



**DINÁMICA DE ACUMULACIÓN DE SACAROSA EN TALLOS DE
CAÑA DE AZÚCAR (*Saccharum spp.*) MODULADA POR CAMBIOS
EN LA RELACIÓN FUENTE-DESTINO**

Julio Víctor Saez

Tesis

Para optar al grado Académico de

Doctor en Ciencias Agropecuarias

Córdoba 2017

Escuela para Graduados
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Universidad Nacional de Córdoba

DINÁMICA DE ACUMULACIÓN DE SACAROSA EN TALLOS DE CAÑA DE
AZÚCAR (*Saccharum* spp.) MODULADA POR CAMBIOS EN LA RELACIÓN
FUENTE-DESTINO

Julio Víctor Saez

Tesis

Para optar al grado Académico de
Doctor en Ciencias Agropecuarias

Comisión Asesora de Tesis

Directora: Dra. Claudia R.C. Vega

Asesores: Dr. H. Ramiro Lascano

Dr. Jorge O. Gieco

Defensa formal académica 20 de marzo de 2017

Escuela para Graduados
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Universidad Nacional de Córdoba

DINÁMICA DE ACUMULACIÓN DE SACAROSA EN TALLOS DE CAÑA DE
AZÚCAR (*Saccharum* spp.) MODULADA POR CAMBIOS EN LA RELACIÓN
FUENTE-DESTINO

Julio Víctor Saez

Tesis para optar al grado Académico de Doctor en Ciencias Agropecuarias

Defensa formal académica 20 de marzo de 2017

Tribunal Examinador de Tesis:

.....
Dr. Marcelo Paytas

.....
Dr. Carlos A. Biasutti

.....
Dr. H. Ramiro Lascano

Jesus:

Porque no hay nada aculto que no haya de ser manifestado; ni escondido, que no haya de salir a la luz.

San Marcos, 3:22

El Espíritu Santo, a quien el Padre enviará en mi nombre, él os enseñará todas las cosas, y os recordará todo lo que yo os he dicho.

San Juan 14:24

Este trabajo fue realizado en el marco de una beca de formación de posgrado de INTA, e igualmente financiado por el Proyecto Nacional de Cultivos Industriales de INTA.

Los experimentos en condiciones de campo fueron conducidos en el campo experimental e instalaciones de INTA-EEA Famaillá, Tucumán, Argentina; con la colaboración del Grupo Caña de Azúcar y bajo la supervisión de los Ing. Agr. Jorge A. Mariotti y Roberto A. Sopena.

El aprendizaje y formación en análisis de datos, soporte estadístico y escritura de trabajos de publicación científica se llevaron a cabo en instalaciones de la sección Ecofisiología de Cultivos del INTA-EEA Manfredi, Córdoba; bajo la supervisión de la Dra. C. Vega y con el invaluable aporte y colaboración de becarios y pasantes de turno.

Agradecimientos

Principalmente a Dios, porque a pesar del vaivén de mis cuestiones de pecado y de Fe siempre me contuvo en sus manos, aún sin merecerlo.

A mi Directora C. R. C. Vega, por su carisma maternal para enseñar, su empuje, su dedicación. En una palabra ¡Insuperable!

A mis asesores, Ramiro y Jorge por su incondicional apoyo.

A mi director de beca J. Mariotti, por sus consejos orientativos cargados de sabiduría.

A R. Sopena, por sus sugerencias técnicas y recomendaciones, sobre todo por creer en mí en momentos críticos.

A Enrique de Ullivarri (Fusa), por su amistad, sus sabios consejos su empuje.

Agradezco a Arturo Felipe y su familia, quienes sin conocerme me dieron una verdadera contención desde mi llegada a Famaillá cuando apenas empecé y aun hoy.

Al grupo Caña de Azúcar del INTA: Alejandro, Juan, Goyo, Paola, Valentina, Luis, por su incondicional apoyo profesional y moral.

A Martín Moisés Acreche, quien me transmitió la paciencia en momentos que todo pesaba más de lo esperado.

A los chicos del sub-Nodo de ecofisiología del NOA, con quienes compartimos logros y pesares.

A los chicos del Área de Ecofisiología, los de ahora: Vanina, Catriel, Vero, Rodo, Coty. Los de antes: Francisco Raspa, Claudio Razquín, Salvador, Diego Ortiz, Franco; quienes me enseñaron y compartieron sus conocimientos, pero sobre todo me aguantaron, me hicieron un espacio y un lugar hasta en sus rincones más reservados.

Agradezco a los señores Coello, Pedro Nieva, Peluca, Coellito y Gallego; quienes cuando las cosas se pusieron difíciles estuvieron para poner el hombro sin condición.

A mis colegas y compañeros de siempre Valeria Pedraza, Rubén Pedraza, Nilce Felipe, Coco, Ruly, Francisco F., Mariano Matías, Marcelo G., Jorgito, Juanjo, Fernanda, Fátima Santillán, Marcos, Jorgito, por su contención.

A mi abuela Nicandra; mis tíos Isidoro, Romy, Eleonora, Hilton y mis primos Edgardo, Germán y Ronan.

A la familia de mi esposa: Susana, Carlos, Susy y Gastón por hacerme parte de ellos desde que llegué a Famaillá.

A mis amigos: Beto, Luis Dorman, Josefina Juárez, Federico, Beba Díaz, Dany Frías, por simplemente aceptarme.

Y a tantos que fueron parte de esta empresa, que no me alcanzan las palabras para nombrarlos...

Gracias.

Dedicada a mi familia...

Mi esposa Rosa, mi fuerza desde el inicio.

*Mis tres hijos Ara Juliana, Victoriano Eduardo y Lucas Thael mis
verdaderos cable a tierra.*

A mi madre Teresa y a la memoria de mi padre Egidio Victoriano.

A mis hermanos: Sergio, Marcelo, Andrea, Junior, Fernando Y Abril.

RESUMEN

El desarrollo de cultivares precoces y de alto rendimiento en sacarosa en caña de azúcar (*Saccharum* spp.) es clave para optimizar los recursos ambientales disponibles en áreas subtropicales donde la incidencia de temperaturas bajas limita la duración de los ciclos. Los mecanismos eco-fisiológicos que determinan las diferencias genotípicas en los patrones de acumulación de sacarosa, y, en particular, los que regulan la precocidad, no están completamente esclarecidos. El objetivo de esta tesis fue generar bases ecofisiológicas para analizar las diferencias genotípicas en la producción de biomasa y el rendimiento en azúcar, profundizando en el estudio de las relaciones fuente-destino como moduladores de la acumulación de sacarosa. Bajo un marco experimental delimitado por condiciones subtropicales sin limitantes hídricas, cinco genotipos de caña de azúcar contrastantes en precocidad fueron evaluados durante tres años a campo. Aspectos de la dinámica de generación del número de tallos (generación y senescencia de macollos), del crecimiento y su partición a sacarosa fueron cuantificados para analizar la conexión entre la relación fuente-destino, y los parámetros de la acumulación de sacarosa. Los resultados demostraron que: 1) la dinámica de acumulación de sacarosa está fuertemente asociada con la dinámica de generación y mortalidad de tallos temprano en el ciclo, condicionando la precocidad madurativa; 2) la dinámica de acumulación de sacarosa depende de tres componentes: el contenido inicial (S_i) al momento de la estabilización del número final de tallos molibles (θT_f), la tasa (S_r) y la duración (S_d) de la maduración; 3) los genotipos difirieron en uno o más de los tres componentes de la dinámica de acumulación de sacarosa; 4) la relación fuente-destino varió a través del ciclo del cultivo con dos etapas definidas (FDe y FDt) donde fueron dominantes i) procesos de competencia por fotoasimilados entre destinos que determinaron la precocidad, y ii) procesos de elongación de tallos y almacenamiento que determinaron la tasa y duración de la maduración; 5) el rendimiento en sacarosa (RS) se asoció con FDt bajo un modelo bilineal. Adicionalmente, se demostró que el número de tallos fue un componente importante en la determinación del rendimiento y que los genotipos difirieron en la eficiencia del uso de la radiación, la tasa de crecimiento del cultivo, el filocrono y la temperatura base. Debido a que los caracteres genotípicos de precocidad y número de tallos no fueron mutuamente excluyentes, sería posible mejorar por precocidad incrementando la relación FDe sin afectar el RS.

Palabras claves: Precocidad madurativa, eficiencia en el uso de la radiación solar, filocrono, número de tallos, rendimiento en sacarosa, mejoramiento genético, destinos, fuente.

ABSTRACT

The development of early sugarcane cultivars (*Saccharum* spp.) with high sugar yield is key to optimize environmental resources in subtropical areas where crop duration is limited by the incidence of low temperatures. The eco-physiological mechanisms that determine the genotypic differences in patterns of sucrose accumulation, and earliness in maturity are not fully understood. The aim of this thesis was to generate eco-physiological basis to analyze genotypic differences in biomass accumulation and sugar yield, deepening the study of source-sink relationships in its role as a ripening modulator. Under an experimental benchmark defined by subtropical conditions without water limitation, five sugarcane genotypes contrasting in earliness were evaluated in field experiments during three years. Stalk number generation, growth and sucrose partitioning were quantified to analyze the connection between source-sink relationships and sucrose accumulation parameters. Results showed that: 1) dynamics of sucrose accumulation is strongly associated with dynamics of stalk survival and both conditioned ripening earliness; 2) sucrose dynamics depended on three components: initial sucrose content (S_i), sucrose rate (S_r) and duration of the sucrose accumulation phase (S_d); 3) genotypes differed in one or more of the three components of the sucrose accumulation dynamics; 4) the source-sink relationship varied throughout the crop cycle showing two distinct stages (FDe and FDt) when i) processes of competition by photo-assimilates between sinks controlled earliness, and ii) growth processes such as stalk elongation and sucrose storage determined the rate and duration of ripening, respectively; 5) sugar yield (RS) was associated with FDt under a bilinear model. Additionally it was shown that the number of stems was an important yield component, that genotypes differed in the solar radiation use efficiency, crop growth rates, the phyllochron and the base temperature. Owing to the fact that the genotypic traits of earliness and stalk number were not mutually exclusive, improved genotypes could be obtained by selecting those with high early source-sink relationships.

Keywords: ripening earliness, radiation use efficiency, phyllochron, stalk number, sugar yield, breeding and selection, source, sink.

TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN	viii
ABSTRACT	ix
TABLA DE CONTENIDOS	x
INDICE DE TABLAS	xiv
INDICE DE FIGURAS	xviii
<i>CAPÍTULO 1</i>	1
Introducción general	1
1.1. Situación de la caña de azúcar en argentina y factores limitantes del rendimiento	1
1.2. Aspectos relevantes del desarrollo, el crecimiento y la acumulación de sacarosa en caña de azúcar	3
1.3. Enfoque ecofisiológico de la relación fuente-destino durante la acumulación de sacarosa	8
Hipótesis	12
1.4. Hipótesis general	12
1.4.1. Hipótesis específicas (H1 a H6)	12
Objetivos	13
1.5. Objetivo general	13
1.5.1. Objetivos específicos	13
<i>CAPÍTULO 2</i>	13
Análisis del desarrollo y del crecimiento en genotipos modernos de caña de azúcar adaptados a ambientes subtropicales	14
2.1. Introducción	14
2.1.1. La importancia del genotipo como estrategia para mejorar el rendimiento en caña de azúcar	14
2.1.2. Generación de la biomasa en caña de azúcar	17
2.2. Materiales y métodos	19
2.2.1. Características agroecológicas del sitio experimental	19
2.2.2. Material biológico	19
2.2.3. Implantación y manejo de los experimentos	21
	x

2.2.4.	Experimento 1 _____	21
2.2.5.	Experimento 2 _____	21
2.2.6.	Experimentos 3 y 4 _____	22
2.2.7.	Variables relevadas en Experimentos 1, 3 y 4 _____	25
2.2.8.	Datos meteorológicos _____	30
2.2.9.	Análisis estadístico _____	31
2.3.	Resultados _____	33
2.3.1.	Caracterización ambiental: evolución de variables meteorológicas durante tres ciclos de cultivo _____	33
2.3.2.	Variaciones en el desarrollo fenológico _____	37
2.3.3.	Análisis del crecimiento en genotipos de caña de azúcar contrastantes en precocidad _____	44
2.4.	Discusión _____	54
2.4.1.	Variabilidad genotípica del desarrollo _____	54
2.4.2.	Componentes ecofisiológicos de la generación de biomasa _____	56
<i>CAPÍTULO 3</i> _____		59
Asociación entre la dinámica del número de tallos y la dinámica de acumulación de sacarosa _____		59
3.1.	Introducción _____	59
3.2.	Materiales y métodos _____	63
3.2.1.	Dinámica del número de tallos _____	63
3.2.2.	Análisis estadístico _____	65
3.3.	Resultados _____	66
3.3.1.	Dinámica del número de tallos _____	66
3.3.2.	Dinámica de acumulación de sacarosa en tallos _____	73
3.3.3.	Asociación entre la dinámica de acumulación de sacarosa y la dinámica del número de tallos _____	74
3.3.4.	Asociación entre la tasa de elongación de tallos y componentes de la acumulación de sacarosa _____	78
3.4.	Discusión _____	80
<i>CAPÍTULO 4</i> _____		83
Relaciones fuente-destino tempranas determinan la sacarosa inicial, componente clave de la precocidad madurativa _____		84

4.1.	Introducción	84
4.2.	MATERIALES Y MÉTODOS	87
4.2.1.	Cuantificación de la relación fuente-destino	87
4.2.2.	Precocidad	87
4.3.	Resultados	88
4.3.1.	Análisis de la relación fuente-destino durante el establecimiento de los tallos	88
4.3.2.	Variación genotípica de la precocidad y su efecto en la dinámica de acumulación de sacarosa	94
4.4.	Discusión	98
CAPÍTULO 5		102

Relación fuente-destino tardía: consecuencias sobre la partición de biomasa a sacarosa y sus componentes tasa y duración _____ 103

5.1.	Introducción	103
5.2.	Materiales y métodos	106
5.3.	Resultados	108
5.3.1.	Cambios en los patrones de crecimiento debidos a limitaciones de la radiación incidente o por la aplicación de reguladores del crecimiento	108
5.3.2.	Dinámica de la acumulación de sacarosa en biomasa fresca (rendimiento fabril)	121
5.3.3.	La relación fuente-destino tardía modula los componentes del rendimiento en sacarosa: análisis de cambios en la radiación incidente o aplicación de reguladores del crecimiento	125
5.4.	Discusión	130
5.4.1.	Variación del crecimiento y la acumulación de sacarosa en respuesta a cambios de genotipo, radiación disponible, aplicación de reguladores y sus combinaciones	130
5.4.2.	La relación Fuente-Destino tardía explica el rendimiento final en sacarosa	133

CAPÍTULO 6 _____ 135

Conclusiones generales _____ 136

6.1.	Discusión de las hipótesis planteadas	136
6.1.1.	Hipótesis H1, H2 y H3	137
6.1.2.	Hipótesis H4	139
6.1.3.	Hipótesis H5 y H6	140

6.2. Relevancia de los resultados y avances logrados en el conocimiento de la ecofisiología de caña de azúcar _____	141
6.3. Aporte de las bases ecofisiológicas al mejoramiento genético del cultivo de caña de azúcar _____	145
6.4. ¿Cómo seguir?: Implicancias en futuras líneas de investigación _____	147
Bibliografía _____	149
Anexo 1 _____	165
Efectos de los tratamientos de alteración de fuente-destino sobre el crecimiento de tallos primarios y el coeficiente de partición _____	165

INDICE DE TABLAS

Tabla 2.1. Descripción general de las seis principales especies del género <i>Saccharum</i> a partir de las cuales derivan la mayor proporción del germoplasma mundial. Adaptado de (Moore et al., 2013). El contenido de sacarosa y fibra se expresa en base al peso fresco de tallos (% BFt).....	16
Tabla 2.2. Origen, sitio de selección y grado de precocidad de cinco genotipos de caña de azúcar (<i>Saccharum</i> spp.) cultivados durante tres años en Famaillá, Tucumán, Argentina.....	20
Tabla 2.3. Promedios mensuales históricos (1967-2008) y observados de las principales variables climáticas durante los tres años de cultivo en Famaillá, Tucumán, Argentina. Precipitación mensual (pp, mm), evapotranspiración de referencia (EP_0 , mm), radiación solar incidente (R_i , $MJ\ m^{-2}\ d^{-1}$), temperaturas del aire máxima y mínima (T_{max} , T_{min} , °C).....	35
Tabla 2.3. Continuación. Promedios mensuales históricos (1967-2008) y observados de las principales variables climáticas durante los tres años de cultivo en Famaillá, Tucumán, Argentina. Precipitación mensual (pp, mm), evapotranspiración de referencia (EP_0 , mm), radiación solar incidente (R_i , $MJ\ m^{-2}\ d^{-1}$), temperaturas del aire máxima y mínima (T_{max} , T_{min} , °C).....	36
Tabla 2.4. Temperatura base (T_b , °C) y tiempo térmico hasta brote de 1 cm de largo (θ_b , °Cd) estimados bajo condiciones controladas de temperatura y humedad para genotipos de caña de azúcar. La T_b fue calculada a partir de un modelo de regresión lineal ajustado para la relación entre la temperatura (12-36 °C) y la tasa de desarrollo (1 d ⁻¹) hasta el estadio fenológico de brote de 1 cm de largo. θ_b fue estimado como la inversa de la pendiente de la regresión.....	38
Tabla 2.5. Parámetros de modelos bi-lineales (Ec. 2.3) con dos pendientes (α , γ) y un punto de quiebre (β), ajustados para la evolución del número de hojas liguladas (h_v) por planta en función del tiempo térmico (Figura 2.5) en cinco genotipos de caña de azúcar y tres edades de cultivo. Los modelos fueron ajustados para cada	

UE sobre un total de 5 (CP) y 3 (CS1 y 2) plantas etiquetadas durante la emergencia. Los filocronos temprano y tardío fueron calculados como la inversa de las pendientes α y γ , respectivamente. La comparación de medias de los parámetros se hizo separadamente para caña planta y socas promediadas ya que no hubo diferencias entre CS1 y CS2.	43
Tabla 2.6. Análisis de la tasa de elongación de la altura en cinco genotipos y tres edades de cultivo creciendo a campo en Famaillá, Tucumán, Argentina. La pendiente de la regresión lineal (β) representa la tasa de elongación (cm d^{-1}), el intercepto (α) es el parámetro asociado al momento donde empieza la fase lineal de crecimiento en altura (Fig 2.6). Todas las regresiones fueron ajustadas para el periodo comprendido entre los 70 y 200 días desde la emergencia. Datos de socas 1 y 2 fueron agrupados.	46
Tabla 2.7. Parámetros de modelos logísticos ajustados para la evolución de la biomasa de cultivo (g m^{-2}) en cinco genotipos y tres edades. Biomasa final alcanzada (ϕ), curvatura del modelo sigmoide (λ) y punto de inflexión de la curva (ω , T_{50}). Datos de socas fueron agrupados.	49
Tabla 2.8. Análisis de la tasa de crecimiento del cultivo (TCC), inicio y duración de la fase lineal de acumulación de biomasa total y eficiencia del uso de la radiación fotosintéticamente activa (EUR) en cinco genotipos y tres edades de caña de azúcar. Experimentos desarrollados en Famaillá, Tucumán.....	51
Tabla 2.9. Análisis de variables asociadas con la captura de radiación solar fotosintéticamente activa (interceptada acumulada, RFAi y fracción capturada por el cultivo, FIc) y el rendimiento en cinco genotipos de caña de azúcar y tres edades de cultivo. Biomasa final del cultivo (B), biomasa final de tallos (Bt), coeficiente de partición a tallos (Ct) y de partición de tallos a sacarosa (Cs).....	53
Tabla 3.1 Variables de la dinámica del número de tallos (DT) y el rendimiento en cinco genotipos de caña de azúcar (G) creciendo a campo en edades de caña planta (CP) y cañas socas (CS1 y CS2): Tasa de macollaje (Tr) y mortalidad de tallos (Mr); tiempo térmico al número máximo (θT_m) y final de tallos (θT_f); duración	

de la fase de mortalidad (Md), porcentaje de mortalidad (M%), número máximo (NTm) y final de tallos (NTf), rendimiento en caña (RC) y número de hojas acumuladas hasta θT_f (NH en θT_f). A) Caña Planta; B) Cañas socas 1 y 2.69

Tabla 3.2. Variables de la dinámica de acumulación de sacarosa (DS) y el rendimiento en cinco genotipos de caña de azúcar (G) creciendo a campo en edades de caña planta (CP) y cañas socas (CS1 y CS2) en Famaillá, Argentina: concentración inicial de sacarosa (S_i), tasa de maduración (Sr), duración de la acumulación de sacarosa (Sd), concentración máxima de sacarosa (S_m), ganancia durante maduración ($\Delta S = S_m - S_i$) y rendimiento en sacarosa (RS).71

Table 3.3. Análisis de correlaciones canónicas entre DS y DT en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo a campo en tres edades de cultivo (CP, CS1 y CS2) en Famaillá, Tucumán, Argentina. Variables dependientes (DS: S_i , Sr y Sd), variables predictoras (DT: Tr, θT_m , Mr, Md). Se reportan dos ejes canónicos L1 y L2 significativos ($p < 0,001$).77

Table 4.1. Variables de la relación fuente-destino temprana y el tiempo térmico hasta la máxima concentración de sacarosa (θS_m) en cinco genotipos de caña de azúcar (G) creciendo a campo en edades de caña planta (CP) y cañas socas (CS1 y CS2) en Famaillá, Argentina. Tasa de crecimiento del cultivo durante el intervalo 50-120 dde (TCC1) y durante la fase lineal de acumulación materia seca (TCC2). Fuente destino mínima durante el macollaje (FDe1) y al momento cuando finaliza la mortalidad de macollos y se establece el número final de tallos (FDe2).90

Tabla 5.1. Evolución de la biomasa total aérea (B , $g\ m^{-2}$) en cinco genotipos de caña de azúcar expuestos a tres tratamientos de modificación de la fuente y elongación de los destino (Control, Modus® y Sombra). Los tratamientos fueron aplicados el 19 de Abril (A, Exp 3) y 16 de Marzo (B Exp. 4). La biomasa fue analizada en cada muestreo (Exp. 3, Exp 4). El ANOVA fue realizado por Modelos Lineales y Mixto con varianza homo o heterocedastica según corresponda.109

Tabla 5.2. ANOVA y comparación de medias de efectos de modificación de la fuente y la elongación de los destinos (Control, Modus® y Sombra) sobre Biomasa final de cultivo (B) y tallos (Bt), rendimiento en sacarosa (RS), número final de tallos (NTf), tasa de crecimiento del cultivo (TCC) y acumulación en sacarosa (TAS) y relación fuente-destino tardía (FDt). Los tratamientos fueron aplicados el 19 de Abril (A, Exp 3) y 16 de Marzo (B Exp. 4). Experimentos en Famaillá, Tucumán, Argentina.....	110
Tabla 5.3. ANOVA para los efectos del genotipo, tratamientos de modificación de la fuente-destino (Control, Modus y Sombra) y la interacción G*T sobre componentes de la dinámica de acumulación de sacarosa en cinco genotipos de caña de azúcar en dos experimentos (Exp. 3 y 4). Se reportan el cuadrado medio del error, el porcentaje de la varianza calculado a partir de la suma de cuadrados (%) y la significancia de los efectos. Concentración máxima de sacarosa medida en biomasa en peso fresco de tallos (Sm), incremento inicial de la sacarosa a los 20 y 17 días de la imposición de los tratamientos, tasa de maduración (Sr) y duración (Sd) de la acumulación de sacarosa. Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3) y 16 de Marzo (Exp 4).	122
Tabla Suplementaria 1. Efectos del genotipo, tratamientos de modificación de la fuente y la elongación de los destino (Control, Modus y Sombra) y la interacción G * T sobre el crecimiento de tallos primarios en cinco genotipos de caña de azúcar y dos experimentos (Exp 3 y 4) creciendo a campo en Famaillá, Tucumán, Argentina. Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3) y 16 de Marzo (Exp 4).	168

INDICE DE FIGURAS

- Fig. 2.1. Fotografías de aplicación de tratamientos de modificación de la relación fuente-destino (A-D), etiquetado (E) y medición de altura (F) de tallos primarios en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo a campo en dos edades (CS1 y CS2) en Famaillá, Tucumán Argentina. Tratamientos de sombra en CS1 (A) y CS2 (B). C y D Aplicación de regulador de la elongación de tallos.....24
- Fig. 2.2. Comparación entre los promedios históricos (1967-2008) y valores observados de las principales variables climáticas durante los tres años de cultivo en Famaillá, Tucumán, Argentina. A, precipitación acumulada (mm mes^{-1}). B, radiación solar incidente (R_i , $\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$). C y D, temperatura del aire máxima y mínima ($^{\circ}\text{C}$), respectivamente.....34
- Fig. 2.3. Evolución de variables climáticas durante tres años en cultivos de caña de azúcar en Famaillá, Tucumán, Argentina. Precipitación acumulada (\bullet pp, mm), radiación solar fotosintéticamente activa incidente acumulada (— RFA, MJ m^{-2}), temperatura diaria máxima y mínima del aire ($^{\circ}\text{C}$) y ocurrencia de heladas (---). Las flechas indican el momento de brotación de los cultivos. A, caña planta (CP); B y C, cañas socas 1 y 2 (CS1, CS2).....37
- Fig. 2.4. Etapas fenológicas de desarrollo del cultivo de cinco genotipos de caña de azúcar y tres edades. A, duración de cada fase ($^{\circ}\text{Cd}$). B, relación uno a uno entre edades para la duración de cada fase. Letras distintas en (A) indican diferencias significativas entre medias para la interacción G x E según Test LSD de Fisher ($P < 0,05$).39
- Fig. 2.5. Evolución del número de hojas completas expandidas (lígula visible) en cinco genotipos de caña de azúcar contrastantes en precocidad, creciendo durante tres años de cultivo en Famaillá, Tucumán, Argentina. Puntos indican valores observados promedios de 5 (\circ CP) y 3 (\bullet CS 1 y 2) plantas por unidad experimental. Modelos bi-lineales forzados por cero con dos pendientes (Ec. 2.3) fueron ajustados para la evolución del número de hojas en función del tiempo

térmico desde la emergencia (--- CP, — CS1 y 2). Parámetros de los modelos ajustados son presentados en la Tabla 2.6.....42

Fig. 2.6. Evolución de la altura en cinco genotipos y tres edades de cultivo en caña de azúcar creciendo en Famaillá, Tucumán, Argentina. La altura hasta la hoja⁺¹ fue monitoreada en 5 (○, ---, CP) y 3 (● — CS1, ● — CS2) plantas etiquetadas durante la emergencia. Modelos logísticos (Ec. 2.2) fueron ajustados para la altura promedio de plantas en función de los días desde la emergencia para cada genotipo y edad. Puntos (○, ●, ●) valores observados promedio por UE, líneas (- --, —, —) modelos ajustados. Barras verticales y horizontales indican el momento que el cultivo alcanzó el 95 % de la altura final.45

Fig. 2.7. Evolución de la biomasa total aérea del cultivo en cinco genotipos y tres edades de caña de azúcar creciendo en Famaillá, Tucumán, Argentina. Modelos logísticos fueron ajustados para la biomasa total aérea observada en función de los días desde la emergencia. Puntos (○, ●, ●) valores observados promedio por UE, líneas (---, —, —) modelos ajustados. Parámetros en Tabla 2.8. Solamente en A y E se ajustaron modelos distintos para CS1 y CS2.....48

Fig. 3.1. Dinámica del número de tallos (DT) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo durante tres años en Famaillá, Argentina. ○ Caña planta (CPI), ● Caña Soca 1 (CS1) y ● Caña Soca 2 (CS2). Los parámetros de DT son presentados en Tabla 3.1. Datos observados A-E. Diagrama esquemático de DT en F.....68

Fig. 3.2. Dinámica de acumulación de sacarosa en tallos (DS) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo durante tres años en Famaillá, Argentina. ○ Caña planta (CP), ● Caña Soca 1 (CS1) y ● Caña Soca 2 (CS2). Los parámetros de DS son presentados en Tabla 3.2. A-E, Datos observados. F, diagrama esquemático de la DS.....75

Fig. 3.3. Relaciones entre A) la sacarosa inicial al momento del fin de la mortalidad de tallos (S_i) y la tasa de maduración (S_r) y B) el número final de tallos (NT_f) y S_i . Datos de cinco genotipos de caña de azúcar creciendo durante tres años en

Famaillá, Argentina. En A y B, se presentan los parámetros de la regresión lineal o bi-lineal ajustado a través de todos los datos.76

Fig. 3.4. Relaciones funcionales entre la tasa de elongación del cultivo (TE, cm d⁻¹) y variables asociadas a la acumulación de sacarosa en cinco genotipos y tres edades de caña de azúcar creciendo en Famaillá, Tucumán, Argentina. A) TE y concentración de sacarosa cuando se alcanza el 95 % de la altura máxima; B) TE y los días desde emergencia hasta el máximo contenido de sacarosa; C) TE y tasa maduración (Sr); y D) TE y la concentración máxima de sacarosa (Sm). Parámetros y significancia de las regresiones en gráfico.....79

Fig. 4.1. Diagrama conceptual de la evolución de la relación fuente-destino (...), el número de tallos (—) y la concentración de sacarosa (---) en función de los días desde emergencia. Diagrama construido a partir de valores observados de LCP 85-384. Relaciones fuente-destino temprana durante el establecimiento de los tallos (FDe) y fuente-destino tardía (FDt); concentración inicial de sacarosa (S_i); número máximo y final de tallos (TN_m y TN_f). FDe1 y FDe2 representan el valor mínimo y de estabilización de la relación fuente-destino temprana, respectivamente.....91

Fig. 4.2. Evolución de la relación fuente-destino (...) y del número de tallos (—) en dos genotipos de caña de azúcar contrastantes en precocidad. A y B, cultivos en caña planta (símbolos abiertos); C y D cultivos en socas (CS1 símbolos en gris y CS2 en negro). Ensayos conducidos en Famaillá, Tucumán, Argentina. Barras indican 2 * error estándar.....92

Fig. 4.3. Evolución de la relación fuente-destino en cinco genotipos de caña de azúcar contrastantes en precocidad creciendo a campo durante tres años (...Δ CP, caña planta, ---▲CS1 y ---▲CS2, cañas socas en año 1 y 2, respectivamente). Ensayos conducidos en Famaillá, Tucumán, Argentina. Barras indican 2 * error estándar.93

Fig. 4.4. Análisis de componentes principales (Biplot) mostrando la relación entre genotipos (●, ○) y variables (◆) que describen la dinámica del número de tallos

(Tr, Mr, θT_m , θT_f , NTm y TNf), dinámica de acumulación de sacarosa (S_i , Sr y Sd), precocidad (θS_m), relación fuente-destino temprana (FDe1, FDe2) y el rendimiento (RS, RC) en cinco genotipos de caña de azúcar. A) Biplot incluyendo dos edades (\circ Caña planta CP, \bullet Caña Socas CS). En B caña planta; C caña socas (valores promedios de CS1 y CS2). Los códigos de variables fueron presentados en Tablas 3.1, 3.2 y 4.1. Experimentos conducidos durante tres años en Famaillá, Tucumán, Argentina.....96

Fig.4.5. Relación funcional entre la concentración inicial de sacarosa (S_i , A y B), la duración hasta sacarosa máxima (θS_m , C y D) y la relación fuente destino temprana (FDe1 y FDe2) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo y tres edades (CP, CS1 y CS2). Experimentos conducidos en Famaillá, Tucumán, Argentina. Símbolos abiertos caña planta (CP), símbolos cerrados caña soca (CS). Todos los parámetros de las regresiones fueron significativos ($p < 0,05$). ...97

Fig. 5.1. Evolución de la biomasa de tallos (B_t , $g\ m^{-2}$) y la altura (cm) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (\bullet Control, \bullet Modus® y \circ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3). * indican diferencias significativas entre tratamientos (Variable altura) o efecto de interacción G * T (B_t). Barra representan dos veces el error estándar del efecto tratamiento o la interacción G * T.113

Fig. 5.2. Evolución de la biomasa de tallos (B_t , $g\ m^{-2}$) y la altura (cm) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (\bullet Control, \bullet Modus® y \circ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 16 de Marzo (Exp 4). * indican diferencias significativas entre tratamientos (Variable altura) o efecto de interacción G * T (B_t). Barra representan dos veces el error estándar del efecto tratamiento o la interacción G * T.114

Fig. 5.3. Evolución de la acumulación de sacarosa ($g\ m^{-2}$) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (\bullet

Control, ● Modus® y ○ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3) y 16 de Marzo (Exp 4). * indican diferencias significativas entre tratamientos (Exp 3) o efecto de interacción G * T (Exp 4). Barras representan dos veces el error estándar del efecto tratamiento o la interacción G * T (Exp 4).116

Fig. 5.4. Relación entre sacarosa (S, g m⁻²) y biomasa de tallos (Bt, g m⁻²) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (● Control, ● Modus® y ○ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3). La pendiente de las regresiones representa el coeficiente de partición. Interceptos no significativos en B, C, D y E.119

Fig. 5.5. Relación entre sacarosa (S, g m⁻²) y biomasa de tallos (Bt, g m⁻²) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (● Control, ● Modus® y ○ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 16 de Marzo (Exp 4). La pendiente de las regresiones representa el coeficiente de partición. Interceptos no significativos en C, D y E.120

Fig. 5.6. Dinámica de acumulación de sacarosa en tallos en cinco genotipos de caña de azúcar bajo tres condiciones de relación fuente-destino tardía (Control, Modus y Sombra). ↑ indica el momento de imposición de tratamientos. El incremento inicial de la concentración de sacarosa luego de la imposición de los tratamientos se destaca con línea de puntos roja en algunos genotipos. Exp 3 conducido en CS1 en Famaillá, Tucumán, AR.123

Fig. 5.7. Dinámica de acumulación de sacarosa en tallos en cinco genotipos de caña de azúcar bajo tres condiciones de alteración de la fuente-destino tardía (Control, Modus® y Sombra). ↑ indica el momento de imposición de tratamientos. El incremento inicial de la concentración de sacarosa luego de la imposición de los tratamientos se destaca con línea de puntos roja en algunos genotipos. Exp 4 conducido en CS2 en Famaillá, Tucumán, AR.124

Fig. 5.8. Relación entre componentes de la dinámica de acumulación de sacarosa (tasa y duración de la acumulación de sacarosa) y la fuente destino tardía en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de relación fuente-

destino (●■ Control, ●■Modus® y ○□Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (■■□Exp 3) y 16 de Marzo (●●○Exp 4). Regresiones ajustadas para Modus-Control (---) o Sombra-Contros (—). Se reportan parámetros de regresiones ± error estándar, R² y valor de p.....127

Fig. 5.9. Relación entre la tasa de acumulación de sacarosa en materia seca (TAS g m⁻² d⁻¹) y la fuente destino tardía (g pl⁻¹ d⁻¹) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de relación fuente-destino (●■ Control, ●■Modus® y ○□Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (■■□Exp 3) y 16 de Marzo (●●○Exp 4). Interceptos no significativos en B, C, D y E. Parámetros de regresiones ± error estándar.....128

Fig. 5.10. Relaciones entre la concentración máxima de sacarosa (Sm, g g⁻¹ BF tallo 100; Fig. A y C), el rendimiento en sacarosa (RS, g m⁻²; Fig. B y D) y la relación fuente-destino tardía (FDt, g pl⁻¹ d⁻¹) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de relación fuente-destino (●■ Control, ●■Modus® y ○□Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (■■□Exp 3) y 16 de Marzo (●●○Exp 4). Regresiones ajustadas para Modus-Control (---) o Sombra-Contros (—). Se reportan parámetros de regresiones ± error estándar, R² y valor de p.....129

Figura Suplementaria 1. Evolución de materia seca, altura y el peso específico promedios de tallos en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (Control, Modus® y Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3). * indican diferencias significativas entre tratamientos. Barra representan dos veces el error estándar para efectos de la interacción G * T.....166

Figura Suplementaria 2. Evolución de materia seca, altura y peso específico de tallos primarios en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (Control, Modus y Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 16 de Marzo (Exp 4). * indican diferencias significativas entre tratamientos. Barra representan 2 * error estándar.....167

Figura Suplementaria 3. Coeficiente de partición de materia seca de tallos a sacarosa analizado en cada muestreo (M1-M5) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de relación fuente-destino (Control, Modus y Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3). * indican diferencias significativas entre tratamientos dentro del muestreo (M1-M5). Barras representan dos veces el error estándar del efecto del tratamiento..... 169

Figura Suplementaria 4. Coeficiente de partición de materia seca de tallos a sacarosa analizado en cada muestreo (M1-M6) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de relación fuente-destino (Control, Modus y Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 16 de Marzo (Exp 4). * indican diferencias significativas entre tratamientos dentro del muestreo (M1-M6). Barras representan dos veces el error estándar del efecto del tratamiento dentro del muestreo. 170

LISTADO DE ABREVIATURAS

B	Biomasa seca del cultivo (g m^{-2})
BFt	Biomasa fresca de tallos (g)
Bt	Biomasa seca de tallos (g m^{-2})
CP	Caña planta
CS	Caña Soca
Cs	Coefficiente de de biomasa de tallos a sacarosa
Ct	Coefficiente de partición de biomasa a tallos
dde	Días desde la emergencia del cultivo
DS	Dinámica de acumulación de sacarosa en base fresca
DT	Dinámica del número de tallos
E	Edad del cultivo
Ei	Eficiencia de intercepción de la radiación solar (%)
EUR	Eficiencia del uso de la radiación solar (g MJ^{-1})
FD	Relación fuente destino ($\text{g pl}^{-1} \text{d}^{-1}$)
FDe	Relación fuente destino temprana ($\text{g pl}^{-1} \text{d}^{-1}$)
FDt	Relación fuente destino tardía ($\text{g pl}^{-1} \text{d}^{-1}$)
FIc	Fracción de la radiación solar fotosintéticamente capturada durante el ciclo cultivo (%)
G	Genotipo
IAF	Índice de área foliar

Md	Duración de la mortalidad de tallos ($^{\circ}\text{Cd}$)
Mr	Tasa de mortalidad de tallos (tallos $\text{m}^{-2} \text{ } ^{\circ}\text{Cd}^{-1}$)
NT	Número de tallos
NTf	Número de tallos final (NT m^{-2})
NTm	Número de tallos máximo al pico del macollaje (NT m^{-2})
RC	Rendimiento en caña (t ha^{-1})
RFA	Radiación fotosintéticamente activa incidente (MJ m^{-2})
RFAi	Radiación fotosintéticamente activa interceptada (MJ)
RS	Rendimiento en sacarosa (t ha^{-1})
S	Sacarosa
Sd	Duración de la maduración (días)
Si	Concentración inicial de sacarosa ($\text{g g}^{-1} \text{ BTt } 100$)
Sm	Concentración máxima de sacarosa ($\text{g g}^{-1} \text{ BTt } 100$)
Sr	Tasa de acumulación de sacarosa en términos de rendimiento fabril ($\text{g g}^{-1} \text{ bft } 100 \text{ d}^{-1}$)
TAS	Tasa de acumulación de sacarosa en materia seca ($\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)
Tb	Temperatura base del cultivo ($^{\circ}\text{C}$)
TCC	Tasa de crecimiento del cultivo ($\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)
TE	Tasa de elongación de tallos (cm d^{-1})
Tr	Tasa de generación de tallos (Tallos $\text{m}^{-2} \text{ } ^{\circ}\text{Cd}$)
UE	Unidad experimental

ΔS	Ganancia en la concentración de sacarosa (g g^{-1} BTt 100)
θ	Tiempo térmico ($^{\circ}\text{Cd}$)
θ_b	Suma térmica hasta el brote de 1 cm ($^{\circ}\text{Cd}$)
θ_{Sm}	Suma térmica desde emergencia hasta la máxima concentración de sacarosa ($^{\circ}\text{Cd}$)
θ_{Tf}	Suma térmica desde emergencia hasta fin de la mortalidad de tallos ($^{\circ}\text{Cd}$)
θ_{Tm}	Suma térmica desde emergencia hasta el máximo número de tallos ($^{\circ}\text{Cd}$).

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Situación de la caña de azúcar en argentina y factores limitantes del rendimiento

El interés en incrementar de manera sustentable la producción de los diferentes cultivos para satisfacer la demanda alimentaria creciente ha tomado actualmente gran relevancia (Andrade, 2011; Tiftonell, 2014; Fischer, 2015). La demanda de biocombustibles (biodiesel y bioetanol) de primera y de segunda generación (Lozanoff *et al.*, 2007; Sabatier *et al.*, 2015; Dos Santos *et al.*, 2016; Núñez y Önal, 2016) se encuentra en un escenario similar, promovida por la crisis energética mundial y el calentamiento global (Acreche y Valeiro, 2013; Singels *et al.*, 2014; Chagas *et al.*, 2016; Khatiwada *et al.*, 2016). Este contexto expone la necesidad de desarrollar planes energéticos basados en la utilización de energía renovable (Patrouilleau *et al.*, 2006). Latinoamérica, liderada por Brasil con la producción de bioetanol a partir de caña de azúcar (Goldemberg *et al.*, 2008; Ensinas *et al.*, 2009) y Argentina con la producción de biodiesel a partir de la soja (Patrouilleau *et al.*, 2006), ha impulsado programas de investigación y desarrollo de estas tecnología (Alonso-Pippo *et al.*, 2008; Quintero *et al.*, 2008; van den Wall Bake *et al.*, 2009).

Los híbridos comerciales de caña de azúcar (*Saccharum spp.*), además de producir sacarosa como producto alimenticio básico, es el cultivo con mejor balance energético para la generación de etanol a partir de fermentación de sacarosa y otros azúcares, y para la cogeneración de electricidad a partir de bagazo (Beeharry, 1996; Johnson *et al.*, 2007; Bocci *et al.*, 2009; Acreche y Valeiro, 2013). Actualmente, hay un gran esfuerzo para desarrollar variedades llamadas multipropósito, destinadas a producir tanto sacarosa como bioenergía (Sabatier *et al.*, 2015). Sin embargo, Argentina es incapaz de satisfacer la demanda local de azúcar y etanol, disponiendo de una superficie cultivada apenas superior a las 320.000 hectáreas en las regiones del Noroeste y Noreste (Scandaliaris *et al.*, 2003; Mariotti, 2004; Cuenya *et al.*, 2005; Pérez *et al.*, 2007; Pérez *et al.*, 2008; Fandos *et al.*, 2010; Fandos *et al.*, 2011), de las cuales la provincia de Tucumán representa el 64 % del

total de la producción. Esta problemática es agravada por la baja probabilidad de expansión de las fronteras agrícolas del cultivo debida a i) su efecto sobre aspectos de seguridad alimentaria (e.g. áreas cultivadas con otros cultivos alimenticios) (Begenesic y Pacale, 2010); ii) expansión a áreas agroecológicas pobres o de bajos recursos para el cultivo. Este escenario denota la necesidad y el desafío de que los programas de mejoramiento genético de caña de azúcar desarrollen ideotipos localmente adaptados (Inman-Bamber, 2013) y de alta productividad.

En Argentina, los rendimientos comerciales de caña de azúcar (RC, toneladas de tallos en peso fresco por hectárea) fluctúan entre 56 y 100 t ha⁻¹, representando, los rendimientos más altos, menos del 10 % de la superficie cultivada (Scandaliaris *et al.*, 2003). Entre las causas que contribuyen a estas diferencias se pueden mencionar factores ambientales, estructura de productores (e.g. minifundistas con escaso acceso a tecnología), y factores de manejo del cultivo (Ferraro *et al.*, 2009). Entre los factores de manejo, se pueden citar a limitantes en la disponibilidad de material genético adaptado (variedades), en la fertilización y la carencia de sistemas de riego durante etapas críticas del ciclo del cultivo y limitantes en las tecnologías de cosecha. Otros factores están relacionados con la incidencia de plagas y enfermedades (Mariotti, 2001).

El ambiente agroecológico es el principal factor que explica la variabilidad en los rendimientos potenciales y alcanzables (Shrivastava *et al.*, 2014). En contraste a zonas tropicales con altos rendimientos en biomasa, en las zonas subtropicales Argentinas donde se cultiva caña de azúcar, el principal desafío agronómico y del mejoramiento genético es alcanzar rendimientos óptimos en biomasa y contenido de sacarosa tempranamente, antes de la incidencia de heladas que acarrearán severas pérdidas en la producción (Eggleston *et al.*, 2004; Felipe *et al.*, 2011; Sopena *et al.*, 2011). El clima subtropical y el régimen de precipitación monzónico característicos de la provincia de Tucumán condicionan ciclos anuales cortos (9 a 11 meses) comparados a otras regiones subtropicales donde se realiza este cultivo (Fogliata, 1995). Bajo condiciones óptimas de manejo, la optimización en la captura de recursos ambientales (e.g. radiación solar) mediante la disponibilidad de material genético adaptado, podría permitir alcanzar estabilidad interanual en los rendimientos y reducir las brechas entre rendimiento real, alcanzable y potencial

(Shrivastava *et al.*, 2014; Ferreira Junior *et al.*, 2015). Sin embargo, trabajos que exploren aspectos ecofisiológicos del cultivo, como la captura de la radiación solar y la eficiencia en el uso de la radiación no han sido reportados, al menos en los últimos veinte años en germoplasmas argentinos de caña de azúcar.

1.2. Aspectos relevantes del desarrollo, el crecimiento y la acumulación de sacarosa en caña de azúcar

La caña de azúcar es un cultivo perenne que se propaga vegetativamente. La primera brotación se conoce como caña planta (CP), y los rebrotes en años siguientes como cultivos de caña soca (CS).

En términos del desarrollo, el cultivo presenta cinco fases fenológicas denominadas emergencia, macollaje, gran crecimiento, maduración y floración (van Dillewijn, 1952). Recientemente, se propuso unificar la descripción del desarrollo fenológico en caña de azúcar, utilizando la escala decimal BBCH, originalmente propuesta para cereales templados (Bonnett, 2013). Sin embargo, la cinco fases fenológicas mencionadas anteriormente (van Dillewijn, 1952) siguen siendo una alternativa viable por las siguientes razones: i) existe una gran controversia respecto de las diferentes temperaturas de base utilizadas para describir diferentes procesos de desarrollo que se han confundido con procesos de crecimiento (Liu *et al.*, 1998; Bonhomme, 2000); ii) la escala decimal BBCH, extendida para caña de azúcar propone 10 fases fenológicas de las cuales solamente las cinco primeras fases ocurren naturalmente en condiciones subtropicales (Bonnett, 2013), debido a que las fase restantes (5 a la 9) están relacionadas con la floración; iii) la escala BBCH no considera a la etapa de mortalidad de tallos ni a la maduración como fases fenológicas; iv) las fases fenológicas 0 a 4 de la escala BBCH son similares a las primeras cuatro fases de van Dillewijn (van Dillewijn, 1952).

Durante las fases de emergencia y macollaje, se determina el número potencial de tallos (máximo número de macollos), predominando el desarrollo y crecimiento de raíces (Battie Laclau y Laclau, 2009), la germinación y brotación de yemas primarias y el desarrollo seguido de expansión foliar (Allison *et al.*, 2007). La temperatura media, la humedad del suelo, el genotipo y la edad (caña planta o caña soca) son los principales

factores que influyen sobre la duración de ambas fases (Bell y Garside, 2005; Romero *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2005). Para estas fases, se han reportado rangos de temperatura base de 11,5 a 13 °C para distintas edades y genotipos (Liu *et al.*, 1998). Los rangos de duración en tiempo térmico desde la plantación hasta el pico de macollaje reportados son 1600 a 1800 °Cd para caña planta y de 1250 a 1363 °Cd para caña soca en diferentes genotipos (Inman-Bamber, 1994; Liu *et al.*, 1998). El índice de área foliar (IAF; m² de hojas verdes expandidas por unidad de superficie) fluctúa entre 2 y 4 al finalizar el macollaje.

La fase de gran crecimiento comienza cuando el cultivo intercepta el 70 % de la radiación solar fotosintéticamente activa (Inman-Bamber, 1994). Esta fase se caracteriza por elevadas tasas de crecimiento y elongación de entrenudos (van Dillewijn, 1952; Sinclair *et al.*, 2005). El número final de tallos se establece luego de la mortalidad del 25 al 40 % del número máximo de tallos establecidos durante el macollaje (Singels y Smit, 2009; Vasantha *et al.*, 2012; Vasantha *et al.*, 2014). Sin embargo, y a pesar de que el número final de tallos sería un carácter genotípico (Moore *et al.*, 2013), hay una enorme carencia en el entendimiento de los procesos fisiológicos, genotípicos y ambientales involucrados tanto en la generación y mortalidad de tallos, y sus potenciales efectos sobre la dinámica de acumulación de azúcar. Asimismo, no se conoce si existe variabilidad genotípica en cuanto al inicio, finalización o duración de la fase de mortalidad de tallos.

Generalmente, durante la fase de gran crecimiento, el índice de área foliar (IAF) se mantiene por encima de su valor crítico (Sinclair *et al.*, 2004). El IAF crítico reportado es alrededor de 3,5; mientras que el número de hojas verdes completamente expandidas por tallo varía entre 4 y 12 (Kamat y Singh, 2001). La tasa de elongación de los entrenudos está regulada por la temperatura (Inman-Bamber, 1994). Diferencias en la duración de elongación de entrenudos (expresada en tiempo térmico, °Cd) entre genotipos no han sido reportadas. En cambio, algunos trabajos reportaron que la temperatura base para la elongación de entrenudos fluctuaría entre los 16 °C (Inman-Bamber, 1994; Singels y Bezuidenhout, 2002; Singels *et al.*, 2005a) a 19,8 °C (Liu *et al.*, 1998).

