis *establecer la dinámica de los factores fisiológicos que intervienen en la determinación del peso final del fruto.*

Las hipótesis a probar son las siguientes:

1. Las variaciones en el NCP y NCE, originadas genéticamente o como consecuencia de factores ambientales, modifican el peso final del fruto.
2. Las variaciones en la tasa y duración del crecimiento del pericarpio y del embrión, originadas genéticamente o como consecuencia de factores ambientales, modifican el peso final del fruto.
3. El peso final del fruto y del embrión están relacionados con el grado de desarrollo alcanzado por el pericarpio.
4. Existe una relación positiva entre la dinámica de peso seco de los frutos y del contenido de agua de los mismos. De esta manera, el máximo contenido de agua del fruto está asociado con el peso seco final del mismo.
5. El pericarpio es el principal componente de la dinámica de humedad del fruto.
6. La concentración de agua con que el fruto alcanza la MF es fija e independiente del genotipo y las condiciones ambientales.
7. El MPSF se correlaciona con la tasa de secado de los frutos.

Para poner a prueba dichas hipótesis se plantean los siguientes objetivos particulares:

1. Determinar el número de células del pericarpio y del embrión en cinco cultivares de cártamo.
2. Analizar la dinámica de peso fresco y seco del pericarpio, embrión y fruto en cinco cultivares de cártamo.

2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Material experimental

Los cultivares de cártamo utilizados para la investigación presentada en esta tesis fueron Montola 2000, UC-1 (alto oleico, provistos por el banco de germoplasma del USDA-ARS (Pullman, Estados Unidos) (GRIN, 2012), CW 88 OL y CW 99 OL (alto oleico, cultivares sembrados por los agricultores en la zona semiárida pampeana), y Gila (alto linoleico, uno de los cultivares más antiguos utilizados a nivel mundial), todos de origen americano.

2.2 Sitio experimental y manejo del cultivo

2.2.1 Experimento I: Campo experimental del Dpto. de Agronomía

Los cinco cultivares de cártamo fueron sembrados el 21 de agosto de 2012 en el campo experimental del Dpto. de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur, en Bahía Blanca (38° 45' S; 62° 11' O). El suelo de la zona corresponde a un Ustipsamment típico (Soil Survey Staff, 1999). Las plantas estuvieron expuestas a las condiciones naturales del sitio de estudio.

La siembra se realizó en parcelas (unidades experimentales, UE) de 3,15 x 2 m, siguiendo un diseño experimental completamente aleatorizado, con 3 repeticiones. Se incorporaron 2 semillas por golpe con bastón a 3,5 cm de profundidad. La densidad de plantas se ajustó a 38 plantas m⁻². Previo a la siembra, se realizó una aplicación de Carbofurán (5 g/m²) para el control de nematodos. Todas las semillas fueron tratadas con fungicida (tebuconazole, 40 ml/l). Se desmalezó manualmente cada vez que fuera necesario para mantener las parcelas limpias. Las plagas detectadas se controlaron con dimetoato (0,7 ml/l) para chinche roja, cipermetrina (0,3 ml/l) para *Plutela* sp, lambdacialotrina (0,025 g/l) para *Spodoptera* sp e imidacloprid (100 ml/l) para trips.

Los registros de lluvia y temperatura media mensuales fueron obtenidos con un equipo Delta-T (mod. Vantage-Pro2), situado en las instalaciones del CCT-CONICET-BB (38° 40' S; 62° 14' O).

2.2.2 Experimento II: Campo experimental ACA Cabildo

Se utilizaron los mismos cultivares, diseño y densidad de plantas que en el experimento I. La siembra se realizó en UE de 1,4 x 2 m el 20 de agosto de 2013 en el campo experimental del Criadero de semillas de la Asociación de Cooperativas Argentinas (ACA) en Cabildo (38° 36' S, 61° 58' O). El suelo en esa zona corresponde a un Poliustol petrocálcico (Soil Survey Staff, 1999), es de textura franco-arenosa, con buena capacidad de retención de agua, buen drenaje y susceptible a la erosión eólica y/o hídrica.

Los registros de lluvia y temperatura media mensuales fueron obtenidos por una estación meteorológica EasyWeather Modelo WS1081 ubicada en el campo experimental.

2.3 Determinaciones

Se realizaron las mismas determinaciones en los dos experimentos.

2.3.1 Dinámica de peso fresco y peso seco del fruto, pericarpio y embrión

Se marcaron 50 plantas por UE cuando el 50 % de las mismas en cada UE alcanzaban anthesis. A partir de ese momento y hasta la madurez de cosecha (Flemmer *et al.*, 2015), estadio en que las plantas alcanzaban el 10-12 % de humedad del fruto, se recolectó, durante las dos primeras semanas diariamente y luego cada dos o tres días, el capítulo principal de dos plantas por UE. Los capítulos cosechados fueron colocados en pequeños sobres de papel de aluminio dentro de una heladera portátil. En el laboratorio, se extrajeron 15 frutos por capítulo, separándose con una pinza el pericarpio del embrión. Inmediatamente se determinó el peso fresco del pericarpio (PFP) y del embrión (PFE), y luego de 72 h en estufa a 60 °C el peso seco de los mismos en una balanza analítica. El

peso fresco (PFF) y seco (PSF) de cada fruto se calculó como la suma del peso fresco o seco del pericarpio (PSP) y del embrión (PSE).

2.3.2 Contenido y concentración de humedad del fruto, pericarpio y embrión

El contenido de agua del fruto (CAF), pericarpio (CAP) y embrión (CAE) en mg se obtuvo por diferencia entre el PFF, PFP o PFE, y su respectivo peso seco. Estos factores también se expresaron como porcentaje del PFF:

$$CAF (\%) = (PFF - PSF) * 100 / PFF,$$

$$CAP (\%) = (PFP - PSP) * 100 / PFF$$

$$CAE (\%) = (PFE - PSE) * 100 / PFF$$

2.3.3 Número de células del pericarpio y del embrión

La determinación del número de células del embrión se realizó a partir de frutos que se encontraban en MF, extraídos de dos capítulos por UE. Uno de los cotiledones se fijó en alcohol acético (glacial acético 25: alcohol absoluto 75) durante cuatro horas y luego en alcohol 70 % durante al menos doce horas. A continuación se hidrató colocándolo en alcohol 50 % y 30 % durante diez minutos y en agua destilada por treinta minutos. La hidrólisis se realizó colocándolo en ácido clorhídrico 5 N en baño de hielo durante treinta minutos y a 20° C durante una hora. Luego se colocó en agua destilada durante una hora y se tiñó con reactivo de Feulgen (Ruzin, 1999) durante tres a cuatro horas. Finalmente se digirió con celulasa 0,5 % (Onozuka, Yakult Onza Co. Ltd., Japan) a pH 5 (en 1 ml de buffer citrato-fosfato) en baño de agua a 40° C durante una hora (Swank *et al.*, 1987), y con una micropipeta se dispersaron las células. La solución obtenida se colocó en una Cámara de Neubauer para el conteo de las mismas (Fig. 4 y 5).



Figura 4. Cámara de Neubauer.



Figura 5. Contador de células

La cámara de Neubauer consiste en un portaobjetos con una depresión que tiene tallada una cuadrícula (Fig. 6). El área sombreada y marcada con la letra L corresponde a 1 mm^2 . La depresión central del portaobjetos está hundida $0,1 \text{ mm}$ respecto a la superficie, por lo que el volumen comprendido entre la superficie L y el cubreobjetos es de $0,1 \text{ mm}^3$, es decir, $0,1 \text{ micro litros}$.

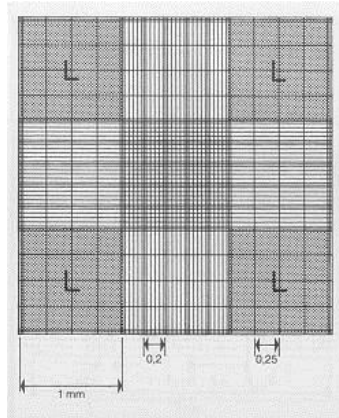


Figura 6. Cuadrícula de la Cámara de Neubauer.

La concentración de células en la solución se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$\text{Células / mL} = 1000 \text{ micro litros} \times (\text{NC}/4) / 0,1 \text{ micro litros},$$

donde NC es el número total de células contadas en las cuatro áreas sombreadas (L)

La dilución de la suspensión celular se ajustó a 1 ml para que el número de células por cuadrante (L) no fuera superior a 100. Las fotografías de las células se obtuvieron con un microscopio Nikon Labophot-2 provisto de una cámara fotográfica digital (Fig. 7).



Figura 7. Microscopio Nikon Labophot-2 provisto de cámara fotográfica digital.

El NCP se determinó de la misma manera, pero los frutos muestreados se extrajeron en antesis. En ese momento el NCP ya se encuentra fijado y la separación celular es posible, ya que el tejido no se encuentra aún lignificado (Franchini *et al.*, 2014). En este caso, el tiempo de digestión fue de media hora y la suspensión celular se ajustó a 2 ml.

2.3.4 Análisis estadístico

Las variaciones promedio del PSF y de sus partes constitutivas (pericarpio y embrión) en el tiempo para cada UE se ajustaron a un modelo bilineal utilizando una rutina de regresión no lineal del programa Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2011) según el siguiente modelo:

$$y = b_0 + (b_1 * DDA) * (DDA < c) + (b_1 * c) * (DDA \geq c),$$

donde y corresponde al PSF, PSP o PSE; $b0$ es la ordenada al origen; $b1$ es la pendiente de la sección no Plateau del ajuste bilineal (representa la tasa de crecimiento del fruto, TCP o la TCE; y c corresponde al punto de corte de la combinación de las dos funciones lineales (señala el momento (DDA) en que el PSF, el PSP o el PSE alcanza su valor máximo).

En función de los coeficientes $b0$, $b1$ y c estimados se determinó el máximo peso seco del fruto (MPSF), pericarpio (MPSP) y embrión (MPSE), utilizando la siguiente fórmula:

$$y = b1*c + b0,$$

donde y corresponde al MPSF, MPSP y/o MPSE (mg).

El período de llenado efectivo del pericarpio (PLLP) y del embrión (PLLE) se calculó como el cociente entre el MPSP o MPSE y la TCP o TCE (Egli, 1998).

Las variaciones promedio del PFF, PFP y PFE, y del CAF, CAP y CAE en el tiempo para cada UE se ajustaron a polinomios de tercer orden utilizando la planilla de cálculo excel. De este modo, las ecuaciones siguieron el siguiente modelo:

$$y = ax^3 + bx^2 + cx + d \text{ (Fórmula 1)}$$

donde y corresponde al peso fresco o a la humedad (concentración de agua o contenido de agua en mg); x los DDA en que se alcanzaron dichas magnitudes. a , b , c , y d son constantes.

En base a la función que representaba la curva polinómica de humedad porcentual se determinó la concentración de agua del fruto en MF, tomando como dato los DDA en los que se había alcanzado dicho estadio, es decir el MPSF (coeficiente c del fruto de la regresión no lineal).

Igualando a cero la derivada de la función polinómica de contenido de agua en mg se calculó el momento en que se alcanzó el máximo contenido de agua del fruto (MCAF), del pericarpio (MCAP) y del embrión (MCAE).

$$\text{Si } f(x)' (ax^3 + bx^2 + cx + d) = 0$$

Entonces $\frac{-b - \text{raíz}(b^2 - 3ac)}{3a} = \text{DDA}$ en que se alcanzó el máximo contenido de agua

Reemplazando los DDA obtenidos en el polinomio de tercer orden se estimó el MCAF, MCAP y MCAE (Fórmula 1).

En base a la función que representaba la curva polinómica de humedad porcentual se calculó el momento en que se alcanzó la madurez de cosecha, es decir, los DDA en que la concentración de agua llegó al 10-12%.

$$\text{Si } f(x) = 10 = ax^3 + bx^2 + cx + d \Rightarrow f(x) = ax^3 + bx^2 + cx + (d - 10) = 0$$

Entonces $p/q =$ posibles raíces, donde $p =$ divisores de “ $d-10$ ” y $q =$ divisores de “ a ”

Si $f(p/q) = 0$, entonces x es raíz. Los DDA en que se alcanzó la madurez de cosecha equivalen a la raíz positiva obtenida.

Reemplazando los DDA obtenidos anteriormente en la función polinómica de grado 3 correspondiente al CAF se determinó el CAF en mg con que éste alcanzó la madurez de cosecha.

La tasa de secado del fruto (TSF; mg/día) se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$TSF = (CA_f - MCAF) / (DDA_f - DDA_i)$$

donde CA_f es el contenido de agua del fruto (mg) al finalizar los muestreos en cada UE (aproximadamente 10-12 % de humedad o madurez de cosecha), DDA_f es el momento en que se alcanzó la madurez de cosecha y DDA_i es el momento en que se alcanzó el

MCAF.

Los resultados experimentales de cada una de las variables analizadas fueron sometidos a análisis de varianza (ANDEVA) y los valores promedio comparados mediante el test de diferencias mínimas significativas a través del programa Infostat (DMS; Di Rienzo *et al.*, 2011).

Las relaciones entre el MPSF y las restantes variables analizadas se estudiaron usando técnicas de correlación, para lo cual también se utilizó Infostat.

3 RESULTADOS

Las precipitaciones totalizaron 678 mm en 2012 (Agronomía) y 441 mm en 2013 (ACA Cabildo). Durante el ciclo del cultivo se acumularon 491 mm en 2012 y sólo 223 mm en 2013 (Fig. 8 A-B). Más aún, durante noviembre y diciembre, cuando queda definido tanto el número de células como el peso final de los frutos las precipitaciones totalizaron 266 mm en 2012 y 31 mm en 2013 (Fig. 8 A-B)

La temperatura fue similar en ambos años, siendo la máxima promedio de alrededor de 25 °C en enero, y la mínima promedio de 7 °C en julio.

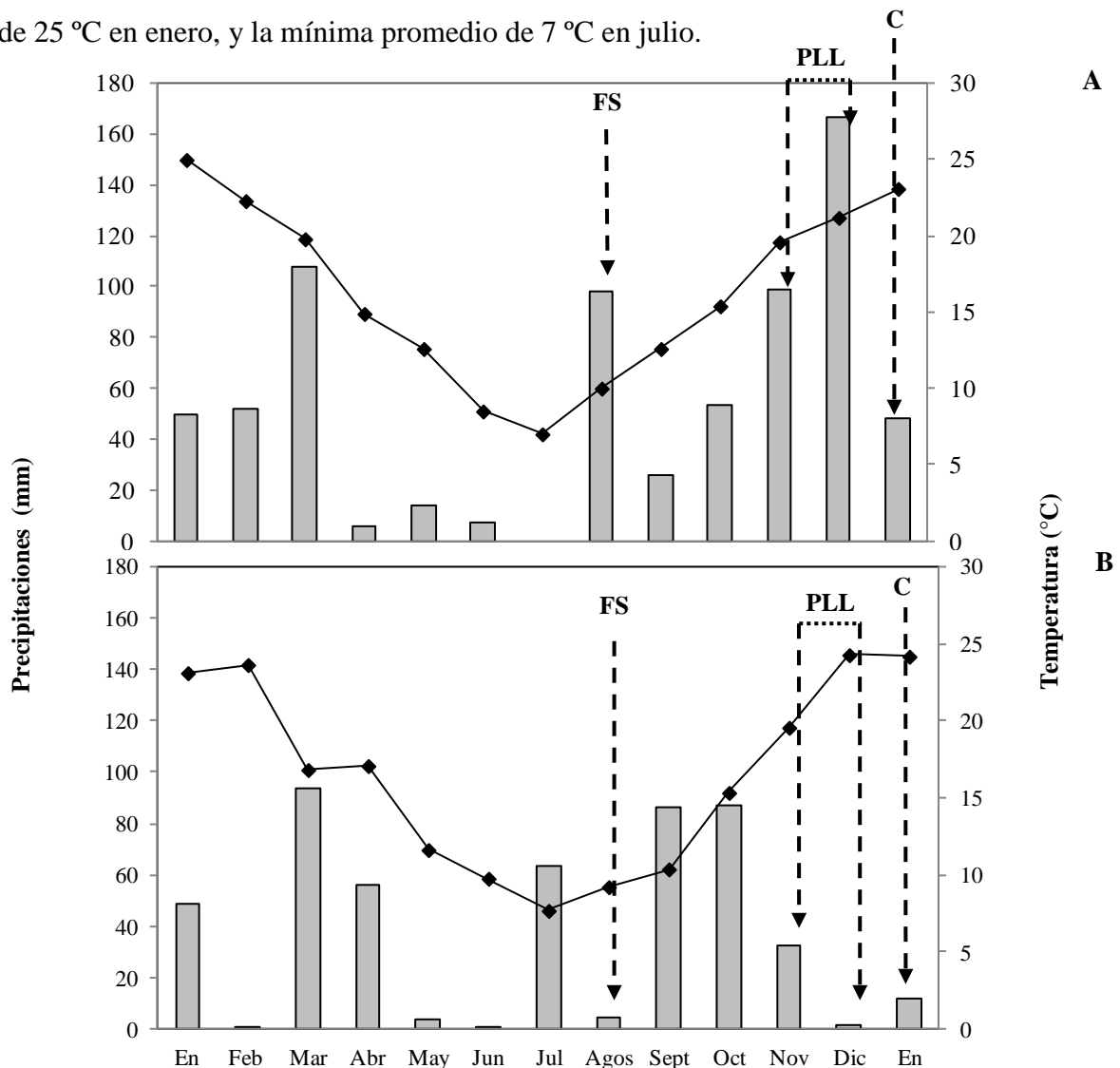


Figura 8. Precipitaciones (■) y temperaturas medias (—) mensuales durante el ciclo de crecimiento. **A.** 2012. Departamento de Agronomía-UNS y **B.** 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. FS: fecha de siembra. PLL: periodo de llenado del fruto. C: cosecha.

3.1 Dinámica de acumulación de peso seco del fruto, pericarpio y embrión

En las figuras 9 y 10 se muestran los ajustes bilineales a partir de los cuales se calcularon los factores determinantes de la dinámica de peso seco del fruto, pericarpio y embrión de cada uno de los cultivares estudiados. La dinámica de acumulación de peso seco del fruto y de sus partes constitutivas fue similar a lo observado en la mayoría de los cultivos de granos. Se puede observar que el pericarpio inició su crecimiento en todos los cultivares y en los dos años estudiados a partir de antesis, finalizándolo alrededor de los 12 DDA.