Se ha propuesto que la maduración (e.g. determinación de la concentración final de sacarosa en tallos) comienza cuando las tasas de elongación de tallos son muy bajas o

nulas (van Dillewijn, 1952; Muchow *et al.*, 1993; Muchow, 1994). Sin embargo, aún en ambientes subtropicales donde la maduración ocurre naturalmente, el inicio y como resultado la duración de la maduración son procesos no totalmente esclarecidos. La tasa de maduración (incremento de la concentración de sacarosa en tallos) está fuertemente asociada a factores ambientales como temperaturas bajas (Inman-Bamber, 1994; Inman-Bamber, 1995; Inman-Bamber *et al.*, 2010) y estrés hídrico moderado (Inman-Bamber *et al.*, 2009; Inman-Bamber *et al.*, 2010). En las condiciones subtropicales de Tucumán, tradicionalmente se ha considerado que la maduración se inicia a finales de Abril, alcanzando su óptimo hacia finales de Junio, mientras que la cosecha del cultivo se inicia a mediados de Mayo extendiéndose hasta Septiembre (Fogliata, 1995). Sin embargo, en esta región agroecológica se han observado diferencias en los patrones de maduración entre variedades comerciales en un mismo año (Saez *et al.*, 2011). Estudios que analicen los diferentes aspectos de la maduración y las respuestas genotípicas podrían ser valiosos para identificar potenciales limitantes, nichos de investigación y caracteres que aumenten las tasas de ganancia en los programas de selección. Como así también, la identificación de procesos fenológicos asociados a la maduración podría contribuir en la identificación de genotipos mejor adaptados.

Finalmente, la floración, se caracteriza por un estadio temprano de inducción floral (dependiente del fotoperiodo y la temperatura) y otro estadio posterior que consiste en la elongación del pedúnculo floral y la emisión de panoja (dependiente principalmente de la temperatura) (Berding y Hurney, 2005). En ambientes subtropicales, la inducción floral y el cambio de ápice son frecuentes pero esta etapa ocurre sin emisión de panoja en muchos clones, posiblemente debido a que el mejoramiento genético generó un incremento en los requerimientos térmicos para que se complete esta etapa, o a que el ambiente no permita el logro de dicho requerimiento térmico (Liu *et al.*, 1998; Berding y Hurney, 2005; Caputo *et al.*, 2007).

En términos de crecimiento y acumulación de biomasa seca (B), el ciclo completo se podría representar dinámicamente como una función de tipo sigmoideo a través del tiempo (Muchow *et al.*, 1993; Muchow *et al.*, 1994). Se distinguen una etapa lenta, con bajas tasas de acumulación de biomasa. Se ha propuesto que dichas bajas tasas resultan del

retardo en el desarrollo y la elongación de entrenudos (Allison *et al.*, 2007). Una etapa lineal con altas tasas de acumulación de biomasa, desarrollo y elongación de entrenudos que finaliza en procesos de senescencia foliar, deshidratación de tejidos e incremento de la concentración de sacarosa en tallo (Shih y Gascho, 1980; Almeida *et al.*, 2008). Para condiciones subtropicales argentinas, no hay estudios acerca de los procesos de generación de biomasa ni sobre potenciales diferencias genotípicas en cultivares modernos.

La acumulación de sacarosa en tallos de caña de azúcar es un proceso dinámico a través del ciclo del cultivo (van Dillewijn, 1952). Los tallos son los órganos de cosecha donde se acumula sacarosa (Glasziou, 1960), caracterizados por ser ricos en parénquima de almacenamiento con un contenido de fibras que fluctúa entre 11 y 16 % (Kang *et al.*, 1990; Doule y Balasundaram, 2004). Anatómicamente, los tallos están constituidos desde la base hasta el meristema apical de unidades fitoméricas repetidas que constan de un nudo (donde se insertan una hoja, y una yema axilar) y un entrenudo (rico en parénquima de almacenamiento) (van Dillewijn, 1952). Los entrenudos, además, fueron reportados como unidad funcional del proceso de acumulación de sacarosa (Inman-Bamber *et al.*, 2002). Se podrían mencionar los siguientes eventos asociados a la maduración de un entrenudo individual: i) Al momento en que una hoja finaliza su expansión, comienza la elongación de su entrenudo (Lingle, 1999); ii) cuando dicho entrenudo individual finaliza su elongación, los fotoasimilados provenientes de su hoja (que aún permanece activa) son almacenados como sacarosa (Lingle y Smith, 1991) hasta que la hoja inicia el proceso de senescencia (McCormick *et al.*, 2008a); iii) durante la senescencia foliar, la mayor parte de los fotoasimilados son transformados a sacarosa que se almacena en el parénquima, aumentando la relación sacarosa-sólidos solubles totales (Lingle e Irvine, 1994; Bonnett *et al.*, 2006). Estos eventos (i, ii y iii) ocurren sucesiva y simultáneamente durante la fase fenológica de gran crecimiento a medida que se desarrollan los entrenudos. Por lo tanto, en cualquier momento del ciclo puede observarse la coexistencia sobre un mismo tallo de entrenudos maduros (generalmente basales) e inmaduros (entrenudos apicales) (Lingle y Smith, 1991; Inman-Bamber, 1994; Lingle e Irvine, 1994; Lingle, 1997; Lingle, 1999; Lingle y Dyer, 2001; Inman-Bamber *et al.*, 2002; Inman-Bamber, 2004; Inman-Bamber *et al.*, 2005; Lingle y Tew, 2008; Lingle *et al.*, 2009).

La precocidad madurativa en caña de azúcar puede ser definida como un carácter genotípico que describe la habilidad de alcanzar el máximo contenido de sacarosa en tallos tempranamente durante la ontogenia del cultivo (Legendre y Burner, 1995; Kamat y Singh, 2001). La precocidad es un carácter deseable en áreas subtropicales, debido a que contribuye a la cosecha temprana disminuyendo las pérdidas producidas por heladas (Robertson *et al.*, 1999; Gilbert *et al.*, 2006; Felipe *et al.*, 2011; Sopena *et al.*, 2011). A pesar que la variabilidad en precocidad fue documentada (Elibox, 2012b; Cardozo *et al.*, 2014), los mecanismos fisiológicos y genéticos subyacentes no se conocen. Además, no se reportaron evidencias sustanciales de eventos fenológicos macro o microscopios que denoten el inicio de la acumulación de sacarosa (maduración) a nivel de cultivo. Recientemente, un set de ocho genotipos fue evaluado durante cinco años consecutivos bajo las condiciones subtropicales de Tucumán, Argentina (Saez *et al.*, 2011). Los autores reportaron diferencias genotípicas e interanuales en la dinámica de acumulación de sacarosa durante la fase de maduración (Abril a Septiembre). Evaluando la porción de tallos sin despunte, dichos autores encontraron que los genotipos diferían en el contenido inicial de sacarosa y en la tasa de acumulación de sacarosa, estando el contenido inicial relacionado inversamente con la tasa de acumulación en la mayoría de los años evaluados. Ambos parámetros (sacarosa inicial y tasa de acumulación) estuvieron fuertemente influenciados por condiciones ambientales, presentando un mismo genotipo dinámicas de comportamiento lineal o polinómico (con declinación del contenido de sacarosa a partir de un óptimo) a través de años (Saez *et al.*, 2011). Si bien, hay evidencia de que la acumulación de sacarosa continúa aún después de la finalización de la elongación de los entrenudos (Muchow *et al.*, 1996a), los procesos que la regulan no están totalmente dilucidados. Además, al menos en ambientes subtropicales, pareciera ser que el azúcar inicial cumple un importante rol en la dinámica de acumulación de sacarosa, y se define mucho antes que comience la maduración propiamente dicha. Probablemente, la competencia entre destinos (tallos) por foto-asimilados, en estadios tempranos de la ontogenia del cultivo, esté involucrada en la definición del contenido inicial de sacarosa. Hasta la actualidad, no se reportaron antecedentes que exploren estas cuestiones. Por otra parte, tradicionalmente en Argentina, se considera la fase de acumulación de sacarosa al

periodo comprendido entre el fin del crecimiento en altura y la cosecha, aspecto que explicaría la inexistencia de estudios en fases del desarrollo más tempranas.

1.3. Enfoque ecofisiológico de la relación fuente-destino durante la acumulación de sacarosa

En un marco ecofisiológico que integre ambiente y tiempo, la acumulación de sacarosa (S) a cosecha podría ser explicada a través del siguiente modelo:

$$S = \sum_{i=0}^n \text{RFA } E_i \text{ EUR } C_t C_s \quad (\text{Ec. 1.1})$$

Donde S representa la cantidad de sacarosa a cosecha (g m^{-2}); RFA es la radiación solar fotosintéticamente activa incidente ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$); E_i expresa la eficiencia de intercepción de la radiación solar (Monteith, 1969); EUR es la eficiencia en el uso de la radiación (g MJ^{-1}) que representa la cantidad de materia seca generada por unidad de radiación interceptada (Muchow *et al.*, 1994; Kiniry *et al.*, 1999; Sinclair *et al.*, 1999); C_t y C_s son los coeficientes de partición de biomasa total a tallos y de biomasa de tallos a sacarosa, respectivamente (Kiniry *et al.*, 2005).

En la mayoría de los cultivos de granos el modelo ecofisiológico (Ec. 1) está muy estudiado (Andrade, 1995). No obstante, pocos son los antecedentes del uso de este modelo para estimar la producción de sacarosa en caña de azúcar. Algunos trabajos analizaron separadamente los diferentes componentes del modelo para interpretar factores ambientales o de manejo, apuntando a entender los componentes que determinan la eficiencia de intercepción (E_i) tales como la densidad de tallos (Bell y Garside, 2005), evolución del IAF, filocrono y tasa de aparición, expansión y senescencia foliar (Inman-Bamber, 1994; Cock, 2003; Gutiérrez-Miceli *et al.*, 2004). Por su parte, la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) ha sido abordada en pocos trabajos en caña de azúcar (Muchow *et al.*, 1994; Kiniry *et al.*, 1999; Sinclair *et al.*, 1999). Recientemente, los coeficientes de partición han tomado relevancia en estudios de modelado de caña de azúcar (Singels e Inman-Bamber, 2011). Un abordaje integral de los componentes ecofisiológicos podría explicar diferencias genotípicas en la acumulación de sacarosa y, en particular, las interacciones entre el genotipo y el ambiente. Además, documentar los valores de EUR en

genotipos actualmente cultivados podría permitir explorar los potenciales de rendimiento en las condiciones subtropicales de Argentina.

La dinámica de acumulación de sacarosa en tallos de caña de azúcar podría estar modulada por la relación fuente-destino (Venkateswarlu y Visperas, 1987; Uhart y Andrade, 1991; Slafer y Savin, 1994; Uhart y Andrade, 1995; Kaitaniemi y Honkanen, 1996; Sweetlove y Hill, 2000; Smith y Stitt, 2007). La relación fuente-destino (FD) se puede definir como el balance entre los procesos autotróficos y heterotróficos de un sistema (Eastin *et al.*, 1969). En vegetales, la relación FD regula la partición de carbono generado por fotosíntesis hacia los destinos en desarrollo (división celular en tejidos del meristema), crecimiento (elongación celular y síntesis de fibra) y almacenamiento (acumulación de reservas) con elevado grado de sensibilidad a factores ambientales que alteran el balance entre los procesos mencionados (Wardlaw, 1990). Una idea conceptual planteada en los años 60 propuso que la saturación por sacarosa en hojas iluminadas inhibe la tasa fotosintética en cuestión de segundos (Hartt y Kortschak, 1967; Eastin *et al.*, 1969). Siguiendo este razonamiento, se propuso que la relación FD en caña de azúcar seguiría un modelo alostérico (similar a una reacción enzimática de primer orden), donde la fuente (fotosíntesis) se encuentra regulada de manera negativa por un intermediario (sacarosa) utilizado en los destinos (demanda en crecimiento y almacenamiento) (McCormick *et al.*, 2009). Estos autores demostraron que tanto la fotosíntesis como la vida media de una hoja de caña de azúcar son incrementadas ante un sombreado del 90 % de las hojas restantes (McCormick *et al.*, 2006; McCormick *et al.*, 2008c; McCormick *et al.*, 2008a; McCormick *et al.*, 2008b; McCormick *et al.*, 2009). En este modelo alostérico, la fuente estaría limitada por falta de demanda de foto-asimilados en los destinos, donde la disminución de la fuerza de los destinos estaría asociado con el avance de la acumulación de sacarosa en los entrenudos provocando, como consecuencia, la saturación en la hoja de productos de la fotosíntesis (McCormick *et al.*, 2006). Dicha saturación actuaría como intermediario que ejerce control negativo sobre la tasa fotosintética y acelera la senescencia foliar (McCormick *et al.*, 2008b). Otros autores, sin embargo, propusieron que independientemente de las condiciones de cultivo, entre cuatro y seis entrenudos se mantienen en elongación simultáneamente (Lingle y Smith, 1991; Lingle, 1997; Lingle,

1999) indicando que probablemente los destinos no sean limitantes según la propuesta del modelo alostérico. Por otra parte, delicados trabajos de marcaje con $^{14}\text{CO}_2$ demostraron que la concentración de sacarosa en el floema es mucho mayor que en las hojas durante gran parte del ciclo y que este aspecto no inhibe la tasa fotosintética a nivel del cultivo (Eastin *et al.*, 1969). Además, en trabajos con clones de caña de azúcar no se encontró asociación entre las diferencias en la tasa fotosintética y la producción en biomasa o rendimiento en azúcar por hectárea (Irvine, 1975). Probablemente, la estabilidad en la EUR frente a variaciones en valores altos de la tasa fotosintética pueda ser un indicador de la falta de sensibilidad de un modelo alostérico en hojas individuales (Sinclair *et al.*, 1999). Es posible que la acumulación de sacarosa en caña de azúcar esté co-limitada por fuente y destinos. Por lo tanto, un enfoque a nivel de cultivo podría resultar más adecuado frente a cambios en la relación FD que el análisis del comportamiento de la tasa fotosintética de hojas y la saturación por sacarosa en entrenudos individuales.

Trabajos con plantas individuales de caña de azúcar, bajo condiciones de estrés hídrico o térmico (Inman-Bamber *et al.*, 2009; Inman-Bamber *et al.*, 2010; Inman-Bamber *et al.*, 2011), demostraron que la tasa de acumulación de sacarosa estuvo regulada simultáneamente por el suministro de fotoasimilados de la fuente (fotosíntesis) y la fuerza de los destinos (número de tallos y tasa de elongación diaria). Estos estudios concluyeron que la variación genotípica en el contenido de sacarosa entre clones fue explicada mayoritariamente por cambios en la tasa de elongación del tallo con una fuerte dependencia del número de tallos. Sin embargo, los mecanismos a nivel de cultivo por los cuales la relación fuente-destino modula la dinámica de acumulación de sacarosa no han sido aún totalmente esclarecidos.

Mecanismos bioquímicos (e.g. actividad enzimática) podrían también estar involucrados en la determinación de la fuerza de los destinos (Glasziou, 1960; Glasziou, 1961; Sachdeva *et al.*, 2011). Se propuso que existe un equilibrio entre síntesis, degradación y re-síntesis de sacarosa, como consecuencia de la demanda de destinos en crecimiento y destinos de almacenamiento (Moore, 1995; Moore, 2005). Durante este proceso de síntesis, degradación y re-síntesis intervienen enzimas del metabolismo de sacarosa que se expresan diferencialmente entre entrenudos maduros o jóvenes (Lingle *et*

al., 2009), entre genotipos de alto o bajo brix, y en diferentes condiciones de estrés (Rose y Botha, 2000; Koch, 2004; Gutiérrez-Miceli *et al.*, 2005; Rae *et al.*, 2005a; Rae *et al.*, 2005b; Rossouw *et al.*, 2007).

Similarmente a otros cultivos, la relación FD en caña de azúcar podría resultar de procesos dinámicos gobernados por variables de estado que cambian durante la ontogenia (Marcelis, 1996). Como se mencionó anteriormente, un aspecto diferencial del cultivo de caña de azúcar es que, tanto el número como el tamaño y el peso de los destinos (entrenados) se definen gradualmente durante una ventana temporal extendida en el ciclo, coexistiendo, competencia por foto-asimilados entre los procesos de crecimiento (volumen) y de almacenamiento (sacarosa). Un mejor entendimiento de los procesos que regulan la FD permitiría interpretar tanto los efectos genotípicos como ambientales que explican el rendimiento y su variabilidad a través de genotipos y años. Complementariamente, las diferencias en la dinámica de acumulación de sacarosa entre clones de caña de azúcar (tempranos, intermedios o tardíos) podrían estar asociadas con i) diferencias en los coeficientes de partición (Singels e Inman-Bamber, 2011), ii) o en la sensibilidad de distintos procesos a variables ambientales, como la temperatura (Campbell *et al.*, 1998; Bonnett *et al.*, 2006).

Este marco teórico propone a la relación FD como mecanismo de modulación de la dinámica de acumulación de sacarosa en caña de azúcar. Además, resalta la necesidad de indagar tanto en procesos del desarrollo como de crecimiento para analizar y explorar a nivel de cultivo factores de la edad (E), genotípicos (G) y la interacción G*E como moduladores de la relación FD y de la acumulación de sacarosa en caña de azúcar.

HIPÓTESIS

En base a lo expuesto, las siguientes hipótesis fueron planteadas:

1.4. Hipótesis general

La dinámica de acumulación de sacarosa en tallos de caña de azúcar es modulada por la relación fuente-destino.

1.4.1. Hipótesis específicas (H1 a H6)

- 1)El contenido de azúcar está asociado con la duración y tasa de acumulación de sacarosa durante la fase de maduración que inicia cuando el cultivo disminuye la tasa de elongación de tallos hacia finales del periodo de gran crecimiento.
- 2)Los parámetros que caracterizan la dinámica de acumulación de sacarosa (tasa y la duración de maduración) correlacionan positivamente con la relación fuente-destino durante la fase de maduración.
- 3)Diferencias genotípicas en la dinámica de acumulación de sacarosa son debidas a diferencias en los patrones de desarrollo (i.e. temperatura base) que explican la duración del crecimiento vegetativo (tasa de elongación y duración hasta máxima altura).
- 4)Las variaciones genotípicas en la concentración de sacarosa en tallos y en el rendimiento en sacarosa son explicadas por la relación fuente-destino durante la maduración a través de una relación de tipo bilineal con una zona de respuesta positiva y otra de saturación.
- 5)La precocidad madurativa diferencial entre genotipos, definida como el tiempo en el que los genotipos alcanzan el contenido máximo de sacarosa en tallos, está asociada positivamente con la tasa y negativamente con la duración del crecimiento en altura.
- 6)Las diferencias genotípicas en precocidad madurativas pueden ser explicadas por diferencias en la relación fuente-destino entre genotipos.

OBJETIVOS

1.5. Objetivo general

Usando un marco de bases ecofisiológicas, analizar la variación genotípica de la relación fuente-destino y su efecto sobre la dinámica de acumulación de sacarosa y la precocidad en cultivos de caña de azúcar.

1.5.1. Objetivos específicos

- 1) Analizar en términos de componentes ecofisiológicos la producción de biomasa total (e.g. captura y uso de la radiación solar) y de sacarosa (e.g. partición) en clones de caña de azúcar, discriminando factores de edad y genotípicos.
- 2) Establecer asociaciones entre los patrones de generación de tallos y de acumulación de azúcar, analizando efectos genotípicos, de edad (caña planta y socas) y sus interacciones.
- 3) Caracterizar la dinámica de acumulación de sacarosa en tallos de caña de azúcar, con especial énfasis en el efecto del genotipo sobre el momento de inicio, la tasa y la duración y la precocidad madurativa.

Analizar la respuesta de la dinámica de acumulación de sacarosa en tallos de caña de azúcar frente a cambios en la relación fuente-destino provocados por disminución de la fuente (e.g. alteración de la radiación solar interceptada) y disminución del crecimiento de los destinos (e.g. alteración de la tasa de elongación de entrenudos).

CAPÍTULO 2

ANÁLISIS DEL DESARROLLO Y DEL CRECIMIENTO EN GENOTIPOS MODERNOS DE CAÑA DE AZÚCAR ADAPTADOS A AMBIENTES SUBTROPICALES

2.1. Introducción

2.1.1. La importancia del genotipo como estrategia para mejorar el rendimiento en caña de azúcar

El cultivo de caña de azúcar se extiende desde el Ecuador hasta los 35° de latitud Sur o Norte (Moore *et al.*, 2013), siendo el ambiente agroecológico el principal factor que explica la variabilidad en los rendimientos potenciales y alcanzables (Shrivastava *et al.*, 2014). En muchos países el rendimiento promedio en caña (RC) alcanza 90 t ha⁻¹ (o 40 t ha⁻¹ de biomasa seca), mientras que la concentración de sacarosa se mantuvo entre 11 y 13 % en los últimos 20 años (Waclawovsky *et al.*, 2010; Inman-Bamber, 2013). Sin embargo, en condiciones experimentales se alcanzaron valores máximos de RC entre 180 y 220 t ha⁻¹ (72-98 t ha⁻¹ de biomasa seca) (Thompson, 1978; Muchow *et al.*, 1994; Sinclair *et al.*, 1999; Waclawovsky *et al.*, 2010) mientras que la concentración máxima de sacarosa alcanzada fue del 15-17 % (Cox *et al.*, 1994; Muchow *et al.*, 1996a).

En Argentina, la superficie cultivada se mantuvo históricamente alrededor de las 300.000 hectáreas en las regiones del Noroeste y Noreste (Pérez *et al.*, 2007; Pérez *et al.*, 2008). Si bien se estimó que la superficie del cultivo podría extenderse a 2.5 o 5 millones de hectáreas, considerando zonas agroecológicas muy aptas o poco aptas para el cultivo, respectivamente (Anschau *et al.*, 2009), el avance sobre esas zonas podría verse limitado debido a otras cuestiones relacionadas con: i) la seguridad alimentaria (avance de otros cultivos) (Begenesic y Pacale, 2010), ii) limitaciones de la logística y establecimiento de ingenios, iii) cuestiones culturales de aceptación del cultivo por productores que actualmente no lo realizan, iv) elevadas brechas actuales entre rendimiento real y potencial (Waclawovsky *et al.*, 2010), y lo más importante v) aspectos ambientales que limitan el

cultivo, tales como estrés térmico por baja temperatura, hídrico y nutricionales (Grantz, 1989; Meinzer y Zhu, 1998; Gomathi y Thandapani, 2004; Inman-Bamber, 2004; Smit y Singels, 2006; Inman-Bamber *et al.*, 2010; Sopena *et al.*, 2011; Basnayake *et al.*, 2012; Gomathi *et al.*, 2015). Los rendimientos en caña en Argentina, generalmente expresados como materia fresca de tallos sin despunte, fluctúan entre 56 y 120 t ha⁻¹, mientras que los rendimientos en sacarosa varían entre 6 y 12 t ha⁻¹. Los rendimientos más altos ocurren en menos del 10 % de la superficie cultivada (Pérez *et al.*, 2007; Pérez *et al.*, 2008) caracterizadas por mayores temperaturas conducentes a mayor producción de biomasa (Grof *et al.*, 2010).

En un análisis sobre la productividad de la caña de azúcar realizado en el norte Argentino (Jujuy), se demostró que el productor (que puede interpretarse como el manejo tecnológico aplicado) y la edad (caña planta o socas) fueron los principales factores que explicaron la variación en los rendimientos en caña (RC), mientras que el genotipo seguido de la edad explicaron el rendimiento en sacarosa (RS, t ha⁻¹) (Ferraro *et al.*, 2009). Sorpresivamente, estos autores encontraron que la duración del periodo de crecimiento, la zona del cultivo y las precipitaciones no explicaron los RC y RS finales (Ferraro *et al.*, 2009). El desarrollo de germoplasma adaptado puede considerarse, entonces, como clave para sortear las barreras ambientales en un área agroecológica definida (Mariotti, 2004) e incrementar la productividad por unidad de superficie.

Se considera que la base genética del germoplasma mundial de caña de azúcar es relativamente estrecha (Tabla 2.1). Las variedades comerciales de caña de azúcar (*Saccharum spp.*) actualmente cultivadas son híbridos interespecíficos que provienen generalmente del cruzamiento original entre *Saccharum officinarum* L. (2n = 80) y *Saccharum spontaneum* L. (2n = 40-128) (Ming *et al.*, 2006; Matsuoka y Stolf, 2012). Sin embargo, otros cruzamientos involucrando a *S. officinarum* L., clones híbridos y otras especies del género *Saccharum* también han sido reportados como exitosos (Tabla 2.1). Actualmente, cruzamientos con especies pertenecientes a otros géneros, tales como *Erianthus spp.* (Tabla 2.1) están en vías de desarrollo (Moore *et al.*, 2013).

A nivel mundial se considera que en los últimos 20 años la ganancia genética del rendimiento en sacarosa ha sido moderada (Edme *et al.*, 2005; Jackson, 2005; Ming *et al.*, 2006) mientras que en el contenido de sacarosa fueron bajas (Cox *et al.*, 1994; Jackson, 2005; Lingle *et al.*, 2010; Inman-Bamber, 2013). En Argentina hay tres programas locales de mejoramiento genéticos de caña de azúcar. Generalmente, ideotipos localmente adaptados fueron desarrollados exitosamente (Tabla 2.2). Estudios recientes en Argentina, utilizando variedades históricas desarrolladas o introducidas por los programas locales de mejoramiento genético exploraron la ganancia genética en diferentes componentes del rendimiento (Acreche *et al.*, 2015). Estos autores encontraron que hubo un incremento lineal en el rendimiento en sacarosa que fue explicado principalmente por el incremento en biomasa. Además el rendimiento en caña, el peso promedio de tallos y la concentración de sacarosa se incrementaron linealmente entre 1940 y 2010 (Acreche *et al.*, 2015). A pesar del bajo progreso genético del contenido de sacarosa, y la falta de ganancia genética en la partición a tallos y sacarosa, concluyeron que el rendimiento en sacarosa en Argentina no ha llegado a un plateau (Acreche *et al.*, 2015).

Tabla 2.1. Descripción general de las seis principales especies del género *Saccharum* a partir de las cuales derivan la mayor proporción del germoplasma mundial. Adaptado de (Moore *et al.*, 2013). El contenido de sacarosa y fibra se expresa en base al peso fresco de tallos (% Bft)

Especie	Número cromosómico diploide (2n)	Sacarosa %Bft	Fibra % Bft	Adaptabilidad al Ambiente agroecológico
<i>S. officinarum</i>	80	18 - 25	5-15	Tropical
<i>S. sinense</i>	110-120	12-15	10-15	Tropical y Subtropical
<i>S. barberi</i>	80-124	13-17	10-15	Tropical y Subtropical
<i>S. spontaneum</i>	40-128	1-4	25-40	Tropical -Templado
<i>S. robustum</i>	60-194	3-7	20-35	Tropical húmedo
<i>S. edule</i>	60-122	3-8	s.d.	Tropical
<i>Erianthus spp.</i> *	20, 30, 40, 60	< 3	>30	Subtropical y templado

* *Erianthus* no pertenece al género *Saccharum*, consta de 4 especies actualmente identificadas (clasificadas por su nivel de ploidía).

2.1.2. Generación de la biomasa en caña de azúcar

Diversos estudios demuestran que existe una estrecha y comprobada asociación entre el rendimiento en caña y el rendimiento en sacarosa (Wiedenfeld, 1995; Aitken *et al.*, 2006; Acreche *et al.*, 2015). La alta capacidad de producción de biomasa (Legendre y Burner, 1995; Van Heerden *et al.*, 2010; Botha y Moore, 2013) de la caña de azúcar está asociada con su metabolismo fotosintético C4 (Sage *et al.*, 2013) y a la duración de su ciclo de cultivo, mayor en ambientes tropicales. Si bien existe evidencia de que las temperaturas cardinales varían para diferentes procesos del desarrollo y crecimiento (Bonnett, 2013), se acepta generalmente que la temperatura base, óptima y máxima se encuentran alrededor de 8, 30 y 50 °C, respectivamente (Singels, 2013). Las temperaturas bajas determinan la duración potencial del ciclo anual de cultivo, ya que imponen restricciones al crecimiento e incluso pueden provocar el deterioro fisiológico en casos extremos (como heladas) (Felipe *et al.*, 2011). En ambientes tropicales, la producción de biomasa alcanza los 148 t ha⁻¹ en peso fresco puesto que la duración del cultivo es de 12 a 15 meses (Irvine, 1975). En condiciones subtropicales como Tucumán, el ciclo anual del cultivo puede durar hasta 11 meses (aproximadamente 330 días desde la emergencia), tiempo durante el cual la radiación fotosintéticamente activa incidente asciende a 2200 MJ m⁻².

Bajo el marco de modelos ecofisiológicos, un componente destacado en la producción de biomasa, además de la duración de ciclo, es la eficiencia en la captura y el uso de la radiación solar. Se ha reportado que la máxima eficiencia teórica en el uso de la radiación solar global (EUR) de la caña de azúcar es de 2 g MJ⁻¹ (Sinclair *et al.*, 1999). Sin embargo, en condiciones experimentales se han reportado valores máximos de 1,72 y 1,59 g MJ⁻¹ en caña planta (CP) y socas (CS), respectivamente (Thompson, 1978; Muchow *et al.*, 1994; Kiniry *et al.*, 1999; Singels *et al.*, 2005b; Inman-Bamber, 2013). Los siguientes aspectos de la EUR del cultivo de caña de azúcar fueron considerados: i) la EUR es mayor en CP que en CS (Inman-Bamber, 2013), ii) la EUR disminuye hacia finales de ciclo debido a procesos de reducción del crecimiento (Park *et al.*, 2005), iii) la EUR varía con la temperatura y el contenido de nitrógeno foliar (Singels, 2013). Sin embargo, no hay estudios suficientes que demuestren que la EUR sea constante en todos los genotipos

cultivados. Es esperable que debido a la condición inter-especie de los híbrido de caña de azúcar, la EUR varíe entre genotipos, lo cual representa un aspecto de potencial interés para el incremento en la producción de biomasa y el mejoramiento genético.

En Argentina, estudios que aborden aspectos ecofisiológicos de la determinación del rendimiento en caña de azúcar son escasos, particularmente en genotipos modernos (Acreche *et al.*, 2015). Un mejor entendimiento de las bases ecofisiológicas que subyacen en la respuesta de los genotipos actuales, recientemente liberados de programas de mejora y que muestran un cierto grado de adaptación es útil para i) identificar caracteres para mejorar las tasas de ganancia genética, ii) valorar la diversidad en estrategias genotípicas que confieren adaptabilidad del cultivo al ambiente objetivo, iii) generar información de referencia para calibrar modelos de simulación de cultivos, y iv) comprender efectos genotípicos y ambientales y su interacción, aspecto clave para el manejo del cultivo y el análisis de brechas entre rendimientos potenciales y alcanzables.

Este capítulo tiene por finalidad indagar en los principales componentes ecofisiológicos que explican la producción de biomasa en genotipos de similar rendimiento y distintos patrones madurativos en lo referido a habilidad para alcanzar el máximo rendimiento de azúcar temprano en el ciclo (precocidad). En primer lugar, se detallarán las particularidades del ambiente agroecológico del sitio donde se llevó a cabo este estudio (Famailá, Tucumán), que es a su vez una sede de mejoramiento genético de caña de azúcar en el NOA. Se analizará el efecto genotípico sobre aspectos del desarrollo fenológico del cultivo, de la captura y eficiencia en el uso de la radiación solar y la producción de biomasa.

2.2. Materiales y métodos

Durante tres campañas agrícolas consecutivas se realizaron tres experimentos a campo en condiciones de cultivo (Exp. 1, 3 y 4) y un experimento en condiciones controladas (Exp. 2). Se evaluaron aspectos ecofisiológicos en cinco variedades de caña de azúcar durante tres edades. El estudio de las variaciones debidas a la edad (E) es importante ya que la especie es perenne y, por ende, el cultivo puede realizarse durante varios años. El cultivo en el primer año de brotación luego de la implantación clonal será referenciado como caña planta (CP), mientras que los rebrotes para los dos años sucesivos (luego de la cosecha) serán referidos como cañas socas (CS1 y CS2).

2.2.1. Características agroecológicas del sitio experimental

Los experimentos fueron conducidos en el sitio experimental de la Estación Experimental Agropecuaria de INTA Famaillá, Tucumán (Latitud Sur 27° 01' 78", Longitud Oeste 65° 22' 59" a 368 m sobre el nivel del mar). La zona agroecológica se caracteriza por suelos del Orden *Molisoles*, Sub-Orden *Udoles* (Zuccardi y Fadda, 1985) y clima subtropical con régimen de precipitación monzónico. El promedio histórico de precipitación anual acumulada es de 1332 mm año⁻¹, distribuidos mayormente entre Noviembre y Abril, mientras que la evapotranspiración de referencia asciende a 1420 mm año⁻¹. Los rangos de temperatura mínima y máxima anuales son de -4 a 18 °C y de 18 a 32 °C, respectivamente. El promedio mensual de la radiación incidente varía de 8,4 MJ m⁻² día⁻¹ para el mes de Junio hasta 18.8 MJ m⁻² día⁻¹ para el mes de Diciembre.

2.2.2. Material biológico

Cinco genotipos (G) de caña de azúcar (*Saccharum spp.* híbridos) fueron seleccionados a partir de un set de variedades liberadas comercialmente (INASE, 2015) tomando en cuenta i) similitudes en su rendimiento tanto en caña (biomasa fresca de tallos) como fabril (expresado en contenido de sacarosa en peso fresco de tallos) y ii) diferencias en precocidad (momento del año donde alcanzan la máxima concentración de sacarosa S_m en tallos (Saez *et al.*, 2011). Los cinco genotipos se consideran adaptados a la zona agroecológica de este estudio ya que fueron introducidos o seleccionados por programas de

mejoramiento genético locales de INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria) y de EEAOAC (Estación experimental Agropecuaria Obispo Colombres). Los genotipos fueron clasificados según su grado de precocidad como tempranos, intermedios y tardíos (Tabla 2.2). Investigaciones previas de variabilidad genotípica realizadas con isoenzimas, AFLP y SSR en un set de 12 variedades entre las que estuvieron incluidas las de este estudio (Tabla 2.2) demostraron bajos coeficientes de similitud entre ellas (Collavino *et al.*, 2008; Pocovi *et al.*, 2011).

Tabla 2.2. Origen, sitio de selección y grado de precocidad de cinco genotipos de caña de azúcar (*Saccharum* spp.) cultivados durante tres años en Famaillá, Tucumán, Argentina.

Genotipos	Origen y sitio de selección	Grado de Precocidad#	Mes del año con Sm
INTA NA 89-686	Desarrollado por INTA, EEA Famaillá, Tucumán, Argentina, a partir de semillas botánicas obtenidas por Chacra Experimental Santa Rosa Salta, Argentina. (Sopena <i>et al.</i> , 2015).	Intermedia/ Tardía	Comienzos de Julio
L 91-281	Desarrollado por INTA, EEA Famaillá, Argentina, a partir de clones avanzados obtenidos por LSU Lousiana, USA. (Sopena <i>et al.</i> , 2015).	Tardía	Comienzos de Agosto
LCP 85-384	Desarrollado por USDA-ARS Houma, Louisiana, USA, a partir de semillas botánicas obtenidas por Agricultural Research Service Canal Point, Florida, USA. (Milligan <i>et al.</i> , 1994).	Intermedia/ Tardía	Finales de Junio
RA 87-3	Desarrollado en conjunto por INTA, EEA Famaillá y EEAOAC, a través del convenio UIMCA, Tucumán, Argentina. (Costilla <i>et al.</i> , 2013).	Extra Temprana	Finales de mayo
TucCP 77-42	Desarrollado por EEAOAC, Tucumán, Argentina, a partir de semillas botánicas obtenidas por Agricultural Research Service, Canal Point, Florida, USA. (Costilla <i>et al.</i> , 2013).	Temprana	Principio de Junio

#Grado de precocidad es definido como un carácter genotípico asociado con la acumulación temprana de sacarosa en tallos. La clasificación fue realizada en base a datos del Programa de Mejoramiento Genético de Caña de Azúcar de INTA-EEA Famaillá, Tucumán, Argentina.

2.2.3. Implantación y manejo de los experimentos

Las caña semilla (consistente en estacas con varias yemas) de cada variedad fue obtenida en semilleros que garantizan la sanidad a través de tratamientos de hidrotermoterapia (Mariotti *et al.*, 2006; Rago *et al.*, 2008). Se utilizaron estacas de caña semilla troceadas manualmente y de 60 cm de longitud con cuatro yemas por estaca.

La plantación fue realizada el 22 de Agosto de 2008, mientras que las cosechas que dieron origen a las socas (CS1 y CS2) fueron realizadas el 9 y el 22 de Septiembre de 2009 y 2010, respectivamente. La implantación se realizó manualmente a una profundidad de 20 cm y una densidad promedio de 23 yemas por metro lineal de surco (15 ± 1 yemas m^{-2}). Los experimentos fueron conducidos en secano, pero sin limitaciones hídricas ya que i) el sitio experimental tuvo acceso a una napa freática de 30 a 80 cm de profundidad durante la época de lluvias (verano) y la estación seca (invierno), respectivamente, y ii) debido a que las precipitaciones fueron cercanas a la demanda de evapotranspiración del cultivo. Anualmente, el cultivo fue fertilizado a comienzos de la fase de macollaje con 45 (CP) o 90 (CS) $kg N ha^{-1}$.

2.2.4. Experimento 1

El Experimento 1 fue diseñado con el propósito de describir y analizar efectos debidos al ambiente (años), la edad (CP y CS), el genotipo (Tabla 2.2) y sus interacciones sobre la producción de biomasa total y sus componentes (Objetivo específico 1), la fenología (Objetivo específico 2), la dinámica de acumulación de sacarosa (Objetivo específico 3), y la precocidad (Objetivo específico 5). Debido a la naturaleza perenne del cultivo, el Experimento 1 fue monitoreado durante tres años (CP, CS1 y CS2) incluyendo fases de cosecha y brotación. Cada variedad fue dispuesta en parcelas de 5 surcos de 10 m lineales distanciados a 1,60 m ($80 m^2$) bajo un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones.

2.2.5. Experimento 2

El Experimento 2 tuvo como objetivo la determinación de la temperatura base en los cinco genotipos evaluados y fue realizado debido a que las temperaturas de base de los

genotipos no eran conocidas. Para examinar si los genotipos difieren en la temperatura base (T_b , °C) y en el tiempo térmico (θ , °Cd) hasta la brotación de yemas, se estableció un experimento en condiciones controladas de temperatura y humedad.

Estacas con yemas de cada genotipo fueron extraídas de tallos de diez meses de edad obtenidos en un semillero saneado. Los tallos fueron limpiados manualmente, y estacas con una yema (un solo nudo por estaca) fueron extraídas de la porción media de los tallos. La integridad y sanidad de cada yema fue examinada visualmente y al tacto (turgencia). Las yemas fueron plantadas manualmente, con la precaución de ubicarlas en la misma posición y profundidad (lateral y superficial, respectivamente), en bandejas de 40*80*10 cm conteniendo suelo como sustrato. Todas las yemas fueron cubiertas con una delgada capa de tierra de medio cm aproximadamente. Las bandejas fueron ubicadas en cámaras bajo cuatro tratamientos de temperatura constante (12, 21 26 y 36 °C). Los tratamientos fueron aplicados en tándem siguiendo un diseño en parcelas divididas con seis repeticiones. La parcela principal fue la temperatura y la sub-parcela los genotipos. Se tomó nota de la duración en días (fraccionado en 24 h) del período plantación hasta que el brote alcanzó uno, tres o diez centímetros de largo. Las mediciones de cada brote fueron realizadas dos veces al día usando un calibre (hasta brote de 1 cm largo) o una regla (hasta brote de 3 o 10 cm de largo).

En cada genotipo, se ajustó una regresión lineal entre la tasa de desarrollo (inversa de la duración en días) y la temperatura de la cámara. La temperatura base (T_b , °C) fue establecida como la temperatura donde la tasa de desarrollo es nula (intercepto de la regresión). El tiempo térmico hasta brote de uno (θ_b), tres o diez centímetros de longitud fue calculado como la inversa de la pendiente de la regresión. Las diferencias entre medias de genotipos, tanto para la T_b como para el θ_b fueron analizadas mediante un test-T ($\alpha=0,05$).

2.2.6. Experimentos 3 y 4

Los experimentos 3 y 4 fueron diseñados para modificar la relación fuente-destino (FD) durante la etapa de acumulación de azúcar. Se analizaron efectos debidos al genotipo, y a distintos momentos de alteración de la fuente-destino. En particular, se estudiaron la

dinámica de acumulación de materia seca de tallos y de sacarosa en tallos en sus aspectos de precocidad y componentes como tasa y duración de la maduración (Objetivos específicos 4 y 5).

Los tratamientos de modificación de la relación fuente-destino incluyeron: i) control sin alteración de FD, ii) disminución de la fuente y iii) alteración de la elongación de los destinos (tallos). Los tratamientos fueron impuestos durante el último tercio de la fase fenológica de gran crecimiento (19 de Abril para Exp 3 y 16 de Marzo para Exp 4) hasta la primera quincena de Agosto. El tratamiento de alteración de la fuente (Sombra) se realizó mediante la imposición de un sombreado permanente (disminución del 60 % de la radiación solar incidente con media sombra de 80 micrones) con estructuras tipo carpas de 4,5 m de altura (Fig. 2.1 A y B). El tratamiento de modificación de los destinos (Modus) fue realizado inhibiendo la elongación de los tallos mediante la aplicación de un regulador del crecimiento (Trinexapac-etil, nombre comercial Modus® 250 EC), que inhibe la síntesis de giberelinas a nivel del meristema apical (Li, 2004; Leite *et al.*, 2009). La dosis de aplicación fue de 0.8 l ha⁻¹. La aplicación del regulador de crecimiento fue realizada mediante una mochila manual provista de un cilindro con gas carbónico como presurizador (2 kg), conectado a otro cilindro con el producto, que trabajan a una presión de 2 bares. La mochila fue complementada con un brazo extensor de 2,5 m de longitud con terminación en “T” (apertura total 1,5 m) y cuatro pastillas (TEEJET 110 015, dos en cada extremo de la “T” separadas a 20 cm) (Fig. 2.1. C y D).

Cada UE resultó de la combinación conformada por un genotipo y un tratamiento de alteración de la relación FD. Las UE fueron micro parcelas de cinco surcos de tres m de longitud distanciados a 1,60 m (24 m²). El diseño utilizado en ambos experimentos fue de parcelas divididas con tres repeticiones. Los cinco genotipos de caña de azúcar se dispusieron como parcelas principales y las tres relaciones fuente-destino como sub-parcelas. Los Experimentos 3 y 4 se realizaron en dos años consecutivos, siendo las edades CS1 y CS2, respectivamente. Los efectos evaluados fueron genotipos, tratamientos (T), y las interacción G x T.

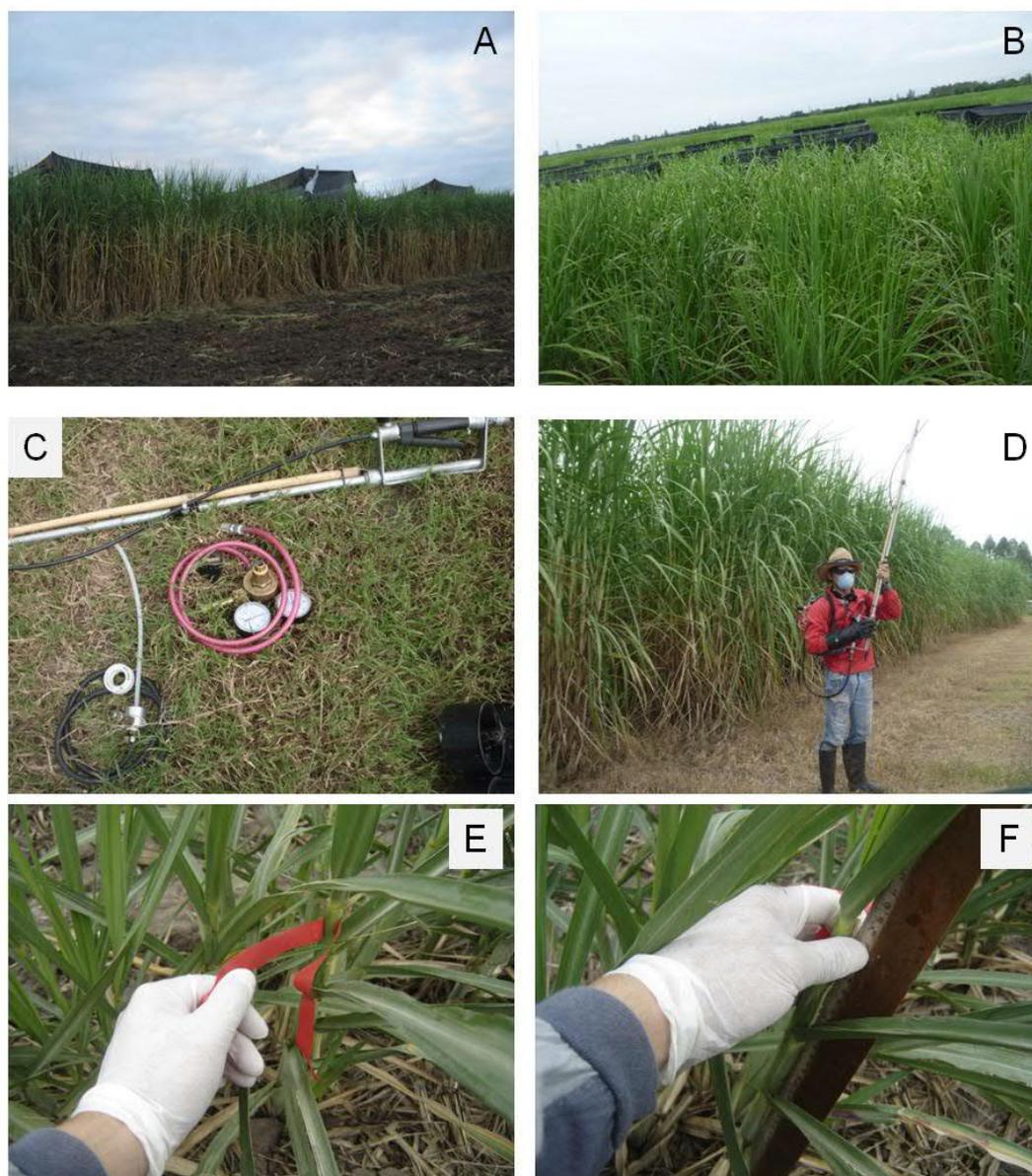


Fig. 2.1. Fotografías de aplicación de tratamientos de modificación de la relación fuente-destino (A-D), etiquetado (E) y medición de altura (F) de tallos primarios en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo a campo en dos esdades (CS1 y CS2) en Famaillá, Tucuman Argentina. Tratamientos de sombra en CS1 (A) y CS2 (B). C y D Aplicación de regulador de la elongación de tallos.

2.2.7. Variables relevadas en Experimentos 1, 3 y 4

2.2.7.1. Tiempo térmico

El tiempo térmico (θ , °Cd) acumulado en distintas etapas fenológicas fue calculado como la sumatoria de la diferencia entre la temperatura media diaria (T_m) y la temperatura base (T_b) (Ec. 2.1). La T_b utilizada en cada genotipo fue la determinada en Exp 2.

$$\theta = \sum_{i=0}^n (T_m - T_b) ; \text{ para } T_m \geq T_b \quad \text{Ec. 2.1}$$

2.2.7.2. Desarrollo fenológico del cultivo

En el Experimento 1, el desarrollo de las etapas fenológicas del cultivo fue realizado según la escala propuesta por van Dillewijn (1952). Se registró la duración (en tiempo térmico y días calendario) de cuatro fases fenológicas (emergencia, macollaje, gran crecimiento y maduración). Se consideró como fase de emergencia al periodo comprendido entre la plantación (CP) o cosecha (CS) y la emergencia del 50 % de las yemas plantadas (Romero *et al.*, 2005). La fase de macollaje fue definida como el periodo desde la emergencia al número máximo de macollos por m^{-2} (Bonnett, 2013). La fase de gran crecimiento se definió como la etapa comprendida entre el establecimiento del número máximo de macollos y el momento en que el cultivo alcanzó el 95 % de la altura final (van Dillewijn, 1952; Fogliata, 1995). En una primera aproximación, conceptual la duración de la fase de maduración fue cuantificada como el tiempo a partir del momento en que el cultivo alcanzó el 95 % de la altura máxima final hasta el momento en que el cultivo alcanzó la máxima concentración de sacarosa en tallos (van Dillewijn, 1952). Este concepto sobre fase de maduración será discutido en profundidad en el marco de resultados encontrados en esta tesis.

2.2.7.3. Evolución del número de hojas y filocrono

En todos los experimentos y años, tallos primarios fueron elegidos al azar durante el inicio de la brotación y etiquetados (Fig. 2.1. E). A intervalos de dos semanas, sobre cada tallo individualmente, se registró el número de hojas nuevas expandidas, el número de

hojas muertas (50 % de la hoja seca) y el número de hojas verdes. Se consideró como hoja expandida a aquella con lígula visible.

El filocrono [tiempo térmico entre la aparición de dos hojas consecutivas liguladas (Inman-Bamber, 1994; Birch *et al.*, 1998; Bonnett, 1998)] fue estimado como la pendiente de una regresión lineal entre el número de hojas acumuladas por planta (promedio de 5 y 3 tallos principales etiquetados por UE en CP y CS, respectivamente) y el tiempo térmico acumulado.