El embrión también presentó una dinámica de acumulación de peso seco similar a otros cultivos de granos. Comenzó su desarrollo entre los 6 y 10 DDA, y lo finalizó entre 18 y 25 DDA. El segundo año, las fases de crecimiento del embrión fueron más cortas respecto del primero. El mayor peso seco del fruto y del embrión lo registraron los cultivares CW 99 OL y CW 88 OL. Gila presentó un alto peso seco del fruto, pero explicado por un mayor peso seco del pericarpio que se tradujo en una mayor relación pericarpio-embrión. Montola presentó los menores valores de peso seco del pericarpio, embrión y fruto.

Por otro lado, en las figuras se observa también que el peso seco del fruto y de sus dos constituyentes fueron menores el segundo año respecto del primero. A su vez, en el segundo año se adelantó la MF. En las secciones 3.1.1, 3.1.2 y 3.1.3 se detallará el momento en que dichos factores alcanzaron su máximo valor para los distintos cultivares y años estudiados.

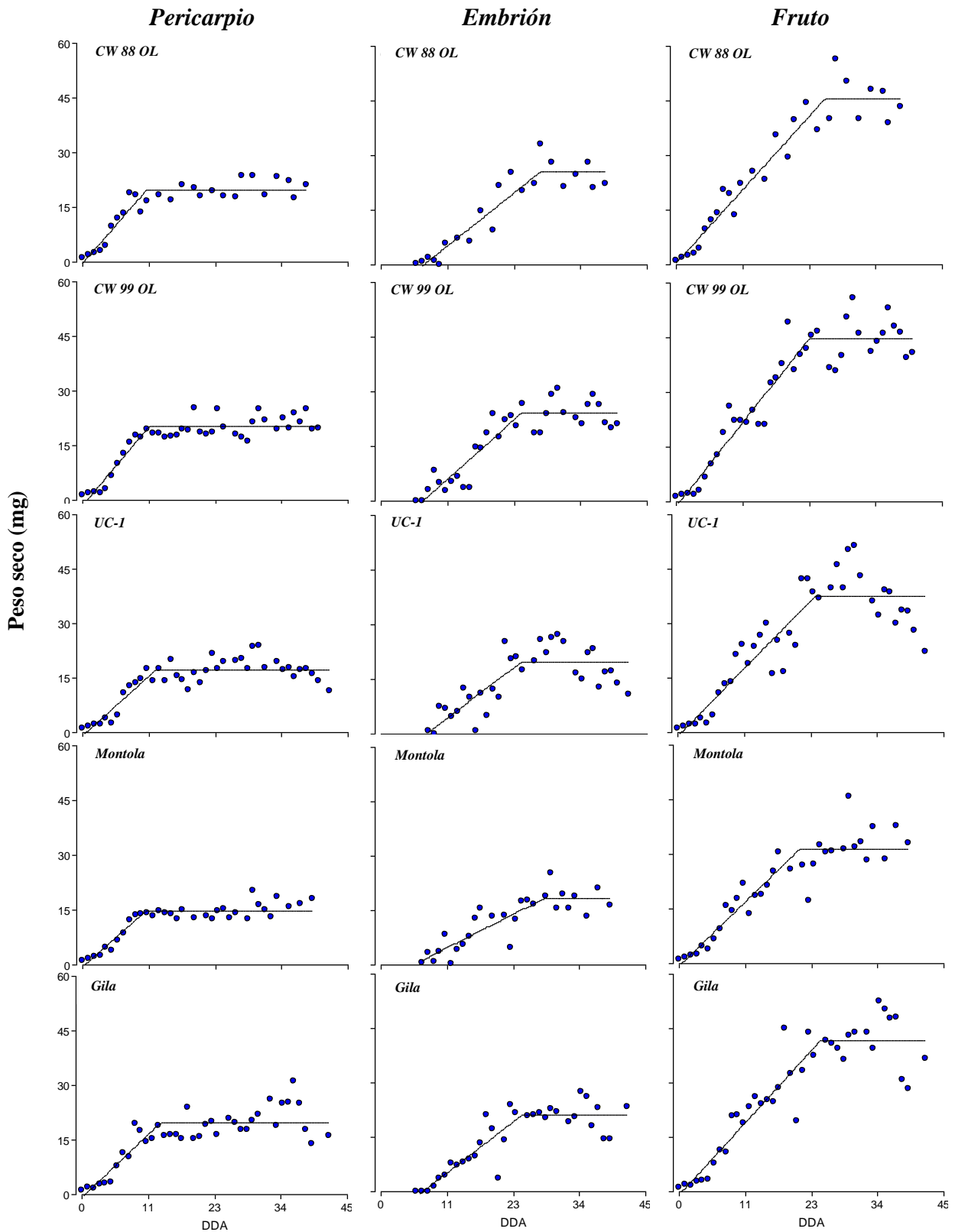


Figura 9. Dinámica del peso seco del pericarpio, del embrión y del fruto de cinco cultivares de cártamo. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. Los ajustes son significativos ($p < 0,05$).

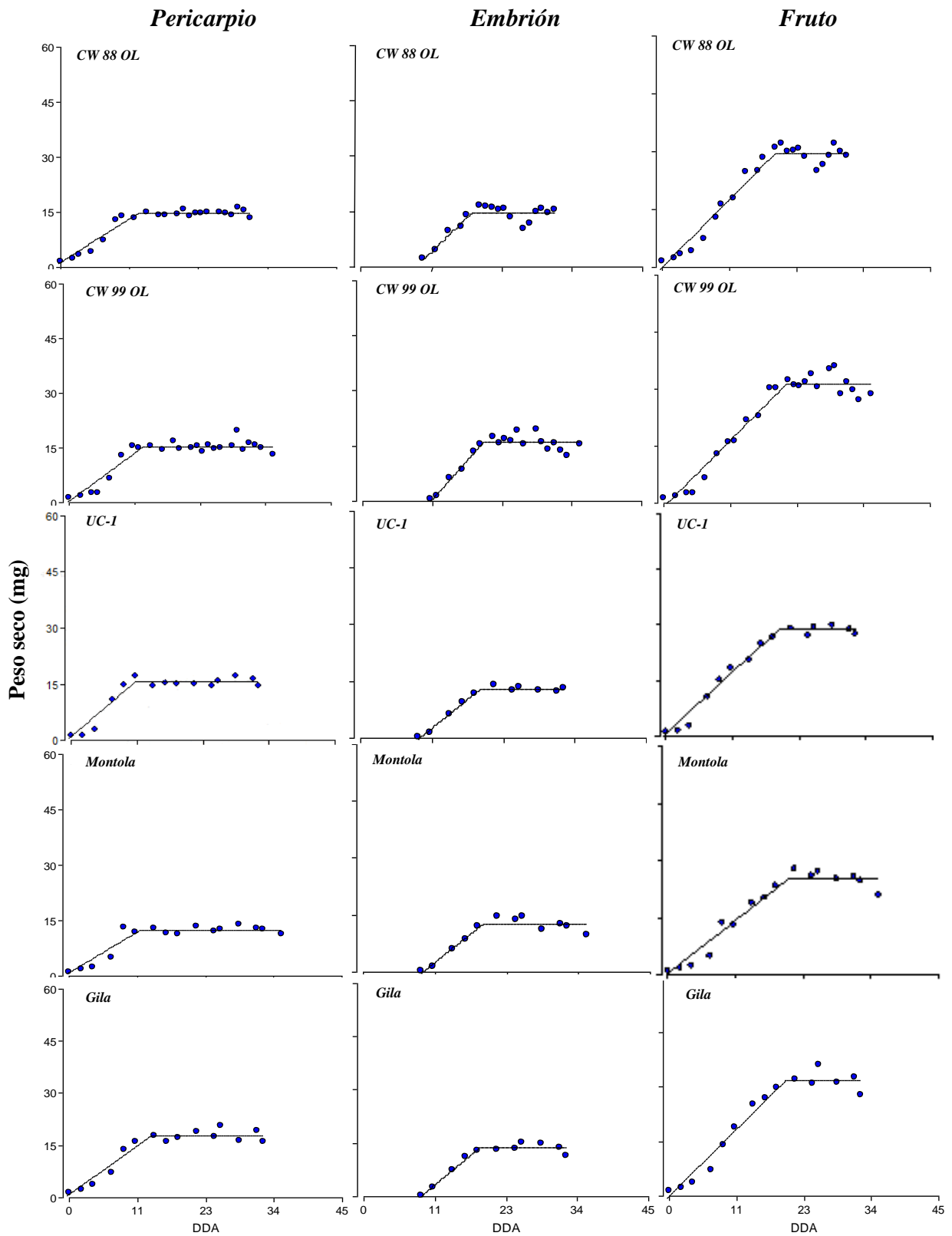


Figura 10. Dinámica del peso seco del pericarpio, del embrión y del fruto de cinco cultivares de cártamo. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Los ajustes son significativos ($p < 0,05$).

3.1.1 Factores determinantes de la dinámica de acumulación de peso seco del pericarpio

Para las variables MPSP, TCP, PLLP y DDA en que se alcanzó el MPSP la interacción cultivar x año no fue significativa, mientras que el NCP presentó interacción significativa (Tabla 1).

Las diferencias más importantes en el MPSP (39 %) se registraron entre Montola y Gila (Fig. 11 A). El MPSP ($18,43 \pm 0,70$ mg) fue mayor el primer año que en el segundo ($15,29 \pm 0,55$ mg; Tabla 1).

Los cultivares no difirieron en la TCP ($1,45 \pm 0,22$ mg día⁻¹), resultando dicho factor mayor durante el primer año ($1,73 \pm 0,15$ mg día⁻¹) con respecto al segundo año ($1,18 \pm 0,08$ mg día⁻¹; Tabla 1). El PLLP tampoco difirió entre cultivares ($12,46 \pm 1,26$ días; Fig. 11 B) ni entre años ($12,46 \pm 0,78$ días). Los DDA en que se alcanzó el MPSP fue similar entre cultivares ($12,33 \pm 1,12$ DDA) y años ($12,33 \pm 0,71$ DDA) (Tabla 1).

Si bien no hubo diferencias significativas entre cultivares en el PLLP, las diferencias entre cultivares en el MPSP estuvieron asociadas a una tendencia similar en el PLLP. Así, las menores magnitudes del PLLP y del MPSP se registraron en Montola (11 días y 13,4 mg respectivamente) y las mayores en Gila (14 días y 18,7 mg).

Tabla 1. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre los factores de dinámica de peso seco del pericarpio de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. DDA: días desde anthesis en que se alcanzó el máximo peso seco del pericarpio (MPSP); TCP: tasa de crecimiento del pericarpio y NCP: número de células del pericarpio.

	MPSP	TCP	PLLP	DDA	NCP
Cultivar	11,36**	0,31ns	0,98ns	1,07ns	5,10**
Año	34,01**	9,56**	3,70ns	0,56ns	54,87**
Cultivar*Año	2,71ns	1,25ns	1,20ns	0,89ns	3,31*

*significativo y ** altamente significativo y ns: no significativo

El NCP no difirió entre cultivares el primer año de ensayo (1,97 millones \pm 152 mil células) (Fig. 12 A), mientras que el segundo año los valores oscilaron entre 689 mil y 1,80 millones \pm 159 mil células en CW 99 OL y Gila, respectivamente (Fig. 12 B). El NCP se redujo entre un 42 y 65 % el segundo año respecto del primero, excepto en Gila (Cultivar x Año, Tabla 1; Fig. 12 A-B), en la que dicho factor no difirió entre años.

En base a las diferencias entre años, se puede inferir que la reducción del MPSP durante el segundo año de ensayo se asociaría a una menor TCP resultante de un menor NCP.

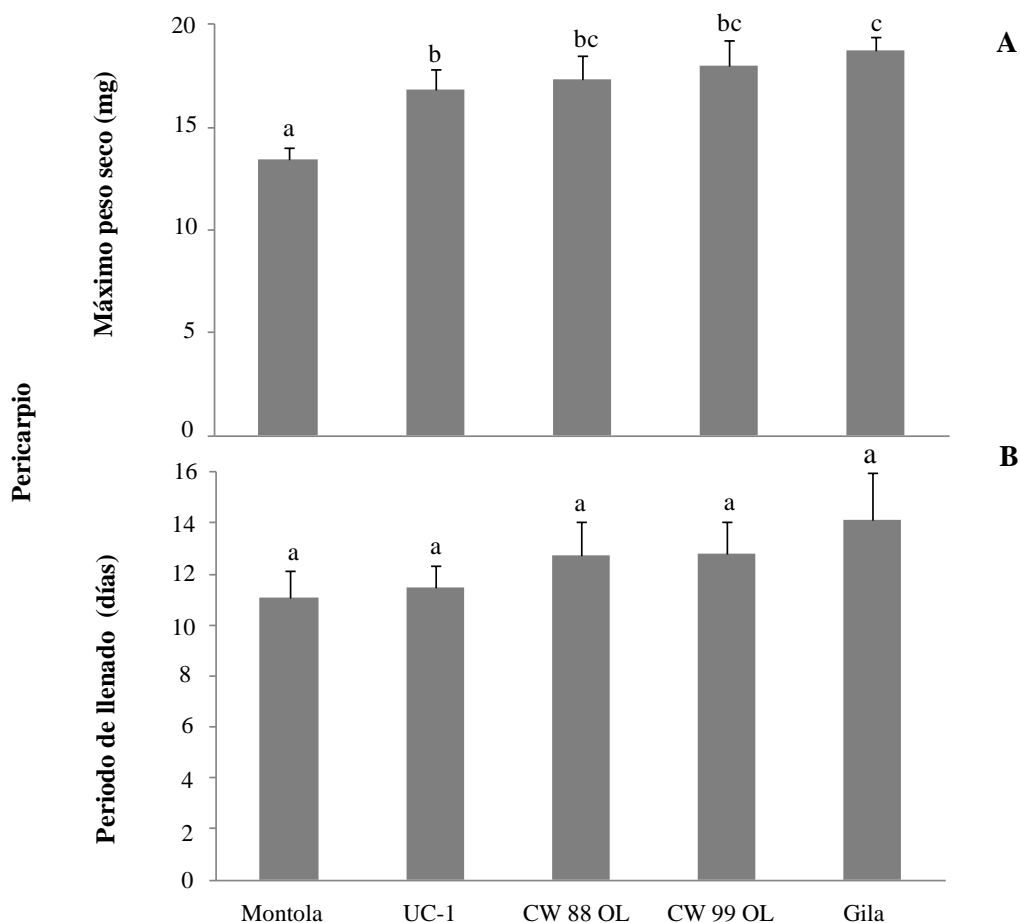


Figura 11. A. Máximo peso seco y B. Periodo de llenado del pericarpio de cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p > 0,05$). DMS: 2,51 (A) y 3,61 (B).

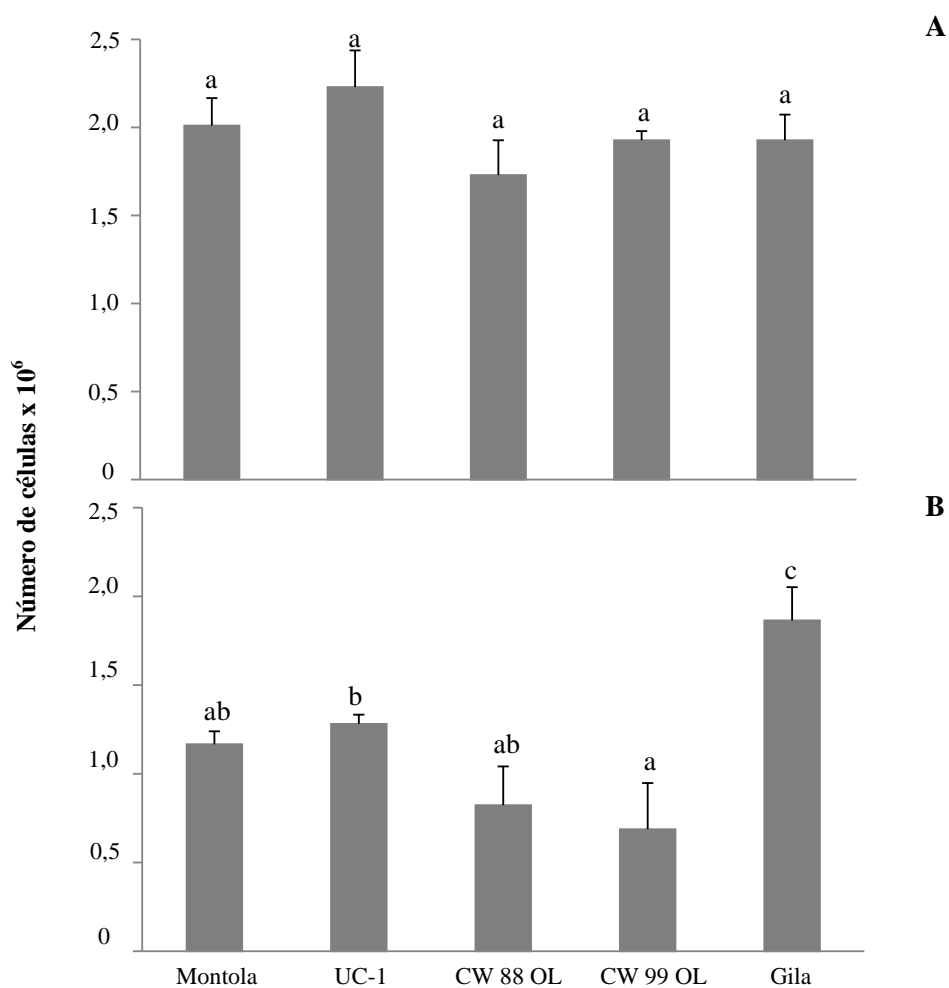


Figura 12. Número de células del pericarpio de cinco cultivares de cártamo durante dos años consecutivos **A.** 2012. Departamento de Agronomía-UNS **B.** 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p > 0,05$). DMS: 503765.