2.2.7.4. Evolución del número de tallos

La evolución de la densidad de tallos vivos (tallos principales o macollos indistintamente) fue registrada por conteo desde la emergencia hasta la cosecha. Los conteos fueron realizados a intervalos de quince días durante la etapa emergencia-cierre del cañaveral, y cada treinta días durante la etapa cierre del cañaveral hasta cosecha). Los conteos fueron realizados sobre los tres surcos centrales de cada UE, dejando un metro de bordura en las cabeceras. Particularidades sobre el análisis de la dinámica del número de tallos serán abordadas en Capítulo 3.

2.2.7.5. Evolución de altura y volumen de tallos

En Experimento 1 y durante los tres años en que fue repetido, se registró la evolución de i) la altura del cultivo (o canopia) y ii) la longitud de los tallos. La altura del cultivo fue monitoreada de forma no destructiva sobre los mismos tallos etiquetados en brotación (Sec. 2.2.7.3) midiendo desde la superficie del suelo hasta la última hoja expandida de cada tallo etiquetado (Fig. 2.1 F). Modelos logísticos (Ec. 2.2) fueron ajustados para cada genotipo y edad con el propósito de recuperar el momento donde el cultivo alcanza el 95 % de la altura final, parámetro utilizado para cuantificar la duración de la fase de gran crecimiento (Sec. 2.2.7.2).

En experimentos 3 y 4, a desarrollarse en el Capítulo cinco, la evolución de la altura de tallos fue realizada en forma destructiva a partir de los tallos recolectados para la determinación de materia seca (Sec. 2.2.7.6), midiendo desde la base hasta el meristema apical. Durante la brotación y en cada UE, se seleccionaron al azar y etiquetaron 30 tallos

primarios distribuidos homogénea y linealmente sobre los tres surcos centrales. Durante los muestreos destructivos (Sec. 2.2.7.6) se tomó la precaución de que cada sub-muestra contuviera al menos uno de los tallos etiquetados. El día inmediato a la aplicación de los tratamientos de modificación de la fuente destino (Sec 2.2.6), los tallos etiquetados fueron marcados con cinta en la posición de la hoja⁺⁰ (hoja anterior a la última hoja expandida) y seguidamente se les midió no destructivamente la altura. Cuando recuperados en los muestreos destructivos, los tallos marcados fueron medidos en términos de: i) altura desde la base hasta la hoja marcada, ii) altura a la última hoja expandida (Hh^{+1}), iii) altura a la yema apical (Ht) y iv) diámetro basal, medio y apical del tallo. Se cuantificó además el número total de todos los entrenudos.

El volumen de los tallos fue calculado como el producto de la altura del tallo por la media *heroniana* ponderada de las áreas basal y apical (Wikipedia, 2013).

2.2.7.6. Evolución de la biomasa aérea y partición hacia distintos órganos

La biomasa aérea fue cuantificada a través de muestreos destructivos durante las tres campañas (Exp 1, 3 y 4). Cinco, siete y ocho muestreos destructivos fueron realizados en CP, CS1 y CS2, respectivamente. En CP, los muestreos fueron realizados durante la etapa de macollaje (45 y 74 dde, Diciembre y Enero), a mediados de gran crecimiento (138 dde, Marzo) y durante la maduración (170 y 271 dde, abril y julio). En socas, un único muestreo destructivo se realizó durante el macollaje a los 87 y 81 dde (diciembre) y otro en fase temprana de gran crecimiento a los 143 y 151 dde (finales de febrero) para S1 y CS2, respectivamente. En CS1 los muestreos restantes fueron realizados durante la maduración desde el 20 de abril (212 dde) hasta finales de julio (304 dde), mientras que en CS2 desde el 17 de marzo (167 dde) hasta finales de julio (310 dde). En todos los casos, el último muestreo fue realizado luego (1 ± 2 días) de la primera helada de moderada intensidad (2 a -2 °C, duración ≥ 3 h). Muestreos posteriores a las heladas, con excepción del contenido de sacarosa, fueron excluidos del análisis debido al deterioro de la biomasa.

Los muestreos fueron realizados abarcando los tres surcos centrales de cada UE, con la precaución de dejar borduras entre muestreos consecutivos. En cada muestreo, una

superficie de 1 m² de cultivo fue cosechado cortando al ras del suelo todos los tallos (primarios y macollos), con la precaución de recuperar también todas las hojas y macollos muertos para no subestimar la biomasa (Sinclair *et al.*, 1999). La muestra entera fue pesada en fresco, relevándose también el número de tallos vivos. Una alícuota, compuesta de plantas enteras (tallos, hojas vivas y muertas con sus respectivas vainas), fue separada e inmediatamente pesada en fresco. En cada alícuota, se determinaron las siguientes variables: peso fresco, altura del tallo (desde la base hasta el meristema apical y hasta la última hoja ligulada), diámetro del tallo (basal, medio y superior), número total de entrenudos (desde la base hasta el meristema), largo de los entrenudos; número de hojas (verdes liguladas, y hojas muertas) y área foliar por planta. Cada planta fue particionada en tallos (desde la base hasta el meristema apical), hojas verdes, hojas secas, vainas, despunte (hojas sin expandir) y acondicionada para secado en estufa hasta peso constante a 60 °C.

La biomasa seca total aérea de cada alícuota fue utilizada para cuantificar la biomasa total (B; g m⁻²) por unidad de superficie. La evolución temporal de la biomasa del cultivo desde la emergencia (dde) a cosecha final fue modelada a partir de datos observados usando modelos logísticos (Ec. 2.2.9.2.1). El coeficiente de partición a tallos fue calculado como el cociente entre la biomasa de tallos (Bt) y la B. El coeficiente de partición a sacarosa (Cs) fue calculado como el cociente entre la biomasa en sacarosa (Bs) y la Bt (Singels, 2013).

2.2.7.7. Evolución del contenido de sacarosa

La concentración de sacarosa fue determinada en todos los experimentos a intervalos de quince días, desde la primera quincena de abril (CP y CS1) o marzo (CS2) hasta la cosecha. Debido a que los muestreos destructivos fueron espaciados en el tiempo para preservar la integridad de las parcelas se prosiguió como sigue: i) cuando los muestreos destructivos coincidieron con los muestreos de sacarosa, una segunda alícuota de cinco tallos (principales o macollos, indistintamente) fue recuperada para cuantificar el contenido de sacarosa (S); ii) adicionalmente y entre cada muestreo destructivo, se recolectaron al azar cinco tallos de cada UE solamente para cuantificar el contenido de sacarosa (S).

En ambos casos, el procesamiento de la muestra de cinco tallos incluyó i) determinación del peso fresco de los tallos sin hojas, ii) limpieza manual para eliminar hojas y vainas, iii) molienda de tallos enteros incluyendo el meristema apical (sin sacar el despunte o entrenudos inmaduros) en un trapiche experimental a una presión de 150 kg cm^{-2} , con una eficiencia de extracción de 50 % del jugo en la primera presión. Luego de filtrar y homogenizar el jugo, dos sub-muestras de 250 ml fueron analizadas para i) el contenido de sólidos solubles totales (°Brix) con refractómetro automático (Smart-1, ATAGO Co. LTD; Japón) y ii) la lectura polarimétrica, realizada luego de clarificar (con subacetato de plomo) y filtrar el jugo, con un polarímetro automático (Polatronic NCE; Alemania). La concentración de sacarosa (S) fue expresada en base al peso fresco de los tallos [sacarosa g (g peso fresco de tallos)⁻¹ 100] como en otros estudios (Meade y Chen, 1977; Acreche *et al.*, 2015). Particularidades sobre el análisis de la dinámica de acumulación de sacarosa y precocidad serán presentadas en los Capítulos 3, 4 y 5.

2.2.7.8. Captura y eficiencia en el uso de la radiación solar

El porcentaje de intercepción de la radiación solar incidente (IR%) fue registrado con un ceptómetro de mano de 1 m a lo largo del ciclo de cultivo. Las mediciones fueron realizadas semanalmente durante el establecimiento del cultivo (emergencia y macollaje), con una frecuencia de 30 días durante la fase de gran crecimiento y cada 15 días durante la maduración. Para cuantificar la radiación interceptada por el cultivo (I'), la barra del ceptómetro fue ubicada por debajo de las hojas verdes en un ángulo de 45° respecto al surco, con la precaución de ubicar la punta del ceptómetro en el centro del surco y la base en el centro del entresurco. Un total de seis mediciones por UE fueron realizadas en los tres surcos centrales, entre las 11:00 y las 13:00 h del día según protocolo estándar. La radiación incidente (I₀) se registró mediante medición afuera de la parcela. El porcentaje de intercepción fue calculado como $[100 (1 - (I' I_0^{-1}))]$. En el caso particular del tratamiento de sombreo (Exp 2) I₀ fue multiplicado por 0,4 (fracción de la radiación global que deja pasar la malla de media sombra, previamente medida con el ceptómetro). El porcentaje de intercepción diario se estimó por interpolación lineal entre mediciones consecutivas.

La radiación global incidente diaria ($\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$), obtenida de casilla meteorológica, se multiplicó por un factor de conversión (0,45) para obtener la radiación fotosintéticamente activa incidente [RFA, $\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (Monteith, 1972)]. La radiación diaria fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo (RFAi, $\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$) se calculó como el producto entre RFA y el porcentaje de intercepción diaria. La RFAi acumulada fue calculada como la sumatoria diaria desde emergencia hasta la cosecha (último muestreo destructivo antes de la las heladas). El cociente entre la RFAi acumulada y la sumatoria de de la RAF incidente desde emergencia hasta el último muestreo fue establecido como la fracción de intercepción del cultivo (FIc).

En cada ciclo de crecimiento y genotipo, la eficiencia del uso de la radiación (EUR, g MJ^{-1}) fue calculada como la pendiente de una regresión lineal [forzada por cero (Andrade *et al.*, 1996)] entre la biomasa total acumulada por el cultivo (Sec. 2.2.7.6) y la RFAi acumulada (Sinclair *et al.*, 1999).

2.2.7.9. Estimación del rendimiento

Tanto el rendimiento en caña como en sacarosa fueron cuantificado como en (Acreche *et al.*, 2015). Brevemente, el rendimiento en caña (RC, t ha^{-1}) fue cuantificado sobre peso fresco total de los tallos molibles (desde la base al meristema apical) multiplicado por el número de tallos por m^{-2} , iii) el rendimiento en sacarosa (RS, t ha^{-1}) fue calculado como el producto entre la máxima concentración de sacarosa en tallos [S_m , sacarosa $\text{g (g peso fresco de tallos)}^{-1}100$] y el RC.

2.2.8. Datos meteorológicos

VARIABLES meteorológicas de temperatura, radiación solar y precipitaciones fueron obtenidas de una estación automática ubicada a 150 m del sitio experimental. En los tratamientos de modificación de FD, se instalaron termómetros de máxima y mínima a la altura de la tercer hoja expandida con el propósito de registrar posibles cambios debidos a efectos del sombreado.

2.2.9. Análisis estadístico

2.2.9.1. De efectos principales y comparación de medias

Análisis de regresión lineal simple o múltiples ($Y_i = \beta_0 + \beta_1 x_{1i} + \dots + \beta_n x_{ni} + \varepsilon_i$) fueron usados para cuantificar la asociación entre variables respuestas y predictoras (Balzarini *et al.*, 2008). En todos los casos, además de los criterios de diagnóstico, se tomó en consideración que el modelo y sus parámetros intercepto (β_0) y pendiente ($\beta_1 \dots \beta_{ni}$) fueran significativos estadísticamente. Cuando la asociación entre dos variables requirió el uso de modelos no lineales (Ec. 2.2) o bi-lineales (Ec. 2.3) se tomó en cuenta que tanto el modelo como sus parámetros fueran significativos. En todos los casos, los efectos de genotipos, edad o tratamientos sobre los parámetros fueron evaluados por la prueba T de Student al 5 % (Balzarini *et al.*, 2008).

Análisis de la varianza (ANAVA) para un diseño en bloque (Exp 1) o en parcelas divididas (Exp 2.) fueron utilizados para explorar los efectos de genotipos, bloque, tratamientos o sus interacciones aislados de la edad (Balzarini *et al.*, 2008). En ambos casos, las comparaciones de medias fueron realizadas con el test LSD de Fisher ($\alpha = 0.05$). Para explorar efectos de edad, genotipo, tratamiento e interacciones, se utilizaron modelos lineales generales o mixtos para datos longitudinales (Di Rienzo *et al.*, 2012) considerándose como efectos fijos a la edad (E), genotipo (G) y la interacción G * E, mientras que los efectos aleatorios fueron los bloques. En todos los casos, la matriz de error fue sin estructura y los factores fueron corregidos por heterocedasticidad cuando fue necesario. Para optar por el mejor modelo, se hicieron comparaciones de modelos teniendo en cuenta a los indicadores AIK y BIC.

2.2.9.2. Modelos de evolución temporal no lineales

Se realizaron ajustes de modelos no lineales como regresiones bi-lineales, tri-lineales o logísticas utilizando *Table Curve Software* (Jandel, 1991). Para el análisis y comparación de los parámetros obtenidos con estos modelos, se utilizaron Modelo Lineales y Mixtos con InfoStat software (Di Rienzo *et al.*, 2012; InfoStat, 2014).

2.2.9.2.1. Modelos logísticos

Con el objetivo de describir y analizar la evolución en el tiempo (desde la emergencia) de las variables: biomasa total aérea (B), altura hasta la hoja⁺¹, volumen de tallos (Vt), y contenido de sacarosa (S), se ajustaron modelos logísticos utilizando la Ec. 2.2.

$$Y = \varphi * \left(1 + \exp \left(-\lambda * (x - \omega) \right) \right)^{-1} \quad \text{Ec. 2.2}$$

Donde Y es la biomasa total aérea, la altura, el volumen, o la concentración de sacarosa para cualquier momento del ciclo, φ es el parámetro relacionado al máximo valor de Y (donde la curva se hace asintótica), λ es el parámetro relacionado a la tasa de crecimiento, ω es el parámetro asociado a los dde_{50} o punto de inflexión de la curva.

Los modelos fueron ajustados para cada genotipo y edad. El efecto del genotipo y la edad sobre los parámetros estimados se evaluó mediante la prueba T de *Student* con un nivel de significancia al 5 % (Balzarini *et al.*, 2008).

2.2.9.2.2. Modelo bilineal con dos pendientes

En el caso particular de la evolución del número de hojas en función del tiempo térmico acumulado se utilizó un modelo bi-lineal con dos pendientes (Ec. 2.3).

$$\begin{aligned} Y &= \alpha x, \text{ (para } x \leq \beta) \\ &= \alpha \beta + \gamma x; \text{ (para } x > \beta) \end{aligned} \quad \text{Ec. 2.3}$$

Donde Y es la variable respuesta (e.g. número promedio de hojas por planta) dependiente de x (e.g. tiempo térmico), α es la primer pendiente, β es el punto en x donde la pendiente cambia de intensidad y γ es la segunda pendiente.

2.3. Resultados

2.3.1. Caracterización ambiental: evolución de variables meteorológicas durante tres ciclos de cultivo

Las variables meteorológicas durante los tres años de experimentos a campo fueron representativas de los promedios históricos para la región (Fig. 2.2). Las precipitaciones acumuladas en los ciclos de cultivo fluctuaron entre 1195-1417 mm (Tabla 2.3, Fig. 2.3). En CS2, sin embargo, las precipitaciones acumuladas para los meses de Enero y Febrero fueron 43 y 88 % mayores al promedio histórico, respectivamente (Fig. 2.2 A, Tabla 2.3). En los tres años, las precipitaciones se distribuyeron entre los 60 y 250 días desde la plantación o cosecha (Fig. 2.3), abarcando el período de mayor requerimiento del cultivo (desde diciembre hasta abril). La evapotranspiración de referencia (EP_0) fue muy similar a los promedios históricos, alcanzando rangos de 1318-1460 mm anuales en los tres ciclos (Tabla 2.3).

El promedio mensual de radiación solar incidente ($MJ\ m^{-2}\ d^{-1}$) fue similar al histórico (Fig. 2.2 B). La radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA, $MJ\ m^{-2}$) disponible durante el ciclo, desde la emergencia hasta la cosecha, alcanzó valores de 2200 a 2700 $MJ\ m^{-2}$ para CP y CS (Fig 2.3 A, B y C, respectivamente). Sin embargo, si se observa el período libre de heladas que ocasionan daño foliar, la RFA incidente disponible durante el ciclo, que pudo ser efectivamente usada por el cultivo, apenas superó los 1600 $MJ\ m^{-2}$ (Fig. 2.3).

Los promedios mensuales de temperatura diaria del aire en los tres años de cultivo fueron muy similares a los valores históricos, con rangos entre 3,2 a 20,7 y 17,8 a 31,8 °C para temperatura mínima y máxima, respectivamente (Fig. 2.2 C y D, Tabla 2.3). Sin embargo, es de destacar que ocurrieron días con temperaturas extremas mínimas (desde -5 a 2,5 °C) y máximas (casos que superaron los 40 °C en Enero, Fig. 2.3).

Estrés térmico debido a heladas ocurrió en los tres años de cultivo (Fig. 2.3). En CP, se registraron heladas moderadas y tardías, hacia finales de Julio y mediados de

Agosto (Fig. 2.3 A); mientras que en ambas socas, las heladas fueron más tempranas y severas, entre finales de Junio y mediados de Julio (Fig. 2.3 B y C).

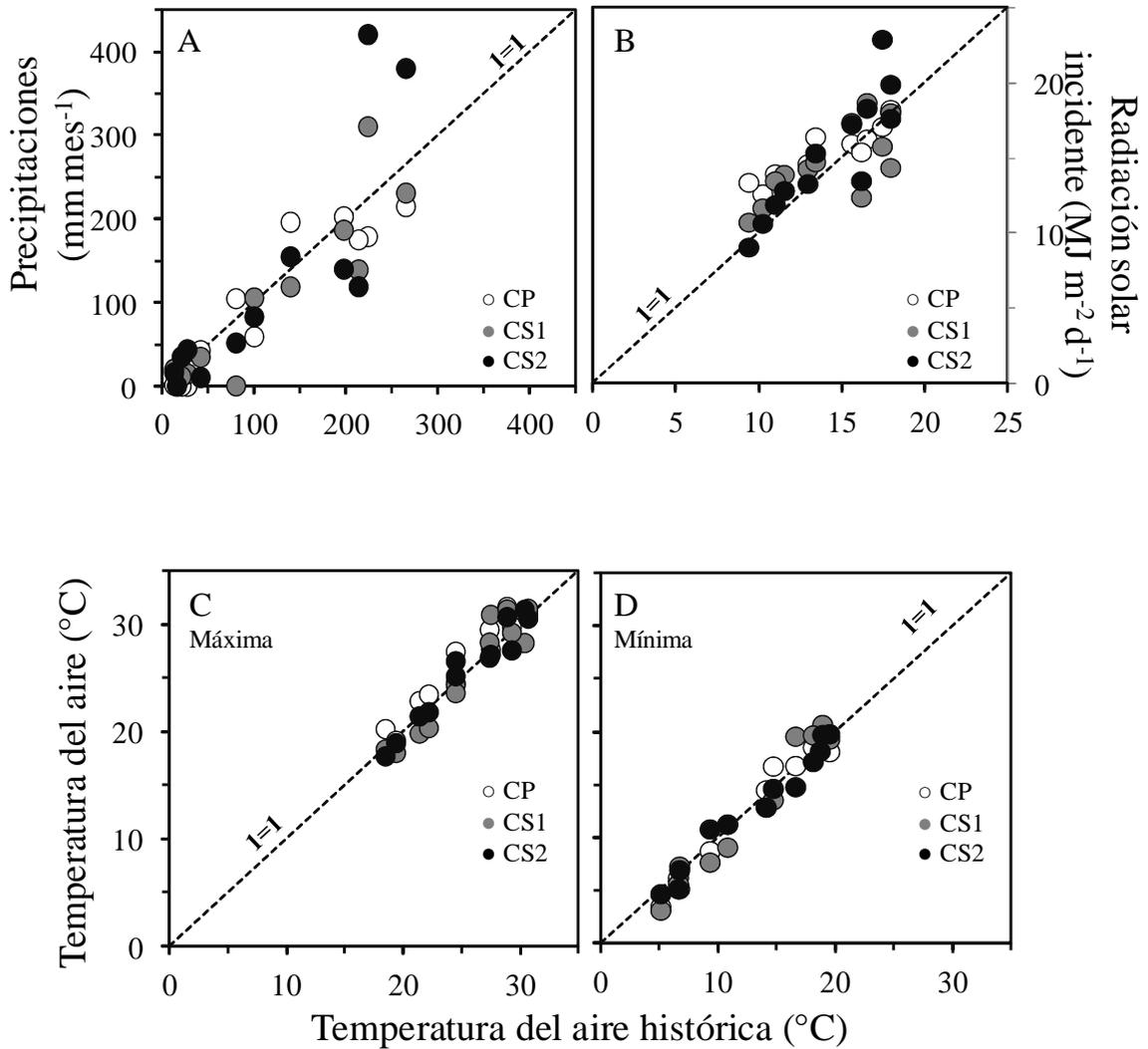


Fig. 2.2. Comparación entre los promedios históricos (1967-2008) y valores observados de las principales variables climáticas durante los tres años de cultivo en Famaillá, Tucumán, Argentina. A, precipitación acumulada (mm mes⁻¹). B, radiación solar incidente (Ri, MJ m⁻² d⁻¹). C y D, temperatura del aire máxima y mínima (°C), respectivamente.

Tabla 2.3. Promedios mensuales históricos (1967-2008) y observados de las principales variables climáticas durante los tres años de cultivo en Famaillá, Tucumán, Argentina. Precipitación mensual (pp, mm), evapotranspiración de referencia (EP₀, mm), radiación solar incidente (Ri, MJ m⁻² d⁻¹), temperaturas del aire máxima y mínima (Tmax, Tmin, °C).

Ciclo	Variables Climáticas	Sep	Oct	Nov	Dec	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Anual
CP 2008-2009	pp (mm)	18,30	104,80	196,30	202,80	215,00	179,00	175,20	59,20	42,60	0,20	1,30	0,30	1195,0
	EP ₀ (mm)	114,90	147,40	178,20	180,10	183,60	139,00	135,90	102,00	67,80	51,70	59,10	100,60	1460,3
	Ri (MJ m ⁻² d ⁻¹)	15,98	16,28	17,10	18,06	18,25	15,42	14,64	12,84	12,63	13,39	13,96	16,42	12,6 - 18,3
	Tmin (°C)	8,77	14,53	16,83	18,95	18,15	19,25	18,58	16,78	11,30	5,19	3,50	6,22	3,5 - 19,3
	Tmax (°C)	24,65	27,76	31,75	31,23	31,16	29,93	29,63	27,58	22,96	20,35	19,27	23,58	19,3 - 31-8
CS1 2009-2010	pp (mm)	14,90	0,40	118,90	186,80	231,20	310,70	139,30	105,70	34,70	11,40	20,40	0,50	1174,0
	EP ₀ (mm)	92,80	183,50	165,40	153,30	186,00	125,20	122,80	81,60	60,00	43,60	56,60	81,10	1351,9
	Ri (MJ m ⁻² d ⁻¹)	17,38	18,71	15,79	14,38	18,03	12,41	14,29	13,92	11,70	10,75	13,50	14,75	10,7 - 18,7
	Tmin (°C)	7,70	12,96	19,61	19,34	19,33	20,71	19,73	13,59	9,12	7,32	3,16	5,66	3,2 - 20,7
	Tmax (°C)	24,43	31,02	31,52	28,39	31,58	29,35	28,43	23,71	19,94	18,46	18,13	20,45	18,1 - 31,6
CS2 2010-2011	pp (mm)	43,70	51,80	155,00	140,10	380,40	421,00	119,10	83,10	10,50	35,00	16,00	0,40	1456,1
	EP ₀ (mm)	96,90	158,50	194,40	192,10	170,60	107,50	128,00	90,90	62,40	43,90	55,30	87,50	1318,0
	Ri (MJ m ⁻² d ⁻¹)	17,26	18,32	22,91	19,92	17,65	13,50	13,31	12,85	10,66	9,08	11,92	15,34	9,1 - 22,9
	Tmin (°C)	10,84	12,89	14,83	18,20	19,84	19,76	17,21	14,67	11,28	6,96	4,71	5,18	4,7 - 19,8
	Tmax (°C)	26,69	27,28	30,81	31,48	30,66	27,70	27,02	25,29	21,54	17,81	19,05	21,93	17,8 31,5

Tabla 2.3. Continuación. Promedios mensuales históricos (1967-2008) y observados de las principales variables climáticas durante los tres años de cultivo en Famaillá, Tucumán, Argentina. Precipitación mensual (pp, mm), evapotranspiración de referencia (EP₀, mm), radiación solar incidente (Ri, MJ m⁻² d⁻¹), temperaturas del aire máxima y mínima (Tmax, Tmin, °C).

Ciclo	Variables Climáticas	Sep	Oct	Nov	Dec	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Anual
Promedios	pp (mm)	26,70	79,70	139,00	197,10	264,70	223,40	213,20	99,50	41,20	20,40	12,30	15,40	1332,6
Históricos	EP ₀ (mm)	104,84	138,33	156,38	176,94	178,13	154,99	110,98	95,58	78,47	61,36	70,49	90,88	1417,4
1967-2008	Ri (MJ m ⁻² d ⁻¹)	15,57	16,50	17,42	17,92	17,92	16,16	12,94	11,51	10,22	9,38	10,97	13,40	9,4 - 17,9
	Tmin (°C)	9,30	14,10	16,60	18,70	19,50	18,90	18,10	14,70	10,80	6,70	5,10	6,60	5,1 - 19,5
	Tmax (°C)	24,40	27,40	28,80	30,30	30,60	29,20	27,30	24,40	21,30	18,40	19,30	22,10	18,4 - 30,6

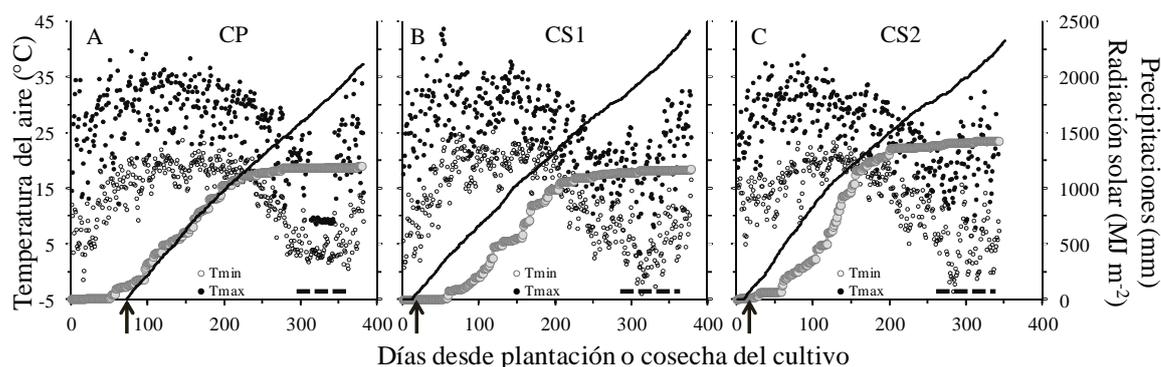


Fig. 2.3. Evolución de variables climáticas durante tres años en cultivos de caña de azúcar en Famaillá, Tucumán, Argentina. Precipitación acumulada (● pp, mm), radiación solar fotosintéticamente activa incidente acumulada (— RFA, MJ m⁻²), temperatura diaria máxima y mínima del aire (°C) y ocurrencia de heladas (---). Las flechas indican el momento de brotación de los cultivos. A, caña planta (CP); B y C, cañas socas 1 y 2 (CS1, CS2).

2.3.2. Variaciones en el desarrollo fenológico

2.3.2.1. Determinación de la temperatura base

Para todos los genotipos (Tabla 2.2), la tasa de desarrollo hasta brote de 1 cm (1 d⁻¹) estuvo linealmente relacionada con la temperatura dentro de un rango de 12 a 36 °C. Diferencias significativas entre genotipos se observaron tanto para la temperatura base (e.g. cuando la tasa de desarrollo fue cero) como para el tiempo térmico (°Cd) hasta el estadio de brote de 1 cm de largo (θ_b , Tabla 2.4). A través de genotipos, la temperatura base varió de 8,25 °C (L91-281) a 10,83 °C (RA 87-3), mientras que el θ_b exhibió valores de 106,6 °Cd (RA 87-3) a 159,9 °Cd (LCP 85-384).

Por otra parte, el estadio de brote de 1 cm fue el mejor momento fenológico para estimar la T_b (a través de la tasa de desarrollo) en comparación a brotes de 3 y 10 cm de largo. Elevada variación entre repeticiones fue observada en la tasa de desarrollo hasta brote de 3 o 10 cm de largo (datos no mostrados), probablemente debido al efecto del microclima de la cámara (temperatura y humedad) sobre la tasa de elongación (cm h⁻¹) de los brotes.

Tabla 2.4. Temperatura base (T_b , °C) y tiempo térmico hasta brote de 1 cm de largo (θ_b , °Cd) estimados bajo condiciones controladas de temperatura y humedad para genotipos de caña de azúcar. La T_b fue calculada a partir de un modelo de regresión lineal ajustado para la relación entre la temperatura (12-36 °C) y la tasa de desarrollo (1 d-1) hasta el estadio fenológico de brote de 1 cm de largo. θ_b fue estimado como la inversa de la pendiente de la regresión.

Genotipos	T_b (°C)	θ_b (°Cd)
INTA NA 89-686	10,46 ± 1,61 ab	125,1 ± 13,3 b
L 91-281	8,25 ± 1,41 b	142,5 ± 23,9 ab
LCP 85-384	9,61 ± 0,62 ab	159,9 ± 11,7 a
RA 87-3	10,83 ± 0,89 a	106,6 ± 8,1 c
TucCP 77-42	10,23 ± 1,83 ab	145,4 ± 16,0 ab

Letras distintas indican diferencias significativas entre medias por test-T de *Student* ($\mu \pm$ el error marginal para una distribución T con $\alpha=0,05$).

2.3.2.2. Desarrollo del cultivo

La emergencia del cultivo ocurrió el 01 de noviembre de 2008, 20 y 30 de septiembre de 2009 y 2010 para CP, CS1 y CS2, respectivamente. Efectos del genotipo, la edad y la interacción G*E se observaron en la duración en tiempo térmico de las fases fenológicas emergencia, macollaje, gran crecimiento ($p < 0.0001$, Fig. 2.4 A) y maduración ($p < 0.05$, Fig. 2.4 A). En tres de las cuatro fases (excepción maduración), la interacción fue explicada por la edad (planta vs. socas). Dentro de socas (CS1 y CS2), la interacción G*E solamente fue significativa para la duración de la fase de maduración (Fig. 2.4 A y B).

Como esperado, la duración de la emergencia (periodo comprendido entre la plantación o cosecha del cultivo hasta el inicio de brotación) fue mayor en caña planta que en socas, y no varió entre socas con rangos que oscilaron, a través de genotipos, entre 490 a 840 °Cd para caña planta y 61 a 93 °Cd para socas (Fig. 2.4 A).

La fase de macollaje (etapa comprendida entre emergencia y el número máximo de tallos) duró más tiempo térmico en CP que en CS (Fig. 2.4). El efecto de la interacción G*E para esta fase fue atribuido a que los genotipos de mayor duración en CP (L 91-281 y LCP 85-384) fueron los de menor duración en ambas socas. A través de genotipos, los rangos de duración del macollaje fueron de 1203 °Cd (RA 87-3) a 1475 °Cd (L 91-281) y de 852 °Cd (L 91-281) a 1149 °Cd (TucCP 7742) para plantas o socas, respectivamente.

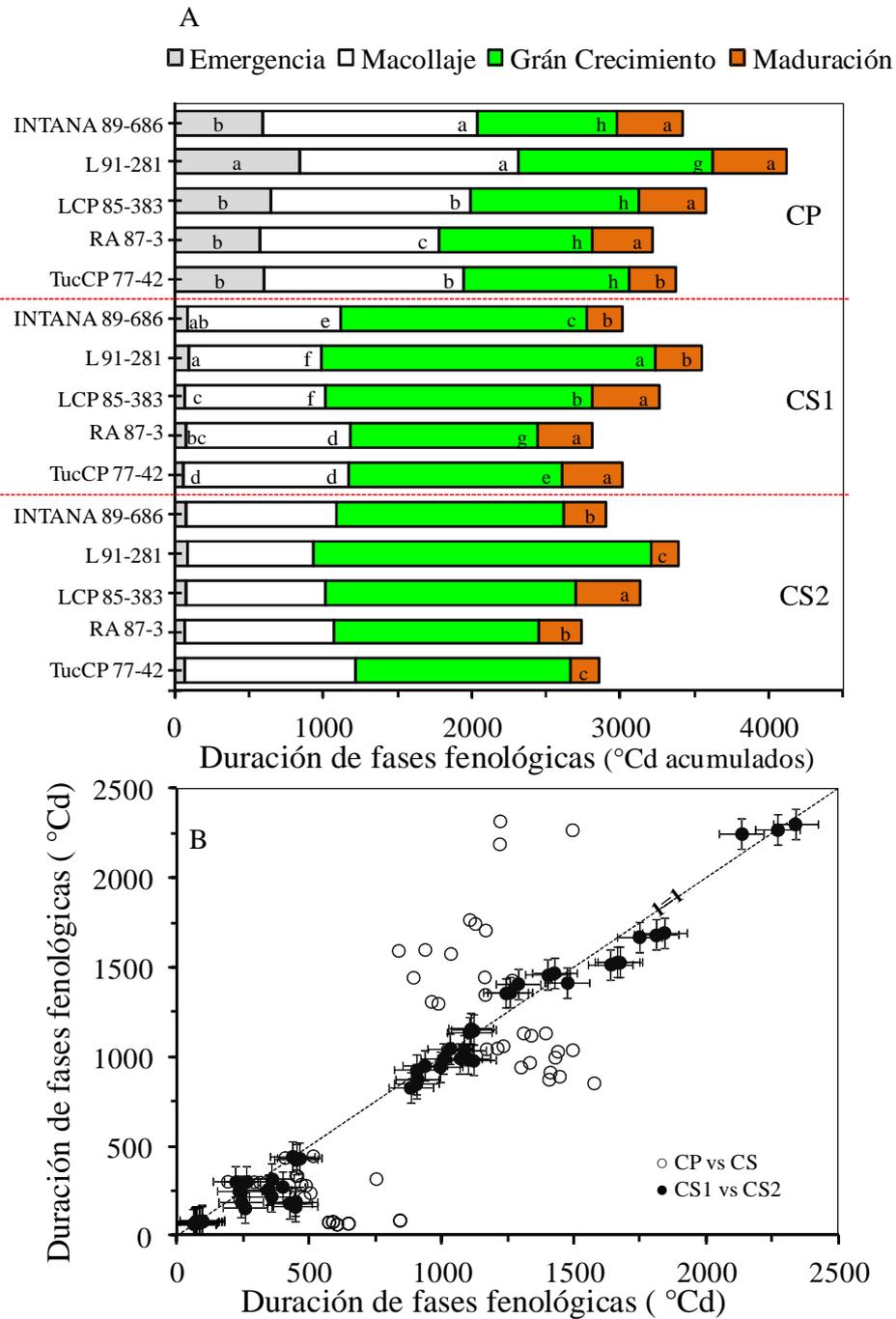


Fig. 2.4. Etapas fenológicas de desarrollo del cultivo de cinco genotipos de caña de azúcar y tres edades. A, duración de cada fase (°Cd). B, relación uno a uno entre edades para la duración de cada fase. Letras distintas en (A) indican diferencias significativas entre medias para la interacción G x E según Test LSD de Fisher ($P < 0,05$).

La fase de gran crecimiento, establecida como la duración en °Cd desde el fin de macollaje hasta que se alcanza el 95 % de la altura máxima del cultivo, varió entre

genotipos y edad (CP vs CS). El genotipo de mayor duración en todas las edades fue L 91-281, mientras que dentro de socas RA 87-3 y TucCP 77-42 fueron los de menor duración (Fig. 2.4). La duración de la etapa de maduración varió debido al genotipo y la edad y se observó interacción G*E. Por ejemplo, TucCP 77-42 fue el genotipo de menor duración en CP y CS2 pero fue uno de los de mayor duración en CS1 (Fig. 2.4). A través de todos los años, el rango de duración de la maduración osciló entre 180 y 490 °Cd.

En términos generales, los resultados evidenciaron que los genotipos evaluados difirieron significativamente en su desarrollo fenológico. Con la sola excepción de la fase de maduración, la interacción genotipo por edad estuvo explicada por la duración de las distintas etapas en caña planta en comparación a socas.

2.3.2.3. Análisis de la aparición de hojas

Modelos bilineales (Ec. 2.3) adecuadamente describieron la evolución del número de hojas en función del tiempo térmico en todos los genotipos y edades (Fig. 2.5). Dos pendientes, cuyas inversas son estimadoras del filocrono, fueron detectadas (α y γ , filocronos temprano y tardío, respectivamente). El filocrono o duración en tiempo térmico entre la aparición de dos hojas liguladas consecutivas (Bonnett, 2013) varió entre genotipos y edades (Tabla 2.5). El filocrono temprano (desde la emergencia hasta la hoja 10 aproximadamente) fue mayor al filocrono tardío en todos los casos. El punto de quiebre para el cambio de pendientes (β) ocurrió entre 1200-1700 °Cd después de la emergencia a través de todos los genotipos y edades (Tabla 2.5).

El efecto de la edad fue debido principalmente a la diferencia entre CP y CS, ya que entre socas no se observaron diferencias en filocronos (Tabla y Fig 2.5). Dentro de edades, y a través de genotipos, el filocrono temprano varió de 128-151 °Cd (CP) y de 140-222 °Cd (CS1 y 2) mientras que el filocrono tardío expresó rangos de 70 a 99 °Cd en CP y de 108 a 126 °Cd en CS (Tabla 2.5). Los valores de filocrono temprano fueron mayores en genotipos tardíos (L 91-281 y LCP 85-384) comparados a los precoces (RA 87-3, TucCP 77-42) en ambas edades (Tabla 2.5). El filocrono tardío fue mayor en los genotipos tardíos que en los precoces sin cambios en el ranking entre los mismos. Particularmente INTANA 89-686 para el filocrono temprano y tardío se comportó como genotipo precoz o tardío,

respectivamente (Tabla 2.5). El momento de cambio de filocronos (β) fue distinto entre genotipos. En ambas edades, L 91-281 y RA 87-3 mostraron la mayor y menor duración de β , respectivamente (Tabla 2.5). A pesar de eso, en todos los genotipos el punto de quiebre siempre ocurrió alrededor de 10 ($\pm 1,4$) y 9 ($\pm 1,6$) hojas para CP y CS, respectivamente.

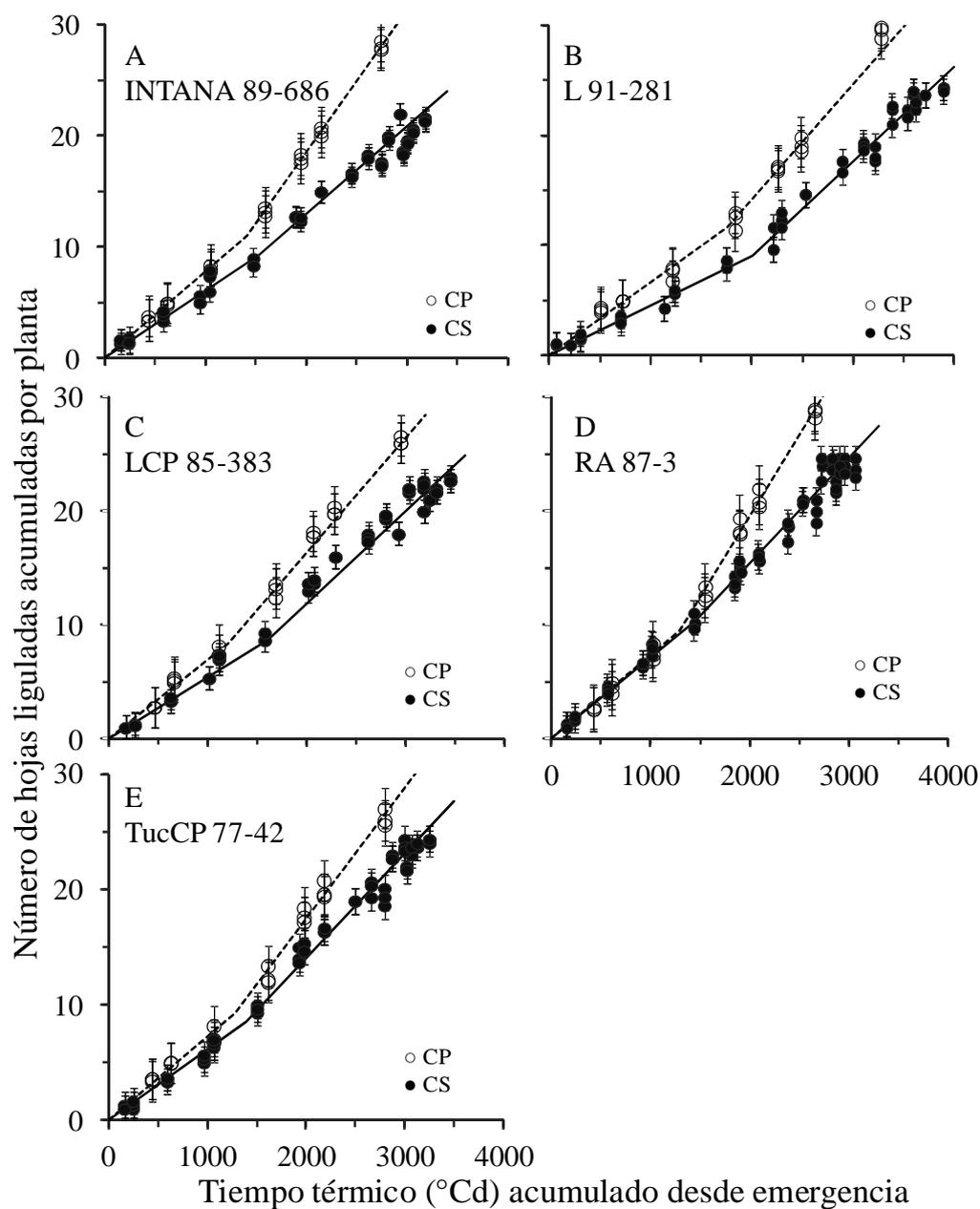


Fig. 2.5. Evolución del número de hojas completas expandidas (lígula visible) en cinco genotipos de caña de azúcar contrastantes en precocidad, creciendo durante tres años de cultivo en Famaillá, Tucumán, Argentina. Puntos indican valores observados promedios de 5 (○ CP) y 3 (● CS 1 y 2) plantas por unidad experimental. Modelos bi-lineales forzados por cero con dos pendientes (Ec. 2.3) fueron ajustados para la evolución del número de hojas en función del tiempo térmico desde la emergencia (--- CP, — CS1 y 2). Parámetros de los modelos ajustados son presentados en la Tabla 2.6.

Tabla 2.5. Parámetros de modelos bi-lineales (Ec. 2.3) con dos pendientes (α , γ) y un punto de quiebre (β), ajustados para la evolución del número de hojas liguladas (hv) por planta en función del tiempo térmico (Figura 2.5) en cinco genotipos de caña de azúcar y tres edades de cultivo. Los modelos fueron ajustados para cada UE sobre un total de 5 (CP) y 3 (CS1 y 2) plantas etiquetadas durante la emergencia. Los filocronos temprano y tardío fueron calculados como la inversa de las pendientes α y γ , respectivamente. La comparación de medias de los parámetros se hizo separadamente para caña planta y socas promediadas ya que no hubo diferencias entre CS1 y CS2.

Fuente de variación		Parámetros de regresión bilineal			Filocrono temprano	Filocrono tardío
Edad	Genotipo	α hv °Cd ⁻¹	β °Cd	γ hv °Cd ⁻¹	°Cd	°Cd
Caña planta		0,00736 a	1425,5 b	0,01106 a	139,8 b	86,26 b
Caña soca 1		0,00574 b	1577,5 a	0,00901 b	175,6 a	119,62 a
Caña soca 2		0,00567 b	1581,9 a	0,00865 b	176,2 a	114,49 a
ANOVA						
Valor de p	E	0,00001	0,00001	0,00001	0,00001	0,00001
Desviación estándar	σ	0,000226	39,3	0,001404	22,5	10,8
Caña planta	INTA NA 89-686	0,00779 a	1416,9 b	0,01426 a	128,4 c	77,9 c
	L 91-281	0,00662 c	1760,0 a	0,01285 b	151,2 a	95,8 a
	LCP 85-384	0,00696 bc	1207,3 c	0,01138 c	143,6 ab	99,4 a
	RA 87-3	0,00732 ab	1288,3 c	0,01046 cd	137,3 bc	70,2 d
	TucCP 77-42	0,00724 ab	1277,2 c	0,01007 d	138,5 bc	87,9 b
ANOVA						
Valor de p	G	0,013	0,0001	0,0001	0,0107	0,0001
Desviación estándar	σ	0,0003	59,7	0,00051	5,55	3,9
Cañas socas (CS1 y CS2)	INTA NA 89-686	0,00603 b	1533, bc	0,00789 c	166,2 c	126,8 a
	L 91-281	0,00451 d	2011,1 a	0,00865 b	222,3 a	116,2 b
	LCP 85-384	0,00538 c	1594,8 b	0,00811 c	186,2 b	123, a
	RA 87-3	0,00710 a	1457,1 cd	0,00925 a	140,8 d	108, c
	TucCP 77-42	0,00611 b	1390,2 d	0,00905 ab	163,9 c	110,6 bc
ANOVA						
Valor de p	G	0,0001	0,0001	0,0004	0,0001	0,0003
	E	0,5117	0,5117	0,0452	0,8304	0,424
	G * E	0,905	0,905	0,9621	0,9604	0,9679
Desviación estándar	σ	0,00024	111,14	0,00043	8,15	6,44

Letras distintas indican diferencias significativas entre medias según Test LSD de Fisher ($P < 0,05$). Los modelos bilineales y sus parámetros fueron significativos a $p < 0,00001$.

2.3.3. Análisis del crecimiento en genotipos de caña de azúcar contrastantes en precocidad

2.3.3.1. Evolución de la altura del cultivo

Modelos logísticos fueron ajustados para la evolución de la altura del cultivo y la determinación del momento en que el cultivo alcanzó el 95 % de la altura máxima (Fig. 2.6). En caña planta, el 95 % de la altura máxima fue alcanzado siempre antes de los 200 días desde la emergencia en todos los genotipos (Fig. 2.6). En contraste, la detención del crecimiento en altura en las socas ocurrió más tardíamente, en torno de los 200 y 250 días desde la emergencia del cultivo. En todos los genotipos y edades, la detención del crecimiento en altura coincidió con el periodo cuando la temperatura media del aire alcanzó los $15,3 \pm 1,4$ °C (segunda quincena de abril, Tabla y Fig. 2.3) y disminuyen las precipitaciones. Este aspecto explicó la aparente diferencia entre CP y CS, ya que la emergencia de CP ocurrió más tardíamente que en socas. Debido a la menor duración de la etapa de crecimiento en altura, las cañas plantas exhibieron alturas máximas menores ($271,6 \pm 23,4$ cm) en comparación con socas ($331,6 \pm 17,7$ cm).

La tasa de crecimiento en altura fue analizada para el periodo comprendido entre los 70 y 200 días desde emergencia (durante la fase de más rápida elongación) a través de regresiones lineales ajustadas para cada genotipo y edad (Tabla 2.6). El intercepto de las regresiones (α , Tabla 2.6) indicó indirectamente el día aproximado donde se inició la fase lineal del crecimiento en altura. Por lo tanto la extrapolación de la fase lineal cuando la altura cercana a cero ($dde = \alpha \beta^{-1}$) fue de $47 \pm 6,5$ dde, $40 \pm 3,9$ dde y $47 \pm 8,7$ dde para CP, CS1 y CS2, respectivamente. Solamente en CP, diferencias significativas entre genotipos fueron observadas para el intercepto, indicando que LCP 85-384 y TucCP 77-42 iniciaron antes (40 dde) la fase lineal de elongación en CP (Tabla 2.6). En ambas socas, en contraste, todos los genotipos iniciaron la fase lineal de elongación simultáneamente.

Con excepción de LCP 85-384 y TucCP 77-42, la tasa de elongación fue significativamente distinta entre CP y CS, pero no entre socas 1 y 2. La tasa de elongación varió entre genotipos dentro de edades. Dentro de CP y CS tanto el genotipo más precoz

(RA 87-3) como el más tardío (L 91-281) no mostraron diferencias en el intercepto ni en la tasa de elongación entre ellos (Tabla 2.6).