3.1.2 Factores determinantes de la dinámica de acumulación de peso seco del embrión

Para las variables TCE, PLLE y DDA en que se alcanzó el MPSE la interacción cultivar x año no fue significativa. El MPSE y NCE presentaron interacción significativa y altamente significativa respectivamente (Tabla 2).

La variabilidad entre genotipos así como las magnitudes del MPSE fueron menores en el segundo año de ensayo (Fig. 13). La reducción en el MPSE osciló entre un 32 y 42 %, excepto en Montola, que fue del 23 % (Cultivar x Año $\leq 0,05$; Tabla 2 y Fig. 13 A-B). Los

mayores MPSE los presentaron CW 99 OL y CW 88 OL tanto el primer año como el segundo, pero CW 99 OL fue más estable en los dos ciclos (Fig. 13). La mayor TCE se registró en CW 99 OL ($1,80 \pm 0,14$ mg/día) y CW 88 OL ($1,65 \pm 0,21$ mg/día) y la menor en Montola ($1,14 \pm 0,19$ mg/día) (Tabla 2; Fig. 14). Gila presentó una menor TCE respecto a CW 99 OL y CW 88 OL ($1,58 \pm 0,16$ mg/día), por lo que su MPSE fue menor que éstos. La TCE fue mayor en el segundo ($1,67 \pm 0,10$ mg/día) con respecto al primer año ($1,29 \pm 0,11$ mg/día) en todos los cultivares. Las diferencias entre cultivares en la TCE se trasladaron a diferencias en el MPSE, ya que CW 99 OL presentó los mayores MPSE ($23,96 \pm 0,56$ y $16,31 \pm 1,14$ mg) y Montola los menores ($16,90 \pm 2,08$ y $12,96 \pm 0,58$ mg) en el primer y segundo año respectivamente (Figs. 13 y 14). Los cultivares no difirieron en los DDA ($21,57 \pm 0,90$ DDA) en que alcanzaron el MPSE, es decir, la MF de sus frutos ni en el PLLE ($13,10 \pm 2,34$ días) (Tabla 2). El PLLE fue mayor el primer año ($17,37 \pm 1,31$ días) que el segundo ($8,83 \pm 0,49$ días) (Tabla 2). La MF se registró $24,66 \pm 0,66$ DDA y $18,47 \pm 0,46$ DDA en el primer y segundo año de ensayo, respectivamente (Tabla 2). La reducción en la magnitud del MPSE durante el segundo año de ensayo se asociaría entonces a un acortamiento del PLLE y no a una reducción de la TCE, ya que ésta última se incrementó en el segundo año en lugar de reducirse.

No hubo diferencias entre cultivares en el NCE en el primer año de ensayo (962 mil \pm 59 mil células; Fig. 15 A). El segundo año, los valores oscilaron desde 715 mil (\pm 73 mil) células en CW 99 OL hasta 1,06 millones (\pm 43 mil) de células en CW 88 OL (Fig. 15 B). Por lo tanto, las diferencias entre cultivares en la TCE no se asociaron a diferencias en el NCE fijadas.

El NCE se redujo sólo en CW 99 OL (35,7 %) y UC-1 (19,9 %) el segundo año respecto del primero (Cultivar x Año, Tabla 3, Fig. 15 A-B).

Tabla 2. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre los factores de dinámica de peso seco del embrión de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. DDA: días desde antesis en que se alcanzó el máximo peso seco del embrión (MPSE); TCE: tasa de crecimiento del embrión, PLLE: periodo de llenado del embrión y NCE: número de células del embrión.

	MPSE	TCE	PLLE	DDA	NCE
Cultivar	11,06**	4,05**	1,13ns	0,74ns	2,68ns
Año	148,41**	9,26**	38,92**	59,67**	3,80ns
Cultivar*Año	3,15*	0,76ns	1,14ns	1,35ns	5,96**

*significativo y ** altamente significativo y ns: no significativo

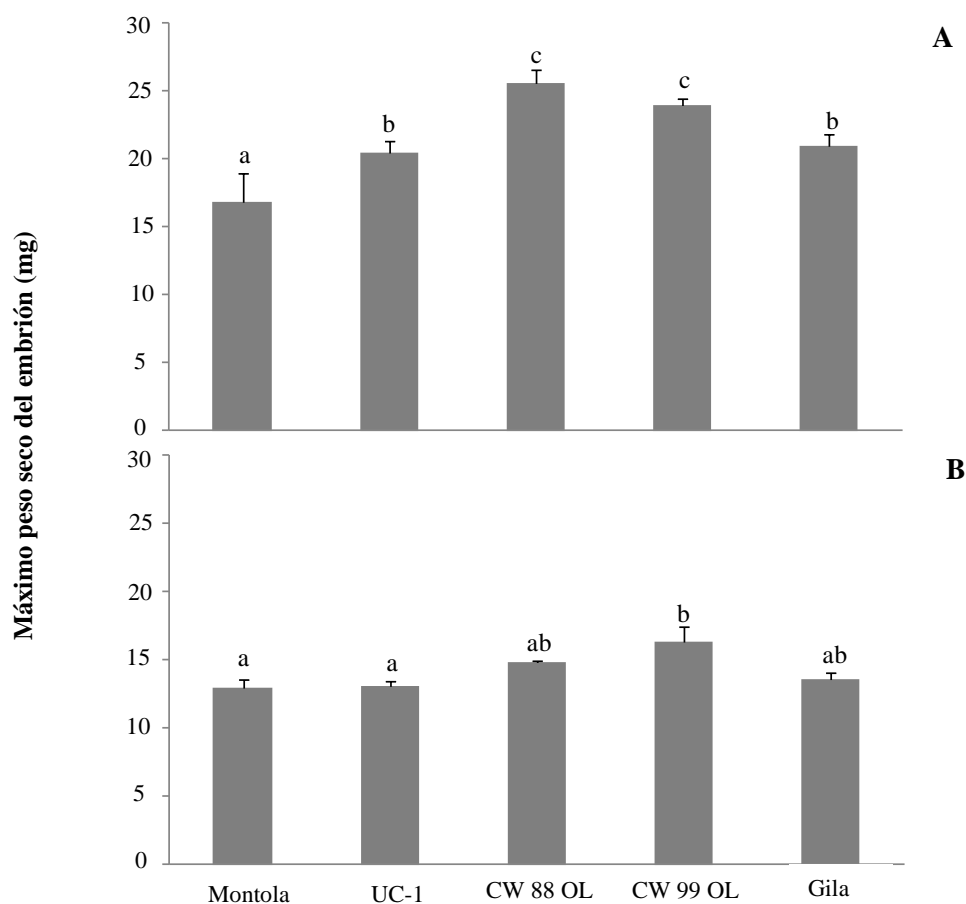


Figura 13. Máximo peso seco del embrión de cinco cultivares de cártamo durante dos años consecutivos **A.** 2012. Departamento de Agronomía-UNS. **B.** 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p > 0,05$). DMS: 2,85.

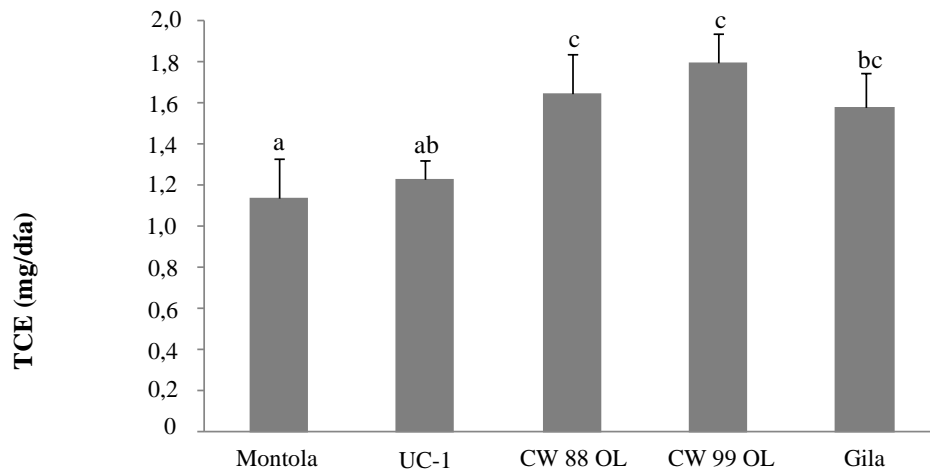


Figura 14. Tasa de crecimiento del embrión (TCE) de cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 0,41.

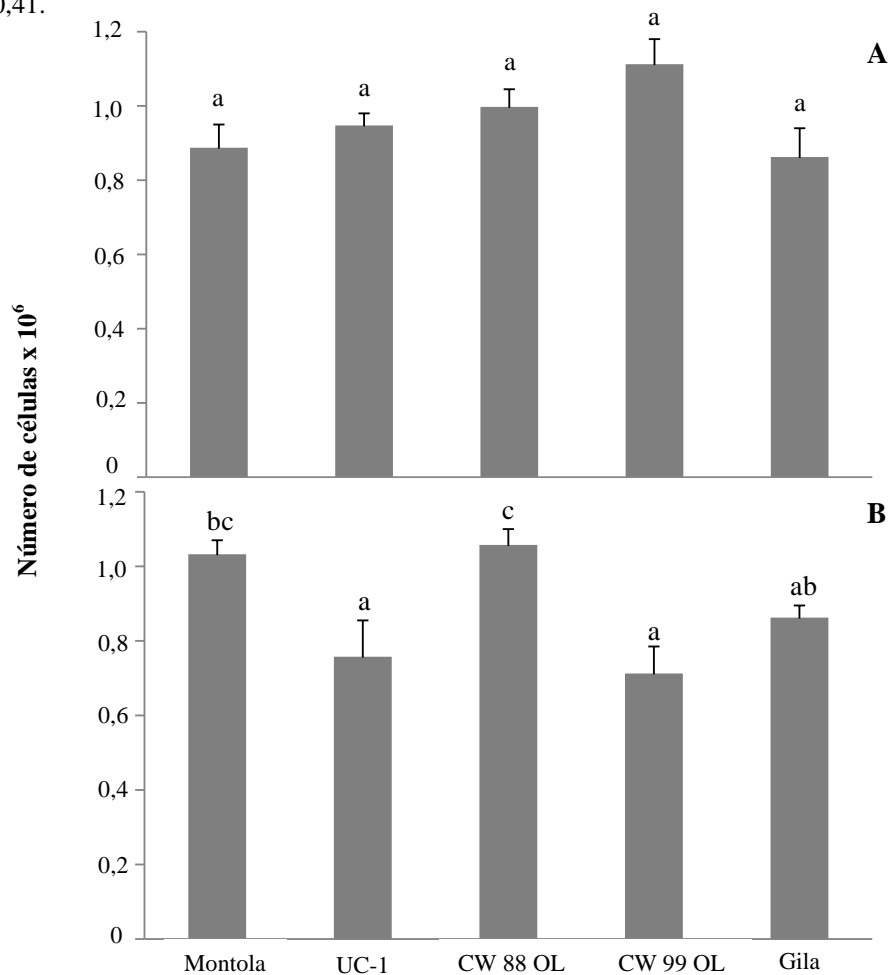


Figura 15. Número de células del embrión de cinco cultivares de cártamo durante dos años consecutivos. **A.** 2012. Departamento de Agronomía-UNS. **B.** 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 185693.

3.1.3 Peso seco final del fruto

Para la variable MPSF la interacción cultivar x año fue significativa (Tabla 3). La variabilidad entre genotipos así como las magnitudes del MPSF fueron menores en el segundo año de ensayo (Fig. 16 A-B).

CW 99 OL presentó mayor MPSF que Montola (entre el 24 y 42 % en el primer y segundo año respectivamente, Fig. 16 A-B). El MPSF fue entre un 18% y 35% menor en el segundo año con respecto al primero, siendo Montola y Gila las más estables (Fig. 16 A-B). La magnitud de dicha diferencia fue mayor en CW 88 OL (35 %) y CW 99 OL (29 %) (Cultivar x Año; Tabla 3 y Fig. 16 A-B).

Tabla 3. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre el máximo peso seco (MPSF) de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo.

	MPSF
Cultivar	13,59**
Año	122,46**
Cultivar*Año	3,46*

*significativo y ** altamente significativo y ns: no significativo

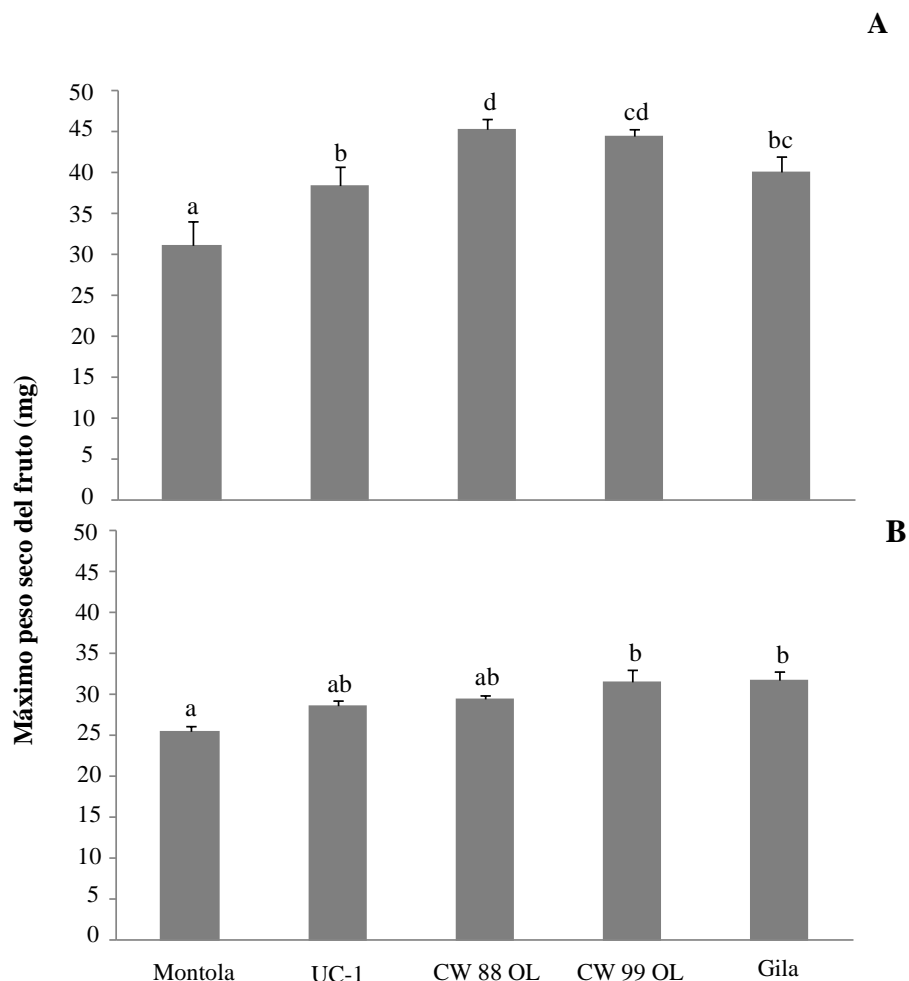


Figura 16. Máximo peso seco del fruto de cinco cultivares de cártamo durante dos años consecutivos **A.** 2012. Departamento de Agronomía-UNS. **B.** 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p > 0,05$). DMS: 4,46.

3.2 Dinámica de humedad del fruto, pericarpio y embrión

3.2.1 Dinámica del peso fresco y del contenido de agua del fruto, pericarpio y embrión

La evolución del peso fresco y contenido de agua en el tiempo ajustaron a funciones polinómicas de tercer grado, con valores de coeficientes de determinación (R^2) superiores a 0,75 ($p < 0,01$) para el pericarpio y 0,90 ($p < 0,01$) para el fruto y el embrión. La dinámica de humedad del fruto siguió el patrón de desarrollo descrito para la mayoría de los cultivos de granos. El pericarpio fue la parte del fruto que más contribuyó a la dinámica de humedad

del mismo, aportando el mayor peso fresco y contenido de agua en todos los cultivares estudiados (Figs. 17 y 18).

Se observa también que CW 88 OL, CW 99 OL y Gila presentaron los mayores pesos frescos del fruto y del pericarpio (Figs. 17 y 18 A-B-D), pero que CW 99 OL y CW 88 OL presentaron el mayor contenido de agua de los mismos (Figs. 17 y 18 F-G). Montola presentó el menor peso fresco y contenido de agua del fruto y del pericarpio en los dos años estudiados (Figs. 17 y 18 C-H). A su vez, tanto los pesos frescos como los contenidos de agua fueron menores durante el segundo año de ensayo, alcanzándose antes sus máximos valores (Figs. 17 y 18).