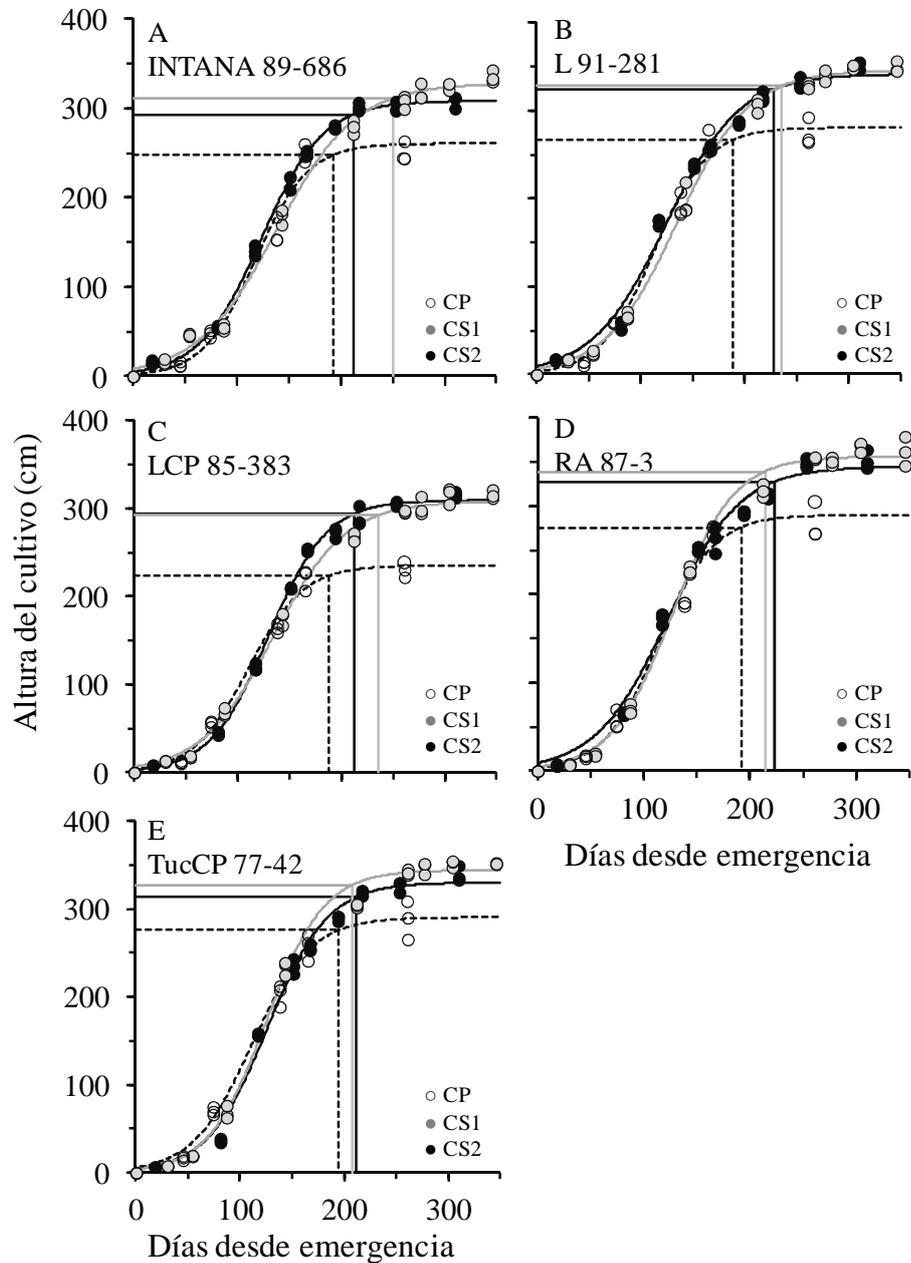


Fig. 2.6. Evolución de la altura en cinco genotipos y tres edades de cultivo en caña de azúcar creciendo en Famaillá, Tucumán, Argentina. La altura hasta la hoja⁺¹ fue monitoreada en 5 (○, ---, CP) y 3 (● — CS1, ● — CS2) plantas etiquetadas durante la emergencia. Modelos logísticos (Ec. 2.2) fueron ajustados para la altura promedio de plantas en función de los días desde la emergencia para cada genotipo y edad. Puntos (○, ●, ●) valores observados promedio por UE, líneas (---, —, —) modelos ajustados. Barras verticales y horizontales indican el momento que el cultivo alcanzó el 95 % de la altura final.

Tabla 2.6. Análisis de la tasa de elongación en altura de cinco genotipos y tres edades de cultivo creciendo a campo en Famaillá, Tucumán, Argentina. La pendiente de la regresión lineal (β) representa la tasa de elongación (cm d^{-1}), el intercepto (α) es el parámetro asociado al momento donde empieza la fase lineal de crecimiento en altura (Fig 2.6). Todas las regresiones fueron ajustadas para el periodo comprendido entre los 70 y 200 días desde la emergencia. Datos de socas 1 y 2 fueron agrupados.

Fuente de variación		Parámetros de regresión	
Edades	Genotipos	α	β (cm d^{-1})
Caña planta	INTA NA 89-686	-114,4 \pm 19,8 b	2,12 \pm 0,15 b
	L 91-281	-106,7 \pm 13,5 b	2,21 \pm 0,10 a
	LCP 85-384	-78,4 \pm 9,4 a	1,79 \pm 0,07 c
	RA 87-3	-118,4 \pm 14,2 b	2,32 \pm 0,11 a
	TucCP 77-42	-82,1 \pm 12,4 a	2,06 \pm 0,09 b
Cañas socas (1 y 2)	INTA NA 89-686	-64,9 \pm 10,9 a	1,72 \pm 0,07 c
	L 91-281	-75,2 \pm 10,4 a	1,88 \pm 0,07 c
	LCP 85-384	-80,4 \pm 10,1 a	1,77 \pm 0,07 c
	RA 87-3	-70,1 \pm 12,5 a	1,88 \pm 0,08 c
	TucCP 77-42	-85,9 \pm 12,4 a	1,95 \pm 0,08 b

Letras distintas indican diferencias significativas entre medias por test-T de *Student* ($\alpha=0,05$). Tanto las regresiones como todos los parámetros fueron significativos. Se reportan medias \pm error estándar.

2.3.3.2. Acumulación de la biomasa y partición final a tallos

2.3.3.2.1. Evolución de la biomasa del cultivo

La evolución de la biomasa aérea mostró el típico comportamiento sigmoideo a través del ciclo (Fig. 2.7). Claramente para todos los genotipos, la evolución temporal de la biomasa fue distinta entre CP y CS. Dentro de socas, en tres de los genotipos evaluados (L 91-281, LCP 85-383 y RA 87-3) un solo modelo para ambas socas fue suficiente para describir la evolución de la biomasa (Fig. 2.7 B, C y D), debido a que no hubo diferencias entre sus parámetros (Tabla 2.7). En los dos genotipos restantes, CS1 y CS2 mostraron evoluciones distintas (Fig. 2.7 A y E). En el caso particular de INTANA 89-686 (Fig. 2.7 A), la diferencia en biomasa entre CS1 y CS2 podría ser, al menos parcialmente, atribuida a la incidencia de virus del mosaico, cuyos síntomas fueron evidentes durante CS2.

El parámetro indicador de la biomasa final producida (ϕ) fue marginalmente inferior en CP ($4770 \pm 267 \text{ g m}^{-2}$) que en CS ($5279 \pm 249 \text{ g m}^{-2}$). Solamente en caña planta los genotipos difirieron en ϕ [e.g. L 91-281 ($5436,6 \pm 133,8 \text{ g m}^{-2}$) y LCP 85-384 o RA 87-3 ($4235 \pm 232,8$; $4405 \pm 232,8, \text{ g m}^{-2}$)]. El parámetro indicador de la curvatura del modelo (λ) fue mayor en caña planta versus caña socas (CP $0,0388 \pm 0,011$; CS $0,021 \pm 0,0048$). Para el parámetro λ los genotipos no difirieron entre si dentro de edades y sí entre edades (Tabla 2.8).

El punto de inflexión (parámetro ω , T_{50}), no fue distinto entre edades (CP $152,7 \pm 7,28$; CS $165,8 \pm 15,9$). Solo en caña planta, ω en RA 87-3 fue menor que INTANA 89-686 (Tabla 2.7).

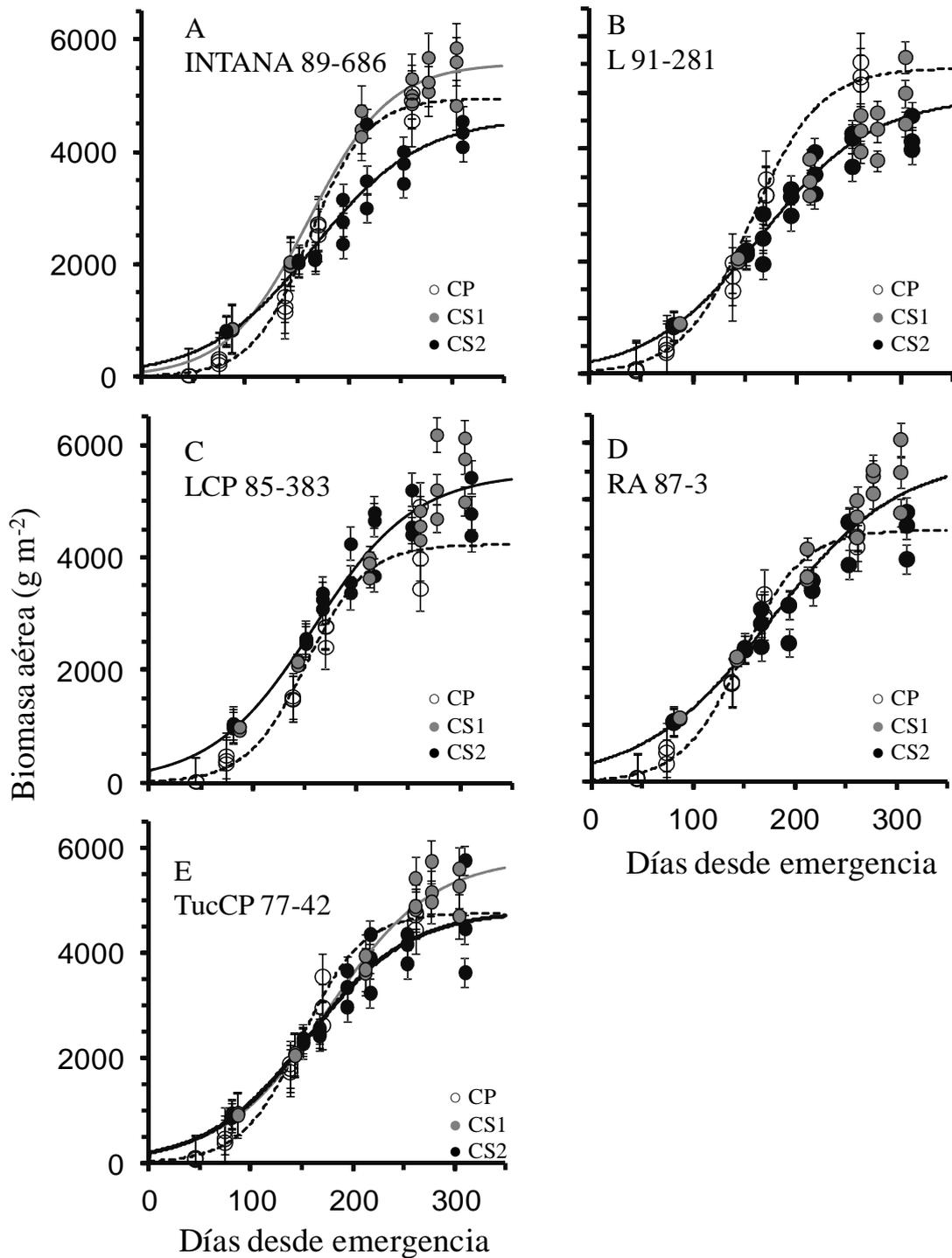


Fig. 2.7. Evolución de la biomasa total aérea del cultivo en cinco genotipos y tres edades de caña de azúcar creciendo en Famaillá, Tucumán, Argentina. Modelos logísticos fueron ajustados para la biomasa total aérea observada en función de los días desde la emergencia. Puntos (○, ●, ●) valores observados promedio por UE, líneas (---, —, —) modelos ajustados. Parámetros en Tabla 2.8. Solamente en A y E se ajustaron modelos distintos para CS1 y CS2.

Tabla 2.7. Parámetros de modelos logísticos ajustados para la evolución de la biomasa de cultivo (g m^{-2}) en cinco genotipos y tres edades. Biomasa final alcanzada (ϕ), curvatura del modelo sigmoide (λ) y punto de inflexión de la curva (ω , T_{50}). Datos de socas fueron agrupados.

Fuente de variación				
Edades	Genotipos	ϕ	λ	ω
Caña planta	INTA NA 89-686	4948,7 \pm 106,8 ab	0,0391 \pm 0,004 a	162,2 \pm 2,1 a
	L 91-281	5436,6 \pm 133,8 a	0,0372 \pm 0,004 ab	155,7 \pm 2,3 ab
	LCP 85-384	4235,2 \pm 232,8 b	0,0348 \pm 0,007 abcd	151,9 \pm 5,4 ab
	RA 87-3	4460,9 \pm 109,4 b	0,0339 \pm 0,003 a	148,5 \pm 2,7 b
	TucCP 77-42	4769,9 \pm 164,4 ab	0,0335 \pm 0,004 abc	150,2 \pm 3,5 ab
Cañas socas (1 y 2)	INTA NA 89-686 (CS1)	4901,3 \pm 165,1 a	0,0254 \pm 0,003 bcd	161,7 \pm 5,2 ab
	INTA NA 89-686 (CS2)	5500,5 \pm 316,2 ab	0,0194 \pm 0,003 cd	166,4 \pm 9,5 ab
	L 91-281	5743,8 \pm 215,1 ab	0,0188 \pm 0,002 d	165,4 \pm 6,7 ab
	LCP 85-384	5586,2 \pm 227,7 a	0,0204 \pm 0,002 cd	158,5 \pm 6,3 ab
	RA 87-3	5825,1 \pm 402,3 a	0,0161 \pm 0,002 d	176,7 \pm 11,4 ab
	TucCP 77-42 (CS1)	4603,7 \pm 312,9 a	0,0195 \pm 0,002 cd	175,3 \pm 9,1 ab
	TucCP 77-42 (CS2)	4796,4 \pm 336,8 ab	0,0203 \pm 0,004 cd	156,5 \pm 9,8 ab

Letras distintas indican diferencias significativas entre medias para la interacción G*E por test-T de Student ($\alpha=0,05$). Todos los modelos y sus parámetros fueron significativos ($P<0,0001$, R^2 0,91-0,99). Se reportan medias \pm error estándar.

2.3.3.2.2. Tasas de crecimiento del cultivo y duración de la fase lineal de acumulación de materia seca

Regresiones lineales ajustadas para la fase lineal de acumulación de biomasa correctamente describieron la tasa de crecimiento del cultivo (TCC, Tabla 2.8). La TCC fue distinta entre genotipos pero no varió entre edades (Tabla 2.8). En caña planta RA 87-3 y TucCP 77-42 tuvieron las menores TCC. Dentro de socas no se observaron efectos de la interacción G*E. Asimismo, la menor TCC se observó en L 91-281 y TucCP 77-42 (Tabla 2.8).

El intercepto de la regresión permitió aproximar el momento en que se inicia la fase lineal de acumulación de biomasa (Tabla 2.8). El momento en que se inicia la fase lineal no fue distinto entre edades ($52 \pm 12,7$ dde y $40 \pm 7,2$ dde para CP y CS, respectivamente). Dentro de CP solamente TucCP 77-42 inició antes la fase lineal (36

dde). En cambio en socas la interacción fue explicada porque TucCP 77-42 e INTA 89-686 iniciaron la fase lineal más tardíamente en CS1 que CS2 (Tabla 2.8).

Los modelos sigmoides (Fig. 2.7) permitieron estimar el momento que el cultivo alcanza el 95 % de la biomasa final. Por lo tanto, el intervalo entre el inicio de la fase lineal y el 95 % de la biomasa máxima fue considerado como la duración efectiva en la que el cultivo acumula biomasa a su máxima TCC (Tabla 2.8). La duración de la fase lineal de acumulación de biomasa fue mayor en CS que en CP (Tabla 2.8). INTANA 89-686 y L 91-281 tuvieron la menor duración de la fase lineal de acumulación de biomasa dentro de caña planta. En socas, la interacción fue explicada por el cambio de ranking de INTA 89-686 (Tabla 2.8). Los genotipos con mayor duración de la fase lineal de TCC fueron L 91-282 y RA 87-3 en ambas socas (Tabla 2.8).

2.3.3.2.3. Partición de la biomasa en cosecha final

La biomasa final (B , g m^{-2}), biomasa de tallos (B_t , g m^{-2}) y los coeficientes de partición de biomasa total a tallos (C_t , g g^{-1}) y biomasa de tallos a sacarosa (C_s , g g^{-1}) fueron analizados en el último muestreo destructivo (Tabla 2.9). Efectos de la edad y la interacción $G \times E$ fueron evidenciados en B y B_t (Tabla 2.9). El efecto genotípico explicó escasamente la varianza de la biomasa final [1,93 % (B) y 4,10 % (B_t)]; mientras que el efecto de la edad explicó el 70,2 (B), 48,4 (B_t) de la varianza total.

Efectos de la edad, el genotipo y la interacción $G \times E$ fueron significativos para ambos (C_t y C_s) coeficientes de partición (Tabla 2.9). La partición de biomasa total a biomasa de tallos varió a través de genotipos y edad en rangos de 0,73 a 0,82 g g^{-1} , mientras que el coeficiente de partición de biomasa de tallos a sacarosa fluctuó entre 0,29 y 0,50 g g^{-1} (Tabla 2.9). LCP 85-384 fue el genotipo de menor coeficiente de partición de biomasa total a biomasa de tallos en las tres edades (Tabla 2.9). En socas TucCP 77-42 y RA 87-3 expresaron los mayores C_t . En todas las edades LCP 85-384 fue el genotipo de mayor C_s , acompañado por RA 87-3 solamente en CS1. Dentro de socas, TucCP 77-42 expreso los menores valores de partición de biomasa de tallos a sacarosa (Tabla 2.9).

Tabla 2.8. Análisis de la tasa de crecimiento del cultivo (TCC), inicio y duración de la fase lineal de acumulación de biomasa total y eficiencia del uso de la radiación fotosintéticamente activa (EUR) en cinco genotipos y tres edades de caña de azúcar. Experimentos desarrollados en Famaillá, Tucumán

Fuente de variación		TCC ^ξ	Inicio fase lineal	Duración de la fase lineal de crecimiento ^ϕ	RUE
Edad (E)	Genotipo (G)	g * m ⁻² d ⁻¹	dde	días	g MJ ⁻¹
CP		23,3 a	52,2 a	184,6 b	4,34 a
CS1		20,7 a	40,3 ab	263,2 a	4,11 a
CS2		20,5 a	36,7 b	272,3 a	3,73 b
CP	INTA NA 89-686	24,4 a	69,1 a	168,9 b	4,31 bc
	L 91-281	26,3 a	58,5 a	175,5 b	4,75 a
	LCP 85-384	23,2 ab	48,9 a	188,5 ab	3,89 c
	RA 87-3	20,9 b	48,5 ab	200,8 a	4,07 bc
	TucCP 77-42	21,7 b	36,2 b	189,1 a	4,56 ab
ANOVA	G	0,0001	0,0006	0,0002	0,007
	σ	0,11	3,99	4,19	0,27
CS1	INTA NA 89-686	24,3 a	55,1 a	222,9 c	4,02 c
	L 91-281	18,3 b	40,4 b	281,6 a	3,76 de
	LCP 85-384	20,6 ab	39,7 b	262,4 b	4,14 bc
	RA 87-3	22,6 ab	33,2 b	282,8 a	4,33 a
	TucCP 77-42	17,5 b	51,4 a	268,6 b	4,29 ab
CS2	INTA NA 89-686	22,5	38,3 b	267,7 b	3,51 e
	L 91-281	20,1	36,7 b	285,3 a	3,58 de
	LCP 85-384	20,4	36,2 b	265,8 b	4,11 bc
	RA 87-3	20,4	37,4 b	278,5 a	3,54 de
	TucCP 77-42	19,3	34,9 b	266,3 b	3,93 cd
ANOVA	G	0,0083	0,0015	0,0001	0,0001
	Edad	0,8798	0,1100	0,0001	0,0001
	G x E	0,5295	0,0034	0,0001	0,0001
	σ	2,36	3,57	4,27	0,11

Letras distintas indican diferencias significativas entre medias según Test LSD de Fisher ($p < 0,05$). Todas las regresiones fueron significativas ($P < 0,001$, R^2 0,95-0,99).

ξ La tasa de crecimiento del cultivo (TCC) fue estimada como la pendiente de regresiones lineales entre la biomasa acumulada y los dde para el intervalo 70-200 dde, mientras que el inicio de la fase lineal (dde) fue estimado a partir del intercepto de las regresiones.

φ La duración de la fase lineal de crecimiento (días) fue estimada como el intervalo entre el inicio de la fase lineal y el 95 % de la biomasa máxima.

2.3.3.3. Eficiencia en el uso de la radiación solar

La eficiencia en el uso de la radiación solar (EUR, g MJ⁻¹), calculada como la pendiente de la regresión lineal entre la biomasa total aérea observada (B, g m⁻²) y la radiación fotosintéticamente activa acumulada (RFAi MJ m⁻²) por el cultivo fue mayor en CP y CS1 que en CS2 (Tabla 2.8). Diferencias significativas entre genotipos fueron observadas dentro y a través de edad. La interacción G*E entre CS1 y CS2 fue explicada principalmente por el cambio de ranking de RA 87-3 (Tabla 2.8).

La sumatoria de la RFA incidente disponible desde la emergencia hasta el último muestreo destructivo, fue de 1778; 1978 y 2103 MJ m⁻² para CP, CS1 y CS2, respectivamente.

Efectos de la edad, el genotipo y la interacción G*E, fueron observados en la RFAi acumulada (Tabla 2.9), y por ende, en la fracción utilizada por el cultivo durante todo el ciclo de crecimiento. Dentro de edades, los rangos de RFAi acumulada fueron de 1043-1120, 1267-1404 y 1184-1313 MJ m⁻² para CP, CS1 y CS2, respectivamente. Independientemente de la interacción G*E, LC85-384 y TucCP 77-42 fueron los genotipos que mayor y menor fracción de la RFA incidente (FIc) capturaron en las tres edades (Tabla 2.9). La interacción G*E fue explicada por el cambio de ranking de INTANA 89-686, L 91-281 y RA 87-3 (Tabla 2.9).

Tabla 2.9. Análisis de variables asociadas con la captura de radiación solar fotosintéticamente activa (interceptada acumulada, RFAi y fracción capturada por el cultivo, FIC) y el rendimiento en cinco genotipos de caña de azúcar y tres edades de cultivo. Biomasa final del cultivo (B), biomasa final de tallos (Bt), coeficiente de partición a tallos (Ct) y de partición de tallos a sacarosa (Cs).

Fuente de variación		RFAi acumulada	FIC	Biomasa final (B)	B tallos (Bt)	Ct	Cs
Edad	Genotipos	MJ m ⁻²	MJ m ⁻² (MJ m ⁻²) ⁻¹	g m ⁻²	g m ⁻²	g g ⁻¹	g g ⁻¹
Caña planta (CP)	INTA NA 89-686	1075,3 ij	0,605 gh	4853,4 bc	3869,5 bcd	0,798 bc	0,35 cd
	L 91-281	1055,7 jk	0,594 hi	5315,7 ab	4341,1 a	0,817 a	0,35 cd
	LCP 85-384	1119,9 h	0,630 de	3345,5 d	2484,8 f	0,742 g	0,50 a
	RA 87-3	1101,9 hi	0,620 efg	4342,5 c	3454,6 cdf	0,795 bc	0,40 b
	TucCP 77-42	1043,2 k	0,587 i	4642,6 bc	3737,5 bcde	0,805 ab	0,39 bc
Caña soca 1 (CS1)	INTA NA 89-686	1322,6 bc	0,669 b	5438,2 ab	3997,3 abcd	0,743 fg	0,34 d
	L 91-281	1337,1 b	0,676 b	5015,4 abc	3738,9 bcde	0,733 g	0,33 de
	LCP 85-384	1404,7 a	0,710 a	5637,9 a	4288,5 ab	0,762 ef	0,34 d
	RA 87-3	1279,2 ef	0,647 c	5443,8 ab	4291,5 ab	0,783 cd	0,37 c
	TucCP 77-42	1267,9 f	0,641 cd	5191,7 abc	4064,9 abc	0,787 c	0,30 e
Caña soca 2 (CS2)	INTA NA 89-686	1267,6 f	0,603 h	4339,0 c	3253,7 de	0,750 efg	0,34 d
	L 91-281	1260,0 f	0,599 hi	4232,7 c	3221,6 e	0,761 ef	0,34 d
	LCP 85-384	1313,6 cd	0,625 ef	4880,2 abc	3726,3 bcde	0,763 e	0,35 cd
	RA 87-3	1293,1 de	0,615 fg	4427,8 c	3374,6 cde	0,762 ef	0,36 cd
	TucCP 77-42	1184,4 g	0,563 j	4615,9 bc	3531,8 cde	0,765 de	0,29 e
Edad		0,0001	0,0001	0,0001	0,0006	0,0001	0,0001
Genotipo		0,0001	0,0001	0,8183	0,5616	0,0001	0,0001
E x G		0,0001	0,0001	0,0003	0,0001	0,0001	0,0001

Letras distintas indican diferencias significativas entre medias según Test LSD de Fisher ($p < 0,05$)

2.4. Discusión

Este capítulo estuvo abocado a analizar variables del desarrollo y los componentes ecofisiológicos que determinan la generación de biomasa y la partición a sacarosa en caña de azúcar (Objetivo 1). Se valoró en especial la variación debida a genotipos y a la edad del cultivo. En Argentina, son escasos los estudios relacionados con la agronomía o la selección de genotipos de caña de azúcar que abordan aspectos del desarrollo, el filocrono y la EUR conjuntamente como los de este trabajo.

2.4.1. Variabilidad genotípica del desarrollo

Con el propósito de ubicar adecuadamente las etapas fenológicas, y en particular la acumulación de sacarosa, se realizó un análisis del desarrollo fenológico del cultivo. En primera instancia, se usó la clave fenológica propuesta por van Dillewijn (1952) que establece cinco fases fenológicas (emergencia, macollaje, gran crecimiento, maduración y floración). Recientemente, el código decimal genérico BBCH (Lancashire *et al.*, 1991) fue propuesto para uniformar la descripción de las etapas fenológicas en caña de azúcar (Bonnett, 2013). Dicha clave no considera a la etapa de maduración como una fase fenológica, y considera diez fases fenológicas de las cuales cinco hacen referencia a la floración (Bonnett, 2013). En zonas subtropicales, como la de este estudio, donde se cultiva caña de azúcar, las fases de floración raramente se cumplen (Fogliata, 1995). Por otro lado, las primeras cuatro fases de la clave de van Dillewijn (1952) son muy similares al código BBCH adaptado para caña de azúcar (Bonnett, 2013).

La temperatura base ($^{\circ}\text{Cd}$) utilizada para la emergencia y la aparición de hojas (8,25-10,8 $^{\circ}\text{C}$, Tabla 2.4) estuvo dentro de los rangos reportados por otros autores [8-12,7 $^{\circ}\text{C}$ (Inman-Bamber, 1994; Bonnett, 1998; Campbell *et al.*, 1998; Liu *et al.*, 1998; Sinclair *et al.*, 2004; Romero *et al.*, 2005; Bonnett, 2013)]. En términos generales, los genotipos evaluados difirieron significativamente en su desarrollo fenológico. Como esperado y reportado por otros autores (Singels *et al.*, 2005b), caña planta mostró una mayor duración de las primeras etapas (emergencia y macollaje) tanto en días calendarios como en tiempo térmico. Con la sola excepción de la fase de maduración, la clave fenológica utilizada fue adecuada para describir la duración de las diferentes etapas en concordancia con otros

trabajos (Fogliata, 1995). Sin embargo, la interacción G*E observada para la fase de maduración (Fig. 2.4) denota una debilidad para ubicar y cuantificar la acumulación de sacarosa como una etapa fenológica. Esto podría deberse a que la acumulación de sacarosa se inicia mucho antes (Muchow *et al.*, 1996b; Inman-Bamber *et al.*, 2002) que finalice el crecimiento en altura y a que el contenido máximo de sacarosa depende del balance entre procesos de crecimiento y acumulación de reservas. Se detectó la necesidad de profundizar eventos fenológicos más tempranos, en particular en los intermedios entre el final del macollaje y el final de crecimiento en altura. Dichas aproximaciones serían valiosas para especialmente explorar diferencias genotípicas en la fase de maduración.

Por otro lado, los filocronos encontrados en este estudio fueron distintos a los reportados para genotipos de Australia y Brasil (Inman-Bamber, 1994; Hanauer *et al.*, 2014). El filocrono temprano fluctuó entre 140 y 222 °Cd (Tabla 2.5) y fue superior a los australianos [rango de 88-118 °C (Inman-Bamber, 1994)]. Por el contrario, el filocrono tardío fluctuó entre 108-130 °Cd (Tabla 2.6) y fue menor que los valores reportados para genotipos de Australia y Brasil [140-200 °C (Inman-Bamber, 1994; Hanauer *et al.*, 2014)]. Dos potenciales causas podrían explicar las diferencias encontradas: Por un lado, es posible que el mejoramiento genético en Argentina, desarrollado en ambientes con condiciones subtropicales y con una estrecha ventana de temperaturas óptimas, haya seleccionado indirectamente este carácter. Sin embargo, no pueden excluirse cuestiones relacionadas con el método de medición de la temperatura para el cálculo de las sumas térmicas. Puesto que el meristema apical en caña de azúcar permanece por debajo de la superficie del suelo hasta la hoja 6 aproximadamente, como en maíz (Andrade *et al.*, 1996), el menor filocrono temprano podría deberse indirectamente a que la temperatura del suelo en Tucumán (Zuccardi y Fadda, 1985) difiriera de las de Australia y Brasil, y a importantes diferencias entre la temperatura del suelo y del aire. Sin embargo, el modelo general que describe a dos filocronos coincide con las descripciones presentadas en otros estudios (Inman-Bamber, 1994; Bonnett, 1998; Hanauer *et al.*, 2014).

2.4.2. Componentes ecofisiológicos de la generación de biomasa

En Argentina, el rendimiento en azúcar es el principal producto de interés económico de este cultivo (Mariotti, 2004), aunque es esperable la expansión del cultivo destinada a la producción de biocombustibles a partir de la biomasa (Patrouilleau *et al.*, 2006; Lozanoff *et al.*, 2007; Anschau *et al.*, 2009; Begenesic y Pacale, 2010). Esto refuerza la importancia de trabajos que analicen la producción de biomasa y sus componentes. Recientemente, se demostró que la ganancia genética en la concentración de sacarosa (g g^{-1} peso fresco de tallos) en los materiales genéticos argentinos desarrollados localmente en los últimos cuarenta años fue mínima (Acreche *et al.*, 2015). Mientras que la ganancia genética del rendimiento en azúcar fue explicada por el incremento en biomasa (Acreche *et al.*, 2015). No se conocen, sin embargo, las razones del incremento en biomasa. Acreche (2015) explicaron que ésta fue debida al incremento en el peso promedio de los tallos a cosecha.

En esta tesis, se indagó por primera vez en genotipos actualmente cultivados si el componente ecofisiológico determinante de la biomasa, la EUR, es similar a las reportadas en estudios de otros ambientes subtropicales o no, y si varía con el genotipo y la edad (Tabla 2.8). En caña planta, la EUR de los genotipos evaluados (3,9 a 4,7 g MJ^{-1} , Tabla 2.8) fue cercana a la EUR máxima (4,4 g MJ^{-1}) reportada para caña de azúcar (Sinclair *et al.*, 1999). En socas, la EUR tendió a ser menor que en planta aunque solamente entre CP y CS2 las diferencias fueron significativas (Tabla 2.8). Otros autores reportaron que generalmente la EUR es mayor en CP que en CS (Robertson *et al.*, 1996b; Park *et al.*, 2005). En concordancia con otros estudios (Thompson, 1978), la EUR varió entre genotipos (Tabla 2.8). A diferencia de otros trabajos (Robertson *et al.*, 1996b; Park *et al.*, 2005), la EUR no cayó hacia finales de ciclo. Este es el primer reporte que analiza la EUR en germoplasma liberado por los programas Argentinos de mejoramiento genético de caña de azúcar.

Similarmente a Thompson (1978), se observaron diferencias genotípicas en la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) aunque los rangos observados (18-26 $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$) fueron levemente menores a dicho estudio (Tabla 2.8). En cambio, la duración del tiempo en el

que el cultivo acumula biomasa en forma lineal (Tabla 2.8) fue similar a la reportada por Robertson (1996b). Los genotipos de este estudio, seleccionados en los ambientes subtropicales de Argentina, presentaron escasas diferencias en la tasa de elongación de tallos (Tabla 2.6); exhibieron EUR cercanas a los potenciales (Tabla 2.8) y tasas de acumulación de biomasa (Tabla 2.8) similares a los máximos experimentales [$18-27 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Waclawovsky *et al.*, 2010)]. Esto denota una clara presión de selección sobre la duración del ciclo de crecimiento óptimo y en el marco de las restricciones impuestas por el ambiente subtropical. Esta hipótesis es soportada por la duración en la que el cultivo acumula biomasa en forma lineal, que mostró rangos de 170-200 y de 220-280 días en CP y CS, respectivamente (Tabla 2.8). Por lo tanto, la corta duración del ciclo podría ser explicativa de la selección de genotipos con altas EUR y altas TCC. Sumado a esto, la fracción de la RFA incidente que fue efectivamente capturada durante el ciclo (F_{Ic}) mostró rangos de 58 a 67 % (Tabla 2.9). Solamente en LCP 85-384, F_{Ic} superó el 70 % en CS1. Resultados similares de F_{Ic} fueron reportados en Australia [54 a 65 % (Robertson *et al.*, 1996b)]. Estos resultados podrían ser la primera evidencia explicativa de las razones por las cuales el mejoramiento genético logró incrementar el rendimiento en sacarosa aumentando la biomasa (Acreche *et al.*, 2015) a través de EUR y la TCC. Sin embargo, están en desacuerdo con otros trabajos que reportaron que la duración del ciclo de crecimiento no explicó el rendimiento en caña (biomasa fresca) ni en sacarosa en el norte Argentino (Ferraro *et al.*, 2009). Otro punto a resaltar fue el momento en que se inicia la fase lineal de acumulación de biomasa (Tabla 2.8). El inicio de la fase lineal estuvo alrededor de los 50 y 40 dde para CP y CS, respectivamente. El acortamiento de la duración de esta fase, ya sea mediante el mejoramiento genético o el manejo agronómico, podría permitir incrementar la F_{Ic} y por ende la biomasa final. Trabajos que exploren procesos tempranos (e.g. la generación y mortalidad de tallos) y los efectos de prácticas de manejo (e.g. arreglos espaciales) podrían ser valiosos para valorar si es posible incrementar F_{Ic}.

La biomasa final y su partición a tallos (Tabla 2.9) fueron similares a los valores reportados en estudios locales (Acreche *et al.*, 2015). Con excepción de TucCP 77-42, el coeficiente de partición a sacarosa (C_s) siempre fue superior a 35 % y 33 % para caña

planta y soca, respectivamente (Tabla 2.9). Resultados similares fueron reportados localmente (Acreche *et al.*, 2015), y en condiciones tropicales (Muchow *et al.*, 1994; Muchow *et al.*, 1996a). TucCP 77-42 es una variedad tradicionalmente conocida por poseer menor concentración de sacarosa que otros genotipos. Sin embargo, TucCP 77-42 siempre se posicionó entre los genotipos de mayor biomasa final (Tabla 9).

En resumen, este capítulo aportó información acerca de aspectos relacionados con la captura y la eficiencia en el uso de la radiación solar, con el crecimiento y la partición de biomasa hacia tallos y sacarosa. Esta información es de utilidad para complementar estudios de bases ecofisiológicas involucradas en la ganancia genética (Acreche *et al.*, 2015) e indagar en factores limitantes del rendimiento en caña de azúcar.

CAPÍTULO 3

ASOCIACIÓN ENTRE LA DINÁMICA DEL NÚMERO DE TALLOS Y LA DINÁMICA DE ACUMULACIÓN DE SACAROSA¹

3.1. Introducción

Las variedades cultivadas de caña de azúcar (*Saccharum* spp.) son híbridos interespecíficos que provienen, generalmente, del cruzamiento original entre *Saccharum officinarum* L. y *Saccharum spontaneum* L. (Matsuoka y Stolf, 2012). *S. officinarum* L. se caracteriza por alto contenido de sacarosa y bajo número de tallos. *S. spontaneum* L. generalmente produce alta biomasa y alto número de tallos con baja concentración de sacarosa (Moore *et al.*, 2013). Debido al alto grado de segregación y desequilibrio cromosómico en los híbridos derivados de su cruzamiento, diferentes combinaciones de estos caracteres son esperables. Por ello, la selección de genotipos portadores de ambos caracteres cuantitativos conlleva un importante desafío para el mejoramiento genético (Jackson *et al.*, 1996). Podría resultar obvia la hipótesis de que híbridos con alto número de tallos o crecimiento vigoroso poseen bajos contenidos de sacarosa y viceversa. Sin embargo, hasta la actualidad no hay evidencias que demuestren que ambos caracteres sean mutuamente excluyentes y que no podrían segregarse juntos. Por otro lado, tampoco está totalmente esclarecido que exista una asociación positiva entre el número de tallos molibles (NT) y el rendimiento en sacarosa (RS). Por un lado, algunos estudios han sugerido una relación positiva entre el número de tallos y el rendimiento en caña, y por ende el número de tallos está asociado al rendimiento en sacarosa (Milligan *et al.*, 1990; Aitken *et al.*, 2008). Sin embargo, estudios recientes sobre la mejora genética durante los últimos 40 años en Argentina reportaron que aumentos del rendimiento en azúcar por

¹ Un resumen de este capítulo fue publicado en XV Congreso Latinoamericano, XXX Reunión Argentina de Fisiología Vegetal – 21-24 Set. 2014 - Mar del Plata. 813 “**Relación funcional entre la dinámica de acumulación de sacarosa y la dinámica que define el número final de tallos en caña de azúcar**”.

unidad de superficie estuvieron principalmente asociados con el incremento en biomasa, independientemente del número de tallos y la concentración de sacarosa (Acreche *et al.*, 2015). Tanto genotipos con bajo ($NT \cong 8 \text{ m}^{-2}$) como con alto ($NT \cong 15 \text{ m}^{-2}$) número de tallos alcanzaron altos rendimientos en sacarosa (13-15 t ha⁻¹). Probablemente en este estudio, la escasa asociación entre NT y RS pudo deberse a la potencial relación negativa entre el número y el peso, o entre el número y el volumen de los tallos, mecanismos de compensación con alta heredabilidad y que han sido demostrados previamente (Mariotti, 2001; Bell y Garside, 2005; Aitken *et al.*, 2008; Kapur *et al.*, 2011). El hecho de que en el estudio de Acreche *et al.* (2015), así como en otros (Gravois *et al.*, 1991; Bell y Garside, 2005; Lingle *et al.*, 2009), el rendimiento estuviera ligado positivamente con el peso del tallo promedio refuerza el concepto de compensación entre los componentes número y peso de tallo. Por otro lado, una renovada discusión existe acerca de si es más favorable que la selección genotípica incremente biomasa o el contenido de sacarosa por tallo ya que reportes de plateaus en la concentración de sacarosa empiezan a citarse con mayor frecuencia (Jackson, 2005; Lingle *et al.*, 2010; Inman-Bamber, 2013)

Es importante agregar en esta construcción conceptual que los procesos fisiológicos que determinan el número de tallos y los asociados con la concentración de sacarosa ocurren separadamente en el ciclo del cultivo (van Dillewijn, 1952; Bonnett, 2013). Mientras el número de tallos se establece tempranamente, una neta acumulación de sacarosa por unidad de volumen de tallo ocurre hacia finales de ciclo (van Dillewijn, 1952; Bonnett, 2013).

La generación del número de tallos a lo largo del ciclo de cultivo ha sido objeto de mucho estudios (Bell y Garside, 2005; Salter *et al.*, 2008), incluyendo aspectos relacionados con el efecto de fechas de plantación sobre la brotación y la emergencia (Romero *et al.*, 2005; Shukla, 2007), del manejo nutricional y de la edad sobre la capacidad de rebrote de la cepa (Fogliata, 1970; Fogliata, 1995), y otros involucrados con procesos más tardíos que definen su relación con la producción de biomasa [e.g. peso promedio a cosecha (Aitken *et al.*, 2008)]. Por otro lado, los estudios dirigidos a comprender la acumulación de azúcar se enfocan temporalmente en etapas fenológicas tardías, aunque se ha sugerido que la maduración (definida como el incremento de la

concentración de sacarosa en tallos) no es una etapa fenológica en sí misma, sino un estado de crecimiento del cultivo (Bonnett, 2013).

Diversos estudios han demostrado que la concentración de sacarosa en tallos está muy influenciada por las condiciones ambientales (e.g. temperatura y radiación, disponibilidad de agua y nitrógeno en suelo) (Muchow *et al.*, 1994; Muchow *et al.*, 1996b; Singels *et al.*, 2005a; Inman-Bamber *et al.*, 2010). Condiciones ambientales que prolongan el crecimiento vegetativo como altas temperaturas, alto contenido de nitrógeno y agua en el suelo (Wiedenfeld, 1995; Bonnett *et al.*, 2006; Gilbert *et al.*, 2008) han sido generalmente asociadas con disminuciones de la concentración de sacarosa. Por lo tanto, diferentes manejos agronómicos, tales como, manejo del riego para generar estrés moderado y la aplicación de reguladores del crecimiento han sido frecuentemente utilizados para detener el crecimiento vegetativo y potenciar el incremento de la concentración de sacarosa (Inman-Bamber, 1995; Robertson y Donaldson, 1998; Inman-Bamber, 2004; Li, 2004; Caputo *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2013a).

Probablemente, debido a estos antecedentes, muchos estudios han propuesto que la maduración está asociada con la disminución del crecimiento en altura o la reducción de la tasa de elongación de tallos u hojas (Inman-Bamber *et al.*, 2008), e incluso la utilización de reguladores de crecimiento se fundamentaría en estos aspectos (Li, 2004; Leite y Crusciol, 2008; van Heerden *et al.*, 2015). En línea, en estudios de mejoramiento genético que han utilizado un alto número de genotipos se ha propuesto que existe una relación negativa entre la tasa de elongación de los tallos y la tasa de acumulación de sacarosa (Lingle e Irvine, 1994; Mamet y Galwey, 1999; Smit y Singels, 2007). Sin embargo, también se reportaron incrementos en la concentración de sacarosa por selección recurrente sin afectar la tasa de elongación de entrenudos pero sí la duración de la elongación (Lingle *et al.*, 2009).

Indirectamente, toda la evidencia previamente presentada sugiere que si bien mayor biomasa está asociada con mayores rendimientos (Muchow *et al.*, 1996a; Muchow *et al.*, 1996b; Robertson *et al.*, 1996a; Singels *et al.*, 2005a; Smit y Singels, 2006; Inman-Bamber *et al.*, 2011; Inman-Bamber, 2013), un aparente trade-off ocurriría entre el contenido de

sacarosa y variables asociadas con el crecimiento, como la tasa de elongación de tallos que fueron atribuidas a la alta actividad de enzimas que desdoblan la sacarosa (Lingle e Irvine, 1994; Lingle, 1999). Conceptualmente, la tasa de elongación es un carácter exclusivamente dependiente de la temperatura y la disponibilidad de agua, por lo que su utilidad podría estar condicionada para identificar caracteres genotípicos de interés.

En nuestro mejor conocimiento, la asociación cuantitativa que demuestre la conexión entre los procesos de generación del número de tallos y la acumulación de sacarosa no ha sido estudiada previamente bajo un marco experimental definido a tal fin. Sin embargo, esta asociación es clave para entender la variación entre genotipos y mejorar la selección de nuevos materiales para altos rendimientos tanto en biomasa (de potencial utilidad, por ejemplo, para la producción de biocombustibles de segunda generación) como en azúcar. En condiciones subtropicales con ciclos cortos, como demostrado en el capítulo anterior, la duración efectiva en la que el cultivo crece a máximas TCC es determinante de la producción de biomasa. Por ende, un mejor entendimiento de los procesos eco-fisiológicos involucrados en la generación de tallos y en la acumulación de sacarosa podría contribuir a identificar caracteres de potencial uso para la selección de materiales que inicien antes la fase lineal de crecimiento.

En este capítulo, se estudiarán las dinámicas de generación y evolución de dos componentes importantes del rendimiento en caña de azúcar, i) el número de tallos y ii) la concentración de sacarosa en tallos. Entre los aspectos destacados del capítulo anterior relacionados con el desarrollo fenológico del cultivo, se detectó la necesidad de localizar temporalmente un momento fenológico más adecuado para comprender la determinación de la acumulación del azúcar ya que un importante componente de la maduración, como lo es la duración [según la escala propuesta por van Dillewijn (1952)] varió erráticamente entre genotipos y años (G*E). Por ello, en este capítulo adicionalmente se indagará en la conveniencia de definir un momento fenológico más apropiado para comparar los efectos genotípicos, de la edad y sus interacciones (Objetivo 2) y establecer bases de análisis para el estudio de la asociación entre las dinámicas de determinación del número de tallos y el contenido de sacarosa.

3.2. Materiales y métodos

En este Capítulo, se abordarán resultados de Experimento 1 ejecutado durante tres años consecutivos (CP, CS1 y CS2).

3.2.1. Dinámica del número de tallos

La evolución de la densidad de tallos vivos (tallos primarios o macollos) desde la emergencia hasta que se estabiliza el número final de tallos fue definida como la dinámica del número de tallos (DT). La metodología de monitoreo de tallos fue descrita en sección 2.2.7. Modelos tri-lineales fueron ajustados para describir la evolución de la densidad de tallos en función del tiempo térmico (θ , °Cd) desde la emergencia hasta la cosecha para cada UE (Ec. 3.1).

$$\begin{aligned} NT &= a + Tr * \theta; \text{ for } \theta \leq \theta Tm \\ &= a + Tr * \theta Tm + Mr * (\theta - \theta Tm); \text{ para } \theta > \theta Tm, \text{ and } \theta \leq \theta Tf \\ &= a + Tr * \theta Tm + Mr * (\theta Tf - \theta Tm); \text{ para } \theta > \theta d \end{aligned} \quad \text{Ec. 3.1}$$

Donde NT es el número de tallos o macollos vivos por unidad de superficie (m^{-2}); a es el intercepto, Tr and Mr son las tasas de generación y mortalidad de tallos (tallos m^{-2} °Cd $^{-1}$). θTm y θTf representan el tiempo (expresado en tiempo térmico, °Cd) cuando el número de tallos o macollos es máximo (NTm) y cuando finaliza la senescencia de macollos y se establece el número final (NTf) de tallos molibles. La duración de la fase de senescencia o mortalidad de tallos (Md) fue cuantificada como la diferencia entre θTf y θTm . El porcentaje de mortalidad (M%) fue estimado como $(TNf TNm^{-1})100$.

Para todos los casos, el tiempo térmico (θ) fue calculado usando la temperatura base de cada genotipo obtenida en experimento 2 (Tabla 2.4; Sec. 2.3.2.1). Para la variable θTf también se estimó el correspondiente estado fenológico del cultivo, en términos del número de hojas (extrapolado del modelo bi-lineal Ec. 2.3 presentado en Capítulo 2, Tabla y Figura 2.5).

Para su análisis estadístico en términos de comparación de genotipos, edad y en modelos de asociación con la acumulación de azúcar, la DT será referida a partir de aquí

como el conjunto de parámetros que describen al proceso de generación de tallos como un todo (T_r , M_r , θT_m y θT_f).

3.2.1.1. Dinámica de acumulación de sacarosa

La metodología de muestreo y el procesamiento de las muestras para cuantificar la concentración de sacarosa fueron descritos ampliamente en sección 2.2.1.8.

El momento cuando finalizó la mortalidad y se estabilizó el número final de tallos (θT_f Ec. 3.1) fue considerado como un punto de inicio en el tiempo para analizar la acumulación de sacarosa. Esto permitió separar posibles efectos debidos a diferencias fenológicas del cultivo en los análisis de genotipos y edades.

En cada genotipo, edad y repetición, se ajustaron modelos bi-lineales (Ec. 3.2) para la relación entre la concentración de sacarosa y el tiempo a partir de la estabilización del número de tallos (correspondiente a θT_f).

$$\begin{aligned} S &= S_i + S_r * d; \text{ para días } \leq S_d \\ &= S_i + S_r * S_d; \text{ para días } > S_d \end{aligned} \tag{Ec. 3.2}$$

Donde S es la concentración de sacarosa, y los parámetros S_i , S_r and S_d representan la concentración inicial de sacarosa, la tasa y duración de la acumulación de la sacarosa desde θT_f , respectivamente. S_d fue establecida como el tiempo entre θT_f (Eq. 3.1) y el momento en que S es igual a la máxima concentración de sacarosa (S_m). La sacarosa acumulada entre S_i y S_m fue denominado delta sacarosa (ΔS).

A fin de evitar efectos confundidos de otros procesos esperables en cultivos de campo como removilización, respiración de mantenimiento o deterioro fisiológico (van Heerden *et al.*, 2013) el modelo de evolución de sacarosa fue ajustado hasta el momento en que se alcanzan las máximas concentraciones (S_m).

Para su análisis estadístico en términos de comparación de genotipos, edad y en modelos de asociación con la generación de tallos, la DS será referida a partir de aquí como el conjunto de parámetros que describen el proceso (Ec. 3.2, S_i , S_r y S_d).

3.2.2. Análisis estadístico

Tanto el diseño experimental del Exp 1, como los análisis estadísticos generales fueron descritos en Capítulo dos (Sec. 2.2.4).

Con el objetivo de evaluar si las dinámicas DT y DS difieren entre genotipos y edades, y si existen efectos de interacción G*E se optó por un análisis de la varianza multivariado (MANOVA) (Balzarini *et al.*, 2008; Warne, 2014). En este análisis, los parámetros que describen la DT (Eq. 3.1: a , Tr , θTm , Mr and θTf), o la DS (Eq. 3.2: Si , Sr and Sd) fueron usados como variables dependientes, mientras que la edad, genotipo y la interacción G*E fueron usados como fuente de variación. En ambos casos, la comparación de vectores medios se realizó con el test de Hotelling–Bonferroni (Balzarini *et al.*, 2008).