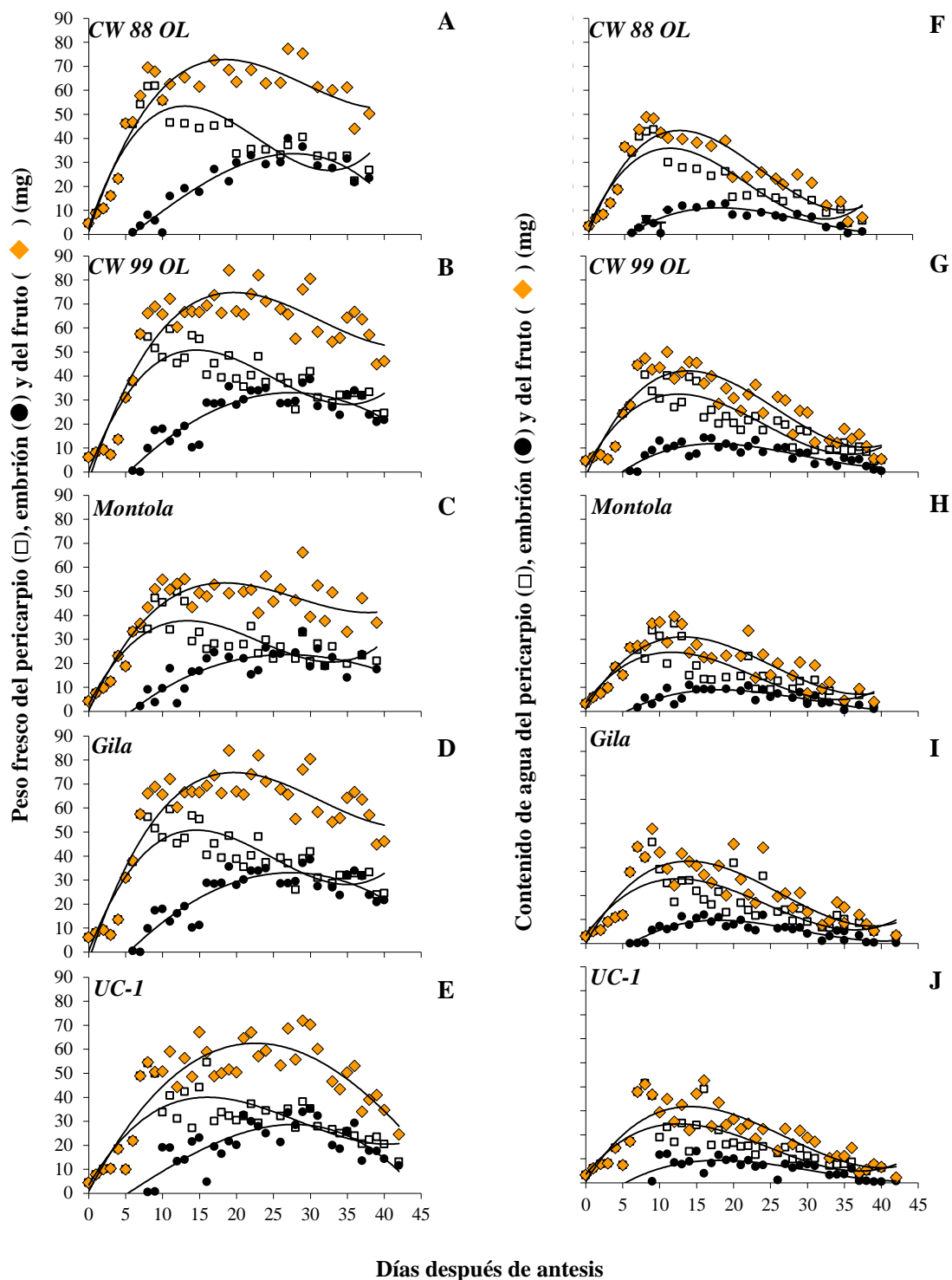


Figura 17. Dinámica del peso fresco (A-E) y del contenido de agua (F-J) del pericarpio, del embrión y del fruto de cinco cultivares de cártamo. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. Cada punto es el promedio de tres repeticiones. Los ajustes son significativos ($p < 0,05$).

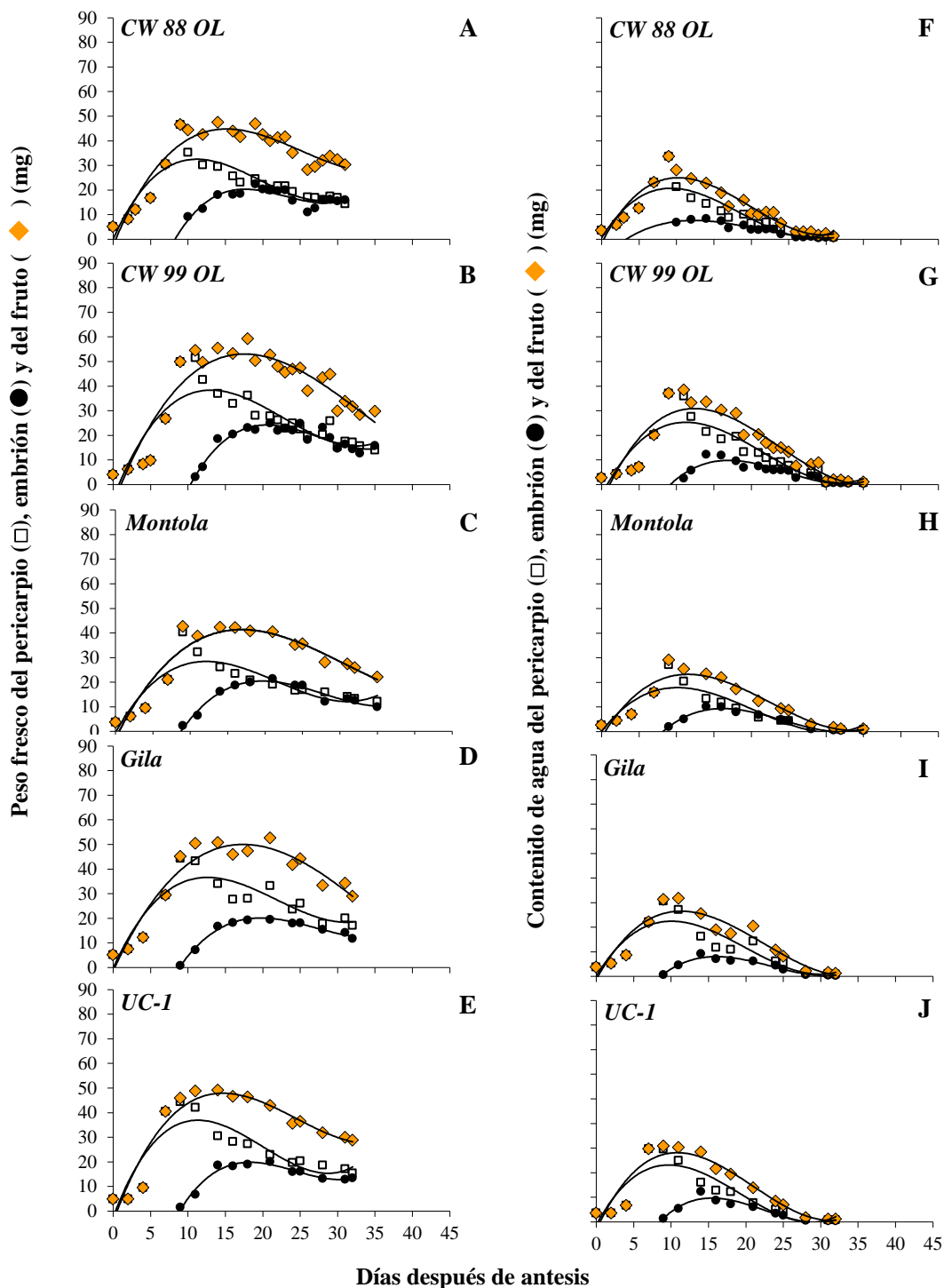


Figura 18. Dinámica del peso fresco (A-E) y del contenido de agua (F-J) del pericarpio, del embrión y del fruto de cinco cultivares de cártamo. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Cada punto es el promedio de tres repeticiones. Los ajustes son significativos ($p < 0,05$).

3.2.2 Dinámica de la concentración de agua del fruto, pericarpio y embrión

Los valores de concentración de agua en función del tiempo ajustaron a funciones polinómicas de tercer grado, con coeficientes de determinación (R^2) superiores a 0,90 ($p < 0,01$). Esta figura muestra nuevamente que el pericarpio fue el componente que más agua le aportó al fruto. A diferencia de las figuras de contenido de agua (Figs. 17 y 18 F-J) en que los valores al inicio del desarrollo del fruto eran despreciables, la concentración de agua del pericarpio y del fruto en ese mismo momento fue de alrededor del 90 %, ya que representa el contenido de agua relativo al peso en base fresca del fruto. Al ir acumulando materia seca, la concentración de agua comenzó a disminuir hasta alcanzar el valor correspondiente a madurez de cosecha (10-12%) (Fig. 19).

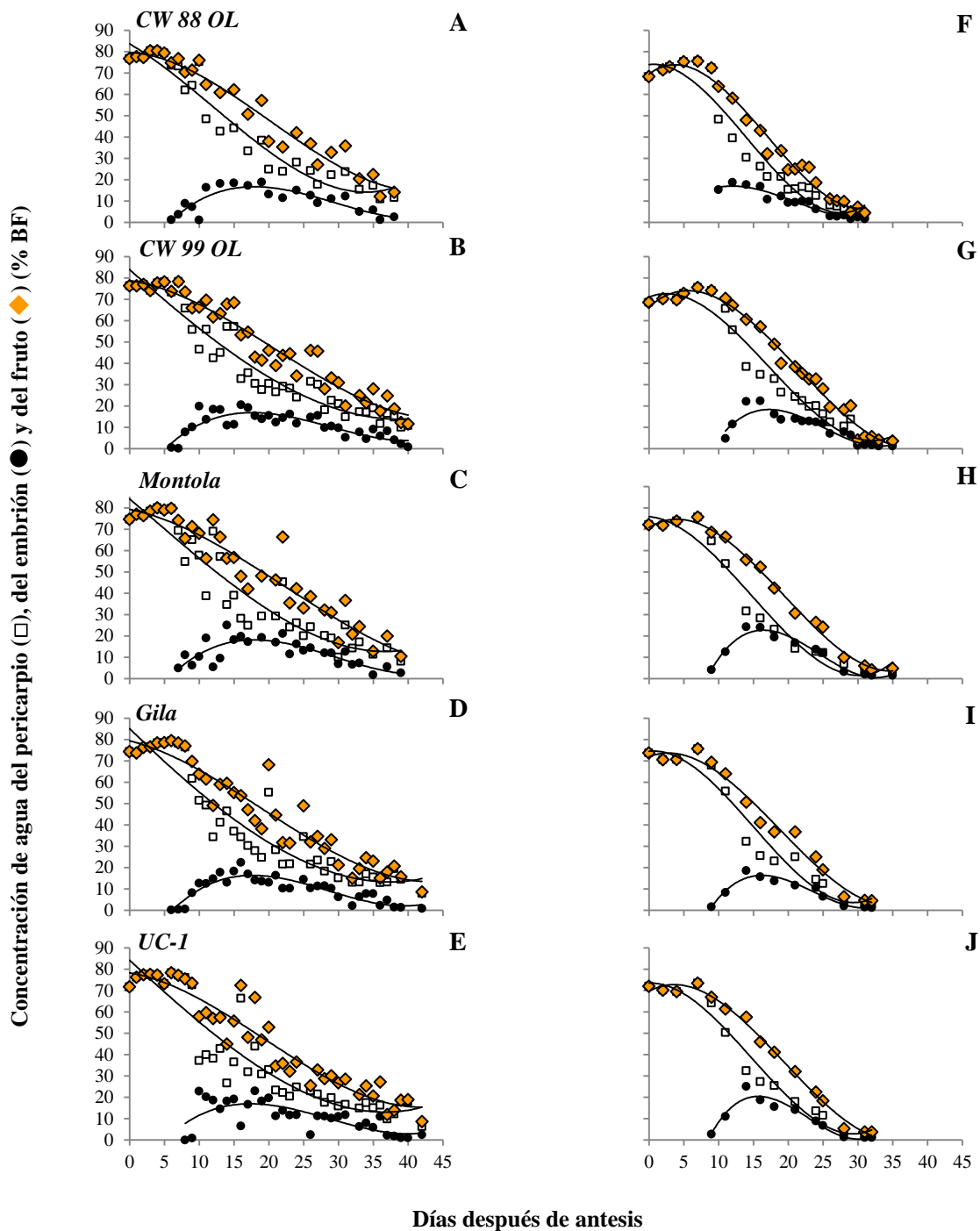


Figura 19. Evolución de la concentración de agua (%) del fruto, del pericarpio y del embrión en base fresca de cinco cultivares de cártamo desde la anthesis hasta la madurez de cosecha. **A-E** 2012. Departamento de Agronomía-UNS. **F-J** 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Cada punto es el promedio de tres repeticiones. Los ajustes son significativos ($p < 0,05$).

3.2.3 Factores determinantes de la dinámica de humedad del fruto, pericarpio y embrión

Para las variables MCAP, MCAE, MCAF y DDA en que se alcanzaron, la interacción cultivar x año no fue significativa (Tabla 4). El año fue la principal fuente de variación de los factores determinantes de la dinámica del contenido de agua del fruto, siendo menor la variabilidad entre genotipos (Tabla 4; Figs. 20 y 21).

Tabla 4. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre los factores de dinámica de contenido de agua del fruto de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. DDA: días desde anthesis en que se alcanzó el máximo contenido de agua (MCA).

	DDA			MCA		
	Pericarpio	Embrión	Fruto	Pericarpio	Embrión	Fruto
Cultivar	4,79**	1,55ns	3,02*	3,93**	2,99*	4,21**
Año	60,75**	3,48ns	33,33**	28,19**	7,96**	36,78**
Cultivar*Año	1,38ns	2,58ns	0,65ns	2,35ns	2,20ns	2,12ns

*significativo y ** altamente significativo y ns: no significativo

El MCAP se alcanzó entre $10,17 \pm 0,34$ DDA y $11,67 \pm 0,60$ DDA (Fig. 20 A) y el MCAF entre los $11,33 \pm 0,42$ DDA y los $13,17 \pm 0,60$ DDA (Fig. 20 B) en todos los cultivares, y dos días más tarde el primer año respecto del segundo (MCAP: $11,73 \pm 0,23$ y $9,93 \pm 0,18$ DDA; MCAF: $13,40 \pm 0,31$ y $11,40 \pm 0,24$ DDA). Considerando que el MCAF se alcanzó entre los 11 y 13 DDA, que el PLLE fue de 13 días y que el embrión comenzó su desarrollo alrededor de los 9 DDA, entonces el fruto alcanzó el MCAF cuando se había completado entre el 15 y 30% del PLLE. El MCAE se alcanzó a los $16,13 \pm 1,11$ DDA en todos los cultivares y en ambos años (Tabla 4).

A su vez, considerando que el MCAP se redujo en el segundo año y que también lo hizo el PLLE, y que el MCHP se correlacionó positiva y significativamente con el MPSE (r

= 0,54**) y el MPSF ($r = 0,69^{**}$), se puede inferir que dicha reducción en el MCAP estaría asociada a un acortamiento del PLLE que de alguna manera reduciría el MPSE y el MPSF.

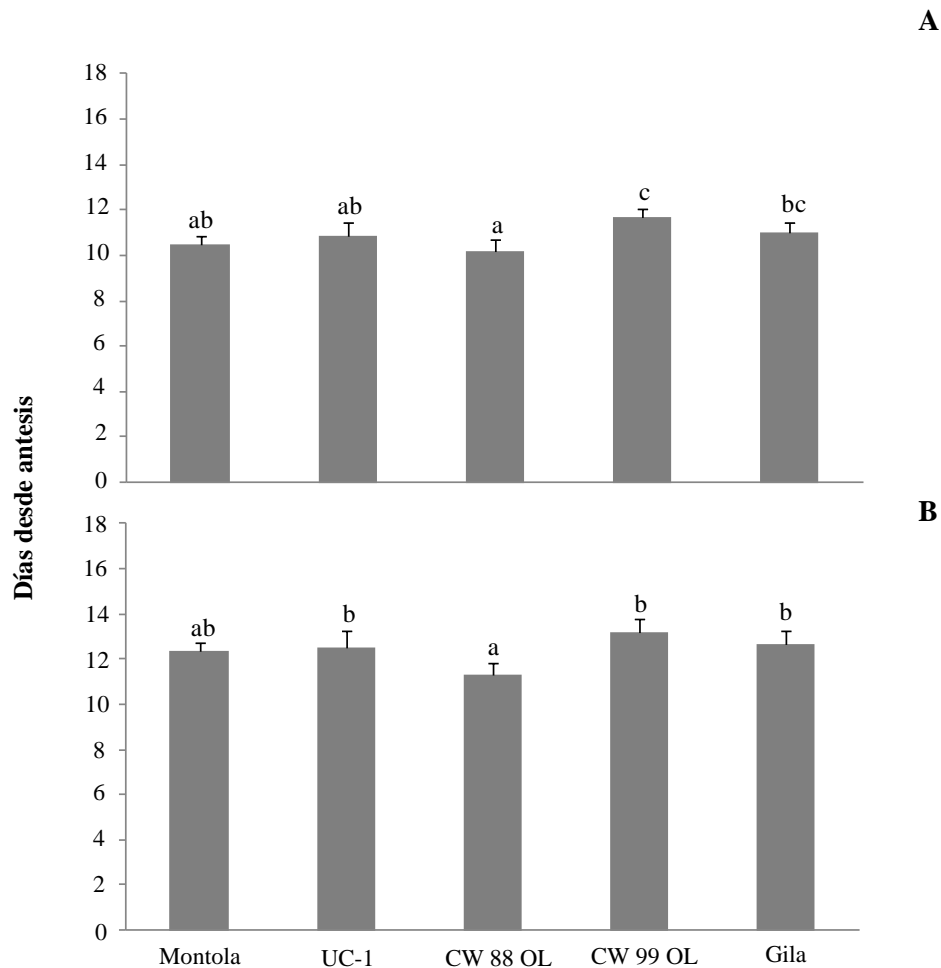


Figura 20. Días desde antesis en que se alcanzó **A.** el máximo contenido de agua del pericarpio y **B.** del fruto en cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p > 0,05$). DMS: 1,14 (**A**); 0,76 (**B**).

El MCAP y el MCAF fue aproximadamente un 39% mayor en CW 99 OL que en Montola (Fig. 21 A y C). El MCAE fue entre un 62 y 64% inferior que el MCAP en todos los cultivares (Fig. 21 A-B). El MCAP ($29,99 \pm 1,76$ y $21,84 \pm 0,83$ mg), MCAE ($10,51 \pm 0,43$ y $9,25 \pm 0,32$ mg) y MCAF ($37,50 \pm 2,08$ y $26,72 \pm 0,88$ mg) fueron mayores el primer año que el segundo año (Tabla 4).

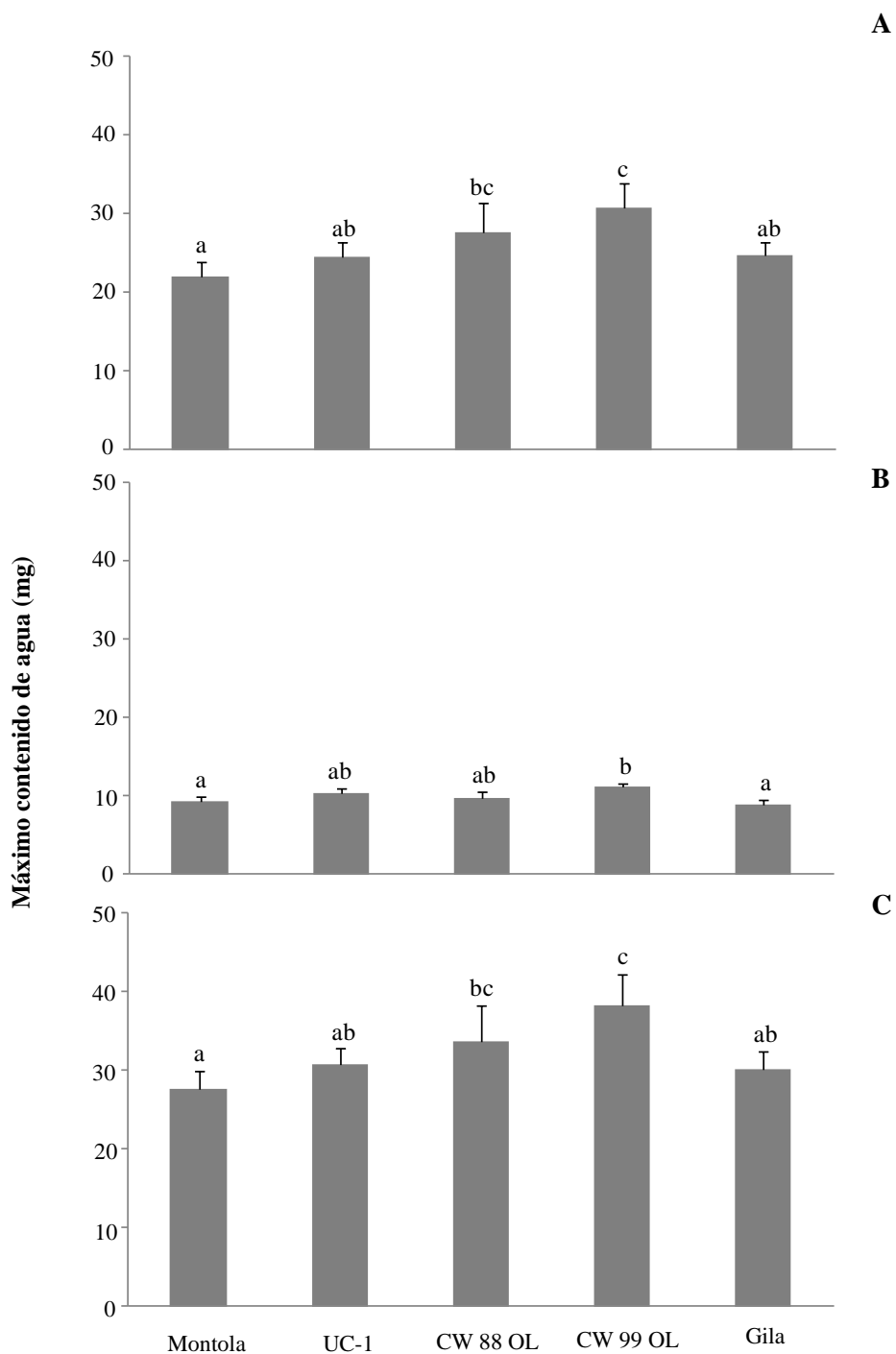


Figura 21. Máximo contenido de agua **A.** del pericarpio (MCAP), **B.** del embrión (MCAE) y **C.** del fruto (MCAF) de cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p > 0,05$). DMS: 5,06 (A); 1,47 (B); 5,86 (C).

La concentración de agua con que se alcanzó el MPSP presentó interacción cultivar x año significativa, mientras que la correspondiente al MPSE no presentó interacción (Tabla 5).

La concentración de agua con que se alcanzó el MPSP fue similar entre genotipos en el primer año ($63,00 \pm 2,73$ %; Fig. 22 A), mientras que en el segundo año fue inferior en Gila y CW 88 OL respecto a los demás cultivares (Fig. 22 B; Cultivar x Año, Tabla 5).

CW 99 OL alcanzó la MF con un $43,75 \pm 1,79$ % de agua del fruto, mientras que en los restantes cultivares dicho estadio se registró con un 36 a 39 % (Fig. 23). La concentración de agua del fruto en MF fue un 10 % superior el segundo año ($40,60 \pm 1,21$ %) respecto del primero ($36,69 \pm 1,43$ %; Tabla 5).

Tabla 5. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre la concentración de agua del fruto (% de agua) al momento de alcanzar el máximo peso seco del pericarpio (MPSP) y del embrión (MPSE) de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo.

	% de Agua	
	MPSP	MPSE
Cultivar	3,17*	3,13*
Año	4,33*	5,48*
Cultivar*Año	2,87*	0,66ns

* $p \leq 0,05$, ns $p > 0,05$

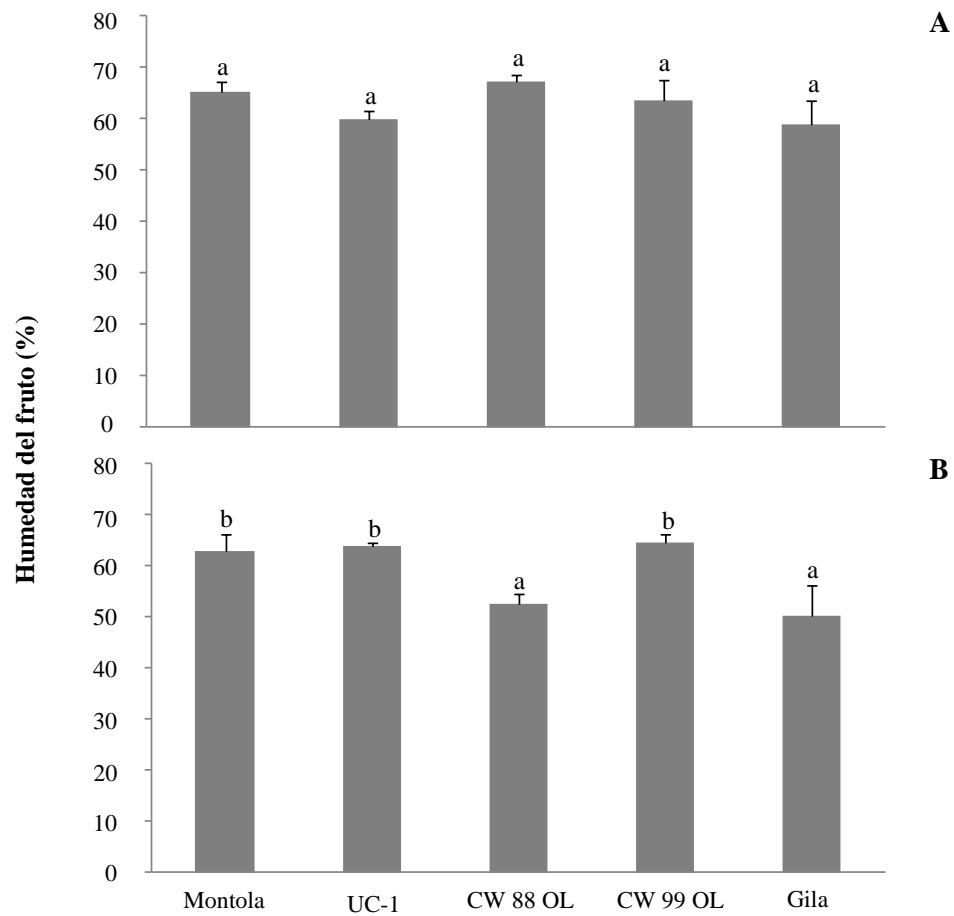


Figura 22. Humedad del fruto (%) al registrarse el máximo peso seco del pericarpio en cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. **A.** 2012. Departamento de Agronomía-UNS y **B.** 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p>0,05$). DMS: 9,20.

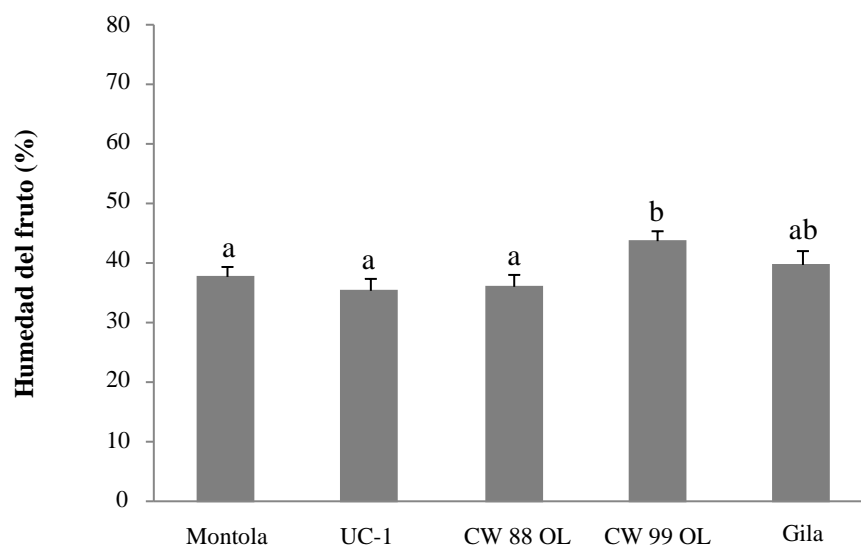


Figura 23. Humedad del fruto (%) al registrarse el máximo peso seco del embrión de cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p > 0,05$). DMS: 5,50.

La variable TSF no presentó interacción cultivar x año (Tabla 6). CW 99 OL presentó la mayor TSF ($1,54 \pm 0,17$ mg/día), mientras que en el resto de los cultivares fue de $1,13 \pm 0,12$ mg/día (Fig. 24; Tabla 6). El segundo año presentó una mayor TSF ($1,36 \pm 0,04$ mg/día) respecto del primero ($1,06 \pm 0,10$ mg/día) (Tabla 6).

Tabla 6. Valores de F del ANDEVA para los efectos año, cultivar y su interacción sobre la tasa de secado del fruto de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo.

	Tasa de secado
Cultivar	3,32*
Año	9,96**
Cultivar*Año	1,75ns

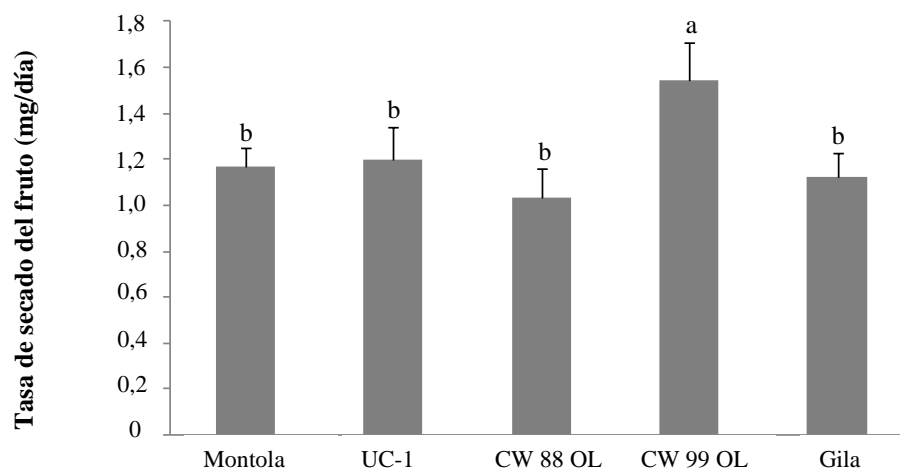


Figura 24. Tasa de secado del fruto (mg/día) de cinco cultivares de cártamo promediados sobre dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS y 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo. Barras coronadas con la misma letra no difieren estadísticamente ($p > 0,05$). DMS: 0,31.

3.3 Relación entre los factores de crecimiento del fruto y su peso seco final

La mayoría de los factores del fruto presentaron un gran efecto del año (Figs.25 A-H y 26 A-G). Así por ejemplo, el NCP no presentó relación alguna con el MPSF en ninguno de los dos años (Fig. 25 C). Por el contrario, al realizar el análisis con los datos de los dos años la relación resultaba positiva (Fig. 25 C). La TCE (Fig. 25 F) se asoció positivamente con el MPSF tanto el primer año como el segundo, pero esa relación se vio enmascarada por el efecto del año.

El MCAP y el MCAF se relacionaron positivamente con el MPSF en todos los casos (Fig. 26 D-F).

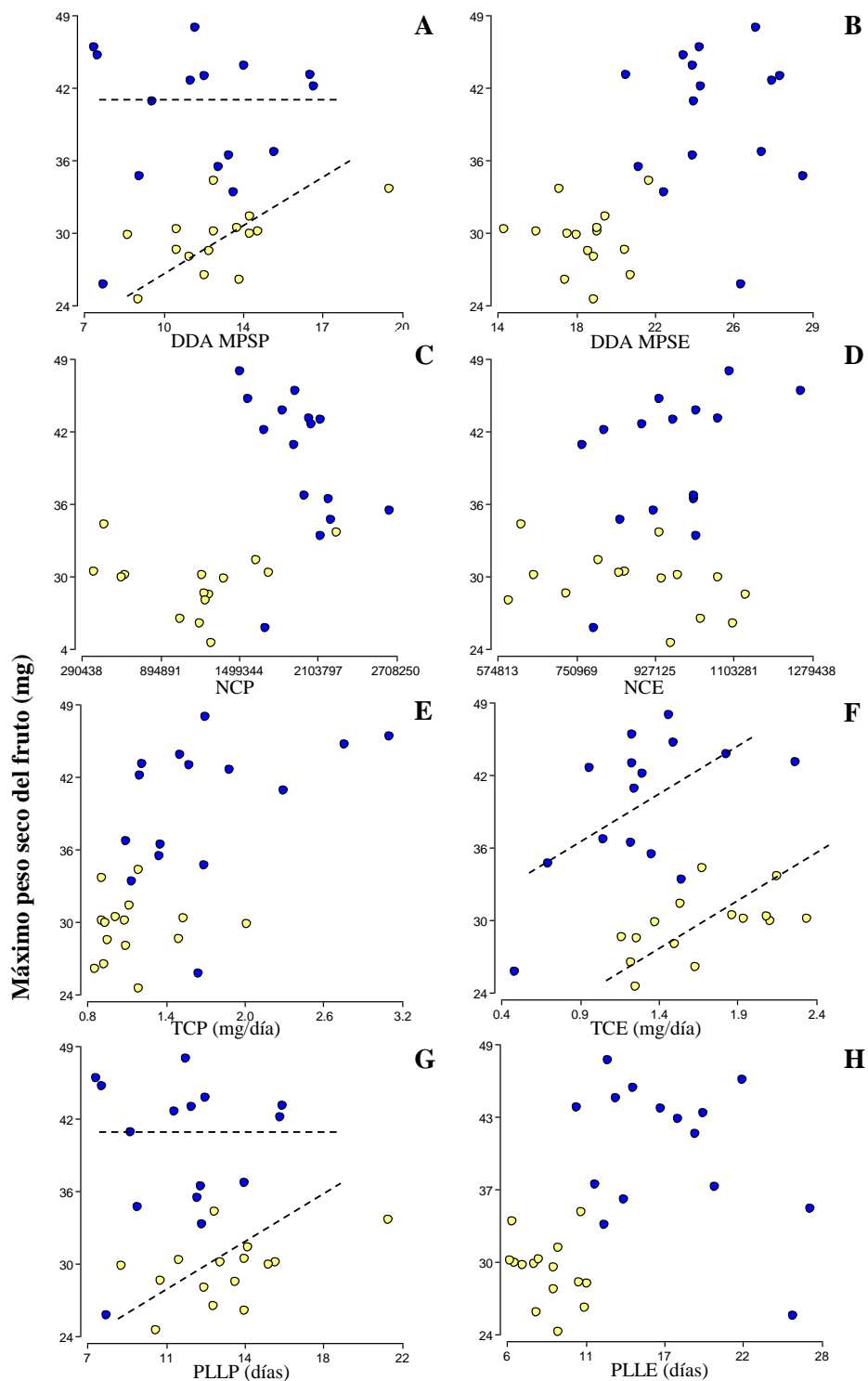


Figura 25. Relación entre el máximo peso seco del fruto y **A-B.** los DDA en que se alcanzó el MPSP y el MPSE, **C-D.** el número de células del pericarpio (NCP) y del embrión (NCE), **E-F.** la tasa de crecimiento del pericarpio (TCP), del embrión (TCE) y **G-H.** el periodo del llenado del pericarpio (PLLP) y del embrión (PLLE), en cinco cultivares de cártamo durante dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS (Círculos azules). 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo (Círculos amarillos). Las rectas indican el tipo de asociación según el año.