Para cuantificar la asociación entre la dinámica de acumulación de sacarosa y la la dinámica de tallos se realizó un análisis de correlaciones canónicas (Hotelling, 1936). Las variables incluidas en el análisis fueron las obtenidas a partir de ambos modelos (DT y DS, Ec. 3.1 and 3.2, respectivamente). En este análisis, las variables respuesta (dependientes) fueron las que describen la dinámica de acumulación de sacarosa (Ec. 3.2: Si , Sr y Sd), mientras que las predictoras (independientes) fueron las que describen la dinámica del número de tallos (Ec. 3.2: Tr , θTm , Mr and θTf).

Modelos Lineales y Mixtos (MLM), descritos en Capítulo 2 (Sec. 2.2.9), fueron usados para analizar los efectos de las fuentes de variación sobre los parámetros de DS y DT individualmente.

3.3. Resultados

3.3.1. Dinámica del número de tallos

En todos los casos, modelos tri-lineales describieron adecuadamente el patrón de generación y mortalidad de macollos desde emergencia hasta que se estabilizó el número final de tallos (Fig. 3.1). El análisis de la varianza multivariado (MANOVA) usado para comparar las DT mostró efectos significativos de la edad del cultivo y el genotipo (test H-B en Tabla 3.1 A y B). Soca 1 y 2 mostraron DT similares y difirieron notoriamente de caña planta (Fig. 3.1), principalmente debido a los efectos de la duración y tasas de macollaje (Tr) y mortalidad (Td), y en consecuencia, NTm y NTf . Las tasas de macollaje y de mortalidad en CS fueron dos veces más altas que en CP (Tabla 3.1 A y B). La fase de macollaje (Fig. 3.1 y Tabla 3.1 A y B) duró más en CP que en CS ($\theta Tm = 1365$ and 1015 °Cd, respectivamente). En contraste, la mayor duración de la fase de mortalidad fue observada en CS (1010 °Cd vs. 1121 °Cd en CP y CS, respectivamente).

Para un mejor análisis del efecto genotípico, se separó el análisis por edad de cultivo. En caña planta, todos los parámetros y la DT variaron por el genotipo (con excepción de Mr). En CS, DT varió debido a genotipos y a edad (CS1 vs. CS2) sin interacción G^*E , aspecto que permitió identificar tres grupos de genotipos de DT similar.

Para el análisis de parámetros individuales, la interacción G^*E dentro de socas fue significativa en tres parámetros de DT, sin embargo, el efecto del genotipo siempre explicó más del 90 % de la varianza total [ver cuadrado medio del error ($n= 30$), Tabla 3.1 B]. Los genotipos conocidos como más tardíos, L 91-281 y LCP 85-384, exhibieron las máximas Tr y θTm dentro del grupo y altos NTf . Los genotipos conocidos como más precoces (e.g. RA 87-3 y TucCP 77-42) mostraron las mínimas Tr , máximas Mr y mínimos NTf (Tabla 3.1 B). A través de todos los datos, la tasa de macollaje explicó el 65% de la variación en NTf ($NTf = 7,24 (\pm 0,43) + 202.88 (\pm 22) * Tr$, $p= 0,00001$), y el NTm a su vez explicó el 45% de la variación de NTf ($NTf = 6 (\pm 0,68) + 0,234 (\pm 0,032) * NTm$, $p= 0,0001$).

La duración total de la dinámica de tallos (θTf) fue mayor en CP que en CS (Tabla 3.1). La interacción G^*E fue significativa debido al cambio de magnitud entre edades, sin embargo el ranking de los genotipos, en términos de θTf , se mantuvo constante dentro de

edades (Tabla 3.1 A y B). Además, θT_f estuvo positivamente asociado con la tasa de mortalidad de tallos en ambas edades ($\theta T_f = 2539 (\pm 49,8) + 34812 (\pm 4859) * Mr$; $R^2 = 0,54$, $p = 0,0001$); mientras que solamente en socas se asoció positivamente a la tasa de macollaje ($\theta T_f = 1477 (\pm 54) + 30359 (\pm 2421) * Tr$; $R^2 = 0,85$, $p = 0,0001$). Sin embargo, a través del set de datos θT_f no explicó el número final de tallos debido a que mayores valores de θT_f (L 91-281) no se trasladaron a un mayor número final de tallos

Independientemente del mecanismo genotípico de generación del NT, las DT explicaron el número final de tallos. A través de todas las edades y genotipos, el NTf estuvo estrechamente asociado con el rendimiento en biomasa de caña ($RC = 72,3 (\pm 8,7) + 4,7 (\pm 0,79) * NTf$; $R^2 = 0,61$, $p < 0,001$) en términos de peso fresco (Tabla 3.1). Consistentemente a través de edades, RA 87-3 y LCP 85-384 tuvieron el más bajo y más alto número de tallos, respectivamente (Tabla 3.1 A y B). El menor porcentaje de mortalidad fue observado en LCP 85-384, seguido de INTANA 89-686, mientras que los restantes genotipos no difirieron en esta variable (Tabla 3.1).

Por otra parte, el número de hojas acumulado hasta θT_f fue mayor en CP que en CS (Tabla 3.1 A y B). Esto fue explicado porque el filocrono en CP es menor que en CS (Tabla y Fig. 2.5, Sec 2.3.2) y por la mayor duración de las etapas de macollaje y mortalidad en CP que alargaron la duración total hasta θT_f (Tabla y Fig. 3.1). Sin embargo, entre socas el efecto de la edad y la interacción no fueron significativos, indicando que el momento que finaliza la mortalidad de tallos coincidió con la hoja $13,79 (\pm 0,54)$ a pesar de las diferencias genotípicas observadas.

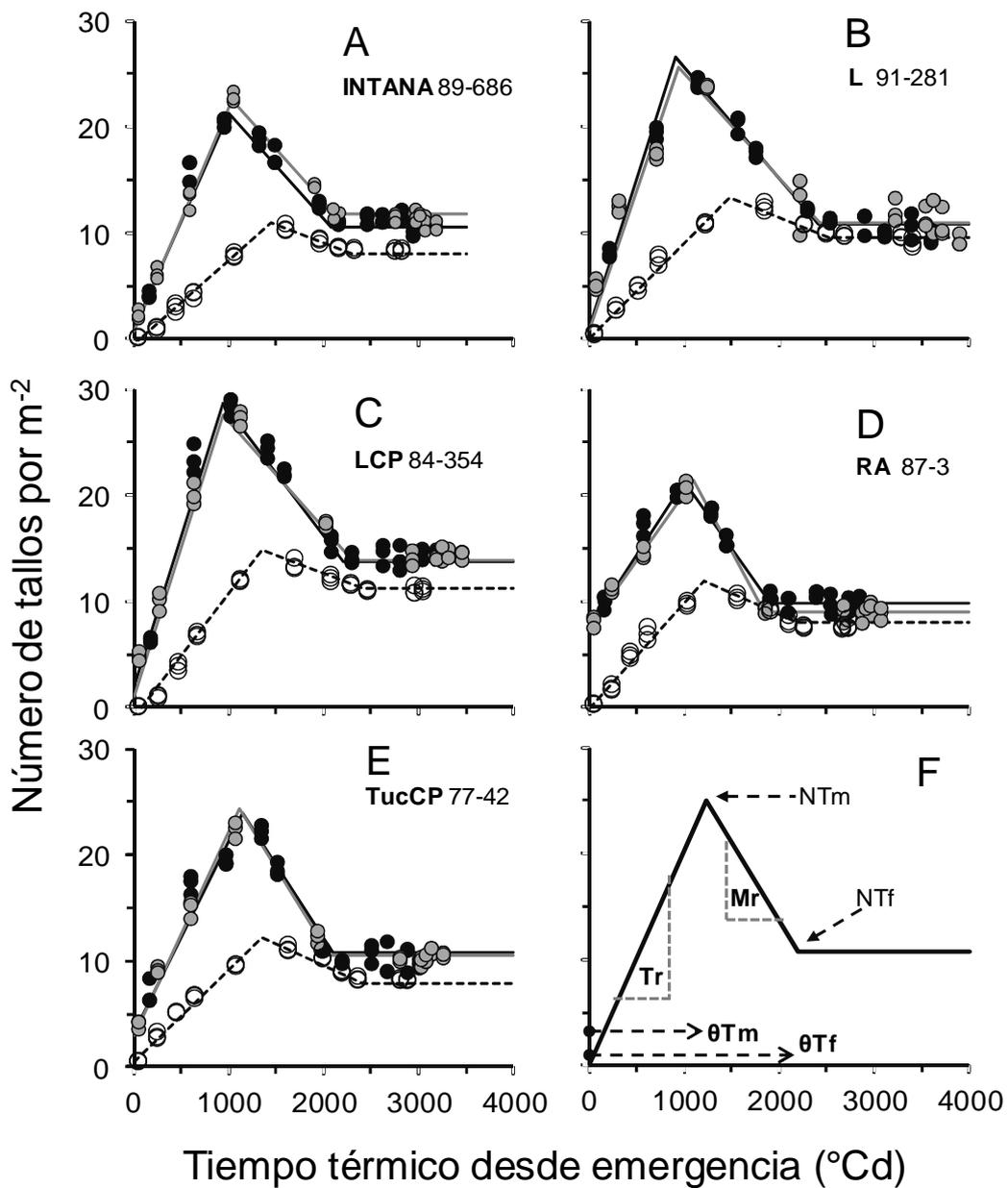


Fig. 3.1. Dinámica del número de tallos (DT) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo durante tres años en Famaillá, Argentina. ○ Caña planta (CPI), ● Caña Soca 1 (CS1) y ● Caña Soca 2 (CS2). Los parámetros de DT son presentados en Tabla 3.1. Datos observados A-E. Diagrama esquemático de DT en F.

Tabla 3.1 Variables de la dinámica del número de tallos (DT) y el rendimiento en cinco genotipos de caña de azúcar (G) creciendo a campo en edades de caña planta (CP) y cañas socas (CS1 y CS2): Tasa de macollaje (Tr) y mortalidad de tallos (Mr); tiempo térmico al número máximo (θT_m) y final de tallos (θT_f); duración de la fase de mortalidad (Md), porcentaje de mortalidad (M%), número máximo (NTm) y final de tallos (NTf), rendimiento en caña (RC) y número de hojas acumuladas hasta θT_f (NH en θT_f). A) Caña Planta; B) Cañas socas 1 y 2.

A) Caña Planta

Fuente de Variación		DT	Tr	Mr	θT_m	θT_f	Md	NTm	NTf	M%	RC	NH en θT_f
Edades	Genotipos	H-B test♦	(tallos $m^{-2} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$) 10^{-3}		Tiempo térmico ($^\circ\text{Cd}$)			tallos m^{-2}			t ha^{-1}	hojas pl^{-1}
CP	INTA NA 89-686	B	7,83 e	-3,33 a	1453,66 a	2303,00 cd	849,33 b	11,02 d	8,47c	22,89 d	105,61 b	22,41 a
	L 91-281	A	8,99 c	-3,56 a	1475,23 a	2531,43 a	1056,2 ab	13,70 b	9,76 b	28,66 bc	121,30 a	19,74 b
	LCP 85-384	AB	11,65 a	-3,35 a	1347,03 b	2420,26 ab	1073,23 a	14,66 a	11,12 a	24,11 cd	117,20 ab	20,58 b
	RA 87-3	C	9,89 b	-4,52 a	1203,50 c	2191,03 d	987,53 ab	12,10 c	8,80 c	36,71 a	107,03 b	22,3 a
	TucCP 77-42	BC	8,70 d	-4,01 a	1346,36 b	2413,83 bc	1067,47 a	12,56 c	8,35 c	33,49 ab	123,56 a	22,17 a
ANOVA Cuadrado medio del error												
	G	*	0,01*	0,00078	35073,97 *	50256,44*	26775,85*	6,06*	4,03*	105,57*	202,15*	4,37*
	Error		0,02	0,00100	3049,59	3887,94	12842,17	0,17	0,18	8,19	51,66	0,53

B) Caña Soca 1 y 2

Fuente de Variación	DT	Tr	Mr	θTm	θTf	Md	NTm	NTf	M%	RC	NH en θTf	
Edad (E)	Genotipos	H-B test♦	(tallos m ⁻² °Cd ⁻¹) 10 ⁻³	Tiempo térmico (°Cd)			tallos m ⁻²		t ha ⁻¹		hojas pl ⁻¹	
CS1	INTA NA 89-686	B	21,00 b	-9,93 a	1036,13 c	2118,19 d	1165,39 d	21,26 e	11,87 b	45,52 c	139,13 ab	13,79 a
	L 91-281	A	26,07 a	-9,91 a	946,78 d	2430,27 a	1543,49 a	26,86 bc	11,38 b	56,83 a	131,33 c	12,93 b
	LCP 85-384	A	28,19 a	-11,05 ab	944,12 d	2306,77 b	1362,58 b	28,51 ab	14,56 a	50,09 b	135,41 a	14,16 a
	RA 87-3	C	12,60 d	-16,82 f	1100,93 b	1842,96 h	758,03 h	21,73 e	9,11 d	58,63 a	119,43 c	13,75 a
	TucCP 77-42	B	19,18 c	-14,53 e	1110,88 ab	2060,05 e	949,18 f	23,83 d	10,43 c	56,22 a	127,27 bc	14,41 a
CS2	INTA NA 89-686		20,29	-10,34 a	1011,14 c	2083,84 de	1082,70 e	21,53 e	11,79	45,16	133,91	13,79 a
	L 91-281		28,02	-10,42 a	905,18 e	2414,47 a	1560,96 a	25,23 cd	11,09	55,89	112,9	12,83 b
	LCP 85-384		28,32	-11,84 bc	941,73 d	2207,12 c	1265,38 c	28,93 a	14,64	49,69	145,8	14,16 a
	RA 87-3		13,60	-12,71 cd	1004,13 c	1904,63 gh	913,83 fg	21,53 e	10,03	53,42	113,77	13,75 a
	TucCP 77-42		18,01	-13,38 de	1149,09 a	1997,54 f	848,45 g	24,83 d	10,73	56,59	124,96	14,41 a
ANOVA. Cuadrado medio del error												
	G	*	0,025 *	0,030*	58666,47*	267152,71*	540003,1*	57,02*	21,48*	150,21*	597,98*	2,754*
	Edad	*	0,00065	0,004*	5119,78*	6809,23*	120,20	0,005	0,257	12,86	135,25	0,046
	G x E	N.S.	0,0023	0,010*	3763,94*	5449,62*	17078,35*	1,486	0,322	7,47	158,46	0,385
	Error		0,0018	0,00057	656,70	995,53	1961,12	0,948	0,242	12,32	76,02	0,504

♦ El test de Hotelling-Bonferroni (MANOVA) fue usado para la comparación de vectores medios de DT a través de sus parámetros (Tr, Mr, θTm y θTf). Diferentes letras mayúsculas indican diferencias significativas en la DS entre genotipos ($\alpha = 0.05$). Diferentes letras minúsculas indican diferencias entre medias para variables individuales ($\alpha = 0.05$). * Indican efectos significativos de factores principales ($p < 0.05$).

Tabla 3.2. Variables de la dinámica de acumulación de sacarosa (DS) y el rendimiento en cinco genotipos de caña de azúcar (G) creciendo a campo en edades de caña planta (CP) y cañas socas (CS1 y CS2) en Famaillá, Argentina: concentración inicial de sacarosa (S_i), tasa de maduración (Sr), duración de la acumulación de sacarosa (Sd), concentración máxima de sacarosa (Sm), ganancia durante maduración ($\Delta S = S_m - S_i$) y rendimiento en sacarosa (RS).

A) Caña Planta

Fuente de variación		DS	Sr	Sd	S_i	Sm	ΔS	RS
Edad	Genotipos (G)	H-B test♦	(g g ⁻¹ BFt) 100 d ⁻¹	días	(g g ⁻¹ BFt) 100			t ha ⁻¹
CP	INTA NA 89-686	C	0,0971 a	73,56 b	3,12 e	10,11 b	7,01 a	10,68 c
	L 91-281	A	0,0674 b	93,78 a	4,73 c	10,55 b	5,59 b	12,77 a
	LCP 85-384	C	0,0901 a	72,51 b	3,92 d	10,55 b	6,65 a	12,35 ab
	RA 87-3	B	0,0447 c	91,90 a	7,43 a	11,23 a	3,80 c	12,03 ab
	TucCP 77-42	C	0,0712 b	57,47 c	5,66 b	9,21 c	3,54 c	11,39 bc
Cuadrado medio del error y nivel de significancia de factores principales								
	G	*	0,00134*	914,721*	8,352*	1,677*	7,615*	2,047*
	Error		0,00002	12,181	0,041	0,131	0,136	0,529

B) Caña Soca 1 y 2

Fuente de variación		DS	Sr	Sd	<u>S_i</u>	<u>S_m</u>	ΔS	RS
Edad (E)	Genotipos (G)	H-B test♦	(g g ⁻¹ BFt) 100 d ⁻¹	días	(g g ⁻¹ BFt) 100		S _m - S _i	t ha ⁻¹
CS1	INTA NA 89-686	A	0,0762 bcd	100,98 a	3,79 e	11,07 cd	7,27 c	15,41 b
	L 91-281	AB	0,0825 ab	92,02 b	3,93 de	11,44 bc	7,51 bc	15,05 b
	LCP 85-384	A	0,0885 a	101,75 a	3,33 f	11,97 a	8,65 a	16,22 a
	RA 87-3	C	0,0665 e	93,45 b	5,89 a	12,06 a	6,17 d	14,41 c
	TucCP 77-42	C	0,0677 e	88,97 bc	4,46 bc	10,05 e	5,59 e	12,78 cd
CS2	INTA NA 89-686		0,0815 abc	94,77	4,42 c	10,86 d	6,44 d	14,55
	L 91-281		0,0883 a	82,05	3,99 d	11,93 a	7,94 b	13,46
	LCP 85-384		0,0741 cde	100,87	4,33 c	11,83 a	7,5 bc	17,26
	RA 87-3		0,0739 cde	89,03	5,52 a	11,73 ab	6,22 d	13,34
	TucCP 77-42		0,0732 de	82,75	4,61 b	10,13 e	5,52 e	12,66
Cuadrado medio del error y nivel de significancia de factores principales								
G		*	0,00027*	273,211*	3,479*	3,667*	6,544*	13,262*
Edad		*	0,00003	230,297*	0,657*	0,003	0,752*	1,992 *
G x E		N.S.	0,00013*	16,291	0,428*	0,157*	0,640*	1,547
Error			0,00002	13,632	0,043	0,052	0,078	1,051

♦ El test de Hotelling-Bonferroni (MANOVA) fue usado para la comparación de vectores medios de DS a través de sus tres parámetros (S_i, S_r y S_d). Diferentes letras mayúsculas indican diferencias significativas en la DS entre genotipos ($\alpha = 0.05$). Diferentes letras minúsculas indican diferencias entre medias para variables analizadas individualmente ($\alpha = 0.05$). * Indican efectos significativos de factores principales ($p < 0.05$).

3.3.2. Dinámica de acumulación de sacarosa en tallos

Para todos los genotipos y edades, modelos bi-lineales adecuadamente describieron la relación entre la concentración de sacarosa y el tiempo desde el fin de la mortalidad de tallos (Fig. 3.2). La interacción G*E fue significativa cuando el análisis fue realizado para todo el set de datos. Por lo tanto, y debido al particular interés en observar las diferencias genotípicas el análisis fue realizado separadamente para CP y CS (1 y 2).

En CP, los genotipos se clasificaron en tres grupos según sus dinámicas diferentes (Tabla 3.2 A). En socas (CS1 y CS2), los genotipos fueron agrupados en dos dinámicas distintas (RA 87-3 y TucCP 77-42 se diferenciaron de los demás genotipos). Con excepción de INTA NA 89-686 (Fig. 3.2 A), la DS fue similar en CS1 y CS2, y la interacción no fue significativa (Tabla 3.2 B).

Al momento θT_f , cuando finaliza la mortalidad de los tallos, el azúcar inicial (S_i) varió en un rango de 3 a 7,59 (g g^{-1} BFt 100) y difirió significativamente entre genotipos dentro de cada edad. Dentro de edades (CP o CS), RA 87-3 tuvo el mayor valor de azúcar inicial y la menor tasa de maduración, seguida TucCP 77-42 (Tabla 3.2 A y B). Mientras que los genotipos restantes presentaron las mayores tasas y menor S_i (Tabla 3.2 A y B). La tasa de maduración (S_r) a partir de θT_f estuvo negativamente relacionada con S_i tanto en CP como en CS ($R^2 = 0.74$; Fig. 3.3 A). Por otro lado, S_i estuvo inversamente relacionada con el número final de tallos (Fig. 3.3 B), y un aparente punto de quiebre fue evidenciado alrededor de los 11 tallos m^{-2} .

La concentración máxima de sacarosa (S_m) varió entre 9,21 y 12,06 (g g^{-1} BFt 100) a través de todos los datos. S_m fue afectada por la edad (CP vs CS), el genotipo y la interacción G*E (Tabla 3.2 A y B). La concentración máxima de sacarosa fue más alta en socas que en caña planta; y en ambas edades RA 87-3 y TucCP 77-42 fueron los genotipos con el mayor y menor valor de S_m , respectivamente (Tabla 3.2; Fig. 3.2 D y E). La S_m no estuvo asociada ni con S_r ni con S_d .

La ganancia o incremento de la concentración de sacarosa durante la maduración (ΔS , diferencia entre S_m y S_i) fue robustamente descripto por S_d ($R^2 = 0,85$) o S_r ($R^2 =$

0,71). Una regresión múltiple con ambas variables explicó el 88 % de ΔS ($\Delta S = -6,87 (\pm 0,79) + 92,47 (\pm 5,93) * Sr + 0,071 (\pm 0,01) * Sd$; $R^2 = 0,88$).

A través de todos los datos, el rendimiento en sacarosa (RS) se asoció positivamente al rendimiento en caña ($RS = -1,46 (\pm 1,5) + 0,12 (\pm 0,0013) * RC$, $R^2 = 0,69$, $p < 0,001$), además dicha asociación se mantuvo dentro de edades (Tabla 3.2 A y B). Por su parte, la concentración máxima de sacarosa, también estuvo asociada positivamente al rendimiento en sacarosa y explicó el 43 % de la variación del rendimiento en sacarosa ($RS = -2,27 (\pm 2,8) + 1,45 (\pm 0,26) * Sm$, $R^2 = 0,43$, $p < 0,001$). En todas las edades los genotipos de mayor y menor rendimiento en sacarosa fueron LCP 85-384 y TucCP 77-42, respectivamente (Tabla 3.2 A y B). Interesantemente, la concentración inicial de sacarosa (S_i) no se asoció con el RC ni con el RS, indicando que independientemente de las diferencias en la DS los genotipos alcanzan similares rendimientos (Tabla 3.1 y 3.2).

3.3.3. Asociación entre la dinámica de acumulación de sacarosa y la dinámica del número de tallos

El análisis de correlaciones canónicas realizado con los parámetros que describen la DS (variables dependientes), y los parámetros que describen la DT (variables independientes) reveló que ambas dinámicas estuvieron fuertemente asociadas. Dos correlaciones canónicas (L1 and L2) fueron significativas ($p < 0,001$). A través de todos los datos, la proporción de la varianza total de la DS explicada por L1 y L2 fue de 74 y 40%, respectivamente (Tabla 3.3). Este análisis indicó que la dinámica de tallos explicó más del 74 % de la variación en la dinámica de sacarosa tanto en caña planta como en caña soca a través de su primer par de correlaciones canónicas (L1).

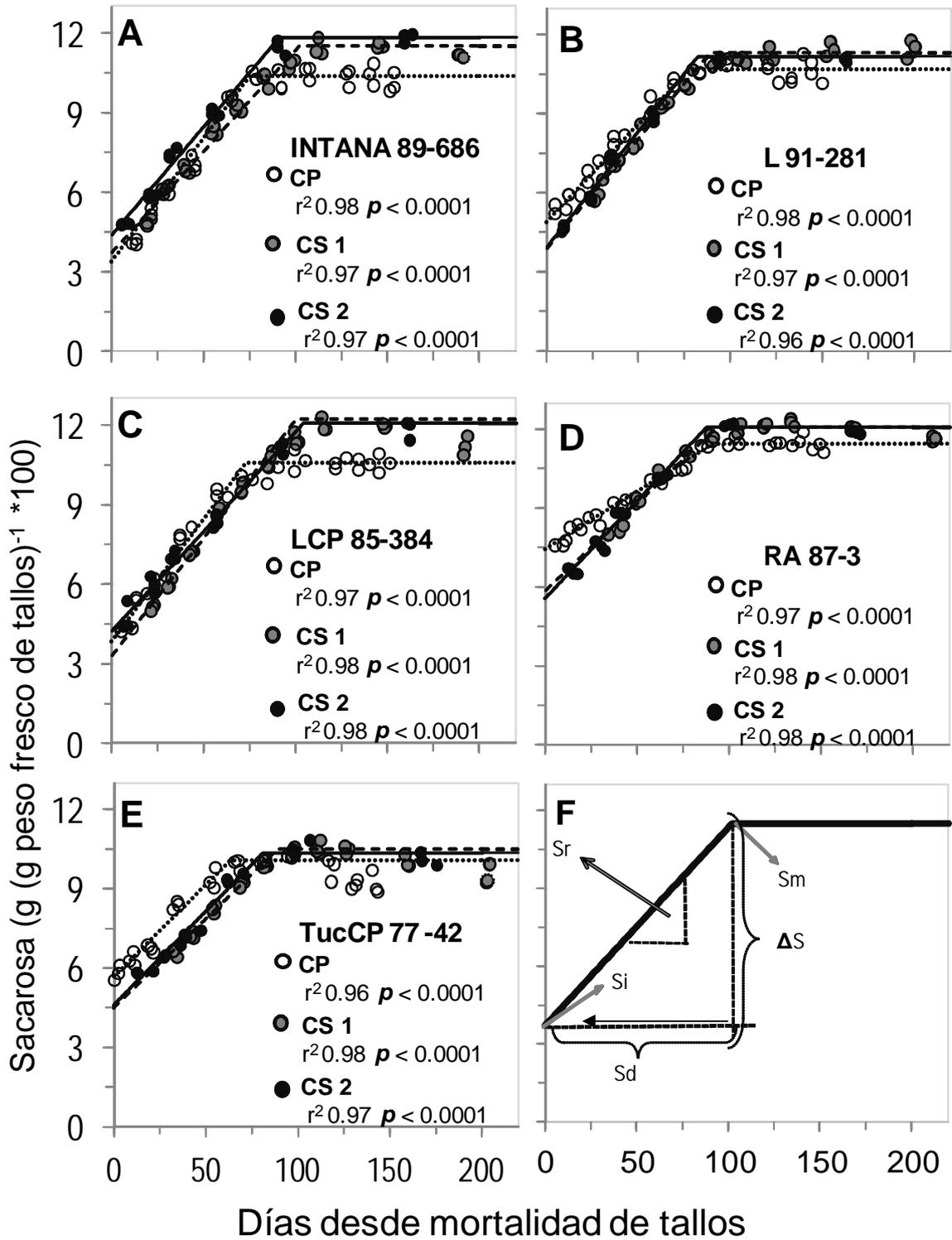


Fig. 3.2. Dinámica de acumulación de sacarosa en tallos (DS) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo durante tres años en Famaillá, Argentina. ○ Caña planta (CP), ● Caña Soca 1 (CS1) y ● Caña Soca 2 (CS2). Los parámetros de DS son presentados en Tabla 3.2. A-E, Datos observados. F, diagrama esquemático de la DS.

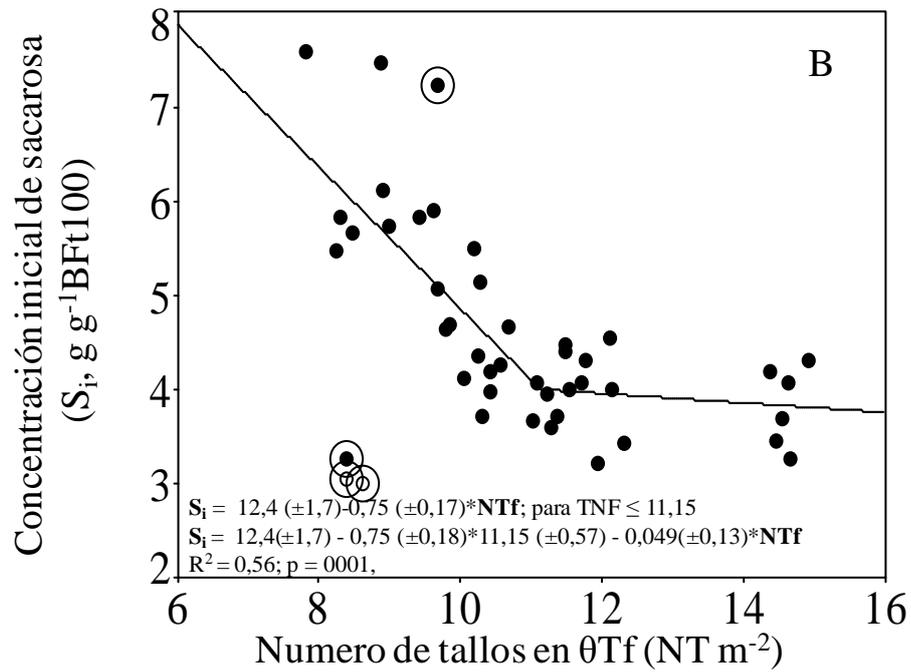
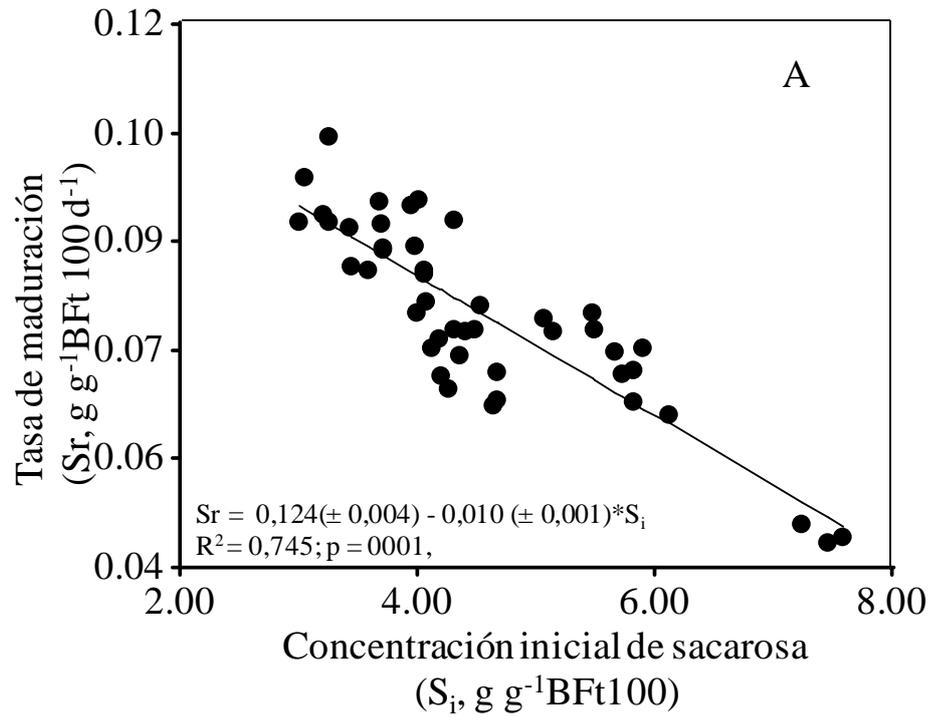


Fig. 3.3. Relaciones entre A) la sacarosa inicial al momento del fin de la mortalidad de tallos (S_i) y la tasa de maduración (S_r) y B) el número final de tallos (NTf) y S_i . Datos de cinco genotipos de caña de azúcar creciendo durante tres años en Famailá, Argentina. En A y B, se presentan los parámetros de la regresión lineal o bi-lineal ajustado a través de todos los datos.

Table 3.3. Análisis de correlaciones canónicas entre DS y DT en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo a campo en tres edades de cultivo (CP, CS1 y CS2) en Famaillá, Tucumán, Argentina. Variables dependientes (DS: Si, Sr y Sd), variables predictoras (DT: Tr, θ Tm, Mr, Md). Se reportan dos ejes canónicos L1 y L2 significativos ($p < 0,001$).

Matriz de correlación canónica							
	Si	Sr	Sd	Tr	Mr	θ Tm	Md
Si	1						
Sr	-0,859	1					
Sd	-0,067	-0,068	1				
Tr	-0,474	0,303	0,602	1			
Mr	0,029	0,1	-0,487	-0,519	1		
θ Tm	0,134	-0,098	-0,632	-0,87	0,669	1	
Md	-0,359	0,331	0,311	0,729	0,091	-0,576	1

Ejes canónicos		
	L 1	L 2
R	0,861	0,634
R ²	0,741	0,401
valor de p	<0,001	<0,001

Coeficientes de las combinaciones lineales		
	L 1	L 2
Si	-1,581	0,904
Sr	-0,884	0,803
Sd	0,218	1,009
Tr	2,19	-0,412
Mr	-0,082	0,374
θ Tm	1,449	-1,739
Md	-0,357	-0,333

3.3.4. Asociación entre la tasa de elongación de tallos y componentes de la acumulación de sacarosa

Relaciones funcionales entre la tasa de elongación del cultivo (TE, cm d^{-1}), estimada para la fase lineal de crecimiento en altura (Fig. 2.6, Cap. 2) demostraron que las diferencias genotípicas en la dinámica de acumulación de sacarosa no fue explicada por la tasa de elongación (Fig 3.4). Una positiva y significativa relación fue observada entre la TE y la concentración de sacarosa cuando el cultivo alcanzó el 95 % de la altura máxima (Fig. 3.4 A). Sin embargo, cuando la regresión fue particionada por edad, las diferencias en las tasas no explicaron las diferencias entre genotipos en la concentración de sacarosa al momento que se alcanza el 95 % de la altura (Fig. 3.4 A). A través de genotipos y edad, la TE tampoco explicó i) la duración del tiempo entre la emergencia y el máximo contenido de sacarosa (Fig. 3.4 B), ii) la tasa de acumulación de sacarosa (Fig. 3.4 C) ni iii) la concentración máxima de sacarosa (Fig. 3.4 D). Dentro de cada edad, las diferencias genotípicas para esas variables tampoco fueron explicadas por la TE (Fig. 3.4 B, C y D). Dentro de genotipos, además, diferencias en la TE debidas a la edad no fueron contundentes para esas tres variables (Fig. 3.4 B, C, D).

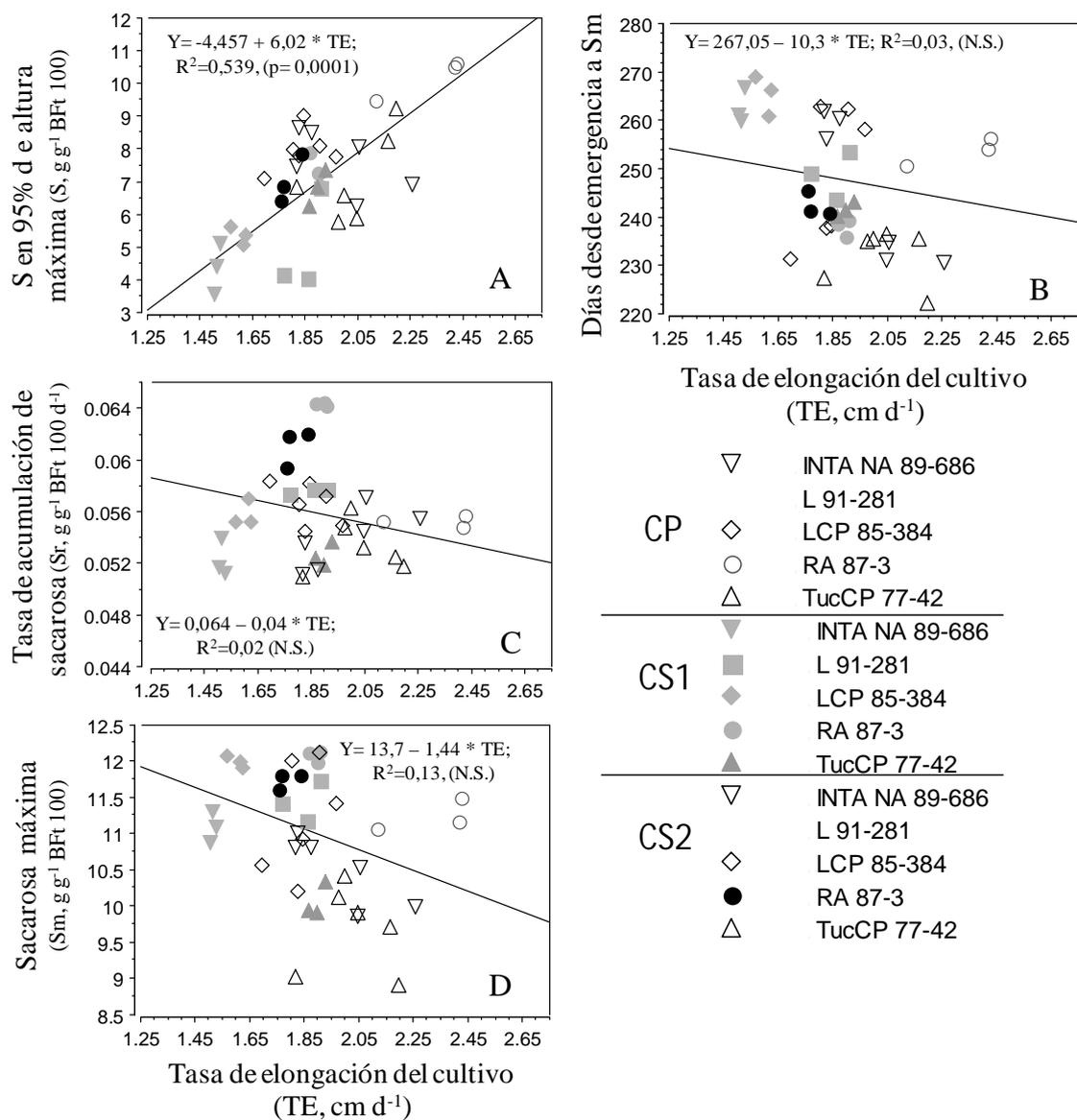


Fig. 3.4. Relaciones funcionales entre la tasa de elongación del cultivo (TE, cm d⁻¹) y variables asociadas a la acumulación de sacarosa en cinco genotipos y tres edades de caña de azúcar creciendo en Famaillá, Tucumán, Argentina. A) TE y concentración de sacarosa cuando se alcanza el 95 % de la altura máxima; B) TE y los días desde emergencia hasta el máximo contenido de sacarosa; C) TE y tasa maduración (Sr); y D) TE y la concentración máxima de sacarosa (Sm). Parámetros y significancia de las regresiones en gráfico.

3.4. Discusión

Las dinámicas de la evolución del número de tallos y de la sacarosa (DT y DS, respectivamente) fueron examinadas en primer lugar separadamente a través de modelos bi o tri-lineales. Se optó por este tipo de modelos, en vez de polinómicos (Inman-Bamber, 1994; Gilbert *et al.*, 2006) o logísticos (Muchow *et al.*, 1996b), para i) facilitar la comparación de parámetros en los distintos genotipos, tomando particularmente en cuenta diferencias en su desarrollo (e.g. requerimiento térmico a eventos como máximo número de tallos o fin de mortalidad), ii) introducir parámetros claves con uso potencial en ecofisiología y selección de germoplasma, iii) indagar acerca de un momento fenológico que pueda establecerse como un punto de inicio común entre genotipos para valorar los distintos componentes de la acumulación de sacarosa, y finalmente iv) establecer parámetros de la DT y DS que puedan analizarse en conjunto para establecer la potencial asociación entre ambas dinámicas.

Por primera vez, se propone θT_f (momento en que finaliza la mortalidad de tallos) como un estadio fenológico clave que puede ser utilizado como punto de referencia para comparar patrones de desarrollo, crecimiento y acumulación de sacarosa de distintos genotipos y valorar el efecto de la edad y el ambiente. Si bien la interacción G*E fue significativa debido al cambio de magnitud entre edades, el ranking de los genotipos, en términos de θT_f , se mantuvo constante dentro de edades (Tabla 3.1 A y B), sugiriendo que puede establecerse como un carácter genotípico. Además, al menos en CS para todos los genotipos θT_f ocurrió alrededor de la hoja 14 (Tabla 3.1) indicando que puede ser un carácter de fácil cuantificación. Otros estudios y éste (Capítulo 2) han encontrado que eventos importantes suceden cuando el cultivo alcanza la hoja 14, e.g. el cambio de pendiente del filocrono (Inman-Bamber, 1994; Hanauer *et al.*, 2014). Sin embargo, estas son las primeras evidencias que cuantifican y sugieren que alrededor de la hoja 14 está ocurriendo el fin de la mortalidad de los tallos (θT_f).

A pesar que θT_f , T_r y M_r son parámetros de un mismo modelo, y por lo tanto, puede argumentarse que están matemáticamente autocorrelacionados, es de destacar que θT_f estuvo positivamente asociado con la tasa de mortalidad de tallos en ambas edades. A través del set de datos, θT_f no explicó el número final de tallos. En concordancia con otros

autores (Bell y Garside, 2005), el número final de tallos fue explicado por la tasa de macollaje y el número máximo de macollos (Tabla 3.1).

A diferencia de Acreche (2015), quienes no encontraron asociación entre el rendimiento en caña y el número de tallos, en este estudio con cinco genotipos modernos, se encontró asociación significativa entre dichas variables ($RC = 72,3 (\pm 8,7) + 4,7 (\pm 0,79) * NTf$; $R^2 0.61$, $p < 0,001$). Si bien pudo demostrarse que el número de tallos estuvo positivamente asociado con la duración y tasa de macollaje, no pudieron discriminarse las potenciales causas eco-fisiológicas de las variaciones entre genotipos. Éste es un potencial nicho de investigación para estudios futuros. En cambio, sí fue claro que DT más largas no garantizan más RC, e.g. L91-281 exhibió los mayores valores de θTf pero esto no se trasladó a un mayor NTf ni a RC. Esto podría deberse a que una excesiva duración de θTf involucre una cierta asincronía entre edades de tallos (Bell y Garside, 2005). La factibilidad de esta hipótesis está también sugerida por la relación inversa entre Tr y θTm (Tabla 3.1).

Otro concepto que se introduce por primera vez es la concentración inicial de sacarosa (S_i). En la Fig. 3.4 se demostró que cuando el cultivo finaliza la elongación (95 % de la altura máxima de tallos, aproximadamente en abril), la concentración de sacarosa ya supera el 60 % de sacarosa final (Fig. 3.4 A). En un estudio previo, se encontraron valores similares de sacarosa durante el mes de Abril (Saez *et al.*, 2011). Por otra parte, la tasa de elongación por planta fue sugerida como el principal factor que regula la acumulación de sacarosa (Inman-Bamber *et al.*, 2008; Inman-Bamber *et al.*, 2010). En contraste, si bien fueron observadas diferencias significativas entre genotipos en la tasa de elongación (Tabla 2.6, Cap. 2) tanto el genotipo más precoz (RA 87-3) como el más tardío (L 91-281) mostraron las mayores tasas de elongación en todas las edades (Tabla 2.6, Cap. 2). Además, la tasa de elongación (Tabla 2.6, Cap. 2) no explicó las diferencias en componentes de la DS (Fig. 3.4) para el set de genotipos evaluados. Estos resultados concuerdan con trabajos que incrementaron la concentración de sacarosa por selección recurrente sin cambios evidentes en la tasa de elongación de los entrenudos (Lingle *et al.*, 2009).

En general, la fase inicial de acumulación de sacarosa cuando el número de tallos está definiéndose no es considerada en estudios que indagan en las razones subyacentes a distintos patrones madurativos en caña de azúcar. Lo más frecuente es que las diferencias entre genotipos sean analizadas tardíamente o a nivel de entrenudos individuales (Inman-Bamber *et al.*, 2002). En este estudio, la tasa de maduración estuvo inversamente relacionada con S_i (Fig. 3.3 A), en coincidencia con resultados anteriores encontrados en otro grupo de siete genotipos evaluados durante cinco años en el mismo ambiente subtropical (Saez *et al.*, 2011). No están claras las razones de esta asociación negativa, pero estos resultados destacan la importancia de incluir a S_i como una variable que explica diferencias genotípicas. Asimismo, es de destacar que S_m no se asoció ni con S_r ni con S_d durante la fase de maduración ya que S_i fue un tercer componente crítico de la dinámica de la acumulación de la sacarosa. Por otro lado, la S_m , el RC y el RS no se asociaron con la concentración inicial de sacarosa (Tabla 3.2) y los genotipos alcanzaron el máximo contenido de sacarosa por diferentes vías; algunos mediante una alta sacarosa inicial y otros con mayores tasas o duración de la etapa de maduración propiamente dicha (Fig. 3.2). Estos podrían ser mecanismos genotípicos de compensación como los reportados por otros trabajos (Mariotti, 2001) que actualmente no están siendo tomados en cuenta por el mejoramiento genético. Los resultados presentados hasta aquí refuerzan la importancia de analizar la dinámica de la sacarosa más tempranamente (e.g. Febrero a Marzo) que lo tradicionalmente utilizado (e.g. abril – agosto), ya que variables como S_i pueden explicar caracteres como la precocidad.

Una pregunta inicial en este trabajo estuvo relacionada con la potencial asociación entre la dinámica de sacarosa (DS) y la dinámica de tallos (DT). Hasta el momento de este estudio, no existían antecedentes que analizaran cuantitativamente dicha conexión (Tabla 3.4). Evidencia parcial en otros trabajos que estudiaron genotipos muy contrastantes en contenido de sacarosa en tallos indicaron que clones con baja concentración de sacarosa generalmente poseen alto número de tallos (Inman-Bamber *et al.*, 2009). Este estudio, sin embargo, fue realizado con genotipos modernos que alcanzan similares contenidos máximos de sacarosa (Tabla 3.2). Por ende, éste es el primer reporte donde se encuentra una relación entre componentes de la acumulación de sacarosa y el número de tallos en genotipos de alto contenido de sacarosa (Tabla 3.4, Fig. 3.3). Claramente, se demostró que

el número final de tallos que se establece al final de la senescencia de macollos (en θT_f) estuvo inversamente asociado con S_i bajo un modelo de tipo bilineal cuyo umbral de corte fue 11 tallos m^{-2} (Fig. 3.3 B).

En conclusión, la dinámica de sacarosa está fuertemente asociada con la dinámica de generación y senescencia de tallos. Mayores tasas de macollaje en combinación con mayor número máximo de macollos y final de tallos se asociaron con altas duraciones de la etapa de generación de tallos y con menor contenido inicial de sacarosa. La concentración máxima de sacarosa fue explicada por todos los parámetros de la DS (sacarosa inicial, tasa y duración) y no por parámetros individuales en este grupo de genotipos modernos con altos contenidos de azúcar. Se destaca la importancia del momento cuando finaliza la mortalidad de tallos (θT_f) como posible carácter genotípico y como estadio fenológico inicial para las comparaciones del efecto de distintos factores sobre la acumulación del azúcar. En su conjunto, los resultados presentados en este capítulo evidencian la necesidad de analizar procesos fisiológicos más tempranos (e.g. durante macollaje y mortalidad de tallos) para entender las diferencias genotípicas en los patrones de acumulación de sacarosa a nivel de cultivo.

CAPÍTULO 4

RELACIONES FUENTE-DESTINO TEMPRANAS DETERMINAN LA SACAROSA INICIAL, COMPONENTE CLAVE DE LA PRECOCIDAD MADURATIVA

4.1.Introducción

En áreas subtropicales, con estaciones de crecimiento cortas (9 a 11 meses) debido a bajas temperaturas y heladas (Eggleston *et al.*, 2004; Felipe *et al.*, 2011; Sopena *et al.*, 2011), el mejoramiento genético es dirigido, generalmente, hacia la obtención de nuevas variedades con la capacidad de alcanzar tempranamente altos rendimientos en biomasa y sacarosa (Mariotti, 2001; Mariotti, 2004). En caña de azúcar, la precocidad puede definirse como una característica genotípica asociada con la habilidad de un cultivar para alcanzar su máxima concentración de sacarosa (S_m) tempranamente en la estación de crecimiento (van Dillewijn, 1952; Gilbert *et al.*, 2006; Elibox, 2012a). En zonas subtropicales con incidencia de heladas, la precocidad es un carácter valorado porque contribuye a la cosecha temprana disminuyendo pérdidas ocasionadas por heladas (Felipe *et al.*, 2011) y mejorando la logística de cosecha (Mamet *et al.*, 1996; Cox *et al.*, 1998). A pesar de que se conoce que existe variabilidad genotípica en el carácter precocidad y, por otro lado, en los patrones de acumulación de sacarosa (Elibox, 2012b; Cardozo *et al.*, 2014), los mecanismos eco-fisiológicos subyacentes no están esclarecidos.

La caña de azúcar es un cultivo perenne que se propaga vegetativamente (van Dillewijn, 1952; Bonnett, 2013). Luego de la implantación o la cosecha, el ciclo del cultivo se inicia con la generación de tallos con patrones de macollaje diferenciales entre genotipos que dan como resultado números variables de tallos molibles por unidad de superficie. Los genotipos no solo difieren en las tasas de generación y mortalidad de tallos sino en la duración de ambas etapas (Tabla y Fig. 3.1, Cap. 3). Trabajos previos demostraron que durante la etapa de macollaje aumenta el porcentaje de intercepción de la radiación solar, ocurriendo el número máximo de macollos cuando el cultivo intercepta alrededor del 70 % de la radiación solar incidente (Inman-Bamber, 1994). Posteriormente,

se inicia la mortalidad de tallos (Inman-Bamber, 1994; Singels y Smit, 2002). Se ha sugerido que la competencia entre tallos primarios y macollos por fotoasimilados es uno de los mecanismos que explican la mortalidad de tallos y el rendimiento final (Bell y Garside, 2005). Sin embargo, el tema de la posible competencia entre destinos a través del enfoque de las relaciones fuente-destino temprana no ha sido abordado en caña de azúcar.