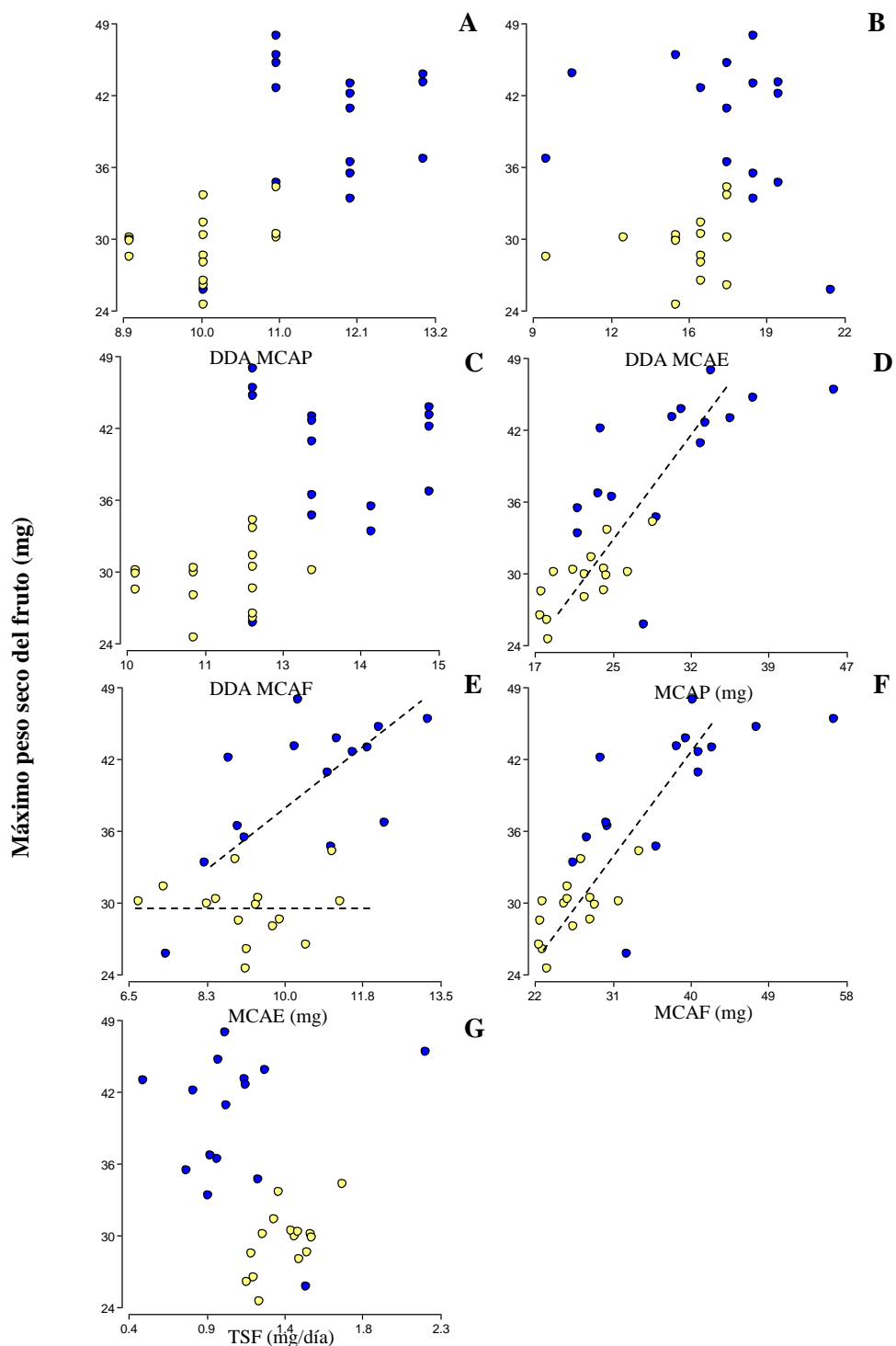


Figura 26. Relación entre el máximo peso seco del fruto y **A-B-C.** los DDA en que se alcanzó el máximo contenido de agua del pericarpio (MCAP), del embrión (MCAE) y del fruto (MCAF) respectivamente, **D-E-F.** el MCAP, el MCAE y el MCAF, y **G.** la tasa de secado del fruto (TSF) en cinco cultivares de cártamo durante dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS (Círculos azules). 2013. Asociación de Cooperativas Argentinas-ACA Cabildo (Círculos amarillos). Las rectas indican el tipo de asociación según el año o en ambos años.

Debido al gran efecto del año sobre las correlaciones de las fig. 25 y 26, se realizaron los análisis de correlación con los valores de las variables estandarizadas por año (Tabla 7).

La estandarización se realizó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$x \text{ estandarizada} = \frac{x - \bar{x}}{sd(x)},$$

donde x es el valor obtenido de la repetición 1, 2 o 3 de la variable observada para el primer o segundo año, \bar{x} es la media de x del primer o segundo año y $sd(x)$ es el desvío de x para el primer o segundo año.

El MPSF se correlacionó con el MCAF, el MCAP y con la TCE (Tabla 7). El MCAP y MCAF presentaron similares coeficientes de correlación con el MPSF (Tabla 7), lo que era esperable dada la alta correlación entre ambos factores por ser el pericarpio el componente que más humedad le aportó al fruto.

Si bien las variables mencionadas anteriormente fueron las que se correlacionaron significativamente con el MPSF, estas correlaciones están basadas en los efectos genéticos al haber quitado el efecto del año. Considerando las diferencias entre años en cada una de las variables obtenidas del ANDEVA, se podría inferir que condiciones ambientales desfavorables como la escasez de precipitaciones que reduzcan el NCP, la TCP (Tabla 1), el PLLE (Tabla 2) y el MCAP y/o MCAF (Tabla 4) disminuirían el MPSF (Tabla 3). Esto último se explicaría por el hecho que el MCAP se correlaciona con el MPSP ($r = 0,63^{**}$) y con el MPSF ($r = 0,87^{**}$). No fue posible realizar un análisis de correlación entre años quitando el efecto del cultivar por no contar con más años de estudio que permitiesen un mayor número de repeticiones por cultivar.

Tabla 7. Coeficientes de correlación de Pearson de las variables de la dinámica de peso seco, dinámica de humedad y número de células del pericarpio, del embrión y del fruto con el peso seco final del fruto de cinco cultivares de cártamo correspondientes a dos ciclos de crecimiento. 2012. Departamento de Agronomía-UNS. 2013. ACA Cabildo. MPSF: máximo peso seco del fruto. **: correlación altamente significativa, ns: no significativa. Los valores de las variables fueron estandarizados por año.

Variables estandarizadas	Máximo peso seco del fruto
Días desde antesis	
Máximo peso seco del pericarpio	ns
Máximo peso seco del embrión	ns
Número de células del pericarpio	ns
Número de células del embrión	ns
Tasa de crecimiento del pericarpio	ns
Tasa de crecimiento del embrión	0,55**
Período de llenado efectivo del pericarpio	ns
Período de llenado efectivo del embrión	ns
Días desde antesis	
Máximo contenido de agua del pericarpio	ns
Máximo contenido de agua del embrión	ns
Máximo contenido de agua del fruto	ns
Máximo contenido de agua del pericarpio	0,69**
Máximo contenido de agua del embrión	ns
Máximo contenido de agua del fruto	0,66**
Tasa de secado del fruto	ns

4 DISCUSIÓN

4.1 Dinámica de crecimiento del fruto

La dinámica de acumulación de peso seco del fruto de cártamo y de sus partes constitutivas fue similar a lo observado en la mayoría de los cultivos de granos (Egli, 1998; Franchini *et al.*, 2014; Lindström y Hernández, 2015). Así, el desarrollo del fruto comenzó con el crecimiento del pericarpio, el cual alcanzó su máximo peso seco y contenido de agua prácticamente al mismo tiempo, entre 10 y 12 DDA. Por el contrario, Rondanini *et al.* (2009) y Lindström (2012) determinaron que el máximo contenido de agua y/o volumen del pericarpio de girasol se alcanzaba entre 5 y 7 días antes que se registrara su máximo peso seco. El peso seco del pericarpio de los frutos secos está representado fundamentalmente por los carbohidratos estructurales presentes en sus paredes secundarias (Kephart y Buxton, 1993). El ingreso de agua y aumento de volumen celular cesa cuando se inicia el depósito de paredes secundarias (Esau, 1977). Por lo tanto, en cártamo el ingreso final de agua estaría restringido a las células no lignificadas del parénquima externo (ENEPE, Figs. 3 (pág. 4) y 27 B).

La dinámica de acumulación de peso seco del embrión de cártamo fue similar a la observada en otros cultivos como soja (Bils y Howell, 1963; Guldan y Brun, 1985), trigo (Wardlaw, 1970; Gao *et al.*, 1993; Calderini *et al.*, 2007; Lizana *et al.*, 2007), maíz (Reddy y Daynard, 1983; Jones *et al.*, 1996), arroz (Kailasam *et al.*, 1989) y girasol (Rondanini *et al.*, 2009; Lindström y Hernández, 2015). El MPSE se registró a los 22 DDA y el PLLE abarcó 13 días en todos los cultivares. Por lo tanto, la fase lag de crecimiento del embrión habría concluido 9 DDA, y la fase lineal 7 días después de que se registrara el MCAE (16 DDA).

La dinámica de humedad del fruto de cártamo siguió el patrón descrito por Egli (1998) para soja e intervino en la regulación de su desarrollo. Al igual que en girasol (Rondanini *et al.*, 2009), el pericarpio fue la parte que más contribuyó a la dinámica de humedad del fruto en todos los cultivares y en los dos años estudiados, aportando el mayor

peso fresco, contenido y concentración de agua. Alrededor del 75 a 80 % del agua del fruto se encontraba en el pericarpio cuando el fruto alcanzó su máximo contenido de agua.

El cártamo alcanzó el MCAF cuando se había completado entre el 15 y 30 % del PLLE, similar a lo hallado en girasol (Rondanini *et al.*, 2009). En trigo y maíz, el MCAF se alcanzó a la mitad del PLLE (Borrás *et al.*, 2004; Altenbach *et al.*, 2003; Gooding *et al.*, 2003), mientras que en soja se registró mucho más tarde, cerca de la MF (Fraser *et al.*, 1982; Swank *et al.*, 1987; Egli *et al.*, 1987).

4.2 Variación Genética

Las diferencias entre cultivares en el MPSP estuvieron asociadas a una tendencia similar en el PLLP (Fig. 11 A-B, pág. 28). Así, las menores magnitudes del PLLP y del MPSP se registraron en Montola (11 días y 13,4 mg respectivamente) y las mayores en Gila (14 días y 18,7 mg). En girasol, Mantese *et al.* (2006) encontraron que el PLLP difirió en tres cultivares con diferentes contenidos de aceite. Estos autores observaron que las diferencias en el MPSP entre los cultivares de girasol estaban asociadas a diferencias significativas en la TCP y el PLLP. El mayor rango de variación en el MPSP (26, 40 y 72 mg respectivamente) entre los cultivares de girasol analizados por Mantese *et al.* (2006) con respecto al de los cultivares de cártamo (13,4; 16,9; 17,3; 18 y 18,7 mg) incluidos en esta tesis podrían explicar estos resultados.

En diversos cultivos se ha concluido que la TCE se encuentra bajo control genético (Egli, 1998) y las diferencias genéticas en la TCE están reguladas principalmente por el número de células del embrión o endosperma, como por ejemplo en soja (Egli *et al.*, 1989), maíz (Jones *et al.*, 1996) y trigo (Jenner y Rathjen, 1978). En cártamo, las diferencias entre cultivares en la TCE se trasladaron a diferencias en el MPSE, pero no se asociaron a diferencias en el NCE fijadas (Figs. 13, 14 (Pág. 31) y 15 (pág. 32)). Por lo tanto el NCE no sería el único factor involucrado en la determinación de las diferencias entre cultivares en la TCE. Así, el efecto materno sobre el peso final de semillas de arvejas estaba relacionada con el número de células fijadas en los cotiledones, el volumen celular medio y el nivel de endoreduplicación (Lemontey *et al.*, 2000).

En soja (Egli *et al.*, 1989) y girasol (Lindström *et al.*, 2006) se comprobó que la TCE se correlacionaba positivamente con el NCE, y que estas dos variables dependían del genotipo, pero podían ser modificados por condiciones de estrés lumínico (ej.: sombreado) que reducían la habilidad de la planta (menor relación fuente/destino) para suplir de asimilados al embrión durante la fase lineal de crecimiento del mismo. La TCE sigue una curva de saturación, y los cambios que se pueden producir en dicha tasa, como consecuencia de variaciones en el suministro de asimilados, depende de su concentración inicial. Un incremento en la disponibilidad de asimilados no va a incrementar la TCE, si ésta se encuentra en la parte de saturación de la curva, ya que el crecimiento del mismo estaría limitado por el tamaño de los destinos (número de células de los cotiledones; Egli y Bruening, 2001). Por el contrario, un aumento en el suministro de asimilados incrementará la TCE si la concentración inicial es inferior al valor de saturación (Lindström, 2012). En conclusión, el número de células que se fijan en el embrión determina su tasa de crecimiento potencial, el que sólo será alcanzado bajo condiciones óptimas de desarrollo del cultivo.

4.3 Variación Ambiental

El uso consuntivo total del cártamo fue de 473 mm durante todo el ciclo del cultivo en un campo situado en las cercanías de Embajador Martini, Provincia de la Pampa (S 35° 31' W 64° 16') y en el mes de noviembre fue de 7,9 mm por día (Corró Molas y Ghironi, 2013). Esto nos permite inferir que el registro y la distribución de las precipitaciones fueron más favorables para el desarrollo del cultivo en el año 2012, ya que en noviembre y diciembre las precipitaciones totalizaron 266 mm y 31 mm en 2012 y 2013, respectivamente (Fig. 8, pág. 23).

Una de las estrategias que las plantas pueden adoptar bajo condiciones de estrés es disminuir su crecimiento. La habilidad para reducir la tasa de división celular bajo condiciones desfavorables permite conservar la energía para propósitos defensivos (May *et al.*, 1998). En esta tesis, la reducción del MPSP durante el segundo año de ensayo estuvo asociada a una menor TCP como consecuencia de un menor NCP (Tabla 1, pág. 27), las

que se encuentran fijadas en la pared del ovario al momento de la antesis (Franchini *et al.*, 2014). Las menores precipitaciones registradas en el mes de noviembre de 2013 (Fig. 8, pág. 23) que es cuando se produce la diferenciación de los primordios florales, y que incluye la actividad meristemática de la pared del ovario (Franchini, datos no publicados), explicarían estos resultados. Es decir, que el efecto de un estrés sobre el crecimiento de un fruto depende del estado de desarrollo en que se encuentran las estructuras reproductivas del cultivo cuando el mismo actúa o es aplicado. En girasol, el sombreado durante 10 días previos a antesis redujo el NCP y el volumen final del fruto mientras que el mismo estrés aplicado durante los 10 días posteriores a la antesis sólo redujo el grosor de las paredes celulares del pericarpio (Lindström *et al.*, 2007).

En el segundo año de ensayo, la reducción en la magnitud del MPSE (Fig. 13, pág. 31) estuvo asociada a un acortamiento del PLLE (Tabla 2, pág. 31) y no a una reducción en la TCE, ya que la misma fue superior en el segundo año de ensayo ($1,67 \pm 0,10$ mg/día) con respecto al primero ($1,29 \pm 0,11$ mg/día). El estrés generado por la reducción significativa de las precipitaciones durante el mes de diciembre, que es cuando se produce el llenado del fruto, de 2013 (Fig. 8, pág. 23) habría acelerado la senescencia foliar y, por ende, disminuido la duración del PLLE. (Egli, 1998). Esto concuerda con lo observado en soja (Egli, 1998), cebada y trigo (Brooks *et al.*, 1982) y maíz (Jurgens *et al.*, 1978). A su vez, la reducción en el MCAP de cártamo observada en el 2013 estaría asociada a un menor volumen del pericarpio, que se habría constituido en una limitante física para el desarrollo del embrión, acortando la duración del PLLE. El embrión podrá crecer hasta toparse con la cavidad interna del pericarpio que está esclerificada, por lo que cuanto menor sea el volumen del mismo, menor espacio tendrá el embrión para desarrollarse (Fig. 27 B). En este sentido, el MCAP se correlacionó con el MPSE y el MPSF. Estos resultados coinciden con lo observado por Cantagallo *et al.* (2004) y Lindström (2012) en girasol. Estos autores concluyeron que una reducción en la disponibilidad de asimilados en un periodo previo a la etapa del llenado del fruto, durante la cual se produce el desarrollo del ovario y del pericarpio, incidiría sobre el peso de los frutos.

Un estrés aplicado durante la floración y/o el desarrollo temprano del embrión puede tener efectos drásticos sobre el potencial de rendimiento a través de la inducción del aborto de embriones inmaduros, pero compensar la tasa de crecimiento del fruto de los frutos restantes (Stephenson, 1981; Aguirrezábal *et al.*, 1996; Cantagallo, 2000). En un ensayo comparativo de rendimiento de cártamo que incluía los mismos cultivares realizado en el campo experimental de ACA, Cabildo durante los años 2012 y 2013, se observó una reducción significativa en el rendimiento en el segundo año de ensayo, como consecuencia de un menor número de frutos llenos y no del peso de los frutos. El aborto de embriones generado por la escasez de precipitaciones de noviembre y diciembre de 2013 permitió que los frutos que no abortaron alcanzaran un peso similar y en algunos casos superior al registrado en 2012 (Franchini, datos no publicados). Probablemente, el aborto de embriones haya permitido que la TCE de los frutos restantes fuera mayor en todos los cultivares durante el segundo año. El estrés hídrico en soja (Meckel *et al.*, 1984), maíz (Quarter *et al.*, 1987) y cebada (Samarah, 2005) redujo el número de frutos por planta (Egli, 1998) pero no la tasa ni el peso final de los frutos restantes que resultó similar al de las plantas no estresadas.

4.4 Factores determinantes del peso seco del fruto

El MCAF y el MCAP, se correlacionaron con el MPSF. Así por ejemplo, las diferencias (24 a 42 %) en el MPSF entre CW 99 OL y Montola (Fig. 16, pág. 34) estuvieron asociadas a diferencias (39 %) en el mismo sentido en el MCAF y el MCAP (Fig. 21 A y C, pág. 42). Esta asociación se explicaría porque el MCAP se alcanza casi simultáneamente con el MPSP, definiéndose en ese momento el volumen y peso potencial del embrión. Es decir, que el desarrollo alcanzado por el pericarpio condicionaría el posterior desarrollo de la semilla y, por ende, el peso y estructura final del fruto. En este sentido, Franchini *et al.* (2014) observaron que el volumen del fruto y el peso del pericarpio de cártamo se correlacionaban positivamente. Mantese *et al.* (2006) propusieron que el volumen del ovario y la posterior tasa y duración del crecimiento del pericarpio de girasol podrían incidir sobre la concentración de aceite del embrión. Por su parte, Mantese *et al.*

(2007) y Rondanini *et al.* (2009) observaron que el MCAP se correlacionaba con el MPSF. Relaciones similares fueron determinadas en trigo (Calderini *et al.*, 2007; Hasan *et al.*, 2011) y en maíz (Borrás *et al.*, 2004). Los mecanismos involucrados podrían estar regulados por las expansinas de las paredes celulares tal como explican Brummell *et al.* (1999) en tomate. Las expansinas, proteínas que regulan la extensibilidad de las paredes celulares (McQueen-Mason *et al.*, 1992), intervienen en los mecanismos moleculares que regulan el peso de los frutos. Estas proteínas relajan las cadenas de celulosa y hemicelulosa de las paredes permitiendo así su elongación en respuesta a la presión de turgencia. En trigo se han encontrado asociaciones entre patrones de expresión de genes de expansinas y la extensión de los tejidos durante el desarrollo de los frutos. Los estudios realizados hasta el presente en trigo apoyan la hipótesis que las expansinas tendrían un rol importante en el crecimiento del pericarpio, regulando la elongación y posiblemente, el contenido hídrico máximo de sus frutos (Calderini *et al.*, 2007).

El análisis de correlación (Tabla 7, pág. 50) confirmó que la TCE, el MCAP y el MCAF fueron los factores determinantes de la variación entre genotipos en el MPSF. Los resultados de esta tesis también nos permiten inferir que un estrés que reduzca el NCP, la TCP (Tabla 1, pág. 27), el PLLE (Tabla 2, pág. 31) y el MCAP y/o MCAF (Tabla 4, pág. 40) disminuirá el MPSF (Tabla 3, pág. 33). Al incrementarse el MCAP aumenta el MPSP y, en consecuencia, el MPSF.

Un mayor NCE determina un mayor MPSE en todos los cultivos de granos bajo condiciones óptimas de desarrollo. Que esta aseveración se cumpla en cártamo también depende del volumen delimitado por el esclerénquima interno del pericarpio (Fig. 27 B), cuyo desarrollo finaliza cuando el embrión es aún muy pequeño. Es decir, que el peso potencial del embrión quedaría determinado no sólo por el NCE sino también por el volumen y peso final que alcanza el pericarpio. El embrión ocupará o no el volumen delimitado por el pericarpio según las condiciones ambientales reinantes durante el periodo de llenado del mismo. La rigidez de los estratos esclerificados de paredes muy gruesas del parénquima interno del pericarpio de cártamo no permiten que los mismos sean comprimidos por el embrión en desarrollo (Franchini *et al.*, 2014). Por el contrario, los

tejidos esclerificados del pericarpio de girasol se encuentran inmediatamente por debajo de la epidermis externa (Fig. 27 A) (Lindström *et al.*, 2007), por lo que el embrión puede aumentar su volumen en mayor proporción, comprimiendo el parénquima interno y llegando a reducir el espesor del pericarpio casi en un 50 % (Lindström *et al.*, 2007).

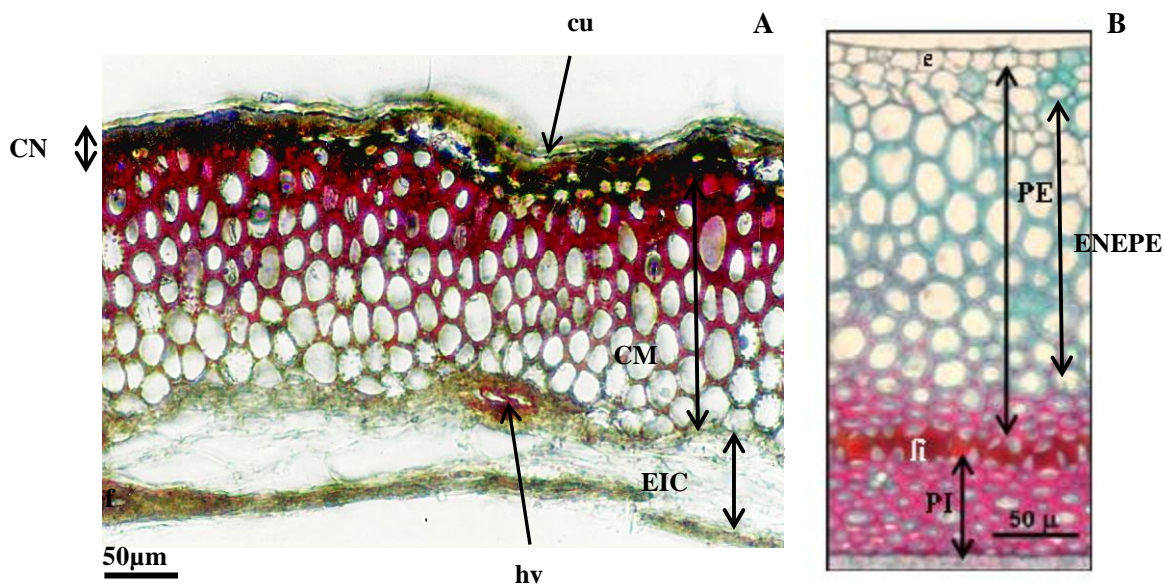


Figura 27. Sección transversal del pericarpio de un fruto maduro de **A.** girasol y **B.** cártamo. cu: cutícula. CM: capa media. CN: capa negra. EIC: estratos internos comprimidos. ENEPE: estratos no esclerificados del PE. f: haces de fibras. fi: capa de fitomelanina. Hv: haz vascular comprimido. PE: parénquima externo. PI: parénquima interno.

4.5 Madurez fisiológica

La MF se alcanzó entre el 36 y 44 % de agua del fruto en cártamo, registrándose los mayores valores en Gila y CW 99 OL (Fig. 23, pág. 45). El estrés hídrico registrado durante el segundo año redujo a la mitad la duración del PLLE y anticipó la MF, registrándose dicho estadio con un 10 % más de humedad con respecto al primer año. En maíz, NeSmith y Ritchie (1992), observaron una reducción entre 21 y 40 % de la biomasa y rendimiento por efecto de la sequía, siendo el peso del fruto la variable más afectada, ya que se acortó en ocho días el periodo de llenado del mismo. En girasol (Rondanini *et al.*, 2007), condiciones de estrés térmico severo acortaron el PLLE, registrándose la MF con un

50 % de humedad del fruto. En trigo (Cuniberti *et al.*, 2015), el intenso calor de fines de octubre en la región central del país redujo el periodo de llenado y el peso de 1000 granos, adelantando la cosecha. Las diferencias halladas en la concentración de agua del fruto en MF entre cultivares de cártamo no alcanzan para afirmar un comportamiento similar al maíz, por lo que se deberían realizar más ensayos con diferentes cultivares y en distintos ambientes.

4.6 Tasa de secado del fruto

La tasa de secado de los frutos es influenciada por factores climáticos como la temperatura, la humedad relativa y las precipitaciones. En el año 2012 y 2013, el MCAF y la madurez de cosecha se alcanzaron a mediados de diciembre y principios de enero, respectivamente. Las mayores TSF registradas en el segundo ciclo de crecimiento se habrían generado como consecuencia de ligeras diferencias en las temperaturas medias y las escasas precipitaciones registradas en diciembre de 2013 y enero de 2014 (Fig. 8, pág. 23). En girasol, el MCAF y el MPSF se correlacionaron a la TSF, es decir, que frutos de diferente peso y MCAF alcanzarían simultáneamente la madurez de cosecha (Rondanini *et al.*, 2009). En cártamo, la TSF no se correlacionó con ninguna de estas variables (Tabla 7, pág. 50). Estos resultados podrían explicarse por el menor rango de variación en el MCAF (50 %) y el MPSF (25 a 50 %) de los frutos de cártamo analizados en esta tesis (Figs. 16, pág. 34 y 21 C, pág. 42) con respecto a los genotipos de girasol (300 %) estudiados por Rondanini *et al.* (2009). Además, en cártamo las células parenquimáticas que contienen el agua del pericarpio están ubicadas inmediatamente por debajo de la epidermis externa, mientras que en girasol ocupan una posición interna y, por lo tanto, se encuentran aisladas del medio externo por la capa de fitomelanina y las células esclerificadas (Fig. 27). Estas diferencias histológicas podrían incrementar la influencia del ambiente sobre la TSF en cártamo.

4.7 Implicancias a campo

Los resultados obtenidos en esta tesis respecto al momento en que se alcanza la MF, tanto en DDA (22 días) como en base a la concentración de agua del fruto (Fig. 23, pág. 45), indican que sería posible anticipar la cosecha de cártamo con el uso de desecantes. La cosecha convencional se realiza en la zona entre mediados y fines de enero, cuando el fruto contiene entre un 10 y 12 % de agua, lo que facilita la trilla de los capítulos. En girasol, por ejemplo, la permanencia de las plantas en el campo hasta que alcanzan la madurez de cosecha hace al cultivo vulnerable a pérdidas por ataque de insectos, daños por pájaros, precipitaciones, caída de granos y vuelco de plantas (Rodríguez, 2003). Los mismos inconvenientes se presentan en el cultivo de cártamo, por lo que Petrie *et al.* (2009) reconocen la necesidad de investigar el uso de desecantes pre-cosecha para promover la cosecha anticipada del cártamo.

Aplicando herbicidas cuando los frutos alcanzan la MF, se podría anticipar la cosecha alrededor de dos semanas. Además de evitar los inconvenientes antes mencionados, permitiría al igual que en girasol (Rodríguez, 2003) un secado más uniforme del cultivo y ganar tiempo al liberar el lote más tempranamente, lo que se podría aprovechar para iniciar antes el barbecho del cultivo siguiente y acumular más agua en el perfil del suelo, o para incorporar un doble cultivo a la rotación (Ej.: sorgo).

No se ha estudiado el efecto de los desecantes en cártamo, pero un ensayo realizado por Farrell (2010) en girasol determinó que la calidad del grano no se vio afectada por la aplicación del producto, lo que demuestra que el acortamiento de la senescencia no trae aparejada una merma en el rendimiento de aceite.

El embrión fue el componente del fruto más afectado por las condiciones ambientales desfavorables del segundo año. Así, el peso del pericarpio se redujo en un $16,61 \pm 9,09$ %, mientras que el del embrión un $33,78 \pm 6,92$ % (Fig. 13, pág. 31). CW 99 OL y CW 88 OL presentaron los mayores pesos secos del fruto y del embrión en los dos años estudiados (Fig. 16, pág. 34). La relación peso del pericarpio/ peso del embrión se mantuvo invariable entre años en CW 99 OL, mientras que se incrementó en un 27 % en CW 88 OL. Estos resultados fueron consecuencia de una reducción proporcional en el peso

del pericarpio y el embrión en CW 99 OL y una mayor reducción en el peso seco del embrión con respecto al pericarpio en CW 88 OL. A su vez, Montola fue el cultivar más estable, ya que no modificó el peso seco del pericarpio ni la relación peso del pericarpio/ peso del embrión, presentando además la menor reducción (23 %) de peso seco del embrión entre años (Fig. 13, pág. 31). Por otro lado, ensayos más recientes de rendimiento determinaron que Montola presentó un mayor número de frutos y mayor contenido de materia grasa que CW 99 OL (Franchini *et al.*, datos no publicados). Antes de recomendar un cultivar para ser utilizado a largo plazo como progenitor para iniciar futuros programas de mejoramiento sería necesario complementar los resultados de esta tesis con nuevos ensayos de rendimiento. Por último, si bien Gila presentó el mayor peso seco del pericarpio en los dos años estudiados y no modificó su valor entre años (Fig. 11 A, pág. 28), redujo significativamente el peso seco del embrión (Fig. 13, pág. 31), lo que se tradujo en un incremento de la relación peso del pericarpio/ peso del embrión del 47 % (Fig. 14, pág. 32), que incidiría en el rendimiento industrial de los frutos.

5 CONCLUSIONES

A continuación se presentan las principales conclusiones que emergen de los resultados obtenidos en esta tesis en relación a los objetivos e hipótesis planteados:

Hipótesis asociada al objetivo 1

1. Las variaciones en el número de células del pericarpio y embrión, originadas genéticamente o como consecuencia de factores ambientales, modifican el peso final del fruto.

En base a los resultados obtenidos en esta tesis se acepta parcialmente la hipótesis asociada al objetivo 1 y se extraen las siguientes conclusiones:

Las diferencias entre cultivares en el MPSF no se asociaron a diferencias en el NCP ni al NCE fijadas. La reducción en el MPSF en el segundo año estuvo asociada a un menor NCP, pero no al NCE. Es decir, que el volumen final que alcanza el pericarpio establecería un límite al volumen y, por lo tanto, al peso final que puede alcanzar el embrión.

Hipótesis asociadas al objetivo 2

2. Las variaciones en la tasa y duración del crecimiento del pericarpio y del embrión, originadas genéticamente o como consecuencia de factores ambientales, modifican el peso final del fruto.
3. El peso final del fruto y del embrión están relacionados con el grado de desarrollo alcanzado por el pericarpio.
4. Existe una relación positiva entre la dinámica de peso seco de los frutos y del contenido de agua de los mismos. De esta manera, el máximo contenido de agua del fruto está asociado con el peso seco final del mismo.
5. El pericarpio es el principal componente de la dinámica de humedad del fruto.
6. La concentración de agua con que el fruto alcanza la MF es fijo e independiente del genotipo y las condiciones ambientales.

7. El MPSF se correlaciona con la tasa de secado de los frutos.

En base a los resultados obtenidos en esta tesis respecto a las hipótesis asociadas al objetivo 2:

Se aceptan parcialmente las hipótesis 2 y 3 y se extraen las siguientes conclusiones:

Las diferencias entre cultivares en el MPSF sólo se asociaron a la TCE. La reducción en el MPSF durante el segundo año se asoció a la disminución en el NCP, la TCP y el MPSP y a una reducción en el PLLE. Esto confirmaría que el grado de desarrollo alcanzado por el pericarpio podría limitar el desarrollo del embrión, reduciendo el peso final del fruto y del embrión.

Se aceptan la hipótesis 4 y 5 y se extraen las siguientes conclusiones:

El pericarpio fue la parte que más contribuyó a la dinámica de humedad del fruto, aportando el mayor peso fresco, contenido y concentración de agua. Así, tanto el MCAF como el MCAP se correlacionaron positivamente con el MPSF, explicando tanto diferencias genéticas como ambientales en dicho factor.

Se rechaza la hipótesis 6 y se extraen las siguientes conclusiones:

Los cultivares difirieron ligeramente en la concentración de agua con que el fruto alcanzó la MF. El acortamiento del PLLE adelantó la MF en el segundo año, alcanzándose dicho estadio con un mayor porcentaje de agua del fruto.

Se rechaza la hipótesis 7 asociada al objetivo 2 y se extraen las siguientes conclusiones:

Probablemente el escaso rango de variación en el MCAF (50 %) y el MPSF (25 a 50 %) o la estructura anatómica del pericarpio de los frutos de cártamo analizados en esta tesis explicarían la falta de correlación entre el MPSF y la TSF.

6 ASPECTOS NO RESUELTOS Y PERSPECTIVAS

En esta tesis, la escasa variabilidad genética en el MPSF no permitió explicar cómo se relacionan los distintos factores determinantes del crecimiento del pericarpio (NCP, TCP y PLLP) y del embrión (NCE, TCE y PLLE) con las variaciones en el MPSF observadas entre cultivares. Así por ejemplo, las diferencias entre cultivares en el MPSP sólo estuvieron asociadas a una tendencia similar en el PLLP. Tampoco se pudo comprobar de qué manera el MCAP incidiría sobre el MPSP, al no haberse detectado diferencias en el PLLP ni en la TCP entre genotipos. Por lo tanto, se deberían evaluar cultivares que presenten un rango más amplio de variación en el MPSF.

Otro aspecto interesante a investigar sería elegir los cultivares cuyos MPSF fueron más contrastantes (CW 99 OL, CW 88 OL y Montola) y repetir dos años de ensayo en un mismo sitio (ya sea en el campo experimental de Agronomía o en ACA). Si bien la capacidad de retención hídrica de ambos sitios es similar, esto permitiría verificar si las diferencias entre años en los factores determinantes del crecimiento que se atribuyeron en esta tesis a las diferencias en las precipitaciones, no se vieron influenciadas también por alguna otra diferencia en las características del suelo.

Sería interesante medir el volumen del embrión, del pericarpio y de su cavidad interna para verificar si la relación hallada entre el MCAP y el MPSF se explica por el mayor volumen del pericarpio y de su correspondiente cavidad interna.

Se necesitaría un mayor número de ensayos para verificar si la concentración de agua con que se alcanza la MF difiere entre cultivares y entre años, para determinar si se podría crear un modelo de predicción de la MF de los frutos basado en su concentración de agua.

Por otro lado, la variabilidad ambiental también fue escasa, ya que si bien se probaron dos años con diferente régimen de precipitaciones, para probar los efectos ambientales sobre el peso potencial y real de los frutos sería necesario ampliar el rango de condiciones ambientales de trabajo. Esto no sólo para verificar la concentración de agua de

los frutos en MF, sino también para analizar así el efecto de las condiciones ambientales sobre la determinación del peso final (y no sólo potencial) de los frutos.

7 REFERENCIAS

- Adams, C.A. y R.W. Rinne. 1980. Moisture content as a controlling factor in seed development and germination. *International Review of Cytology*. 68: 1-8.
- Aguirrezábal, L.A.N., G.A. Orioli, L.F. Hernández, V.R. Pereyra, y J.P. Miravé. 1996. Girasol: Aspectos fisiológicos que determinan el rendimiento. Editorial Unidad Integrada Balcarce. 127 págs.
- Aguirrezábal, L.A.N, Y. Lavaud, G.A.A. Dosio, N.G. Izquierdo, F.H. Andrade y L.M. González. 2003. Intercepted Solar Radiation during Seed Filling Determines Sunflower Weight per Seed and Oil Concentration. *Crop Sci*. 43: 152-161.
- Altenbach, S.B., F.M. Dupont, K.M. Kothari, R. Chan, E.L. Johnson y D. Lieu. 2003. Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in a US spring wheat. *J. Cereal Sci*. 37: 9-20.
- Andrade, F.H., V.O. Sadras, C.R.C. Vega y L. Echarte. 2005. Physiological Determinants of Crop Growth and Yield in Maize, Sunflower and Soybean: Their application to Crop Management, Modeling and Breeding. *J. of Crop Improvement* 14: 51-101.
- Baratcabal, V. E. 2015. Efecto de la fecha de siembra sobre los parámetros determinantes de la calidad de los frutos de variedades invernales y primaverales de cártamo (*Carthamus tinctorius* L.). Tesina de grado. Nac. del Sur, Bahía Blanca. 35 Págs.
- Baümler, E.R. 2002. Estudio de la Aptitud al Descascarado de Semillas de Cártamo (*Carthamus tinctorius* L.). Proyecto final de la Carrera de Ingeniería Química de la Facultad de Ingeniería Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. 116 págs.
- Bils, R.F. y R.W. Howell. 1963. Biochemical and cytological changes in developing soybean cotyledons. *Crop Sci*. 3: 304-308.