Como fuera demostrado en el Capítulo 3 de esta tesis, el número final de tallos que se establece al final de la senescencia de macollos se asocia inversamente con el contenido de azúcar inicial (S_i). Es probable que diferencias genotípicas en la generación y mortalidad de tallos modulen las relaciones fuente-destino que se establecen tempranamente en el ciclo. Dichas relaciones fuente-destino, por ende, explicarían al menos parcialmente, la precocidad y diferencias en los componentes tasa y duración de la acumulación de sacarosa durante la maduración (DS).

La relación fuente-destino (FD) puede definirse como el balance entre los procesos autotróficos y heterotróficos de un sistema (Eastin *et al.*, 1969). En vegetales, la relación FD ha sido ampliamente usada para analizar la partición de carbono generada por fotosíntesis (la fuente) hacia los órganos en crecimiento y desarrollo (los destinos) (Kaitaniemi y Honkanen, 1996). Diferentes métodos han sido usados con este propósito, y la relación FD ha sido explorada en diferentes niveles de organización (Venkateswarlu y Visperas, 1987). Generalmente, la fuente es considerada en términos de la tasa fotosintética, la biomasa acumulada o la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) (Venkateswarlu y Visperas, 1987), e inclusive caracteres como la duración del área foliar verde han sido presentados como sucedáneos de fuente (Slafer y Savin, 1994). Por otro lado, los destinos, usuarios de los asimilados provistos por la fuente, han sido caracterizados en términos de su fuerza como tales (producto del tamaño y la actividad de los mismos, (Marcelis, 1996)). Se ha propuesto que un buen indicador de la fuerza de los destinos es la tasa de crecimiento potencial del órgano (Marcelis, 1996). Dependiendo de si son primarios (frutos o semillas), secundarios (órganos vegetativos como tallos, hojas o tubérculos) o metabólicos (sacarosa o fibra) parámetros como el número, el volumen, el peso del órgano (Venkateswarlu y Visperas, 1987) o el flujo del floema (McCormick *et al.*, 2009) también fueron usados como indicadores ya sea del tamaño o la actividad de los destinos. Actualmente, en caña de azúcar, hay un esfuerzo importante para entender mejor

cuáles son los mecanismos fisiológicos y moleculares que determinan la fuerza de los destinos en relación al proceso de acumulación de sacarosa en tallos y el rendimiento (Watt *et al.*, 2013). Ejemplos de estudios sin un enfoque ecofisiológico son la actividad de enzimas involucradas en el metabolismo de los destinos (Lingle y Smith, 1991; Komor, 2000; Rose y Botha, 2000; Gutiérrez-Miceli *et al.*, 2002; Moore, 2005; Uys *et al.*, 2007); el rol de proteínas transportadoras en la carga y descarga de sacarosa al floema (Casu *et al.*, 2003; Lalonde *et al.*, 2003; Casu *et al.*, 2004; Walsh *et al.*, 2005)

Desde una perspectiva ecofisiológica que prioriza al cultivo en el ambiente donde se desarrolla y crece, los mecanismos por los cuales la relación FD influye sobre la precocidad y/o la dinámica de acumulación de sacarosa aún no han sido totalmente esclarecidos. Otros trabajos que utilizaron genotipos de alto y bajo contenido de sacarosa propusieron que las diferencias genotípicas en el contenido de sacarosa son debidas a un estrecho balance entre la fotosíntesis actual, el número de tallos y la tasa de elongación por planta (Inman-Bamber *et al.*, 2009).

En este capítulo, se aplicará un enfoque eco-fisiológico a nivel de cultivo para analizar si la dinámica que define el número de tallos (DT, Cap. 3) i) modula la relación fuente-destino temprana, y ii) si estos procesos explican las diferencias genotípicas en el carácter de precocidad. Por lo tanto, se estableció como hipótesis que la precocidad resulta de una mayor acumulación temprana de sacarosa (S_i), producto de una alta partición de biomasa de cultivos hacia un número bajo de destinos. Una menor demanda de fotoasimilados debida a pocos destinos favorecería una mayor partición de carbono hacia el almacenamiento.

Como marco experimental, se utilizaron cinco genotipos previamente catalogados como contrastantes en precocidad pero de alto rendimiento en sacarosa y biomasa (Capítulo 2).

4.2.MATERIALES Y MÉTODOS

El sitio experimental, los genotipos utilizados, y el diseño experimental fueron descritos en el Capítulo dos (secciones 2.2.1 a 2.2.4). Brevemente, la evolución de la biomasa de cultivo, del número de tallos y de la sacarosa fueron monitoreadas desde la emergencia hasta el momento de máxima concentración de sacarosa durante tres años y en cinco genotipos (Experimento 1). La metodología para cuantificar la evolución de la biomasa, el número de tallos, la concentración de sacarosa y el número de hojas fueron descritas en el capítulo dos (secciones 2.2.7). El análisis de la dinámica del número de tallos y acumulación de sacarosa fueron presentados en el capítulo tres.

4.2.1.Cuantificación de la relación fuente-destino

La relación fuente-destino fue cuantificada como la relación entre la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) y el número de tallos observado por unidad de superficie, en cada momento de conteo (Fig. 3.1 Cap 3), para todo el ciclo. Debido a que en etapas tempranas, la acumulación de biomasa responde a un modelo sigmoide (Figura 2.7, Cap. 2), la TCC fue calculada para dos intervalos de tiempo: i) 50 a 120 días desde la emergencia (TCC1), y ii) entre 100 a 200 días desde emergencia, durante la fase de acumulación rápida de biomasa (TCC2). La TCC ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$) fue estimada como la pendiente de la regresión lineal ajustada entre la biomasa del cultivo y el tiempo. Por lo tanto, las relaciones fuente-destino fueron estimadas como el cociente entre la TCC1 y el número de tallos observados hasta 120 días desde emergencia ($\cong \theta T_m$) o como el cociente entre la TCC2 y el número de tallos observados desde 120 dde hasta la cosecha.

La relación fuente-destino temprana (FDe) fue definida como la evolución de la fuente-destino durante el establecimiento de los tallos (desde emergencia hasta θT_f). La relación fuente-destino tardía (FDt) fue definida como la evolución de la relación fuente-destino posteriormente a θT_f .

4.2.2.Precocidad

La precocidad (θS_m) fue definida y cuantificada como el tiempo expresado en tiempo térmico desde la emergencia hasta que se alcanza el máximo contenido de sacarosa. Por lo tanto, valores más altos de θS_m corresponden a genotipos más tardíos.

4.3.Resultados

4.3.1.Análisis de la relación fuente-destino durante el establecimiento de los tallos

Efectos del genotipo, la edad y su interacción fueron significativos para las tasas de crecimiento del cultivo durante el macollaje y durante la fase de acumulación rápida de biomasa (TCC1 y TCC2, Tabla 4.1 A y B). Como observado en otras variables, existió interacción G*E cuando todas las edades fueron consideradas (datos no mostrados) y por ello, los análisis se separaron por edad. La TCC1 fluctuó entre los 9,7 y 15,5 g m⁻² d⁻¹, mientras que TCC2 fue superior y fluctuó entre 17,6 y 26,3 g m⁻² d⁻¹ (Tabla 4.1). TCC1 varió más entre genotipos y años que TCC2. TCC2 no fue distinta entre socas y no existió interacción G*E dentro de socas (Tabla 4.1). Del análisis de genotipos, pudo concluirse que RA 87-3 siempre exhibió mayores TCC1 (Tabla 4.1), mientras que TucCP 77-42 tendió a exhibir siempre las menores TCC2 a través de las tres edades (Tabla 4.1).

En la Fig. 4.1 se presenta un diagrama resumen representativo de la evolución de la relación fuente-destino a través de todo el ciclo del cultivo tomando como modelo al genotipo LCP 85-384. En todos los genotipos y edades la relación fuente-destino fluctuó a través del tiempo distinguiéndose tres fases (Fig. 4.1, 4.2 y 4.3). Durante la etapa temprana de establecimiento de los destinos, la FD disminuyó con el progreso del tiempo, mientras que aumentó progresivamente durante la etapa de senescencia de macollos. A partir del momento en que se fijó el número de tallos molibles, la FDe se estabilizó hasta la cosecha final (Fig. 4.1). En todos los casos, la FDe disminuyó durante la fase de macollaje hasta un valor mínimo (que fue denominado FDe1), y se incrementó durante la mortalidad de tallos hasta un valor estable (denominado FDe2) (Fig. 4.1 y 4.3).

En ambas edades (CP y CS), las variaciones en la evolución de la relación fuente-destino fueron explicadas por diferencias genotípicas tanto en las TCC (Tabla 4.1) como en la dinámica del número de tallos (tasas de macollaje y mortalidad de tallos, número máximo y final de tallos, y la duración de ambas etapas; Cap. 2, Sec. 3.3.1). Los genotipos con mayor tasa de macollaje, número máximo de macollos y de tallos molibles en θT_f (e.g. LCP 85-384, Fig. 4.2 B y D) mostraron disminuciones más intensas de la FDe y menores FD al momento del inicio de la fase de maduración propiamente dicha. En general, la

evolución de la relación FD temprana fue distinta entre genotipos (Fig. 4.3) y entre edades (CP vs CS). Dentro de genotipos la FDe fue similar en ambas socas (CS1 y CS2).

Los valores mínimos (FDe1) y estables (FDe2) de la relación fuente-destino temprana fueron utilizados para facilitar el análisis y la comparación entre genotipos y edades (Tabla 4.1). En general, los mayores valores de FDe1 y FDe2 fueron encontrados en CP (Tabla 4.1) y esto se debió principalmente al menor número de tallos de esta edad comparada a CS (Tabla 3.1 y Fig. 3.1), ya que la TCC1 fue menor en CP, mientras que la TCC2 fue similar entre ambas edades (Tabla 4.1). La FDe1 fue menor en los genotipos tardíos (LCP 85-384 y L 91-281) comparada a los genotipos precoces (RA 87-3 y TucCP 77-42) en todas la edades. En socas, la interacción G*E significativa para FDe1 fue atribuida al cambio de ranking de INTANA 89-686 a través de CS1 y CS2. Por otra parte, la FDe2 fue similar entre socas y la interacción no fue significativa. Dentro de caña planta, solamente el genotipo tardío con mayor número de tallos LCP 85-383 tuvo la menor FDe2 (Tabla 4.1). En socas, RA 87-3 y LCP 85-384 mostraron el mayor y menor valor de FDe2, respectivamente. Contrario a lo esperado, dos de los genotipos tardíos (INTA 89-686 y L 91-281) tuvieron valores de FDe2 similares a los genotipos tempranos (Tabla 4.1, Fig. 4.3).

Las la relación fuente-destino tardía (FDt, Fig.4.1) estuvo principalmente asociada al número final de tallos (Tabla 3.1 y Fig. 3.1) y aTCC2 (Tabla 4.1). Así, los genotipos con menor número de tallos tuvieron mayores valores de FDt (Fig. 4.2 y 4.3). Además, con excepción de RA 87-3 (Fig. 4.3 D), la relación FDt fue mayor en caña planta que en socas (Fig. 4.2 y 4.3). Un análisis más detallado de la relación FDt será presentado en el capítulo cinco de esta tesis.

Table 4.1. Variables de la relación fuente-destino temprana y el tiempo térmico hasta la máxima concentración de sacarosa (θSm) en cinco genotipos de caña de azúcar (G) creciendo a campo en edades de caña planta (CP) y cañas socas (CS1 y CS2) en Famaillá, Argentina. Tasa de crecimiento del cultivo durante el intervalo 50-120 dde (TCC1) y durante la fase lineal de acumulación materia seca (TCC2). Fuente destino mínima durante el macollaje (FDe1) y al momento cuando finaliza la mortalidad de macollos y se establece el número final de tallos (FDe2).

Fuente de variación		TCC1	TCC2	FDe1	FDe2	θSm
Edad	Genotipos (G)	g m ⁻² d ⁻¹		g m ⁻² pl ⁻¹ d ⁻¹		°Cd
CP	INTA NA 89-686	9,733 b	24,471 a	0,886 bc	2,888 a	2832,6 c
	L 91-281	9,952 b	26,322 a	0,727 c	2,694 a	3275,1 a
	LCP 85-384	11,101 b	23,173 ab	0,757 c	2,083 b	2932,1 b
	RA 87-3	13,662 a	20,961 b	1,129 a	2,409 ab	2644,4 d
	TucCP 77-42	11,443 b	21,695 b	0,910 b	2,596 a	2768,3 c
ANOVA valor de p						
	G	0,0001	0,0001	0,0001	0,0004	0,0001
CS1	INTA NA 89-686	13,38 d	24,30 a	0,630 b	2,044 a	2932,6 c
	L 91-281	13,53 d	18,26 b	0,504 d	1,619 bc	3400,9 a
	LCP 85-384	14,41 bc	20,56 ab	0,506 d	1,413 c	3165,4 b
	RA 87-3	15,53 a	22,58 ab	0,715 a	2,487 a	2730,3 e
	TucCP 77-42	13,99 cd	17,65 b	0,587 bc	1,696 b	2830,1 d
CS2	INTA NA 89-686	12,1 f	22,45	0,563 c	1,908	2954,9 c
	L 91-281	12,68 e	20,02	0,504 d	1,797	3372,8 a
	LCP 85-384	15,07 ab	20,37	0,521 d	1,39	3080,4 b
	RA 87-3	15,48 a	20,37	0,719 a	2,026	2665,1 f
	TucCP 77-42	13,44 d	19,3	0,542 cd	1,798	2787,5 d
ANOVA valor de p						
	G	0,0001	0,0083	0,0001	0,0003	0,0001
	Edad	0,0063	0,8798	0,0254	0,5123	0,0001
	G x E	0,0002	0,5295	0,0055	0,4804	0,018

Letras distintas indican diferencias significativas entre medias según Test LSD de Fisher ($p < 0,05$) en MLM.

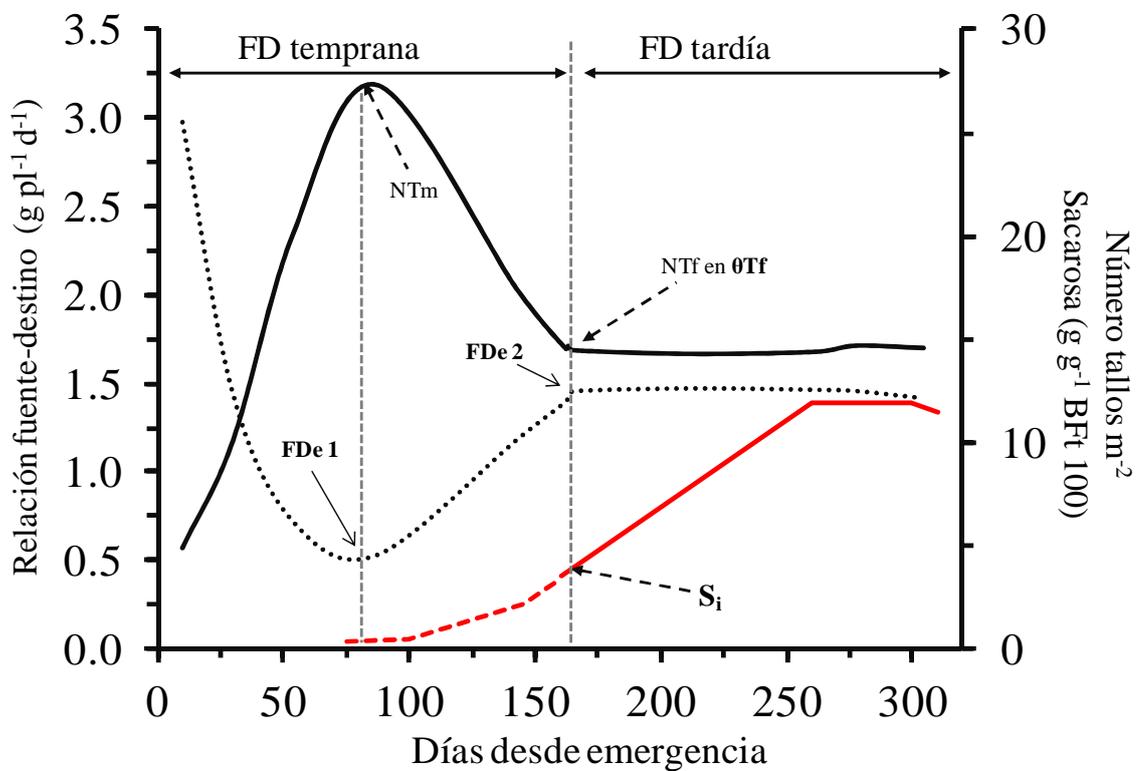


Fig. 4.1. Diagrama conceptual de la evolución de la relación fuente-destino (...), el número de tallos (—) y la concentración de sacarosa (---) en función de los días desde emergencia. Diagrama construido a partir de valores observados de LCP 85-384. Relaciones fuente-destino temprana durante el establecimiento de los tallos (FDe) y fuente-destino tardía (FDt); concentración inicial de sacarosa (S_i); número máximo y final de tallos (TNm y TNf). FDe1 y FDe2 representan el valor mínimo y de estabilización de la relación fuente-destino temprana, respectivamente.

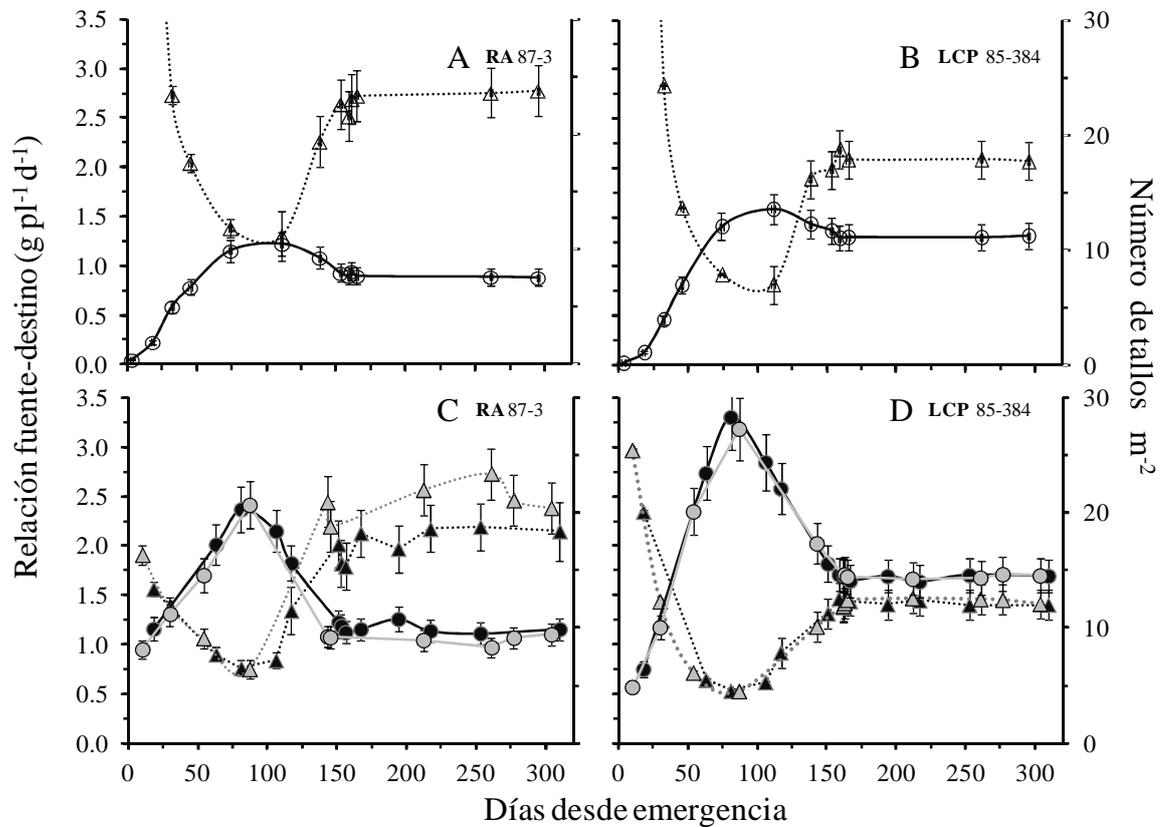


Fig. 4.2. Evolución de la relación fuente-destino (...) y del número de tallos (—) en dos genotipos de caña de azúcar contrastantes en precocidad. A y B, cultivos en caña planta (símbolos abiertos); C y D cultivos en socas (CS1 símbolos en gris y CS2 en negro). Ensayos conducidos en Famaillá, Tucumán, Argentina. Barras indican 2 * error estándar.

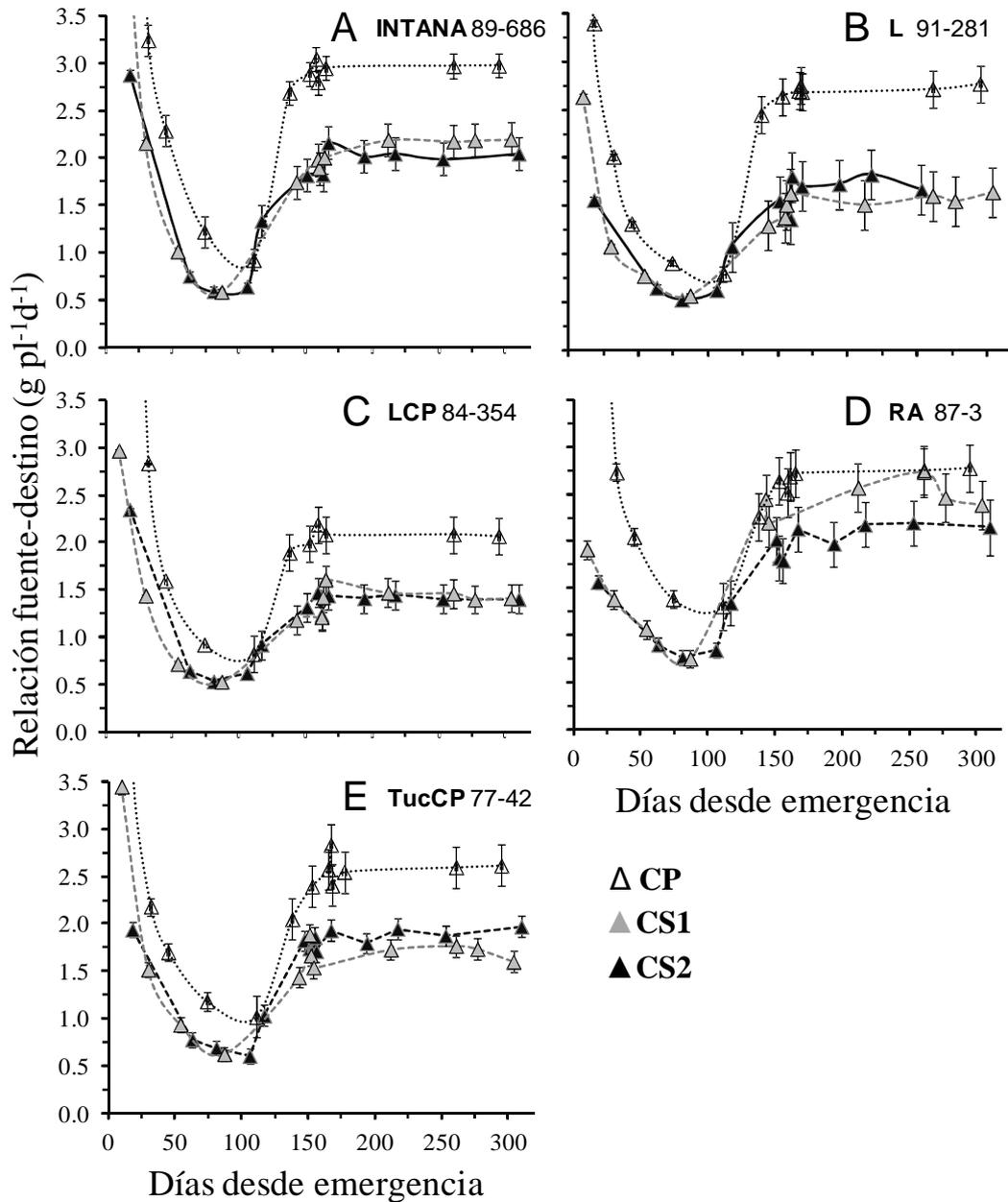


Fig. 4.3. Evolución de la relación fuente-destino en cinco genotipos de caña de azúcar contrastantes en precocidad creciendo a campo durante tres años (... Δ CP, caña planta, --- \blacktriangle CS1 y --- \blacktriangle CS2, cañas socas en año 1 y 2, respectivamente). Ensayos conducidos en Famaillá, Tucumán, Argentina. Barras indican 2 * error estándar.

4.3.2. Variación genotípica de la precocidad y su efecto en la dinámica de acumulación de sacarosa

En términos promedios, la precocidad, cuantificada como la duración en tiempo térmico desde emergencia hasta la máxima concentración de sacarosa (θ_{Sm}), no fue diferente entre edades ($2890,0 \pm 239$ °Cd, $3011,8 \pm 270,8$ °Cd y $2992,0 \pm 257,7$ °Cd para CP, CS1 y CS2, respectivamente). La precocidad varió significativamente entre genotipos (Tabla 4.1). A pesar que la interacción G*E fue significativa, RA 87-3 y TucCP 77-42 fueron los genotipos más precoces (menores valores de θ_{Sm}), mientras que L 91-281 y LCP 85-383 los más tardíos (mayores valores de θ_{Sm}) en todas las edades (Tabla 4.1).

Para valorar en conjunto variables de la dinámica de generación de tallos (Capítulo 3), de evolución de la sacarosa y del rendimiento, se realizaron análisis multivariados. El primer análisis de componentes principales (Fig. 4.4 A) explicó el 76,6 % de la varianza entre genotipos y edades a través de todo el set de variables utilizadas. La primera componente principal separó a los genotipos según la edad (56.8 %). Caña soca se diferenció de caña planta por mayores valores de las variables asociadas al rendimiento [e.i. RC, RS, número máximo (TNm) y final de tallos (TNf) y concentración máxima de sacarosa (Sm)] y variables asociadas con la dinámica de tallos [e.i. tasa de macollaje (Tr), y mortalidad de tallos (Mr)]. Por su parte, caña planta presentó mayores fuente-destino temprana (valoradas como FDe1 y FDe2) y esto se debió al menor número de tallos establecidos en θ_{Tf} , y mayor tiempo térmico hasta el máximo número de tallos (θ_{Tm}). Independientemente de la edad, la segunda componente principal (19.8%) separó a los genotipos según el contenido inicial de sacarosa (S_i), la tasa de maduración (S_r), el tiempo térmico hasta el máximo número de tallos (θ_{Tf}) y la precocidad (tiempo térmico a máxima concentración de sacarosa, θ_{Sm}) (Fig. 4.4 A).

Un segundo análisis de componentes principales (separado por edad) se corrió con el objetivo de explorar genotipos dentro de caña planta (Fig. 4.4 B) o socas (Fig. 4.4 C) a través del set de variables. El 71.7 % y 80,6 % de las diferencias entre los genotipos fue explicada por este grupo de variables para CP y CS, respectivamente. La primera componente principal, tanto en CP (41,6%) cómo en CS (65,7%) separó a los genotipos

precoces de los tardíos (Fig. 4.4 B y C). En ambas edades, los genotipos precoces (RA 87-3 y TucCP 77-42) fueron separados porque tuvieron mayor fuente-destino temprana (FDe1) y por la concentración inicial de sacarosa (S_i). Solamente en socas, los genotipos precoces exhibieron además mayor FDe2 (Fig 4.4 C). En cambio, los genotipos tardíos (LCP 85-384 y L 91-281) se distinguieron por presentar mayor tiempo térmico a máxima concentración de sacarosa (θSm) y mortalidad de tallos (θTf), mayores tasas de macollaje (Tr), maduración (Sr) y delta sacarosa (ΔS). También para ambas edades, la segunda componente principal (30.1 % y 14.4 % para CP y CS, respectivamente) separó a los genotipos tardíos o precoces, entre ellos, según variables asociadas al rendimiento (RC, RS y Sm). INTANA 89-686 mostró un comportamiento se comportó como genotipo intermedio en general (Tabla 4.1).

Independientemente de genotipos y edades (Fig. 4.4 A, B y C), la relación fuente-destino temprana se asoció positivamente con la concentración inicial de sacarosa (S_i). En caña planta, S_i se asoció solamente a FDe1 (Fig. 4.4 B), mientras que en socas S_i estuvo fuertemente asociada tanto a FDe1 como a FDe2 (Fig. 4.4 C). En ambas edades, tanto la S_i como la FDe1 estuvieron negativamente asociadas con la precocidad (θSm). Interesantemente, para este set de genotipos de alta sacarosa, los componentes de la relación fuente-destino temprana (FDe1 y FDe2) no se asociaron con variables del rendimiento (e.g. RC, RS y Sm) pero sí con el carácter de precocidad. La concentración de sacarosa cuando finaliza la mortalidad de tallos (o sacarosa inicial, S_i) estuvo fuertemente asociada con la fuente-destino (Fig. 4.5, A y B) durante la etapa de senescencia de macollos, en este caso valorada a través de su valor mínimo (FDe1, R^2 0,71) o de estabilización en θTf (FDe2, R^2 0,38).

Por otra parte, la duración en tiempo térmico hasta la máxima concentración de sacarosa o precocidad estuvo lineal e inversamente asociado con el valor mínimo de la relación fuente-destino temprana (FDe1, R^2 0,397; Fig. 4.5, C). A pesar del bajo R^2 , tanto la regresión como ambos parámetros fueron significativos. Además, si bien se observa una dispersión que sugiere un modelo cuadrático, éste no fue significativo (Fig. 4.5 C). Un patrón similar (relación polinómica de segundo orden) fue significativo para la asociación entre la precocidad (θSm) y el valor de estabilización (FDe2, R^2 0,46) de la relación fuente-destino temprana (Fig. 4.5, D).

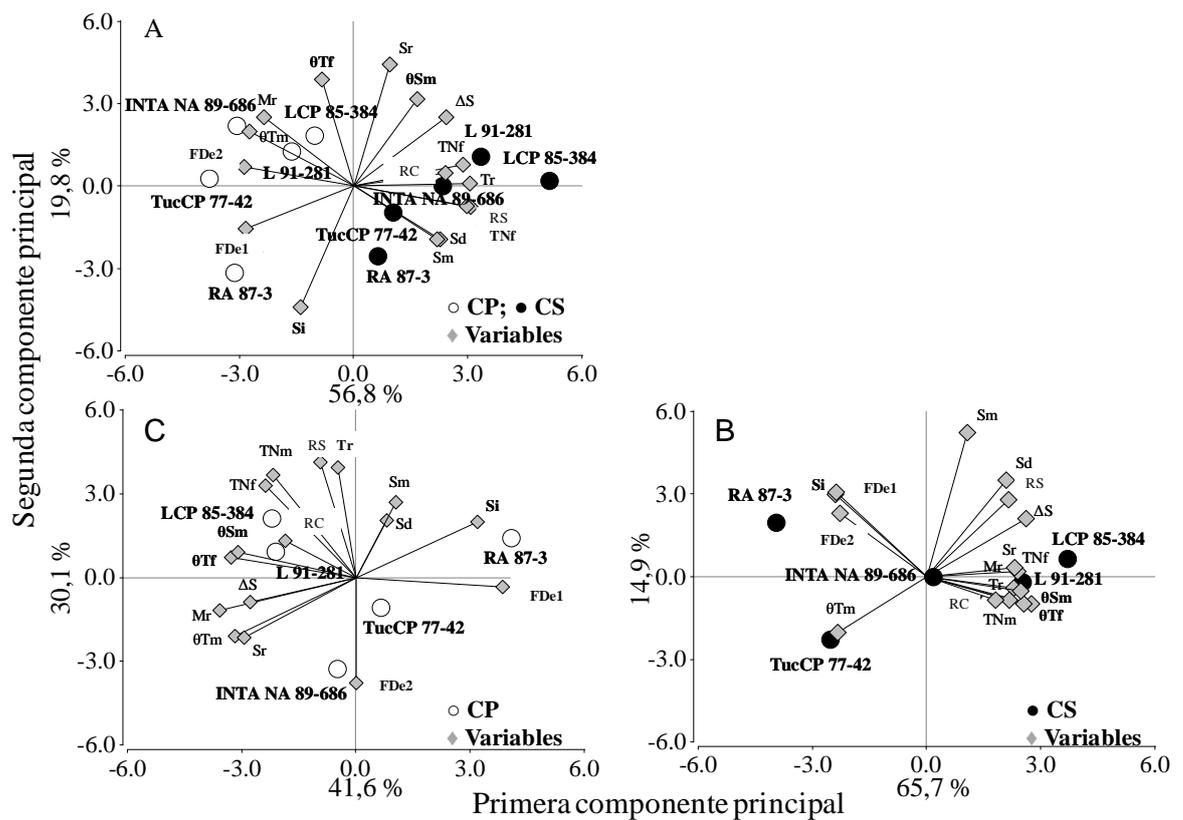


Fig. 4.4. Análisis de componentes principales (Biplots) mostrando la relación entre genotipos (●, ○) y variables (◆) que describen la dinámica del número de tallos (Tr, Mr, θ Tm, θ Tf, TNm y TNf), dinámica de acumulación de sacarosa (Si, Sr y Sd), precocidad (θ Sm), relación fuente-destino temprana (FDe1, FDe2) y el rendimiento (RS, RC) en cinco genotipos de caña de azúcar. A) Biplot incluyendo dos edades (○ Caña planta CP, ● Caña Socas CS). En B caña planta; C caña socas (valores promedios de CS1 y CS2). Los códigos de variables fueron presentados en Tablas 3.1, 3.2 y 4.1. Experimentos conducidos durante tres años en Famaillá, Tucumán, Argentina.

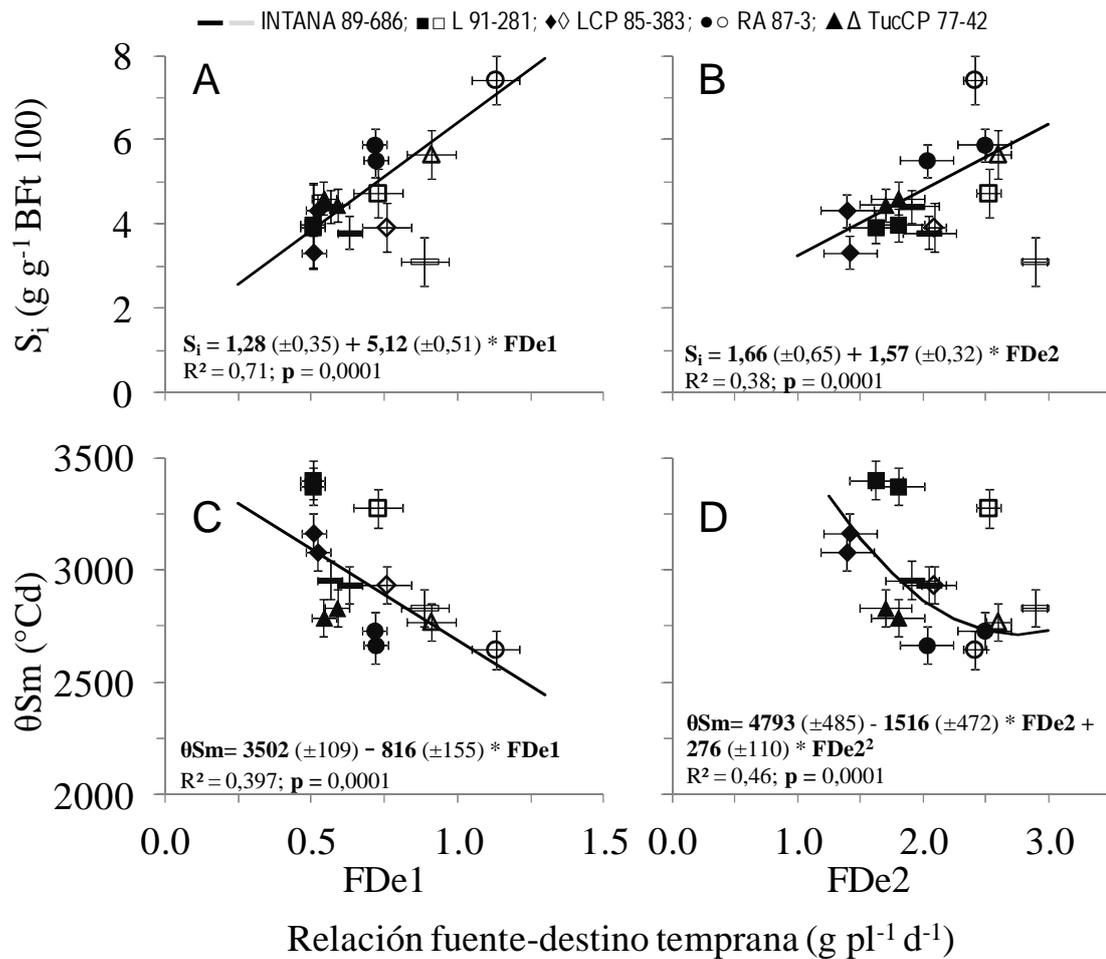


Fig.4.5. Relación funcional entre la concentración inicial de sacarosa (S_i , A y B), la duración hasta sacarosa máxima (θSm , C y D) y la relación fuente destino temprana (FDe1 y FDe2) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo y tres edades (CP, CS1 y CS2). Experimentos conducidos en Famaillá, Tucumán, Argentina. Símbolos abiertos caña planta (CP), símbolos cerrados caña soca (CS). Todos los parámetros de las regresiones fueron significativos ($p < 0,05$).

4.4. Discusión

El desarrollo de germoplasma adaptado es clave para sortear las barreras ambientales que limitan la producción de caña de azúcar en ambientes subtropicales limitados por la duración del ciclo de crecimiento. En estos ambientes, el mejoramiento genético está generalmente dirigido a aumentar la producción de biomasa y la partición a sacarosa tempranamente (Irvine, 1975; Mariotti *et al.*, 2006; Lingle *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2013b; Marchiori *et al.*, 2014). La precocidad, definida como la habilidad genotípica de alcanzar la concentración máxima de sacarosa tempranamente en el ciclo, es un carácter deseable tanto en ambientes húmedos tropicales (Mamet y Galwey, 1999; Elibox, 2012a) como subtropicales (Cardozo y Sentelhas, 2013; Cardozo *et al.*, 2014), para adelantar y ordenar la cosecha, y evitar el impacto negativo por el deterioro fisiológico de heladas tempranas.

Hasta el momento de la realización de esta tesis, la existencia de variabilidad genotípica en el carácter de precocidad estaba ampliamente documentada (Mamet *et al.*, 1996; Mamet y Galwey, 1999; Wagih *et al.*, 2004; Gilbert *et al.*, 2006; Saez *et al.*, 2011; Elibox, 2012a; Hanauer *et al.*, 2014). Sin embargo, los mecanismos eco-fisiológicos explicativos de la precocidad no estaban esclarecidos.

En general, los trabajos previos en ecofisiología de caña de azúcar han considerado procesos tempranos de crecimiento y desarrollo separadamente de la acumulación de sacarosa (Bell y Garside, 2005; Allison *et al.*, 2007). Particularmente, la acumulación de sacarosa fue frecuentemente analizada durante la fase tardía de maduración (Muchow *et al.*, 1996a; Inman-Bamber *et al.*, 2009). Otros trabajos que utilizaron genotipos de alto y bajo contenido de sacarosa propusieron que las diferencias genotípicas en el contenido de sacarosa son debidas a un estrecho balance entre la fotosíntesis actual (fuente), el número de tallos y la tasa de elongación por planta (fuerza de los destinos) (Inman-Bamber *et al.*, 2009).

Utilizando como marco de estudio un ambiente subtropical con precipitaciones que generalmente cumplen las demandas evaporativas del cultivo, se planteó como objetivo indagar en los mecanismos ecofisiológicos que controlan la precocidad y la acumulación de sacarosa en genotipos de caña de azúcar de alta concentración de sacarosa. Basados en

el concepto de relación fuente-destino, se hipotetizó que la dinámica que define el número final de tallos produce cambios tempranos en la relación fuente-destino y que éstos explican las diferencias genotípicas en la acumulación de sacarosa y en la precocidad. En Capítulo 3, se identificaron caracteres que fueron utilizados como punto de referencia para analizar estos mecanismos. Necesariamente, estos puntos de referencia estuvieron relacionados con la identificación de aspectos como i) la definición de un momento específico del desarrollo que permitiera las comparaciones genotípicas (i.e. θT_f , Sec. 3.3.1), ii) la caracterización de patrones de dinámica del número de tallos (Sec. 3.3.2) y iii) la dinámica de acumulación de sacarosa (Sec. 3.3.3).

En este capítulo, se utilizó una aproximación dinámica para cuantificar la evolución de la relación fuente-destino a nivel de cultivo, demostrándose que ésta varía a lo largo del ciclo y entre genotipos (Fig. 4.3). Se demostró que la evolución de la FD en caña de azúcar posee al menos dos etapas claramente definidas (Fig. 4.1, 4.2 y 4.3). Una etapa temprana durante el establecimiento de los tallos (FDe) donde predominan la competencia entre los destinos por fotoasimilados, y una etapa tardía (FDt) dependiente de la TCC y del número final de tallos que se establece luego de la senescencia de los macollos (Fig. 4.1 y 4.3). En otros cultivos (e.g. pepino, *Cucumber* sp.) se reportaron variaciones similares de la relación FD durante la ontogenia (Marcelis, 1996). Estos hallazgos sugieren que muy tempranamente en el ciclo, los genotipos o edades con menor número de tallos distribuyen mayor proporción del crecimiento del cultivo a cada tallo (Fig. 4.2 y 4.3). Relación entre la densidad final de tallos y el peso individual de los tallos molibles a cosecha refuerzan este concepto (Bell y Garside, 2005; Singels y Smit, 2009).

Un aspecto original en este estudio es el hallazgo de que la relación FD temprana explica la concentración inicial de sacarosa (S_i) cuando finaliza la mortalidad de tallos en θT_f (Fig. 4.4; 4.5 A y B), y éste a su vez es un componente esencial de la precocidad. Inman-Bamber *et al.*, (2002) propusieron que la variación en la concentración máxima de sacarosa ($g\ g^{-1}$ B seca de tallos) debida a distintos factores como la estación de crecimiento, la edad y la biomasa de tallos fueron explicados por un modelo de proporción de entrenudos jóvenes y entrenudos maduros. Estos autores indicaron que, para un grupo de tallos, su altura determina el momento y el máximo contenido de sacarosa ya que tallos más pesados y de mayor altura tienen una mayor proporción de entrenudos maduros

(Inman-Bamber *et al.*, 2002). Sin embargo, los resultados presentados en este capítulo sugieren que una mayor fuente-destino temprana es la causa de una mayor proporción de entrenudos maduros y por ende de la mayor concentración de sacarosa observada por Inman-Bamber *et al.*, (2002).

En este estudio, se propone asimismo que θT_f , y el número final de tallos son caracteres estables a través de las distintas edades del cultivo y por ende, podrían considerarse como caracteres genotípicos, probablemente de alta heredabilidad (Kang *et al.*, 1987; Kang *et al.*, 1990; Jackson, 2005; Aitken *et al.*, 2006; Aitken *et al.*, 2008). En capítulos anteriores se demostró que para el grupo de genotipos estudiados, el NT fue un componente importante en la definición del rendimiento en biomasa y en sacarosa por unidad de superficie. En este capítulo, se agrega el concepto de precocidad y se presentan evidencias de la relación negativa entre el número de tallos, la relación fuente-destino y la precocidad (Figuras 4.4 y 4.5).

Los genotipos utilizados en esta tesis fueron desarrollados o introducidos por programas locales de mejoramiento genético de caña de azúcar (Table 2.2). Empíricamente era conocido que estos genotipos diferían escasamente en rendimiento y más acentuadamente en precocidad (R. A. Sopena, com. pers.). Los resultados en este capítulo indican que estos genotipos difieren en su tasa de crecimiento del cultivo (fuente) durante la generación y mortalidad de tallos (Tabla 4.1), en la dinámica del número de tallos (destinos), y por ende, presentan diferentes relaciones fuente-destino tempranas (Figuras 4.2 y 4.3). Los genotipos con mayor habilidad para generar tallos (e.g. LCP 85-383 que exhibió altas tasas de macollaje y número de macollos y de tallos en θT_f , Tabla y Fig. 3.1) tuvieron menor disponibilidad de fuente por unidad de destino (Fig. 4.2). Un aspecto destacado es el hecho de que, en este estudio, todos los genotipos tuvieron una RUE (Tabla 2.8, Cap.2) cercana a la potencial reportada por otros autores (Sinclair *et al.*, 1999).

No están claros los procesos que definieron el número de tallos consistentemente a través de las tres edades estudiadas en los genotipos en esta tesis. Una probable limitación temprana por fuente en genotipos con alto número de destino sería respaldada por la FDe1 (Fig. 4.2 y 4.3). Pero, son esperables que intervengan otros procesos como los relacionados con la sincronía en la aparición de tallos (Bell y Garside, 2005), aspectos de la calidad de

la radiación (Casal *et al.*, 1987; Casal *et al.*, 1990; Wan y Sosebee, 1998; Singels y Smit, 2002; Evers *et al.*, 2006; Evers *et al.*, 2007; Vasantha *et al.*, 2012; Vasantha *et al.*, 2014; Toyota *et al.*, 2015).

Otros modelos conceptuales que proponen que el rendimiento en azúcar está asociado con limitaciones por destinos (i.e. el modelo de flujo (McCormick *et al.*, 2009)) indican que la fuente es regulada negativamente por la demanda de los destinos mediante la concentración de sacarosa que actúa como intermediaria. Si bien es posible que a nivel de entrenudos individuales ocurran las limitaciones propuestas por McCormick *et al.*, (2009), los resultados presentados aquí demostrarían que la competencia entre destinos tan tempranamente como durante el macollaje y hasta θT_f controlaría la partición de carbono hacia crecimiento (mayor número de tallos) o almacenamiento (alta S_i) sin efectos de retrocontrol sobre la fuente. Esta idea es soportada por las altas EUR y TCC observadas para estos genotipos (Tabla 2.8 Cap. 2 y Tabla 4.1). Estos resultados refuerzan la hipótesis de que, a nivel de cultivo, el número de tallos es un componente importante en determinar la fuerza de los destinos pero que, sin embargo, está relacionado negativamente con el contenido inicial de sacarosa.

Los modelos funcionales basados conceptualmente en que la partición de fotoasimilados es impulsada por la fuerza de los destinos (Paul y Foyer, 2001; Singels, 2013), siempre conducen a la conclusión final de que el rendimiento en sacarosa está limitado por destinos. Sin embargo, a diferencia de los cultivos de granos como en maíz, donde la fuerza de los destinos (número y tamaño potencial de los granos) se establece en una ventana específica y corta durante el ciclo del cultivo (alrededor de floración) (Andrade *et al.*, 1999; Borrás y Otegui, 2001; Borrás *et al.*, 2004), en caña de azúcar la fuerza de los destinos (número y volumen de tallos y entrenudos) se establece en forma distribuida durante la ontogenia (van Dillewijn, 1952; Bonnett, 2013). Como resultado, en caña de azúcar coexisten destinos en desarrollo y crecimiento con destinos que almacenan sacarosa (Lingle y Smith, 1991; Inman-Bamber, 1995; Lingle, 1997; Lingle, 1999). Esto sugiere que en caña de azúcar limitaciones por fuente y por destinos ocurren en diferentes momentos del ciclo y, que la partición de carbono a sacarosa podría estar impulsada o co-limitada por ambos. El comportamiento de la relación fuente-destino temprana soporta esta idea (Fig. 4.1).

El análisis de la importancia de S_i en conjunto con la relación fuente-destino temprana (FDe1 y FDe2; Fig. 4.4 y 4.5) no ha sido abordado previamente. Sin embargo, reanalizando datos de otros estudios como el de Inman-Bamber *et al.*, (2009) (Fig. 4, y 6), se encuentra evidencia similar que indica que la fuente destino temprana en genotipos de alto contenido de azúcar fue superior ($\cong 1,2$ veces) a la de genotipos con menor azúcar y alto número de tallos.

Un resultado inesperado y destacable fue la relación inversa entre S_i y la S_r , lo cual sugiere que la fuente destino temprana es uno pero no el único mecanismo que explica la precocidad. Otros componentes del contenido total de azúcar, como la tasa y la duración de la maduración podrían estar influenciados por la fuente-destino tardía. Durante la fase de maduración, procesos como la competencia entre tasa de elongación por planta y almacenamiento podrían ser más importante que el número de tallos (Inman-Bamber *et al.*, 2010). Estos procesos serán abordados en el próximo Capítulo de esta tesis.

Otro hallazgo importante fue que la relación fuente-destino temprana no estuvo asociada con el rendimiento en sacarosa ni con la máxima concentración de sacarosa (R_S y S_m , Fig. 4.4). Esto es de fundamental importancia para el mejoramiento genético de caña de azúcar ya que sugiere que ambos caracteres no son antagónicos, pudiendo, por ende sentarse bases para mejorar cultivares por precocidad sin afectar los rendimientos finales en azúcar.