- Borrás, L. y M.E. Westgate. 2006. Predicting maize kernel sink capacity early in development. *Field Crops Res.* 95: 223-233.
- Borrás, L., M.E. Westgate y M.E. Otegui . 2003. Control of kernel weight and kernel water relations by post-flowering source–sink ratio in maize. *Ann. Bot.* 91: 857–867.
- Borrás, L., G.A. Slafer y M.E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean. A quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86: 131-146.
- Brocklehurst, P.A. 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* 266: 348-349.
- Brooks, A., C.F. Jenner y D. Aspinall. 1982. Effects of water deficit on endosperm starch granules and on grain physiology of wheat and barley. *Aust. J. Plant Physiol.* 9: 423-436.
- Brummell, D.A., M.H. Harpster y P. Dunsmuir. 1999. Differential expression of expansin gene family members during growth and ripening of tomato fruit. *Plant Mol. Biol.* 39: 161-169.
- Calderini, D.F., L.G. Abeledo, R. Savin y G.A. Slafer. 1999. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *J. Agric. Sci. (Camb)*. 132: 453-460.
- Calderini, D.F., L.G. Abeledo y G.A. Slafer. 2000. Physiological maturity in wheat based on kernel water and dry matter. *Agron. J.* 92: 895: 901.
- Calderini, D.F., C. Lizana y R. Riegel. 2007. Determinación del peso potencial de los granos en cereales de invierno y otros cultivos. *Workshop Internacional: Eco Fisiología Aplicada al Estudio de la Determinación del Rendimiento y la Calidad de los Cultivos de Granos. Red Raíces de Ecofisiología SECyT. Mar del Plata – Argentina. Pp.: XIII-XVI.*

- Cantagallo, J.E. 2000. Reducción del número de frutos llenos en girasol (*Helianthus annuus* L.) por estrés lumínico. Tesis de Magíster UBA. Bs. As. Argentina. 102 págs.
- Cantagallo, J.E., D. Medan y A.J. Hall. 2004. Grain Number in sunflower as affected by shading during floret growth, anthesis and grain setting. *Field Crops Res.* 85: 191-202.
- Comité Nacional Sistema Producto. 2005. El cártamo. http://www.oleaginosas.org/cat_60.shtml.
- Corró Molas, A. y Ghironi E. 2013. Uso consuntivo y producción de materia seca del cultivo de cártamo (*Carthamus tinctorius*) en la región semiárida pampeana. II Workshop Internacional: Eco Fisiología de cultivos aplicada al mejoramiento vegetal. Red Raíces de Ecofisiología SECyT. Mar del Plata – Argentina. Sesión 3.
- Cuniberti, M.B., L.R. Mir, O.A. Berra y S.M. Macagno. 2015. Rendimiento y calidad del trigo de la región central del país. Campaña 2014/15. URL <http://www.todoagro.com.ar/noticias/nota.asp?nid=30166>.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada y C.W. Robledo. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Egli, D.B. 1998. Seed biology and the yield of grain crops. Department of Agronomy, University of Kentucky, USA. 178 págs.
- Egli, D.B. y W.P. Bruening. 2001. Source-sink relationships, seed sucrose levels and seed growth rate in soybean. *Ann. Bot.* 88: 235-242.
- Egli, D.B., J. Fraser, J.E. Leggett y C.G. Poneleit. 1981. Control of seed growth in soya beans (*Glycine max* L. Merrill). *Ann. Bot.* 48: 171-176.

- Egli, D.B., W.G. Duncan y S.J. Crafts-Brandner. 1987. Effect of physical restraint on seed growth in soybean. *Crop Sci.* 27: 289-294.
- Egli, D.B., E.L. Ramseur, Y. Zhenwen y C.H. Sullivan. 1989. Source–sink alterations affect the number of cell in soybean cotyledons. *Crop Sci.* 29: 732–735.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. 2da. Ed. J. Wiley and Sons, Inc. New York. 550 págs.
- Farrell, M. 2010. Uso de defoliantes en girasol como herramienta para escapar a las plagas y disminuir las pérdidas de cosecha. INTA, EEA Anguil. URL <http://www.cosechaypostcosecha.org/data/articulos/cosecha/UsodeDefoliantesGirasol.pdf>.
- Fernandez, P.A. 2016. Determinantes de la calidad industrial de frutos de distintas variedades de cártamo (*Carthamus tinctorius* L.). Tesis de maestría del departamento de agronomía, Universidad Nacional del Sur, 82 págs.
- Flemmer, A.C., M.C. Franchini, P.A. Fernandez, L. Gallego y L.I. Lindström. 2010. Estadios fenológicos y determinación de los componentes de rendimiento de cártamo (*Carthamus tinctorius* L.). XXVIII Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, 26-29 de septiembre de 2010, La Plata. Pp. 93.
- Flemmer, A.C., M.C. Franchini y L.I. Lindström. 2015. Description of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) phenological growth stages according to the extended BBCH scale. *Ann. App. Biol.* 166: 331-339.
- Franchini, M.C., A.C. Flemmer y L.I. Lindström. *Ex aequo*. 2012. Grain yield, yield components and oil content of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) growing under semiarid conditions in Argentina. *J. Oilseeds Res. Supl.* 29: 130-132.
- Franchini M.C., A.C. Flemmer, L.I. Lindström, M.A. David y P.A. Fernandez. 2014. Fruit development of two high oleic safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cultivars. *PHYTON* 83: 379-388.

- Franco, Daniel. 2011. Aceites no tradicionales. Colza. Cártamo. *Revista Alimentos Argentinos* 52: 34-39.
- Fraser, J., D.B. Egli y J.E. Legget. 1982. Pod and seed development in soybean cultivars with differences in seed size. *Agron. J.* 74: 81-85.
- Gao, X., D. Francis, L.C. Ormrod y M.D. Bennett. 1993. Changes in cell number and cell division activity during endosperm development in allohexaploid wheat: *Triticum aestivum*. *J. Exp. Bot.* 43: 1063-1610.
- Gleadow, R.M., M.J. Dalling y G.M. Halloran. 1982. Variation in endosperm characteristics and nitrogen content in six wheat lines. *Aust. J. Plant Physiol.* 9: 539-551.
- Gooding, M.J., R.H. Ellis, P.R. Shewry y J.D. Schofield. 2003. Effects of restricted water availability and increased temperature on the grain filling, drying and quality of winter wheat. *J. Cereal Sci.* 37: 295-309.
- Guldán, S.J. y W.A. Brun. 1985. Relationship of cotyledon cell number and seed respiration to soybean seed growth. *Crop Sci.* 25: 815-819.
- Hasan, A.K., J. Herrera y C. Lizana. 2011. Carpel weight, grain length and stabilized grain water content are physiological drivers of grain weight determination of wheat. *Field Crops Res.* 123: 241-247.
- Jenner, C.F. y A.J. Rathjen. 1978. Physiological basis of genetic differences in growth of grains of six wheat varieties. *Aust. J. Plant Physiol.* 5: 249-262.
- Johnson, D.R. y J.W. Tanner. 1972. Calculation of the Rate and Duration of Grain Filling in Corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 12: 485-486.
- Jones, R.J., J. Roessler y S. Ouattar. 1985. Thermal Environment during endosperm cell division in maize: Effects on Number of Endosperm Cells and Starch Granules. *Crop Sci.* 25: 830-834.

- Jones, R.J., B.M.N. Schreiber y J.A. Roessler. 1996. Kernel sink capacity in maize genotypic and maternal respiration. *Crop Sci.* 36: 301-306.
- Jurgens, S.K., R.R. Johnston y J.S. Boyer. 1978. Dry matter production and translocation in maize subjected to drought during grain filling. *Agron. J.* 70: 678-682.
- Kailasam, C., R. Chandra Babu, C. Vijayalakshmi y S.R. Sree Rangaswamy. 1989. A Functional Growth Analysis Model for Grain Development in *Oryza sativa*. *J. Agr. and Crop Sci.* 162: 354-356.
- Kephart, K.D. y D.R. Buxton. 1993. Forage Quality Responses of C₃ and C₄ Perennial Grasses to Shade. *Crop Sci.* 33: 831-837.
- Knowles, P.F. 1989. Safflower. In: *Oil Crops of the World*. Eds.: Röbbelen, G., Downey, R.K., Ashri, A., p.p. 363-374.
- Lang, M. 2011. Cártamo en la Región Semiárida. Suplemento La Arena del Campo. URL http://www.laarena.com.ar/la_arena_del_campocartamo_en_la_region_semiarida-57910-16.html.
- Lata, T.S. y V. Prakash. 1984. Studies on the proteins from safflower seed (*Carthamus tinctorius* L.). *J. Agric. Food Chem.* 32: 1412–1416.
- Lemontey, C., C. Mousset-Declas, N. Munier Jolain y J.P. Boutin. 2000. Maternal genotype influences peas seed size by controlling mitotic activity during early embryogenesis and final endoreduplication level/ cotyledon cell size in mature seed. *J. Exp. Bot.* 51: 167-175.
- Lindström, L.I. 2012. Histogénesis del fruto de girasol (*Helianthus annuus* L.): su aplicación al análisis del efecto de la radiación incidente sobre el peso y la aptitud al descascarado de los frutos y sus variables subyacentes. Tesis doctoral, Univ. Nac. del Sur, Bahía Blanca, Argentina. 189 págs.

- Lindström, L.I. y L.F. Hernández. 2015. Developmental morphology and anatomy of the reproductive structures in sunflower (*Helianthus annuus* L.): an unified temporal scale. *Botany* 93: 307-316.
- Lindström, L.I., C.N. Pellegrini, L.A.N. Aguirrezábal y L.F. Hernández. 2006. Growth and development of sunflower fruits under shade during pre and early post-anthesis period. *Field Crops Res.* 96: 151-159.
- Lindström, L.I., C.N. Pellegrini and L.F. Hernández. 2007. Histological development of the sunflower fruit pericarp as affected by pre and early post-anthesis canopy shading. *Field Crops Res.* 103:229-238.
- Lizana, C., M. Cuba y D.F. Calderini. 2007. Relación entre el peso potencial de los granos de trigo y el número de células del endosperma y el pericarpio. *Workshop Internacional: Eco Fisiología Aplicada al Estudio de la Determinación del Rendimiento y la Calidad de los Cultivos de Granos. Red Raíces de Ecofisiología SECyT. Mar del Plata – Argentina. Pp.: 18-19.*
- Lyon, D., P. Burgener, R. Harveson, G. Hein y G. Hergert. 2007. *Growing Safflower in Nebraska.* Ed. Por Univ. of Nebraska – Lincoln Extension. Institute of Agriculture and Natural Resources.
- Mantese, A.I., D. Medan y A.J. Hall. 2006. Achene structure, development and lipid accumulation in sunflower cultivars differing in oil content at maturity. *Ann. Bot.* 97: 999-1010.
- Mantese, A., D. Rondanini, D. Medan y A.J. Hall. 2007. Determinación del tamaño máximo del fruto en girasol. *Workshop Internacional: Eco Fisiología Aplicada al Estudio de la Determinación del Rendimiento y la Calidad de los Cultivos de Granos. Red Raíces de Ecofisiología SECyT. Mar del Plata – Argentina. Pp.: 24-25.*

- May, M.J., T. Vernoux, C. Leaver, M. Van Montagu y D. Inzé. 1998. Glutathione homeostasis in plants: implications for environmental sensing and plant development. *J. Exp. Bot.* 49: 649-667.
- McQueen-Mason, S.J., D.M. Durachko y D.J. Cosgrove. 1992. Two endogenous proteins that induce cell wall extension in plants. *Plant cell* 4: 1425-1433.
- Meckel, L., D.B. Egli, R.E. Philips, D. Radcliffe y J.E. Leggert. 1984. Effect of moisture stress on seed growth in soybeans. *Agron. J.* 75: 1027-1031.
- Millet, E. 1986. Relationship between grain weight and the size of floret cavity in the wheat spike. *Ann. Bot.* 58: 417-423.
- Munier-Jolain, N.G. y B. Ney. 1998. Seed growth rate in grain legumes. II Seed growth rate depends on cotyledon cell number. *J. Exp. Bot.* 49: 1963-1969.
- NeSmith, D.S. y J.T. Ritchie. 1992. Maize (*Zea mays* L.) response to a severe soil water deficit during grain filling. *Field Crops Res.* 29: 23-35.
- Nolasco, S.M., I.C. Riccobene y M.J. Di Leo. 2005. Aptitud al descascarado de híbridos de girasol tradicionales sembrados en Argentina. III Congreso ASAGIR Buenos Aires. Argentina. 2 págs.
- Oelke, L.A., E.S. Oplinger, T.M. Teynor, D.H. Putnam, J.D. Doll, K.A. Kelling, B.R. Durgan y D.M. Noetzel. 2000. Safflower. *Alternative Field Crops Manual*. URL <http://www.hort.purdue.edu/newcrop/afcm/safflower.html>.
- Petrie, S., S. Machado, R. Johnson, L. Pritchett, K. Rhinhart y B. Tuck. 2009. Adaptation and Yield of Spring and Fall Sown Safflowering Northeastern. URL http://cbarc.aes.oregonstate.edu/sites/default/files/adaptation_and_yield_of_spring_and_fall_sown_safflower_in_northeastern_oregon.pdf.
- Quarter, S., R.J. Jones y R.K. Crookston. 1987. Effects of water deficit during grain filling on the pattern of maize kernel growth and development. *Crop Sci.* 27: 726-730.

- Reddy, V.M. y T.B. Daynard. 1983. Endosperm characteristic associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* 28: 339-355.
- Rivas, J. y R. Matarazzo. 2009. Producción de cártamo. Consideraciones generales. Boletín de divulgación de la Estación Experimental Agropecuaria Hilario Ascasubi, 20. 22 págs.
- Robles, R. 1989. Producción de Oleaginosas y Textiles. 3ra. Ed. Editado por Limusa, Grupo Noriega. 684 págs.
- Rodríguez, Nicasio. 2003. Cosecha anticipada de girasol. *Revista Agromercado* 77: 4-8.
- Rondanini, D.P. 2005. Efectos de Breves Períodos de Altas Temperaturas durante el Llenado sobre la Dinámica de Crecimiento del Fruto y la Acumulación y Calidad del Aceite en Girasol (*Helianthus annuus* L.). Facultad de Agronomía, UBA, Buenos Aires. 286 págs.
- Rondanini, D.P., R. Savin y A.J. Hall. 2007. Estimation of physiological maturity in sunflower as a function of fruit water concentration. *Eur. J. Agron.* 26: 295-309.
- Rondanini, D.P, A.I. Mantese, R. Savin y A.J. Hall. 2009. Water Content Dynamics of Achene, Pericarp and Embryo in Sunflower: Associations with Achene Potential Size and Dry-Down. *Europ. J. Agron.* 30: 53-62.
- Ruzin, S.E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Ed. Oxford Univ. Press. New York. 322 págs.
- Samarah, N.H. 2005. Effects of drought stress on growth and yield of barley. *Agron. Sustain. Dev.* 25: 145-149.
- Sandoval, M. 2014. Evaluación de la variabilidad genotípica de la tasa de llenado de granos en girasol en el Norte de Santa Fe. Tesis de Ingeniero Agrónomo. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Litoral, 82 págs.

- Sandoval, M. y S. Zuil. 2014. Variabilidad genotípica de la humedad de grano a madurez fisiológica en girasol. 6to Congreso Argentino de Girasol. Poster 6.15.
- Shakeri-Amoughin, R., A. Tobeh y S. Jamaati-e-Somarim. 2012. Evaluation of some qualitative and quantitative traits, strength and quality of safflower seeds obtained from water and dry growing conditions and different plant densities in greenhouse conditions. *Int. Res. J. App. Basic Sci.* 3: 545-555.
- Smith, J.R. 1996. Safflower. AOCS Press, Champaign, Illinois, 606 págs.
- Smith, J.R. 2002. “El cártamo. Historial, desarrollo, características, procesamiento y usos”. *Aceites y Grasas* 47: 175-181.
- Sofield, I., L.T. Evans, M.G. Cook e I.F. Wardlaw. 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 4: 785-797.
- Soil Survey Staff USDA. 1999. Soil taxonomy: A basic system for classifying soils. Agriculture. Homework. 436 págs.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- Swank, J.C., D.B. Egli y T.W. Pfeiffer. 1987. Seed growth characteristic of soybean genotypes differing in duration of seed fill. *Crop Sci.* 27: 85-89.
- Ugarte, C., D. Calderini y G. Slafer. 2007. Grain weight and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Res.* 100: 240-248.
- Wardlaw, I.F. 1970. The early stages of grain development in wheat; response to light and temperature in a single variety. *Austr. J. Biol. Sci.* 23: 765-774.
- Wardlaw, I.F., I.A. Dawson, P. Munibi y R. Fewster. 1989. The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth. Survey procedures and general response patterns. *Aust. J. Agric. Res.* 40: 1-13.

8 APÉNDICE I

Producción científica emergente de esta Tesis:

Producción en Revistas Internacionales

- Franchini M.C., A.C. Flemmer, L.I. Lindström, M.A. David y P.A. Fernandez. 2015. Fruit development of two high oleic safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cultivars. *Phyton. Journal of Experimental Botany* 83:379-388.

Producción en Revistas de Divulgación

- David, M.A., L.I. Lindström y M.C. Franchini. 2013. Madurez fisiológica en cártamo. *AgroUNS*. N°19. ISSN 1668-5946. Pp 5-8.

Comunicaciones en Reuniones Científicas Internacionales

- II Workshop Internacional de Ecofisiología de Cultivos aplicada al Mejoramiento Vegetal. Realizado el 26 y 27 de agosto de 2013, en Mar del Plata.

David, M.A., Lindström, L.I., Franchini, M.C. y Fernandez, P.A. 2013.

Relación entre la dinámica del contenido de agua, el máximo peso seco y la tasa de secado de frutos de cártamo (*Carthamus tinctorius* L.).

David, M.A., Lindström, L.I., Franchini, M.C. y Fernandez, P.A. 2013.

Estimación de la madurez fisiológica en cártamo (*Carthamus tinctorius* L.).

Comunicaciones en Reuniones Científicas Nacionales

- Tercera Jornada de Intercambio de Producción Científico Tecnológica III JIPCiTE. Realizado el 5 de diciembre de 2013, en el CERZOS (CONICET), en Bahía Blanca.