Brevemente, entonces, este capítulo demuestra que la relación fuente-destino en caña de azúcar varía con la ontogenia (mostrando al menos dos etapas definidas de relación FD temprana y tardía) y presenta variabilidad genotípica. Las diferencias tanto en la tasa de crecimiento del cultivo como en la dinámica del número de tallos y el tiempo a fin de mortalidad (θT_m) fueron las causas de las diferentes relaciones fuente-destino tempranas encontradas a través de genotipos y de edades. Éstas a su vez, explicaron la concentración de sacarosa al momento cuando finalizó la mortalidad de tallos (S_i) y la precocidad. Asimismo, estos resultados indican que sería posible mejorar por el carácter de precocidad sin efectos negativos sobre la productividad en términos de rendimiento en materia seca o en concentración de sacarosa.

CAPÍTULO 5

RELACIÓN FUENTE-DESTINO TARDÍA: CONSECUENCIAS SOBRE LA PARTICIÓN DE BIOMASA A SACAROSA Y SUS COMPONENTES TASA Y DURACIÓN

5.1.Introducción

La relación fuente-destino (FD) ha sido definida como el balance entre los procesos autotróficos (fotosíntesis) y heterotróficos (crecimiento y almacenamiento) de un sistema (Eastin *et al.*, 1969) y ha sido ampliamente abordada en vegetales a distintas escalas de organización. Una revisión reciente de los estudios enfocados en entender cómo la relación fuente-destino opera en diferentes procesos fisiológicos, particularmente en la acumulación de sacarosa con vista a incrementar el rendimiento en sacarosa (Moore y Botha, 2013). Los estudios han abarcado aspectos desde la visión de cultivos (Inman-Bamber, 2013; Singels, 2013) hasta los relacionados con la expresión de genes involucrados en la fuerza de los destinos (McCormick *et al.*, 2008c; Watt *et al.*, 2013). Estos antecedentes se apoyaron explícitamente en: i) que variaciones en la tasa fotosintética de caña de azúcar, creciendo en condiciones de cultivo, no estuvieron asociadas al rendimiento en caña o en sacarosa (Irvine, 1967; Irvine, 1975), ii) en la gran plasticidad fotosintética del cultivo (Watt *et al.*, 2013), iii) la baja tasa de crecimiento, comparada a otros cultivos de metabolismo C4 (Allison *et al.*, 2007) y iv) una aparente relación negativa entre la tasa fotosintética de hojas individuales y la concentración de sacarosa de su entrenudo asociado (McCormick *et al.*, 2006). Por lo tanto, la mayoría de los trabajos resultados de esta secuencia lógica, abordaron la relación fuente-destino a nivel de planta o entrenudos individuales (Inman-Bamber *et al.*, 2009; McCormick *et al.*, 2009). Tratando de entender el balance entre síntesis, degradación y re-síntesis de sacarosa (Moore, 1995; Moore, 2005), la carga y descarga del floema (Grof *et al.*, 2013) y las enzimas o genes involucrados (Lingle e Irvine, 1994; Botha y Black, 2000; Carson *et al.*, 2002; Casu *et al.*, 2003) como mecanismos suficientes por los cuales la fuerza de los destinos regula la capacidad de la fuente y, como consecuencia, la acumulación de sacarosa. Se ha postulado que la partición de fotoasimilados es impulsada por la demanda de los destinos (Singels, 2013)

independientemente de la capacidad de la fuente. Sin embargo, son escasos o inexistentes los trabajos, en condiciones de cultivo, que analizan cómo los cambios de la relación fuente-destino provocados ya sea artificial (por manipulación experimental de fuente o destinos) o naturalmente (por genotipos) regulan la dinámica de acumulación de sacarosa.

Recientemente, dos modelos conceptuales han sido planteados para explicar cómo la relación fuente-destino regula la acumulación de sacarosa en caña de azúcar. El primero es un modelo alostérico de fuente-destino presentado por McCormick *et al.*, (2009), que si bien es parsimonioso es poco aplicable a escalas de plantas enteras o de cultivo ya que las relaciones han sido analizadas a nivel de entrenudos individuales. Conceptos a la escala de entrenudos o plantas individuales son difíciles de extrapolar a cultivos ya que en caña de azúcar, coexisten en un mismo momento entrenudos maduros [completamente elongados (Lingle, 1997)] y entrenudos en desarrollo y elongación. En los primeros, sí es más factible que se manifiesten limitaciones por destinos considerando que la concentración de sacarosa llegue a máximos teóricos cercanos a 60 (g g⁻¹) de biomasa seca de tallos (McCormick *et al.*, 2006). En cambio, una posible limitación por fuente no puede ser descartada para tallos con entrenudos en desarrollo y/o elongación. Asimismo, a nivel de cultivo coexisten tallos en diferentes grados de madurez, probablemente como consecuencia de la asincrónica generación y mortalidad de tallos (Bell y Garside, 2005) que modifican la relación entre entrenudos maduros-inmaduros a lo largo del ciclo del cultivo (Inman-Bamber, 1991; Inman-Bamber *et al.*, 2002). El segundo modelo conceptual, desarrollado por Inman-Bamber *et al.*, (2009), sugiere que la relación FD regula la acumulación de sacarosa a través de la fotosíntesis actual (fuente) el número de tallos y la tasa de elongación por planta (fuerza de los destinos). Sin embargo, posteriormente los mismos autores indican que existe poco control genotípico sobre la acumulación de sacarosa y que la tasa de elongación es más importante que el número de tallos para regular la partición de fotoasimilados a crecimiento o almacenamiento (Inman-Bamber *et al.*, 2010).

En los cultivos de granos (e.g. en maíz) la fuerza de los destinos (número y tamaño potencial de los granos) se establece en una ventana corta de tiempo alrededor de floración (Andrade *et al.*, 1999; Borrás y Otegui, 2001; Borrás *et al.*, 2004), en caña de azúcar, sin embargo, los destinos (número de tallos, número y volumen de los entrenudos) se

establecen en forma distribuida durante toda la etapa de crecimiento vegetativo (van Dillewijn, 1952; Bonnett, 2013) y continúan acumulando materia seca hasta cosecha final.

En Capítulo 4, se propuso que la relación fuente-destino es dinámica a lo largo del ciclo del cultivo y se demostró por primera vez que la relación fuente-destino temprana (durante el establecimiento del número final de tallos) regula la concentración inicial de sacarosa y la precocidad (Capítulo 4). En concordancia con otros autores (Muchow *et al.*, 1996a), se demostró que la acumulación de sacarosa se inicia mucho antes a la etapa conocida como maduración (Capítulo 3), y que es posible definir y establecer un momento fenológico común para comparar diversos genotipos. El momento θT_f podría considerarse como el fin de la mortalidad de tallos y el inicio de la fase lineal de acumulación de sacarosa (Capítulos 3 y 4).

Siguiendo este marco, este capítulo tiene por finalidad entender cómo los cambios en la relación fuente-destino tardía, provocados artificialmente o por genotipos contrastes en el número de tallos, regulan la dinámica de acumulación de sacarosa. Para ello, se analizará el efecto de sombreos (reducción de fuente) y de reguladores de crecimiento (reducción de la fuerza de destinos) sobre la tasa y la duración de la fase conocida como de maduración. El enfoque será aplicado a cinco genotipos contrastantes en precocidad y las modificaciones de fuente-destino se realizarán en dos etapas (temprana y tardía) de la fase de maduración.

5.2. Materiales y métodos

Los detalles sobre la aplicación de los tratamientos de modificación de la fuente-destino, el diseño experimental y análisis estadísticos fueron descriptos detalladamente en Capítulo dos (Sec 2.2.2, 2.2.6 y 2.2.9). Brevemente, en Exp 3, la modificación de fuente y destinos se realizó tardíamente (19 de abril o 211 dde, etapa que correspondió a la maduración tardía). En Exp. 4, las modificaciones de FD se realizaron más tempranamente (16 de marzo o 167 dde, etapa que correspondió con la maduración temprana). El Exp. 3 fue aplicado en cultivos de caña soca 1, y el Exp. 4 en cultivos de caña soca 2. Ambos experimentos consistieron en i) disminuir el 60 % de la radiación solar incidente, mediante la imposición de un sombreado permanente (sombra); ii) disminuir de forma permanente la tasa de elongación de los tallos, mediante la aplicación de un inhibidor de la síntesis de giberelinas (trinexpac-etil, Modus®) a una dosis de 0,8 L ha⁻¹; y iii) un control sin modificación (Sec. 2.2.6).

La dinámica de acumulación de sacarosa fue analizada como en el Capítulo tres (Sec. 3.2.2). Brevemente, para todos los genotipos y tratamientos se determinó el momento cuando finaliza la mortalidad de tallos (θT_f) a partir de Ec. 3.1 (Capítulo 3). Modelos bilineales entre el avance de la concentración de sacarosa en peso fresco y el tiempo (expresado en días desde el fin de la mortalidad de tallos, θT_f) fueron ajustados (Ec. 3.2) para obtener los parámetros tasa (S_r) y duración (S_d) de acumulación de sacarosa por unidad de materia fresca de tallos (e.g. concentración de sacarosa en tallos expresada como g de sacarosa * g tallos⁻¹ 100).

Los muestreos destructivos para cuantificar biomasa total, de tallos y de sacarosa (g m⁻²), la altura y el volumen de tallos fueron descriptos en Capítulo dos (Sec. 2.2.7). El método para determinar el número de tallos (destinos) fue descripto en Capítulo dos (Sec 2.2.7.4). La biomasa total, biomasa de tallos y el rendimiento en sacarosa fueron cuantificadas como el promedio de los últimos tres (Exp 3) y dos (Exp 4) muestreos, cuando todas las variables demostraron tendencia a plateau (Figura 2.7 Cap. 2).

La evolución del rendimiento en sacarosa (RS , g m⁻²) fue cuantificada en cada muestreo destructivo. La tasa de acumulación de sacarosa en términos de materia seca por

unidad de superficie (TAS, $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$) fue calculada como la pendiente de la fase lineal de la evolución del RS.

Al igual que en Capítulo 4, la fuente (F) fue definida en términos de la tasa de crecimiento del cultivo (TCC, $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$). La TCC fue calculada como la pendiente de regresiones lineales ajustadas entre la biomasa acumulada durante el periodo desde el inicio de los tratamientos hasta cosecha final. En Exp. 3, el intervalo fue de 66 días (211 a 277 dde); y en Exp. 4 el intervalo fue de 51 días (167 a 218 dde). El número de destinos (D) fue considerado como el promedio del número de tallos muestreados en cada determinación de biomasa durante el periodo a partir de la aplicación de los tratamientos.

5.3. Resultados

5.3.1. Cambios en los patrones de crecimiento debidos a limitaciones de la radiación incidente o por la aplicación de reguladores del crecimiento

5.3.1.1. Crecimiento del cultivo

En ambos experimentos (Exps. 3 y 4), los tratamientos Modus® y sombra disminuyeron la acumulación de biomasa final en comparación al control (Tabla 5.1 A y B).

El efecto de genotipo fue significativo en todos los momentos de muestreo y no se observó interacción G*T en ninguno de los dos experimentos. En el tratamiento de sombra, la disminución de la biomasa fue significativa a partir de 50 (Exp 3) y 28 (Exp 4) días posteriores a la imposición del sombreo; mientras que en Modus®, la disminución fue significativa a partir de los 66 (Exp 3) y 87 (Exp 4) días posteriores a la aplicación del regulador (Tabla 5.1 A y B).

A través de genotipos, la biomasa final para Modus® y sombra fue 471 a 387 g m⁻² y 711 a 930 g m⁻² menor que el control en Exps. 3 y 4, respectivamente (Tabla 5.2). A través de tratamientos, los genotipos INTA 89-686 en Exp 3, y L 91-281 en Exp 3 y Exp 4 tuvieron la menor biomasa final (Tabla 5.2).

La tasa de crecimiento del cultivo (TCC) varió significativamente con los tratamientos en la siguiente secuencia: control (18,54 y 21,14, g m⁻² d⁻¹) > Modus® (12,42 y 14,76 g m⁻² d⁻¹) > sombra (9,36 y 10,46 g m⁻² d⁻¹) para Exp 3 y Exp 4, respectivamente (Tabla 5.2). La interacción G * T no fue significativa para la TCC. En el Exp 3, a través de tratamientos, LCP 85-384 y RA 87-3 mostraron las mayores TCC. En el Exp 4, en cambio, INTANA 89-686 y L 91-281 tuvieron la mayor y menor TCC, respectivamente (Tabla 5.2).

Tabla 5.1. Evolución de la biomasa total aérea (B, g m⁻²) en cinco genotipos de caña de azúcar expuestos a tres tratamientos de modificación de la fuente y elongación de los destino (Control, Modus® y Sombra). Los tratamientos fueron aplicados el 19 de Abril (A, Exp 3) y 16 de Marzo (B Exp. 4). La biomasa fue analizada en cada muestreo (Exp. 3, Exp 4). El ANOVA fue realizado por Modelos Lineales y Mixto con varianza homo o heterocedastica según corresponda.

A Experimento 3

Fuente de variación		Biomasa total aérea (B) en cada muestreo				
	ddT#	1	50	66	93	135
		g m ⁻²				
Genotipos	INTA NA 89-686	4390,5 a	4704,0 a	4751,0 b	4752,6 ab	4805,3 c
	L 91-281	3570,4 c	4108,8 c	4041,6 c	4285,4 c	5197,4 bc
	LCP 85-384	3681,6 bc	4314,1 bc	4894,6 ab	4901,7 a	6113,9 a
	RA 87-3	3842,6 b	4625,7 ab	5164,6 a	4301,6 bc	6629,7 a
	TucCP 77-42	3890,9 b	4576,5 ab	4763,0 b	4485,4 abc	5467,0 b
Tratamientos (T)	Control	3908,2	4679,8 a	5152,7 a	4786,1	6155,0 a
	Modus	3792,6	4453,3 ab	4623,0 b	4560,0	5496,4 b
	Sombra	3924,8	4264,4 b	4393,2 b	4290,1	5276,6 b
ANOVA valores de p						
	G	0,0001	0,0092	0,0001	0,0010	0,0001
	T	0,3416	0,0152	0,0001	0,1430	0,0008
	G * T	0,3582	0,1075	0,8330	0,1700	0,7315

B Experimento 4

Fuente de variación		Biomasa total aérea (B) en cada muestreo					
	ddT#	1	17	28	51	87	144
		g m ⁻²					
Genotipos	INTA NA 89-686	2232,8 d	3241,4 ab	3020,9 bc	3933,4 ab	3989,3 a	4265,8 a
	L 91-281	2438,3 c	2991,9 b	2969,5 c	3012,7 c	3930,2 a	3649,1 b
	LCP 85-384	3230,6 a	3563,9 a	3465,3 a	4203,1 a	3755,2 ab	4530,1 a
	RA 87-3	2858,5 b	3037,1 b	2952,8 c	3309,1 c	3700,4 ab	4276,4 a
	TucCP 77-42	2518,8 c	3146,4 b	3317,9 ab	3536,8 bc	3432,4 b	4197,6 a
Tratamientos	Control	2723,6	3292,4	3228,5 a	3792,1	4215,1 a	4630,4 a
	Modus	2558,4	3260,9	3339,8 a	3621,2	3827,3 b	4243,4 b
	Sombra	2703,4	3035,1	2867,6 b	3383,9	3242,6 c	3677,6 c
ANOVA valores de p							
	G	0,0001	0,0241	0,0091	0,0001	0,0346	0,0097
	T	0,1449	0,1408	0,002	0,1463	0,0001	0,0001
	G * T	0,1109	0,3063	0,0688	0,3809	0,4975	0,5724

Letras distintas en cada columna de fecha de muestreo indican diferencias significativas entre medias según Test LSD de Fisher ($p < 0,05$) en MLM.

Indica días desde la aplicación de los tratamientos.

Tabla 5.2. ANOVA y comparación de medias de efectos de modificación de la fuente y la elongación de los destinos (Control, Modus® y Sombra) sobre Biomasa final de cultivo (B) y tallos (Bt), rendimiento en sacarosa (RS), número final de tallos (NTf), tasa de crecimiento del cultivo (TCC) y acumulación en sacarosa (TAS) y relación fuente-destino tardía (FDt). Los tratamientos fueron aplicados el 19 de Abril (A, Exp 3) y 16 de Marzo (B Exp. 4). Experimentos en Famaillá, Tucumán, Argentina.

Fuente de variación		Biomasa final	Bt	RS	NTf	TCC	TAS	FDt	
		g m ⁻²			m ⁻²	g m ⁻² d ⁻¹		g pl ⁻¹ d ⁻¹	
Experimento 3	Genotipos (G)	INTA NA 89-686	4769,7 b	3456,3 b	1198,3 b	11,11 cd	7,79 c	6,88 b	0,69 c
		L 91-281	4508,2 b	3358,9 b	1205,1 ab	11,64 b	12,99 b	6,86 b	1,13 b
		LCP 85-384	5303,4 a	3836,6 a	1309,7 a	14,53 a	16,80 a	9,18 a	1,17 b
		RA 87-3	5365,4 a	4027,1 a	1322,8 a	9,40 d	17,71 a	7,52 b	1,90 a
		TucCP 77-42	4905,2 ab	3643,4 ab	967,7 c	10,47 cd	11,92 b	3,49 c	1,16 b
	Tratamientos (T)	Control	5364,6 a	4080,5 a	1315,5 a	11,25	18,54 a	8,55 a	1,69 a
		Modus	4893,2 b	3619,1 b	1252,7 a	11,43	12,42 b	8,44 a	1,11 b
		Sombra	4653,3 b	3293,8 c	1033,9 b	11,61	9,36 c	3,37 b	0,83 c
	Valores p	G	0,0002	0,0018	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001
		T	0,0001	0,0001	0,0001	0,0803	0,0001	0,0001	0,0001
G * T		0,8435	0,8669	0,2286	0,1751	0,1245	0,1135	0,213	
Experimento 4	Genotipos	INTA NA 89-686	4127,5 a	2887,2 ab	969,4	11,57 b	20,62 a	11,51 a	1,79 a
		L 91-281	3540,7 b	2525,3 c	752,3	11,19 b	12,2 c	8,41 b	1,15 c
		LCP 85-384	4230,1 a	3059,2 a	931,5	14,61 a	14,72 bc	9,1 b	1,01 c
		RA 87-3	4015,8 a	2778,4 b	950,9	9,78 c	13,33 bc	7,81 b	1,37 bc
		TucCP 77-42	3949,1 a	2835,2 ab	770,4	10,24 c	16,4 b	8,33 b	1,61 ab
	Tratamientos	Control	4422,7 a	3284,8 a	1103,2	11,26	21,14 a	12,71 a	1,92 a
		Modus	4035,3 b	2906,5 b	891,9	11,48	14,76 b	9,87 b	1,30 b
		Sombra	3459,9 c	2259,7 c	629,6	11,4	10,46 c	4,51 c	0,93 c
	Valores p	G	0,0019	0,0003	0,0001 (17%)	0,0001	0,0021	0,0038	0,0012
		T	0,0001	0,0001	0,0001 (74 %)	0,4064	0,0001	0,0001	0,0001
G * T		0,5523	0,2039	0,0001 (12 %)	0,9958	0,2251	0,1757	0,1733	

Letras distintas indican diferencias significativas entre medias según Test LSD de Fisher ($p < 0,05$) en MLM.

5.3.1.2. Crecimiento de tallos: efectos sobre la altura

Como era esperable y debido a que los tratamientos (control, Modus® y sombra) fueron impuestos posteriormente a θT_f (momento en que finaliza la mortalidad de tallos, Sec 3. Cap 3) el número de tallos (o destinos) no fue afectado por la disminución de la radiación incidente ni por la aplicación del regulador de crecimiento (Tabla 5.2). Como se demostró en Capítulo 3, el número de tallos (NT_f) fue menor en genotipos precoces (RA 87-3 y TucCP 77-42) que en genotipos tardíos (L 91-281 y LCP 85-384).

En comparación al control, en ambos tratamientos y experimentos, la disminución de la biomasa total fue acompañada por una disminución en la biomasa final de tallos (B_t) en un rango de 378 a 461 g m⁻² y de 787 a 1000 g m⁻², para Modus® y sombra, respectivamente (Tabla 5.2). A través de tratamientos, los genotipos RA 87-3, LCP 85-384 y TucCP 77-42 tuvieron la mayor biomasa final de tallos en el Exp 3; mientras que en el Exp 4 la mayor B_t fue observada en los genotipos INTANA 89-686, LCP 85-384 y TucCP 77-42 (Tabla 5.2).

En el Exp 3, el efecto de los tratamientos sobre la evolución de la biomasa de tallos fue significativo a partir de los 50 días desde tratamientos en algunos genotipos (Fig. 5.1 A, C e I), mientras que en otros a partir de los 66 ddT (Fig. 5.1 C y G). Como era esperable por su inicio más temprano, en Exp 4, los tratamientos afectaron la evolución de biomasa de tallos a partir de los 17 (Fig 5.2 E), 28 (Fig 5.2 A y G) y 51 (Fig 5.2 A e I) días posteriores a la aplicación de los tratamientos. Del mismo modo, en ambos experimentos el tratamiento de sombra redujo la producción de biomasa de tallos anticipadamente a Modus® (Fig 5.1 y 5.2). Por lo tanto esto evidenció una significativa interacción G * T * tiempo (datos no mostrados).

La altura promedio de los tallos (medida desde la base hasta el meristema apical, sobre tres tallos por UE en cada momento de muestreo) fue significativamente menor solamente en el tratamiento Modus®. Las diferencias fueron significativas a partir de los 50 y 30 días desde tratamientos para Exp 3 (Fig 5.1 B, D, F, H y J) y Exp 4 (Fig 5.2 B B, D, F, H y J), respectivamente. En particular, en LCP 85-384 y TucCP 77-42 la disminución de la altura fue evidente a partir de los 15 días de aplicados los tratamientos (Fig. 5.2 H y N). La reducción de la altura final fue de 12 y 19 % en comparación al control para Exps. 3

y 4, respectivamente. El efecto del tratamiento Modus® explicó el mayor porcentaje de la varianza total en la altura final y la tasa de elongación (Anexo 1, Tabla suplementaria 1). La disminución de la elongación de los entrenudos (lo cual explicó la menor biomasa del tratamiento Modus® en comparación al control) generó un apilamiento de hojas verdes, aspecto que redujo el porcentaje de intercepción de la radiación solar (datos no mostrados).

El peso específico de los tallos (cuantificado como el cociente entre la materia seca de tallos primarios y el volumen) fue drásticamente reducido por el tratamiento de sombra en ambos experimentos (Anexo 1, Tabla suplementaria 1, Figs. Suplementarias 1 y 2). Sin embargo, a pesar que el tratamiento de modus afectó significativamente el crecimiento en altura, no logró aumentar el peso específico en comparación al testigo (Anexo 1, Tabla suplementaria 1, Figs. Suplementarias 1 y 2). Esto fue atribuido a la disminución proporcional de la materia seca de tallos y la materia seca total (Fig. 5.1, 5.1 y Tablas 5.1 y 5.2).

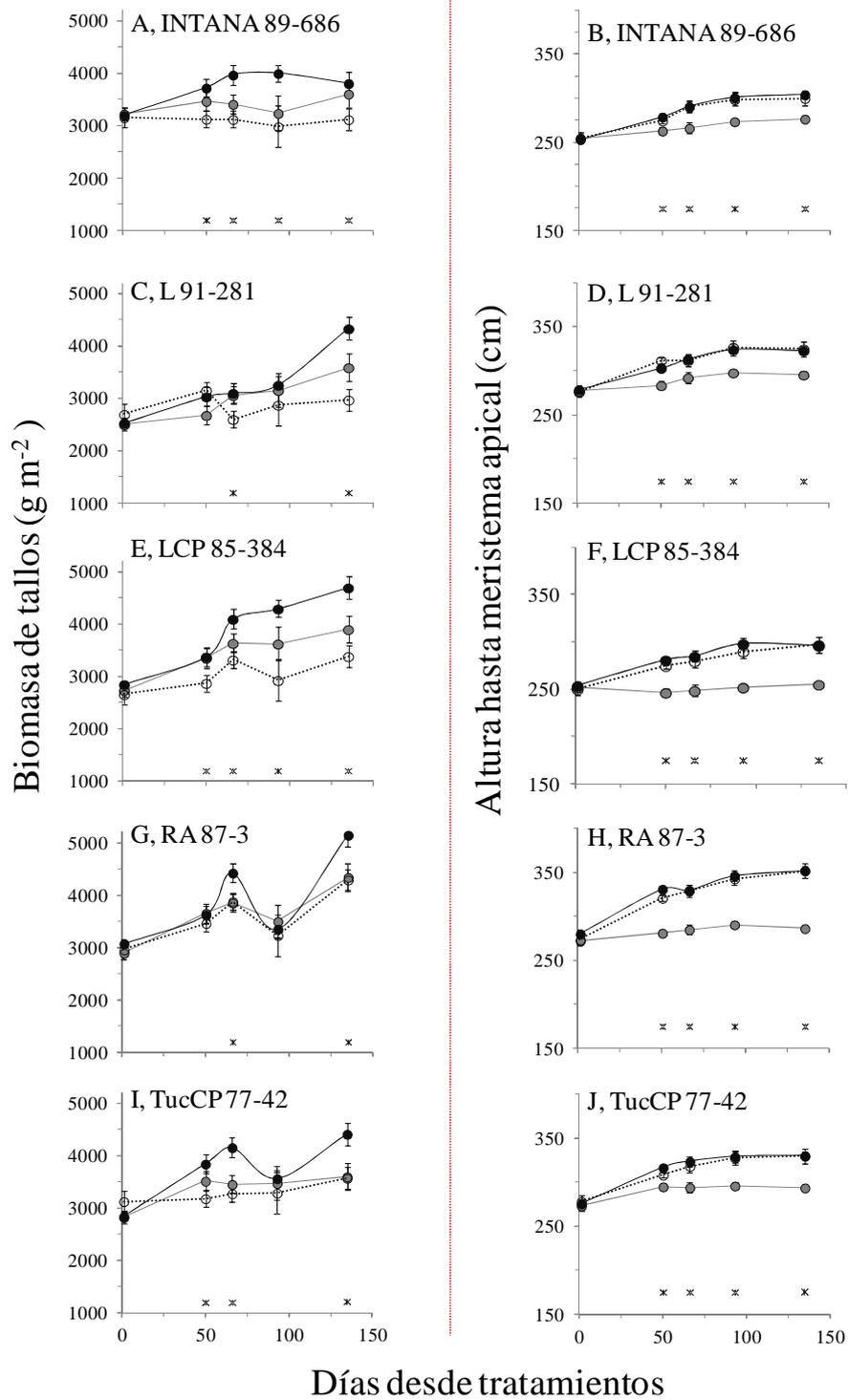


Fig. 5.1. Evolución de la biomasa de tallos (Bt, g m^{-2}) y la altura (cm) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (● Control, ● Modus® y ○ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3). * indican diferencias significativas entre tratamientos (Variable altura) o efecto de interacción G * T (Bt). Barra representan dos veces el error estándar del efecto tratamiento o la interacción G * T.

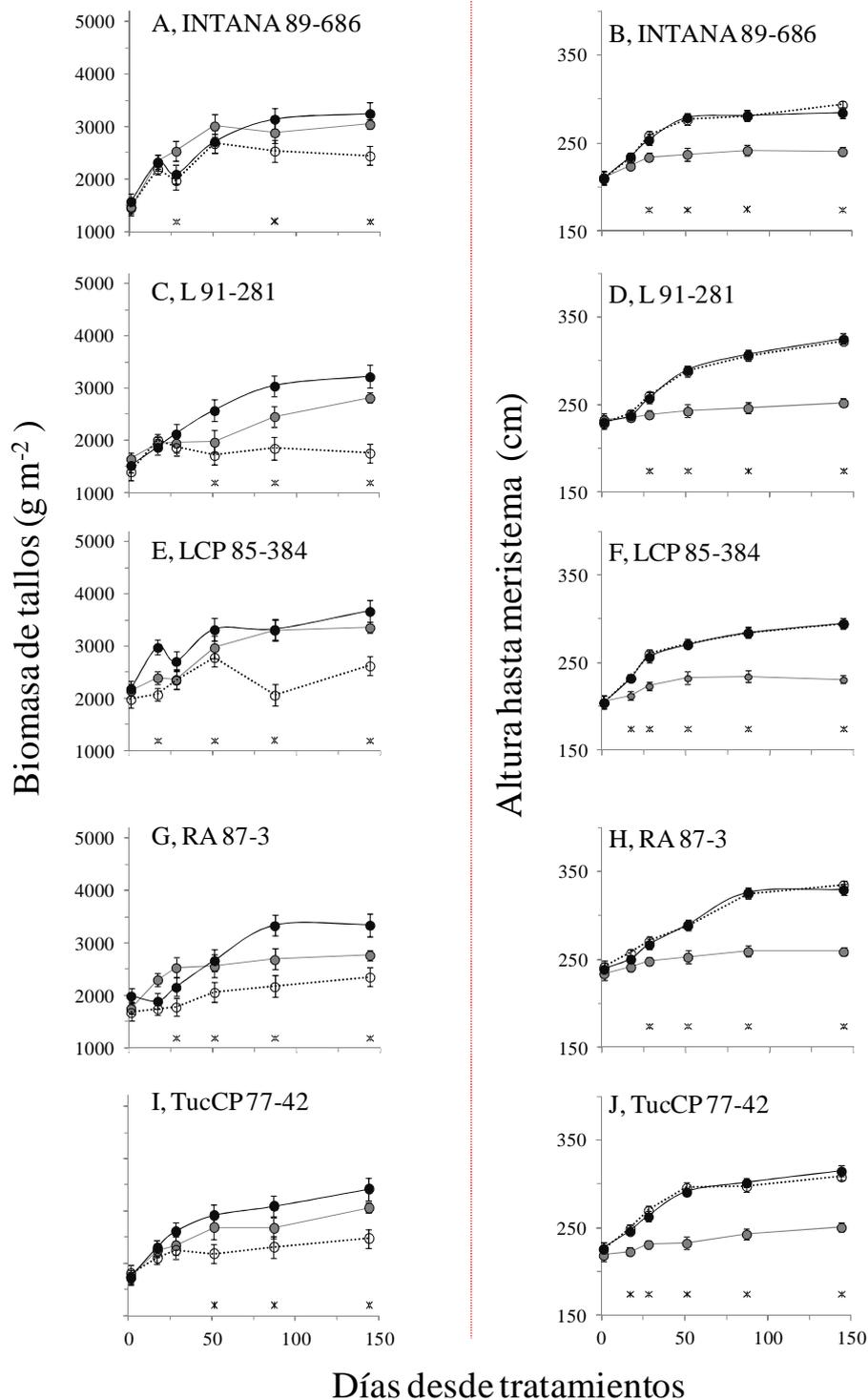


Fig. 5.2. Evolución de la biomasa de tallos (Bt, g m⁻²) y la altura (cm) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (● Control, ● Modus® y ○ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 16 de Marzo (Exp 4). * indican diferencias significativas entre tratamientos (Variable altura) o efecto de interacción G * T (Bt). Barra representan dos veces el error estándar del efecto tratamiento o la interacción G * T.

5.3.1.1. Acumulación de sacarosa

En todos los casos, el tratamiento de sombra redujo la producción de sacarosa a partir de los 50 y 17 días de la aplicación de los tratamientos en Exp. 3 y 4, respectivamente (Fig. 5.3). La disminución del rendimiento en sacarosa fue proporcionalmente mayor en genotipos tardíos con alto (LCP 85-384) o bajo número de tallos (L 91-281) en comparación a los genotipos tempranos de bajo número de tallos (RA 87-3) (Tabla 5.2 y Fig 5.3). El rendimiento en sacarosa (RS, g m⁻²) fue dependiente de la biomasa total, biomasa de tallos y la concentración de sacarosa. Efectos del genotipo y los tratamientos fueron observados en Exp 3, mientras que en el Exp 4 la interacción G*T explicó el 12 % de la varianza total en el rendimiento en sacarosa (Tabla 5.2).

La tasa de acumulación de sacarosa, expresada en materia seca (TAS g m⁻² d⁻¹) varió entre genotipos y tratamientos en ambos experimentos (Tabla 5.2), mientras que la interacción no fue significativa. La TAS fue menor en el tratamiento de sombra en ambos experimentos. En cambio, solamente en Exp 4 el tratamiento Modus® redujo significativamente la TAS en comparación al control (Tabla 5.2). A través de tratamientos, LCP 85-384 y TucCP 77-42 tuvieron la mayor y menor TAS, respectivamente en el Exp 3; mientras que en Exp 4 solamente INTANA 89-686 exhibió una TAS significativamente mayor a los demás genotipos (Tabla 5.2). En términos generales, el Exp 3 tuvo menores TAS que el Exp 4 debido a que los tratamientos fueron impuestos más tardíamente (Tabla 5.2).

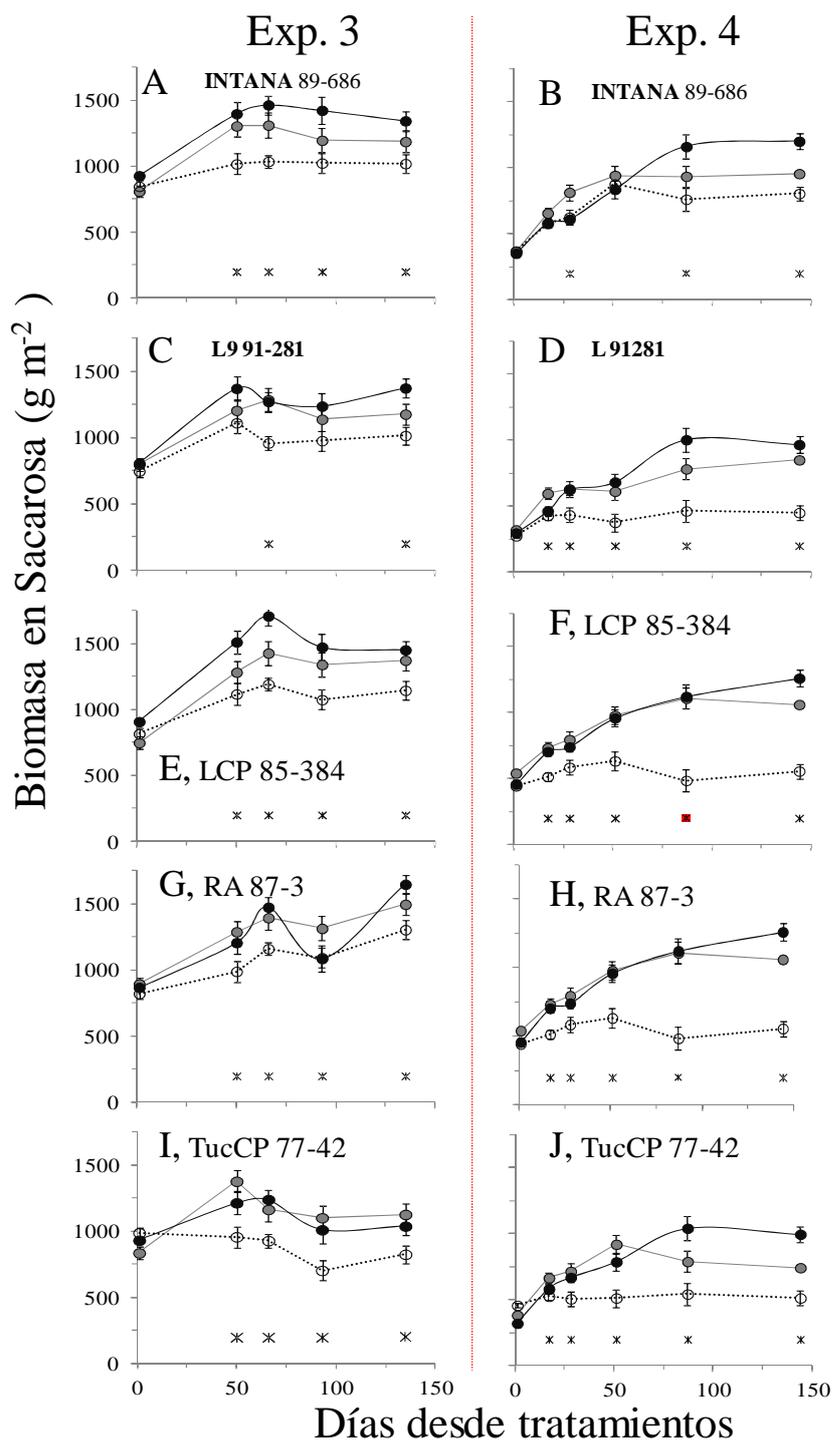


Fig. 5.3. Evolución de la acumulación de sacarosa (g m^{-2}) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (● Control, ◐ Modus® y ○ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3) y 16 de Marzo (Exp 4). * indican diferencias significativas entre tratamientos (Exp 3) o efecto de interacción $G * T$ (Exp 4). Barras representan dos veces el error estándar del efecto tratamiento o la interacción $G * T$ (Exp 4).

5.3.1.2. Cambios en la partición de biomasa de tallos a sacarosa

La partición a sacarosa (Cs), entendida como el cociente entre la biomasa de sacarosa (g m^{-2}) y la biomasa de tallos (g m^{-2}), fue analizada a través del tiempo por regresiones lineales (Fig. 5.4 y 5.5) donde la pendiente de las regresiones representaron el coeficiente de partición a sacarosa (Cs).

En ambos experimentos, la sacarosa se incrementó linealmente con el aumento en la biomasa de tallos. Durante el Exp 3, cuando los tratamientos fueron impuestos tardíamente (19 de Abril) las pendientes entre tratamientos o entre genotipos no fueron significativamente distintas (Fig 5.4). Por lo tanto, un solo modelo de regresión fue ajustado para los tres tratamientos (Modus®, Sombra y Control) en cada genotipo. A través de tratamientos, el Cs varió de 0,295 ($\pm 0,058$) a 0,478 ($\pm 0,09$) para TucCP 77-42 y L 91-281, respectivamente (Fig 5.4 B y E). En cuatro de los cinco casos, el intercepto no fue significativo (Fig. 5.4 B, C, D y E). Un aparente *plateau* fue detectado a partir de un umbral de biomasa de tallos cercano a los 4000 g m^{-2} en los dos genotipos más tardíos LCP 85-384 y L 91-281, y en uno de los genotipos tempranos TucCP 77-42 (Fig. 5.4 B, C y E).

En Exp 4, donde los tratamientos fueron impuestos más tempranamente (16 de Marzo), el coeficiente de partición no fue distinto entre genotipos (Fig 5.5). Sin embargo, en dos de los casos, el tratamiento de sombra redujo significativamente el coeficiente de partición a 0,20 ($\pm 0,03$) y 0,15 ($\pm 0,037$) para LCP 85-384 y TucCP 77-42, respectivamente (Fig 5.5 C y E). En tres de los casos, el intercepto no fue significativo (Fig 5.5 C, D y E). Con excepción de los dos casos donde el tratamiento de sombreado redujo significativamente el coeficiente de partición, a través de tratamientos el Cs no varió significativamente entre genotipos con un rango de 0,32 ($\pm 0,03$) a 0,41 ($\pm 0,02$) (Fig 5.5). En el experimento cuatro no se observó el aparente plateau visto en Exp 3. Esto fue atribuido a que durante el Experimento 4, los niveles de biomasa de tallos alcanzados fueron inferiores al Experimento 3, aún en el control, debido a heladas más tempranas que cortaron el ciclo (Fig. 2.2).

A pesar de que todas las regresiones fueron significativas en ambos experimentos, un menor ajuste en algunos casos (Fig 5.4 A, B y E; Fig 5.5 E) indicó una tendencia (no captada mediante el contraste de pendientes de los modelos lineales) indicativa de que el

coeficiente de partición fue alterado por los tratamientos, y por ello se realizó un análisis complementario analizando los Cs separadamente en cada momento de muestreo (Anexo 1, Figs. Suplementarias 3 y 4). El análisis del coeficiente de partición en cada momento de muestreo demostró efectivamente que los tratamientos alteraron el coeficiente de partición de biomasa de tallos a sacarosa (Anexo 1, Figs. Suplementarias 3 y 4). Con excepción de TucCP 77-42 (Exp 3, Anexo 1, Figs. Suplementarias 3), INTANA 89-686 y RA 87-3 (Exp 4, Anexo 1, Figs. Suplementarias 4), el tratamiento de sombra redujo significativamente el coeficiente de partición durante el período comprendido entre los 30 y 90 días desde tratamiento en ambos experimentos (Anexo 1, Figs. Suplementarias 4). En comparación al control, el tratamiento de Modus® aumentó el coeficiente de partición en RA 87-3 y TucCP 77-42 durante el Experimento 3 hacia el último muestreo (Anexo 1, Figs. Suplementarias 3). Durante el Exp 4, con excepción de RA 87-3 e INTANA 89-686, una tendencia fue detectada en los tratamientos con Modus® debido a que éste incrementó rápidamente el coeficiente de partición en los primeros muestreos (Anexo 1, Figs. Suplementarias 4). Las diferencias no fueron evidentes en los últimos muestreos debido a que el control fue aumentando paulatinamente la partición.

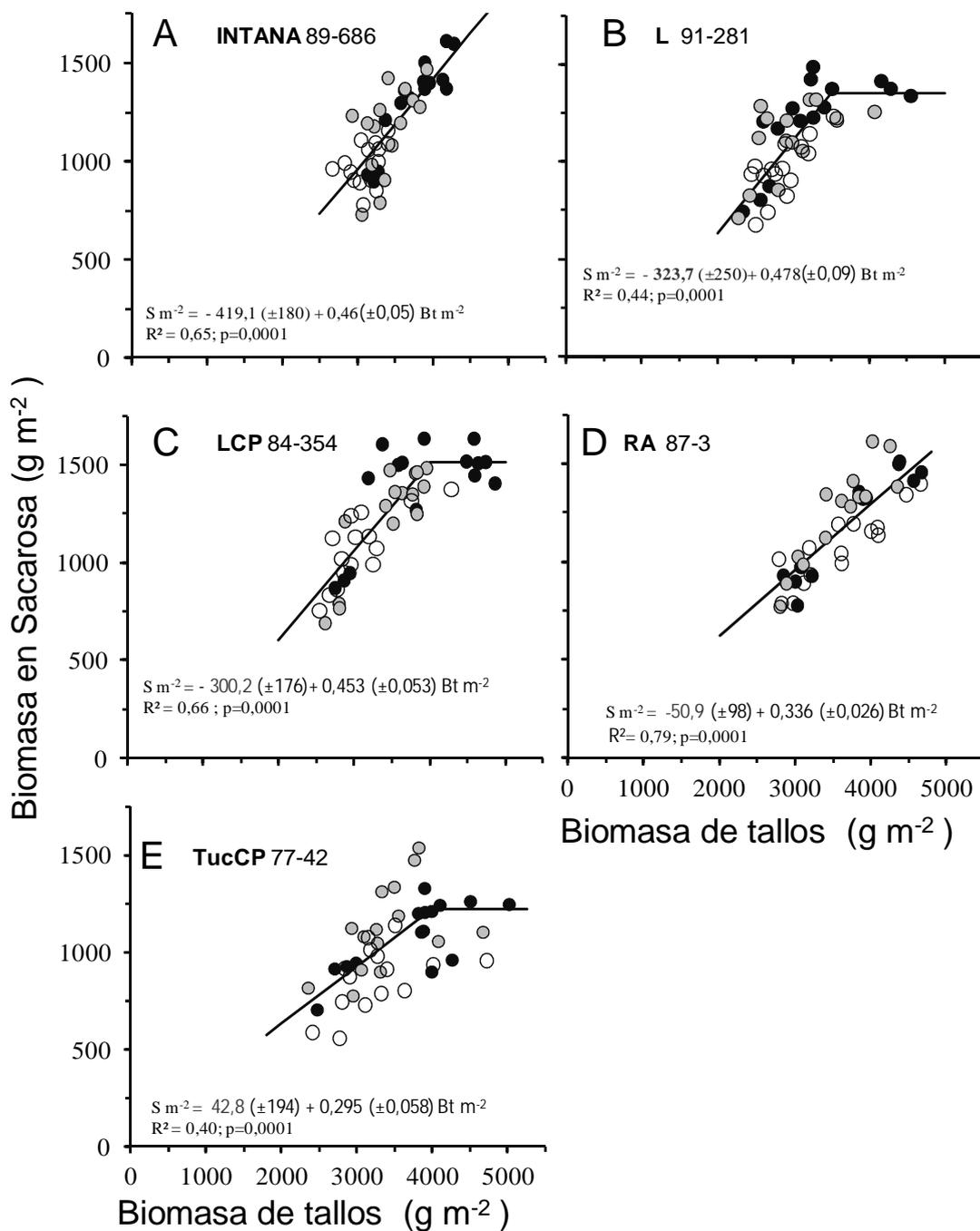


Fig. 5.4. Relación entre sacarosa (S , g m^{-2}) y biomasa de tallos (Bt , g m^{-2}) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (● Control, ● Modus® y ○ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3). La pendiente de las regresiones representa el coeficiente de partición. Interceptos no significativos en B, C, D y E.

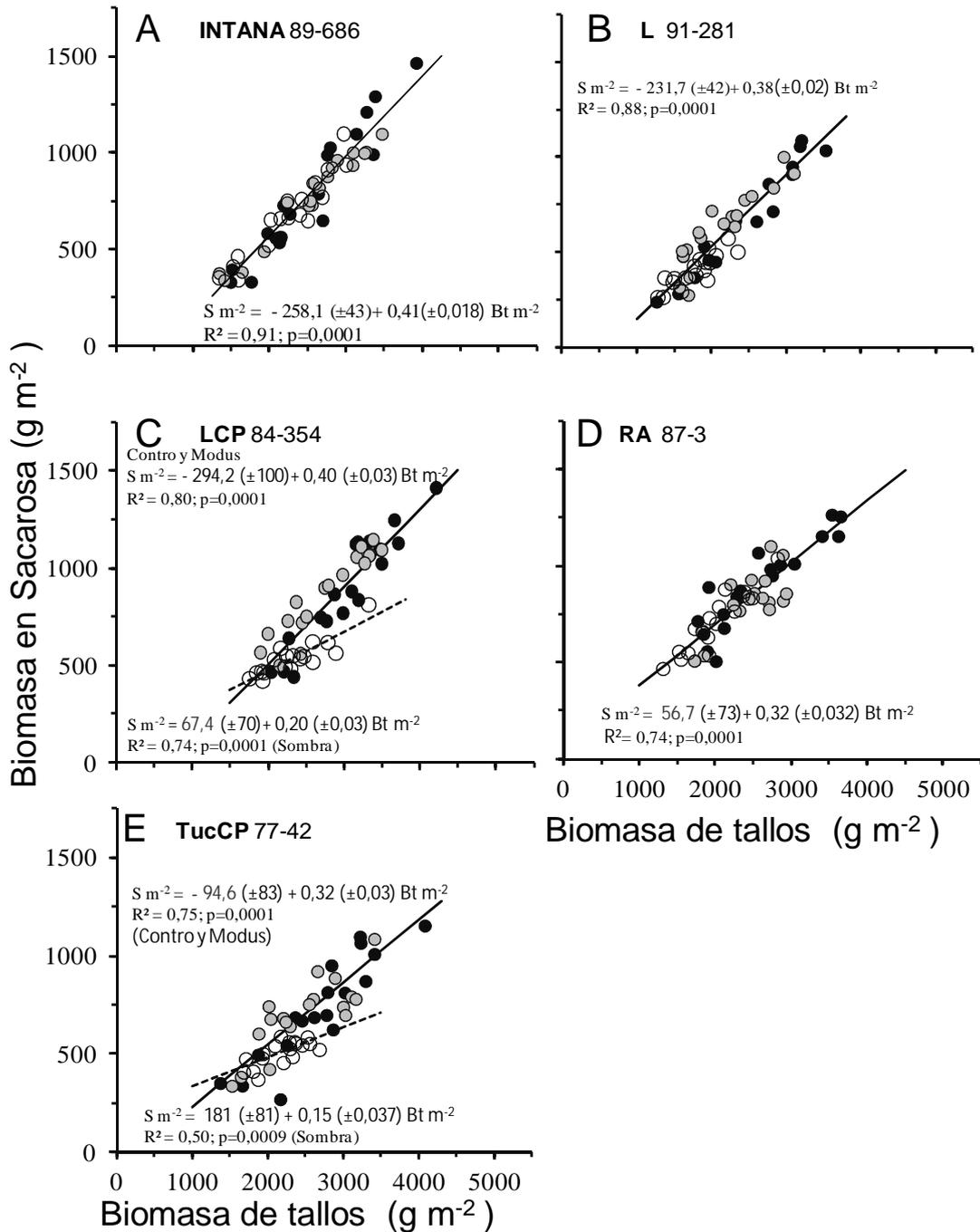


Fig. 5.5. Relación entre sacarosa (S , g m^{-2}) y biomasa de tallos (Bt , g m^{-2}) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (● Control, ● Modus® y ○ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 16 de Marzo (Exp 4). La pendiente de las regresiones representa el coeficiente de partición. Interceptos no significativos en C, D y E.

5.3.2. Dinámica de la acumulación de sacarosa en biomasa fresca (rendimiento fabril)

Debido a la importancia del rendimiento fabril (e.g. la concentración de la sacarosa en términos del peso fresco), la evolución de la sacarosa fue analizada en términos de los componentes tasa de acumulación y duración de la etapa de maduración. Los tratamientos afectaron significativamente la dinámica de acumulación de sacarosa en ambos experimentos. El efecto fue observado tanto para la tasa de maduración (S_r), como para la duración (S_d). En uno de los genotipos (RA 87-3) solamente la S_r fue afectada (Fig. 5.6 y 5.7 D), mientras que en otros casos, cuando los tratamientos fueron impuestos tardíamente, solamente la duración fue acortada (Fig. 5.6 A, C y E).

En ambos experimentos, el tratamiento de sombreo redujo la concentración final de sacarosa (S_m), ya sea reduciendo la tasa, la duración o ambas (Fig. 5.6 y 5.7, Tabla 5.2). A través de genotipos, la reducción fluctuó entre el 15 % (Fig 5.6) y el 38 % (Fig 5.7) para Exps. 3 y 4, respectivamente (Tabla 5.3).

En comparación al control, el tratamiento de reducción de la elongación de los tallos (Modus®) logró incrementar el 5 % la concentración final de sacarosa solamente en Exp 4 (Fig 5.2 B y D, Tabla 5.3). El principal efecto del tratamiento Modus® sobre S_r y S_d , fue explicado por un fuerte y significativo incremento inicial (alrededor de 15 días después de los tratamiento) en la concentración de sacarosa (Fig 5.6 y 5.7, Tabla 5.3). Dicho incremento inicial fue 50 % (Exp 3) y 89 % (Exp 4) superior al control. En contraste, el incremento inicial bajo el tratamiento de sombreo fue el 50 y 70 % inferior al control (Tabla 5.3). En general, los efectos de los tratamientos fueron siempre de mayor intensidad en el Experimento 4, debido a que fueron impuestos más tempranamente cuando la concentración de sacarosa era baja (cerca de S_i en θT_f).

En genotipos con bajo número de destinos, tanto precoces como tardíos, el incremento inicial de la concentración de sacarosa (Fig. 5.6 y 5.7) debido al tratamiento Modus®, generó un incremento temporario en la biomasa de azúcar hasta los cincuenta días desde tratamientos (Fig. 5. 3 B, G, H, I, J). Este efecto no fue evidenciado en el genotipo con mayor número de tallos (LCP 85-383), indicando que a pesar del fuerte incremento en S_r (Fig. 5.6 y 5.7, Tabla 5.3) las pequeñas caídas en la TCC ya sea por

disminución de la radiación solar o la tasa de elongación de los tallos, fueron más importantes en definir el rendimiento en sacarosa (RS, g m⁻²).

Tabla 5.3. ANOVA para los efectos del genotipo, tratamientos de modificación de la fuente-destino (Control, Modus y Sombra) y la interacción G*T sobre componentes de la dinámica de acumulación de sacarosa en cinco genotipos de caña de azúcar en dos experimentos (Exp. 3 y 4). Se reportan el cuadrado medio del error, el porcentaje de la varianza calculado a partir de la suma de cuadrados (%) y la significancia de los efectos. Concentración máxima de sacarosa medida en biomasa en peso fresco de tallos (Sm), incremento inicial de la sacarosa a los 20 y 17 días de la imposición de los tratamientos, tasa de maduración (Sr) y duración (Sd) de la acumulación de sacarosa. Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3) y 16 de Marzo (Exp 4).

Fuente de variación		Sm	Incremento inicial	Sr	Sd
Experimento 3		(g g ⁻¹ BFt) 100		(g g ⁻¹ BFt) 100 d ⁻¹	días
Genotipos	INTA NA 89-686	10,71 c	0,93 b	0.091 a	79.1 d
	L 91-281	11,17 b	1,34 a	0.080 b	86.9 c
	LCP 85-384	10,83 c	1,39 a	0.064 d	102.9 a
	RA 87-3	11,41 a	0,63 c	0.056 e	95.4 b
	TucCP 77-42	9,03 d	0,91 b	0.075 c	80.4 d
Tratamientos (T)	Control	11,12 a	1.05 b	0.076 a	92.3 a
	Modus	11,27 a	1.59 a	0.079 a	93.5 a
	Sombra	9,50 b	0.48 c	0.065 b	81.1 b
ANOVA Cuadrado medio del error y porcentaje de varianza explicada por cada factor					
	G	7,88 (49,6 %)*	0,93 (20,0%)*	0,00173 (43,5%)*	929.6 (49,2%)*
	T	14,38 (45,1 %)*	4,98 (53,9%)*	0,00081 (10,2%)*	702.8 (18,6%)*
	G * T	0,41 (5,3 %)*	0,61 (26,01%)*	0,00092 (46,3%)*	304.4 (32,2%)*
	Error	0,06	0,09	0,00003	16.09
Experimento 4					
Genotipos	INTA NA 89-686	10,27 b	1.16	0.093 a	71.2 bc
	L 91-281	9,66 c	1.54	0.068 c	77.2 a
	LCP 85-384	9,83 c	1.33	0.079 b	68.8 c
	RA 87-3	11,43 a	1.62	0.077 b	72.9 b
	TucCP 77-42	9,04 d	1.64	0.069 c	63.4 d
Tratamientos	Control	11,26 b	1.41 b	0.078 b	89.9 a
	Modus	11,85 a	2.66 a	0.104 a	68.8 b
	Sombra	7,02 c	0.33 c	0.049 c	53.4 c
ANOVA Cuadrado medio del error y porcentaje de varianza explicada por cada factor					
	G	7,11 (11,4%)*	0,38 (3,3%)	0,0009 (12,1%)*	234.2 (7,0%)*
	T	104,39 (84,5%)*	20,42 (89,7%)*	0,0111 (73,3%)*	5035.9 (75,4%)*
	G * T	0,41 (3,9%)*	0,39 (6,9%)	0,0006 (14,6%)*	294.7 (17,6%)*
	Error	0,06	0,24	0,00005	15.53

Letras distintas indican diferencias significativas entre medias según Test LSD de Fisher ($p < 0,05$) en MLM. * indican significancia de los efectos ($p < 0,05$).

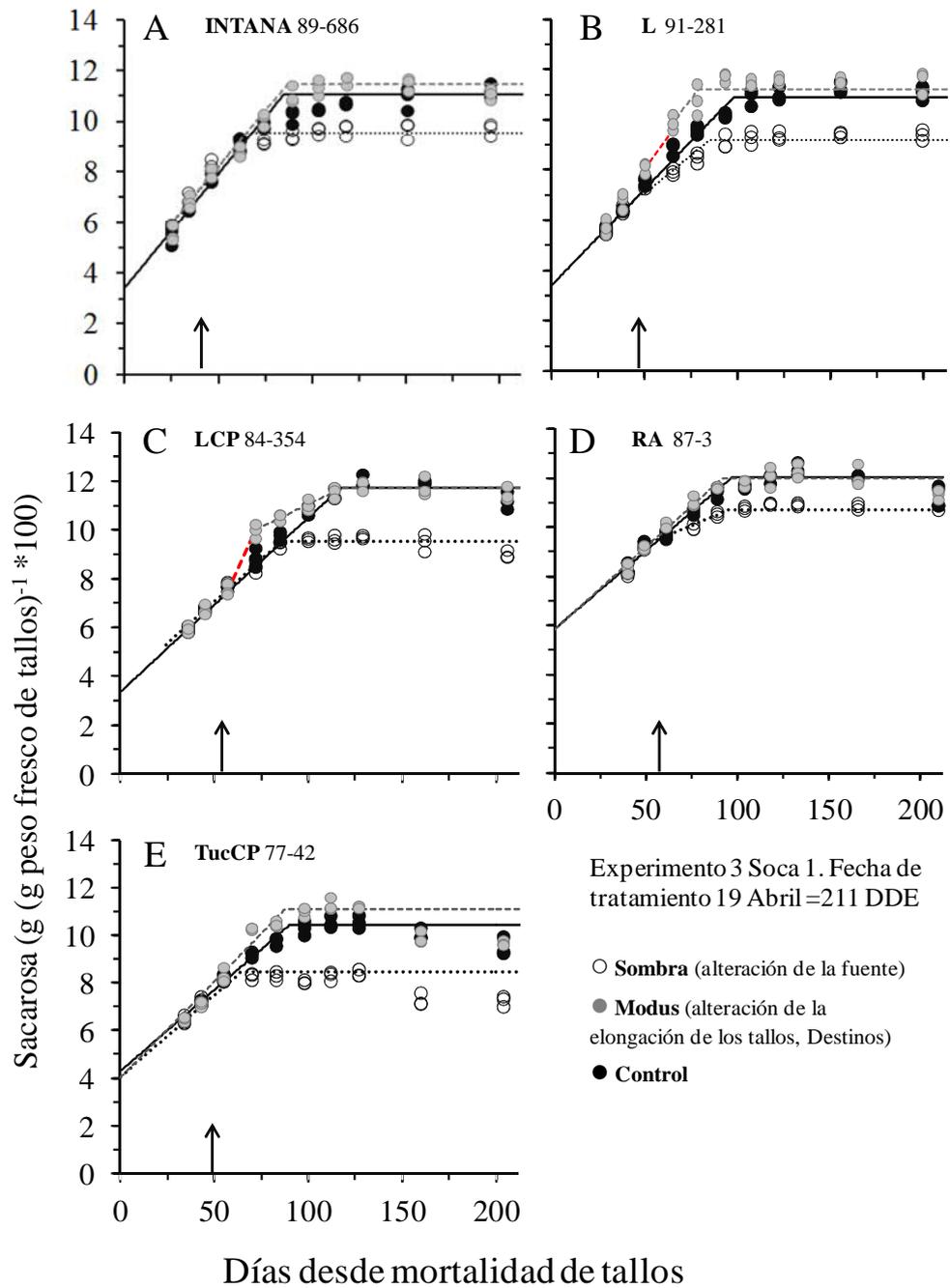


Fig. 5.6. Dinámica de acumulación de sacarosa en tallos en cinco genotipos de caña de azúcar bajo tres condiciones de relación fuente-destino tardía (Control, Modus y Sombra). ↑ indica el momento de imposición de tratamientos. El incremento inicial de la concentración de sacarosa luego de la imposición de los tratamientos se destaca con línea de puntos roja en algunos genotipos. Exp 3 conducido en CS1 en Famaillá, Tucumán, AR.

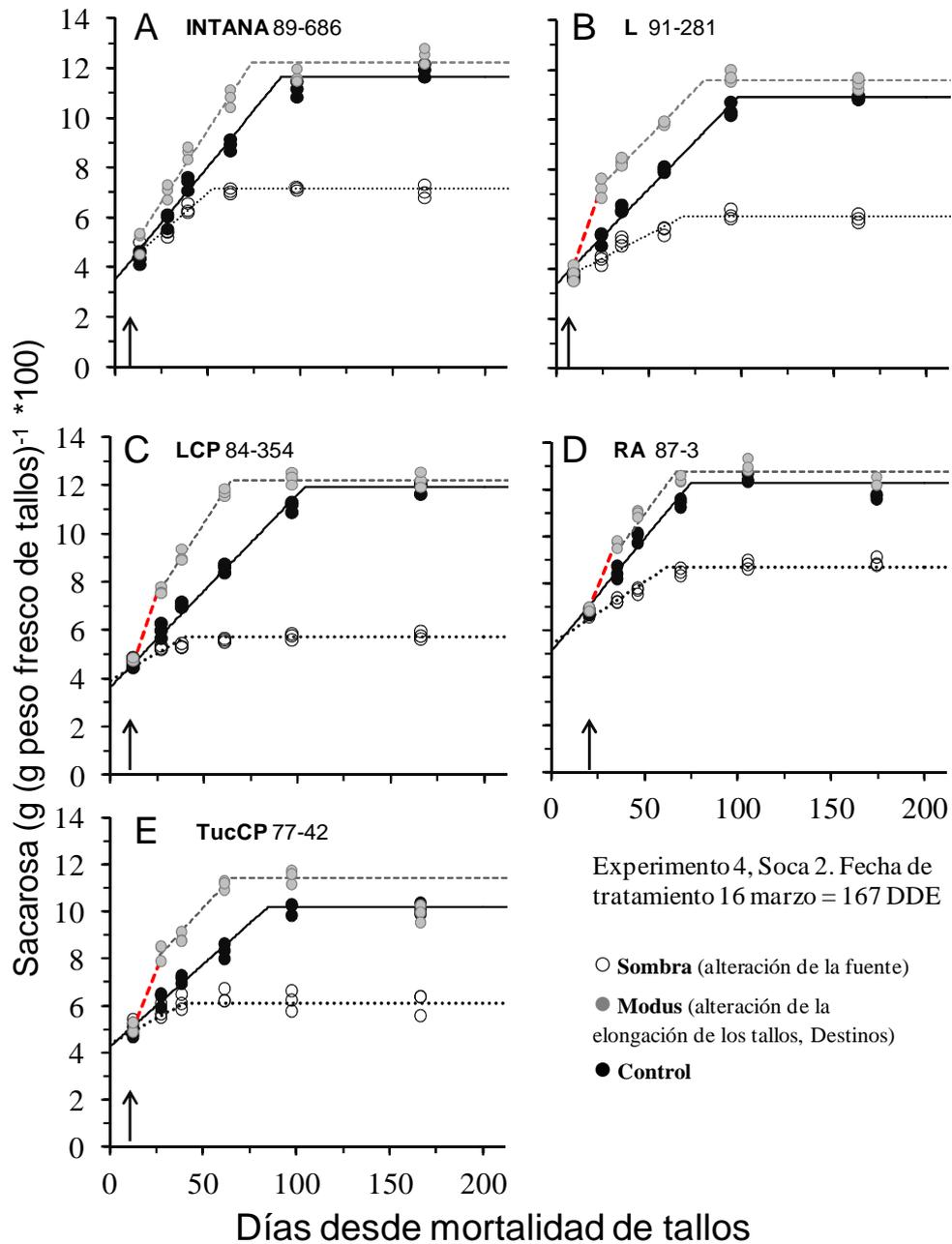


Fig. 5.7. Dinámica de acumulación de sacarosa en tallos en cinco genotipos de caña de azúcar bajo tres condiciones de alteración de la fuente-destino tardía (Control, Modus® y Sombra). ↑ indica el momento de imposición de tratamientos. El incremento inicial de la concentración de sacarosa luego de la imposición de los tratamientos se destaca con línea de puntos roja en algunos genotipos. Exp 4 conducido en CS2 en Famaillá, Tucumán, AR.

5.3.3. La relación fuente-destino tardía modula los componentes del rendimiento en sacarosa: análisis de cambios en la radiación incidente o aplicación de reguladores del crecimiento

La relación fuente-destino tardía (FDt) para el periodo que duraron los tratamientos fue una constante dentro de cada combinación de genotipos y tratamiento ya que fue estimada con variables constantes, como la TCC y el número de tallos molibles que como se indicara anteriormente, no varió por los tratamientos. Por lo tanto, las variaciones en la relación FDt fueron logradas básicamente por diferencias en NTf de cada genotipo y por el efecto de los tratamientos sobre la TCC (Tabla 5.2).

La relación fuente-destino tardía fue afectada significativamente, tanto por los genotipos (debido al NT y la TCC), como por los tratamientos (debido a la disminución de la TCC). No se observaron interacción genotipo por tratamiento en ambos experimentos (Tabla 5.2). Durante el Exp 3, la relación FDt fue menor en sombra (50 %), mientras que no fue diferente entre Modus y Control. En cambio, en Exp 4, la FDt fue mayor para el control, seguido de Modus® y sombra (Tabla 5.2).

A través de todos los tratamientos, el genotipo con menor número de destinos (RA 87-3) expresó la mayor FDt en ambos experimentos. Por otro lado, el genotipo con mayor número de destinos (LCP 85-384) fue el de menor FDt solo en Exp 4. Esto fue explicado por la alta TCC de este genotipo que fue afectada en mayor medida en Exp 4 que en Exp 3 (Tabla 5.3).

Un marco conceptual para valorar los efectos de la relación fuente-destino temprana sobre la concentración inicial de sacarosa (S_i) cuando finaliza la mortalidad de tallos, fue desarrollado en el Capítulo 4 de esta tesis. En esta sección, se analizará el efecto de cambios de la relación fuente-destino tardía (durante la fase lineal de acumulación de sacarosa) sobre aspectos de la acumulación de sacarosa valorados en términos de materia seca y de peso fresco (por su importancia comercial). Se evaluaron entonces, la tasa de maduración (S_r ; $g\ g^{-1}\ BFt\ 100\ d^{-1}$), la duración (S_d , expresada en días desde θTf), la tasa de acumulación de sacarosa en materia seca (TAS, $g\ m^{-2}\ d^{-1}$), la concentración final de sacarosa [S_m , ($g\ g^{-1}\ BFt\ 100$)] y el rendimiento en sacarosa (RS, $g\ m^{-2}$).

Los genotipos mostraron diferentes comportamientos en términos de cambios en Sr y Sd ante modificaciones de la relación fuente-destino tardía (Fig. 5.8). Por ejemplo, para INTANA 89-686, la FDt no estuvo asociada ni a la Sr ni a Sd (Fig. 5.8 A y B) en ambos experimentos. Para los demás genotipos, la duración de la acumulación de sacarosa disminuyó linealmente con la disminución de la FDt en ambos experimentos (Fig. 5.8 D, F, H), o solamente en Exp 4 (Fig. 5.8 J).

En cuatro de los cinco genotipos evaluados, la Sr estuvo positiva y linealmente asociada a la FDt bajo el tratamiento de sombra en ambos experimentos (Fig. 5.8 C, E, G e I). En contraste, en el tratamiento Modus®, la tasa de maduración (Sr) estuvo lineal e inversamente asociada a la disminución de la FDt en dos casos (Fig. 5.8 E y G).

La tasa de acumulación de sacarosa, en términos de materia seca (TAS, $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$), estuvo lineal y positivamente asociada a cambios de la relación FDt provocados por los tratamientos y genotipos (Fig. 5.9) y su respuesta fue más clara en comparación de los efectos en términos del rendimiento fabril (o sacarosa en fresco). Todas las regresiones fueron altamente significativas con R^2 que variaron de 0,28 (RA 87-3) a 0,69 (L 91 2-81). En cuatro de los cinco genotipos evaluados, el intercepto no fue significativo (Fig. 5.9 B, C, D y E). Un test-T de *Student* reveló que los genotipos no difirieron en las pendientes (ver inset con pendientes y error estándar en Fig. 5.9). La TAS varió de 2,76 ($\pm 2,2$) a 6,99 ($\pm 2,72$) $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$ con cada unidad de FDt ($\text{g pl}^{-1} \text{d}^{-1}$) a través de genotipos (Fig. 5.9 A-E).

Finalmente, se analizaron las asociaciones entre Sm (a cosecha) y la FDt en forma conjunta para todos los genotipos (Fig. 5.10). Cuando se analizó la relación entre la sacarosa final a cosecha valorada en términos de peso fresco y la fuente destino tardía, solo se encontró asociación en el tratamiento de sombra (Fig. 5.10 A, C). En este caso, la concentración máxima de sacarosa solo se asoció lineal y positivamente hasta un umbral de FDt entre 1,5 y 1,7 $\text{g pl}^{-1} \text{d}^{-1}$ (Fig. 5.10 A y C). En contraste, cuando se analizó el efecto de cambios en FDt sobre el rendimiento final en azúcar (RS, g m^{-2}), un único modelo de tipo lineal-plateau fue encontrado para el conjunto de genotipos y tratamientos. Un umbral cercano a de 1,3 (Exp. 3) o a 1,8 $\text{g pl}^{-1} \text{d}^{-1}$ (Exp. 4) separaron una zona de respuesta y otra de plateau. Es de destacar, que el RS en el tratamiento control estuvo escasamente asociado con FDt ya que generalmente superó los umbrales mencionados.

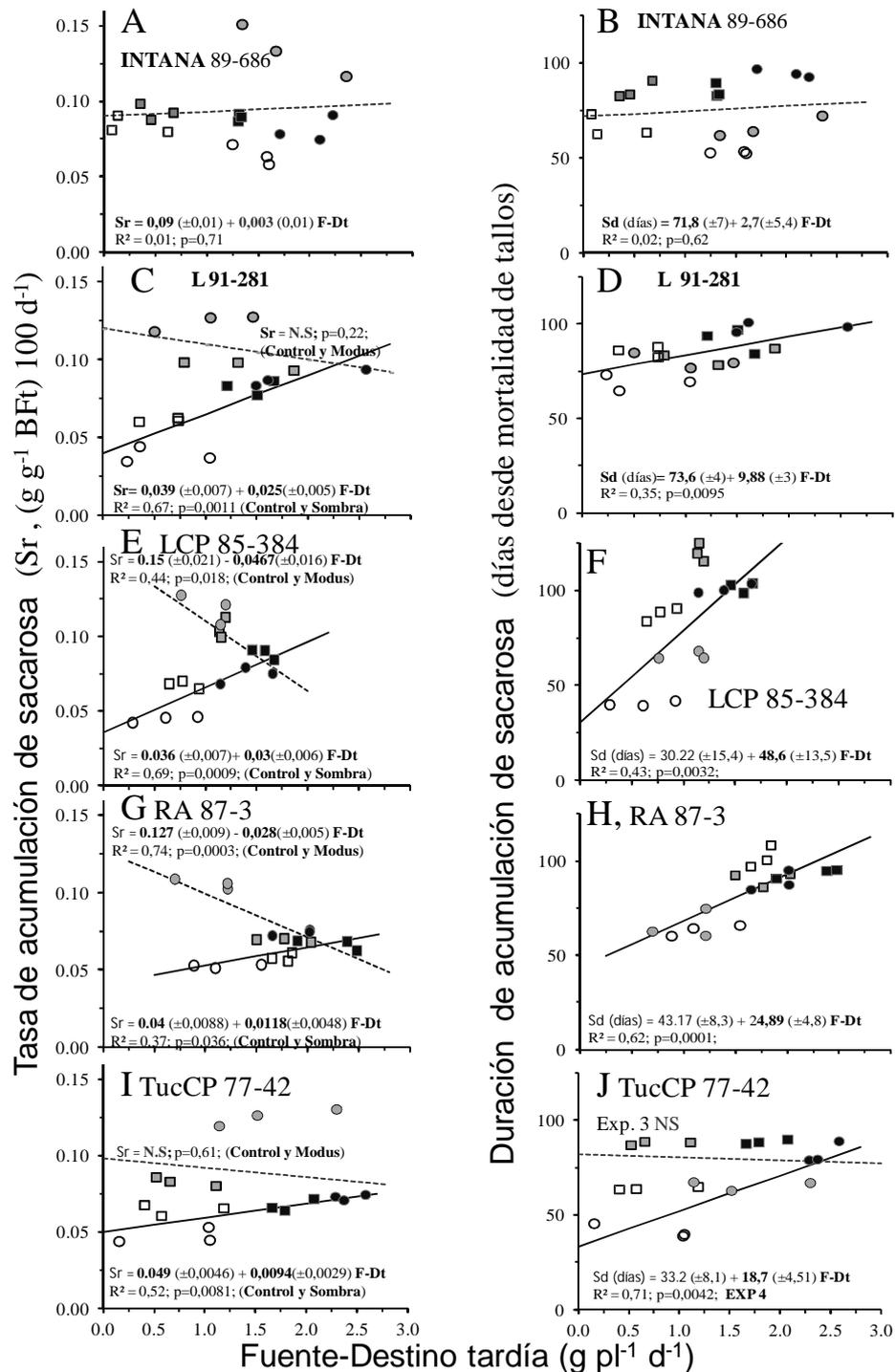


Fig. 5.8. Relación entre componentes de la dinámica de acumulación de sacarosa (tasa y duración de la acumulación de sacarosa) y la fuente destino tardía en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de relación fuente-destino (●■ Control, ●■ Modus® y □○ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (■□ Exp 3) y 16 de Marzo (●●○ Exp 4). Regresiones ajustadas para Modus-Control (---) o Sombra-Contros (—). Se reportan parámetros de regresiones \pm error estándar, R^2 y valor de p .

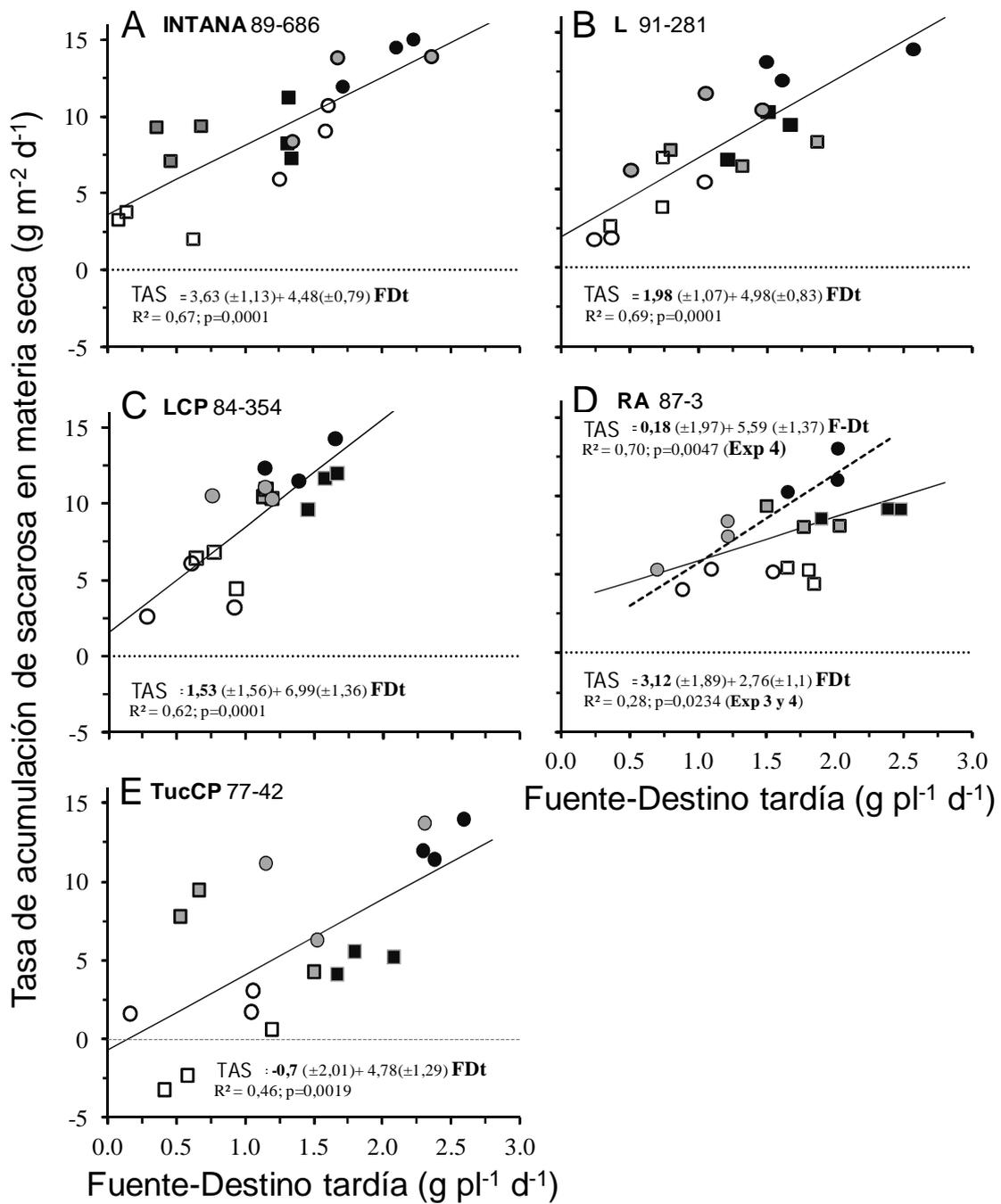


Fig. 5.9. Relación entre la tasa de acumulación de sacarosa en materia seca (TAS $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$) y la fuente destino tardía ($\text{g pl}^{-1} \text{d}^{-1}$) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de relación fuente-destino (●■ Control, ●■ Modus® y □○ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (■□ Exp 3) y 16 de Marzo (●○ Exp 4). Interceptos no significativos en B, C, D y E. Parámetros de regresiones \pm error estándar.

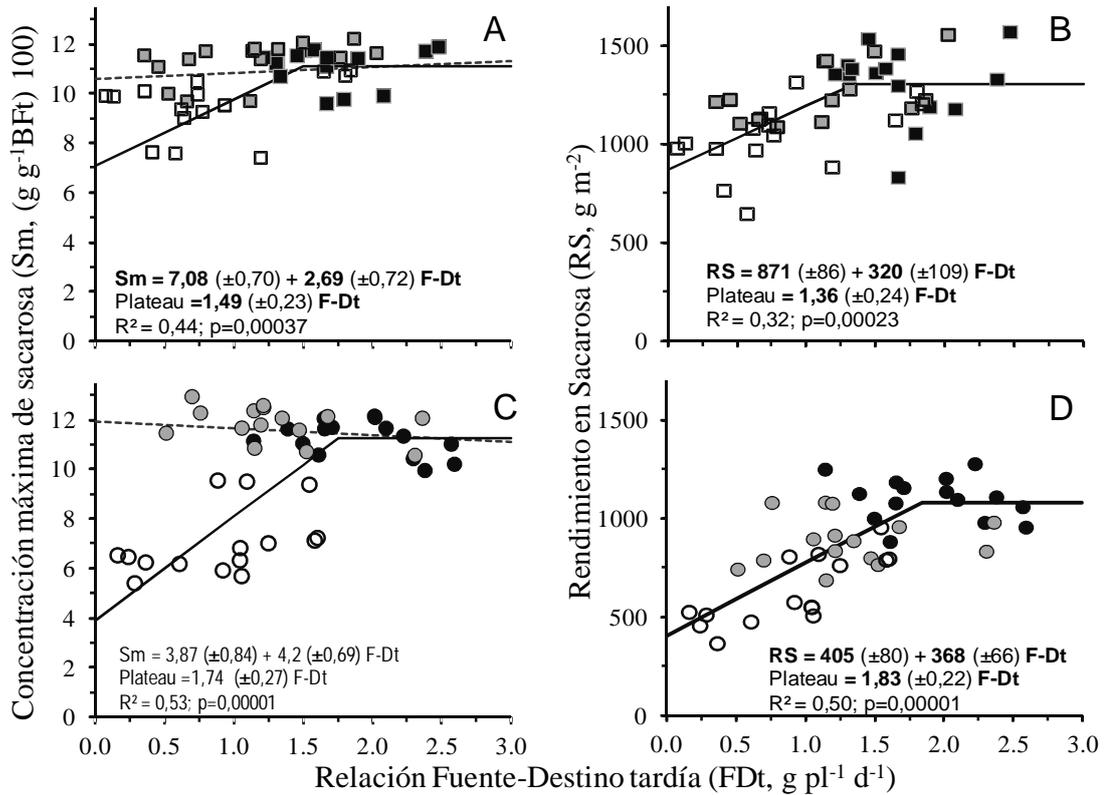


Fig. 5.10. Relaciones entre la concentración máxima de sacarosa (S_m , g g^{-1} BF tallo 100; Fig. A y C), el rendimiento en sacarosa (RS , g m^{-2} ; Fig. B y D) y la relación fuente-destino tardía (FDt, $\text{g pl}^{-1} \text{d}^{-1}$) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de relación fuente-destino (●■ Control, ●■ Modus® y □□ Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (■□ Exp 3) y 16 de Marzo (●● Exp 4). Regresiones ajustadas para Modus-Control (---) o Sombra-Contros (—). Se reportan parámetros de regresiones \pm error estándar, R^2 y valor de p .

5.4. Discusión

5.4.1. Variación del crecimiento y la acumulación de sacarosa en respuesta a cambios de genotipo, radiación disponible, aplicación de reguladores y sus combinaciones

Un marco experimental basado en alteraciones artificiales de fuente (e.g. disminución de la radiación solar incidente) y fuerza de destinos (e.g. logrados a través de cambios en el volumen de entrenudos) fue utilizado para analizar la respuesta de la dinámica de acumulación de sacarosa en tallos de caña de azúcar (Obj. 4). Para ello, dos experimentos (Exp 3 y 4) fueron impuestos en diferentes momentos durante la fase lineal de la dinámica de acumulación de sacarosa. La fase lineal abarcó el tiempo desde el fin de la mortalidad de los tallos (θT_f) y el momento cuando la máxima concentración de sacarosa es alcanzada. Esta modalidad de análisis es novel ya que en mi entendimiento, no ha sido previamente utilizada.

El Exp 3 fue impuesto tardíamente, luego de 45-65 días desde θT_f cuando el cultivo ya había alcanzado más del 65 % de la concentración final de sacarosa (Fig. 5.6), y las tasas de elongación y acumulación de materia seca habían empezado a disminuir debido a la temperatura y la radiación solar (Fig. 2.2). Estas fechas de aplicación coinciden con las generalmente utilizadas con la práctica de manejo de aplicación de reductores del crecimiento (Leite *et al.*, 2008). En cambio, el Exp 4 fue impuesto más tempranamente, a los 10-20 días desde θT_f , cuando i) la concentración de sacarosa era menor al 50 % de la concentración máxima y cercana a S_i (Figura 5.7) y ii) el cultivo en plena elongación de tallos y en términos de biomasa. Asimismo, la variabilidad de los genotipos básicamente en términos de su precocidad (Capítulo 4) generó una variación natural de la $F D_t$ básicamente a través de diferencias en el número de tallos molibles establecidos en θT_f (Capítulo 4) y en menor medida debido a la TCC (Tabla 5.2) o RUE (Tabla 2.8).

Las tasas de crecimiento de cultivo fluctuaron entre 18 a 21 g m⁻² d⁻¹ (Tabla 5.2, Exp 3 y 4, respectivamente) en los controles y estuvieron dentro de los rangos máximos comerciales y experimentales reportadas por otros autores (Waclawovsky *et al.*, 2010). Asimismo, la biomasa final de tallos, el número y peso de tallos molibles, los coeficientes

de partición, la concentración final de sacarosa y el rendimiento en sacarosa (Tablas 5.1 y 5.2, Figuras 5.1 a 5.7) fueron similares a antecedentes locales (Acreche *et al.*, 2015).

En ambos experimentos, en todos los genotipos y en comparación al control, la disminución de la radiación solar incidente (Fig. 5.1 y 5.2) redujo drásticamente todas las variables del crecimiento con excepción de la elongación de tallos (Tablas 2.1 y 2.2; Figs. 5.1 a 5.5) y todos los parámetros de acumulación de la sacarosa (Sr, Sd y Sm, Figs. 5.6 y 5.7, Tabla 5.3). La disminución de la TCC y la biomasa final fue proporcional a la duración del sombreado (Exp 3 y 4) y por ende, estaría principalmente explicada por reducciones en la intercepción de radiación. Resultados similares de la reducción de la biomasa y la concentración de sacarosa fueron observados en caña de azúcar (McCormick *et al.*, 2008c) y en otras especies bajo tratamientos de sombra (Patterson, 1979; Cantagallo *et al.*, 2004). Inclusive se reportó que el auto-sombreado por superposición de hojas reduce la producción de biomasa en caña de azúcar (Pammenter y Allison, 2002). Similarmente, en maíces de verano se reportaron disminuciones en la concentración de sacarosa y almidón en granos debidas a la disminución de la actividad enzimática bajo tratamiento de sombra (Zhang *et al.*, 2008). Tanto la disminución de la biomasa (Tabla 5.1 y 5.2) como la concentración de sacarosa (Fig. 5.6 y 5.7; Tabla 5.3) explicaron la reducción de la tasa de acumulación de sacarosa y el rendimiento en sacarosa en base seca (Tabla 5.2 y Fig. 5.3).

Por otra parte, se observaron importantes diferencias genotípicas bajo el tratamiento de sombreado. Por ejemplo, relativizando al control, las disminuciones de Sm, Sr (Fig 5.7 C y D) y el rendimiento en sacarosa (Fig 5.3 E y G; F y H) fueron mayores en genotipos con alto número de destinos (LCP 85-384) en comparación a genotipos con bajo número de tallos (RA 87-3). Dentro de los genotipos con bajo número de tallos, TucCP 77-42 fue el más sensible a la reducción de la fuente, mostrando valores de rendimiento en sacarosa inferiores al primer punto de muestreo posterior a la aplicación de los tratamientos (Fig. 5.7 E y 5.3 I). La variabilidad genotípica observada, sumada a los dos casos donde la partición de biomasa de tallos a sacarosa fue alterada (Fig 5.5 C y E) y al hecho de que la elongación de los tallos no disminuyó bajo el tratamiento de sombra (Fig. 5.1 y 5.2) están en desacuerdo con la hipótesis que plantea que la partición de carbono es impulsada únicamente por la demanda de los destinos en caña de azúcar (Singels, 2013). Este hallazgo, demuestra que la disponibilidad de fuente, al menos en condiciones

subtropicales, juega un importante rol en la partición de carbono a sacarosa y en el rendimiento final, tanto en términos de materia seca y especialmente como rendimiento fabril (Fig. 5.10).

En Experimento 4 y, en menor medida, en Exp. 3, la detención de la elongación de los tallos incrementó la Sr y la concentración de sacarosa inmediatamente luego de la aplicación del regulador Modus (Fig. 5.4 a 5.7; Anexo 1, Figs. Suplementarias 3 y 4), esto fue explicado por un aumento de la partición de carbono a sacarosa por unidad de biomasa fresca. La aplicación de reductores de la elongación de los entrenudos (Modus®; Trinexapac-etil (van Heerden *et al.*, 2015)) inhibe la síntesis de giberelinas (Cooper y Storey, 2006) en caña de azúcar (Mejía Álvarez, 2014) y en otras monocotiledóneas tales como trigo (Espindula *et al.*, 2009) y arroz (Arf *et al.*, 2012). La falta de giberelina a nivel del meristema apical suprime la expresión de genes de las β -expansinas (Choe y Cosgrove, 2010). Está comprobado que las expansinas ablandan la pared celular, facilitando la biosíntesis de pared (por deposición de celulosa) y la elongación celular por presión osmótica (Choe y Cosgrove, 2010; Botha *et al.*, 2013). Si bien, la ruta metabólica por la cual la falta de giberelinas inhibe la síntesis de expansinas (Choe y Cosgrove, 2010) es independiente de las enzimas involucradas en el metabolismo de sacarosa (Moore, 1995), se reportaron alteración de la actividad de las invertasas bajo tratamientos con trinexapac-etil (Leite *et al.*, 2011).

En línea con numerosos trabajos que han utilizado este regulador de crecimiento para aumentar la concentración de sacarosa a cosecha en caña de azúcar (Caputo *et al.*, 2007; Leite *et al.*, 2008; Leite *et al.*, 2010; van Heerden *et al.*, 2015), los resultados de esta tesis demuestran la capacidad de los reguladores de crecimiento para aumentar la concentración a través de varios mecanismos (e.g. Sr, incremento inicial), especialmente al poco tiempo de haber sido aplicados (Fig. 5.7). Sin embargo, a diferencia de otros trabajos que reportaron incrementos en el rendimiento en sacarosa (g m^{-2}) debidos al aumento de la concentración de sacarosa por Modus® (van Heerden *et al.*, 2015), en este estudio no se logró un aumento considerable en el rendimiento final de sacarosa en ninguno de los experimentos y genotipos (Tabla 5.2 y Fig. 5.3). Esto se debió a que el regulador, en menor intensidad que el tratamiento de sombra, redujo la biomasa total debido a una significativa reducción de la biomasa de tallos (Tabla 5.2). Asimismo, y si bien se observó un

incremento temprano y temporal de la concentración de sacarosa, el tratamiento control alcanzó similares contenidos hacia el final del ciclo de crecimiento del cultivo. Esto resalta básicamente la función de los reguladores en mejorar la precocidad, aspecto que permite realizar cosechas de cultivo anticipada. Sin embargo, y en contraste a otros trabajos que reportaron que el rendimiento en caña y la biomasa no disminuyeron con Modus® [a una concentración de 0,8 L ha⁻¹ (van Heerden *et al.*, 2015)], en este estudio la aplicación de reguladores afectó la TCC y la biomasa final (Tabla 5.2). Es probable que el momento de aplicación del regulador de crecimiento en esta tesis haya sido comparativamente más temprano (Exp 3) y definitivamente ultra-temprano (Exp 4) en comparación a otros estudios como en van Heerden *et al.*, (2015). La disminución de la biomasa difícilmente pudo deberse a una inhibición de la tasa fotosintética. La disminución de la elongación de entrenudos con hojas verdes (activas fotosintéticamente) en plena fase de elongación de los tallos, resultó en entrenudos cortos con hojas apiladas en forma de palmera. Esto habría provocado una disminución en el porcentaje de intercepción de la radiación solar y, por ende en la radiación fotosintéticamente activa acumulada durante los experimentos (datos no mostrados).

5.4.2. La relación Fuente-Destino tardía explica el rendimiento final en sacarosa

En comparación al control, tanto la aplicación de sombra como de regulador del crecimiento disminuyó la TCC y, por lo tanto la relación FDt (Tabla 5.2) en ambos experimentos. El coeficiente de partición varió ante cambios de la relación fuente-destino tardía (Fig. 5.4; Anexo 1, Figs. Suplementarias 3 y 4), y junto a la disminución de TCC explicaron los importantes cambios en Sr y Sd (Fig. 5.6 y 5.7).

Cuando se analizó la relación entre la FDt y la tasa de acumulación de sacarosa, fue más robusto el modelo con sacarosa en términos de materia seca (Figura 5.9) que en términos de peso fresco (Figura 5.8). Cambios en la relación FDt explicaron los cambios en la duración de la fase lineal de acumulación de sacarosa en tres de los cinco genotipos evaluados (Fig. 5.8). En INTANA 89-686 y TucCP 77-42, los modelos entre estas variables fueron menos robustos. Este resultado podría ser la primera evidencia acerca de un posible mecanismo, diferente a la tasa de maduración, por el cual la FDt modula la

dinámica de acumulación de sacarosa de manera diferencial entre genotipos. La existencia de una respuesta diferencial entre genotipos en este trabajo no concuerda con suposiciones que indican que existe poco control genético sobre la acumulación de sacarosa frente a cambios de la relación fuente-destino (Inman-Bamber *et al.*, 2010).

Tanto en genotipos con bajo número de tallos y por ende, mayor FDt ($1,5-2,5 \text{ g pl}^{-1} \text{ d}^{-1}$), como en genotipos con alto número de tallos y por ende, menores FDt ($1-1,5 \text{ g pl}^{-1} \text{ d}^{-1}$) la Sr aumentó en respuesta a Modus® y disminuyó en respuesta a la menor radiación solar disponible. Modelos únicos para estas respuestas pudieron construirse cuando se consideró la sacarosa en materia seca (Figura 5.9) a través de genotipos y tratamientos (Fig. 5.9). Reanalizando datos de otros estudios [Figs. 4 y 6 en (Inman-Bamber *et al.*, 2009)], se encuentra evidencia similar que demuestra que la FDt (cuantificada como en esta tesis) en genotipos de alto contenido de azúcar fue superior a la de genotipos con mayor número de tallos y baja concentración de sacarosa ($1,8 \text{ a } 2,8 \text{ g pl}^{-1} \text{ d}^{-1}$ bajo riego y de $1,2 \text{ a } 1,8 \text{ g pl}^{-1} \text{ d}^{-1}$ en secano); mientras que las TAS [Fig. 7 de (Inman-Bamber *et al.*, 2009)] en ambas condiciones hídricas fueron de 10 y $5 \text{ g pl}^{-1} \text{ d}^{-1}$ para genotipos de alto y bajo número de tallos, respectivamente. Claramente, los valores de FDt y de tasa de acumulación de sacarosa recuperados de los trabajos en masetas de Inman-Bamber *et al.*, (2009) se superponen en los modelos aquí propuestos (Fig. 5.9).

En condiciones subtropicales, donde la oferta de radiación y temperatura son menores, las diferencias en partición mencionadas por otros autores (Inman-Bamber *et al.*, 2009; Inman-Bamber *et al.*, 2010) o las limitaciones por destinos (McCormick *et al.*, 2009) no serían los mecanismos principales para explicar las diferencias genotípicas en acumulación de sacarosa en caña de azúcar a nivel de cultivo. Estos resultados apoyan la hipótesis acerca de que la concentración de sacarosa es dependiente tanto de limitaciones por fuente como de la fuerza de los destinos. Por otra parte, y a pesar de que los tratamientos con reguladores no lograron aumentar la relación FDt en comparación al control, los rangos explorados fueron suficientes para suponer que el rendimiento en sacarosa depende de limitaciones por fuente por debajo de un umbral $1,3 \text{ g pl}^{-1} \text{ d}^{-1}$ y limitaciones por destinos cuando $\text{FDt} > 1,8 \text{ g pl}^{-1} \text{ d}^{-1}$ (Fig. 5.10 B y D). Estos resultados sugieren que la caña de azúcar podría estar co-limitada por fuente y destino. Asimismo, estos resultados explicarían por qué la ganancia genética del rendimiento en sacarosa

durante los últimos cuarenta años en Argentina fue lograda mayormente por el incremento en biomasa (Acreche *et al.*, 2015).

En conclusión, la fuente destino tardía se asoció positiva y linealmente con la tasa de acumulación de sacarosa en términos de materia seca, y bajo un modelo bilineal (una zona de respuesta lineal y otra de saturación) con el rendimiento en sacarosa del cultivo. Los genotipos mostraron que diferentes mecanismos de la dinámica de maduración (S_r , S_d o coeficientes de partición) son regulados ante cambios en la oferta de fuente, independientemente del número de destinos. LCP 84-354 y RA 87-3 fueron los genotipos más y menos sensibles, respectivamente, a cambios en la FDT.

CONCLUSIONES GENERALES

6.1. Discusión de las hipótesis planteadas

En un escenario que plantea la necesidad de incrementar el rendimiento en sacarosa para satisfacer la demanda creciente de azúcar y etanol, la acumulación de sacarosa es abordada, generalmente, desde dos puntos de vista: uno buscando entender el rol de las enzimas involucradas en el metabolismo de sacarosa (Moore, 1995; Zhu *et al.*, 1997; Moore, 2005) y otro desde la fisiología del cultivo y el balance de carbono (Muchow, 1994; Singels *et al.*, 2005a). Sin embargo, varias limitaciones para el incremento del rendimiento en sacarosa (RS) aún no fueron resueltas. Algunas de las limitaciones más importantes tienen que ver con i) la baja tasa de progreso genético en la concentración de sacarosa (Jackson, 2005), ii) la incertidumbre debida a sucesos de transformación genética no exitosos o a la falta de aceptación de variedades genéticamente modificadas con rendimientos más altos (Birch, 2013), iii) la estrecha base genética del germoplasma mundial de caña de azúcar (Moore *et al.*, 2013), iv) criterios de selección que priorizan la mejora de la tolerancia a factores bióticos (Sabatier *et al.*, 2014), y v) limitaciones ambientales que imponen techos en los rendimientos y que incluso aumentan la importancia de las interacciones genotipo * ambiente (Shrivastava *et al.*, 2014). Trabajos previos reportaron evidencias del alto potencial de la caña de azúcar para la producción de biomasa y sacarosa (Irvine, 1975; Thompson, 1978; Sinclair *et al.*, 1999). Sin embargo, en comparación a otras especies de metabolismo C4, limitaciones en el potencial de crecimiento fueron documentadas (Allison *et al.*, 2007). Sumado a esto, una importante revisión dejó en evidencia un amplio margen entre los rendimientos alcanzables y potenciales (Waclawovsky *et al.*, 2010). Este escenario general, puede ser definido como el paradigma actual de la caña de azúcar. Por un lado evidencias de un gran potencial de producción y por otro, la imposibilidad de superar las barreras en la concentración de sacarosa. Frente a este razonamiento, algunos trabajos recientes fueron enfocados para entender el rol de la relación fuente-destino durante la acumulación de sacarosa en caña de azúcar (McCormick *et al.*, 2006; Inman-Bamber *et al.*, 2009; McCormick *et al.*, 2009;

Watt *et al.*, 2013). Sin embargo, la mayoría de ellos se enfocaron a nivel de entrenudos (McCormick *et al.*, 2006; McCormick *et al.*, 2009), plantas individuales o fueron realizados bajo condiciones controladas como invernáculos (Inman-Bamber *et al.*, 2009; Inman-Bamber *et al.*, 2010).

Esta tesis fue realizada utilizando un enfoque ecofisiológico y tuvo el objetivo de contribuir en el entendimiento de los procesos por los cuales la relación fuente-destino regula la acumulación de sacarosa en caña de azúcar, en vistas a identificar caracteres que puedan ser considerados en la selección de nuevos genotipos para aumentar su adaptabilidad, cosecha temprana (precocidad) y rendimiento. Para ello, se utilizó un marco experimental delimitado por condiciones subtropicales sin limitaciones hídricas y sede de un programa de mejoramiento genético de caña de azúcar. Se utilizaron variedades de alto rendimiento en azúcar y niveles de concentración de sacarosa en tallos aptos para los mercados de comercialización del cultivo. Los genotipos utilizados fueron contrastantes en precocidad y considerados como adaptados a la región agroecológica de estudio y a zonas más amplias de cultivo de la caña de azúcar en el NOA.

6.1.1. Hipótesis H1, H2 y H3

Las hipótesis plantearon que:

H1. El contenido de azúcar está asociado con la duración y tasa de acumulación de sacarosa durante la fase de maduración que inicia cuando el cultivo disminuye la tasa de elongación de tallos hacia finales del periodo de gran crecimiento.

H2. Los parámetros que caracterizan la dinámica de acumulación de sacarosa (tasa y la duración de maduración) correlacionan positivamente con la relación fuente-destino durante la fase de maduración.

H3. Diferencias genotípicas en la dinámica de acumulación de sacarosa son debidas a diferencias en los patrones de desarrollo (i.e. temperatura base) que explican la duración del crecimiento vegetativo (tasa de elongación y duración hasta máxima altura).

El planteo de estas hipótesis surgió del razonamiento basado en estudios previos que sugerían que i) la tasa de acumulación de sacarosa está inversamente relacionada con la tasa de elongación de los tallos (Hawker y Hatch, 1965; Shih y Gascho, 1980; Lingle y

Smith, 1991) y ii) la fase más importante determinante de la acumulación de sacarosa ocurre cuando se detiene la elongación de tallos (al final de la fase de gran crecimiento) (Venkataramana *et al.*, 1991; Inman-Bamber, 1994; Lingle e Irvine, 1994; Mamet y Galwey, 1999; Komor, 2000; Inman-Bamber *et al.*, 2002; Allison *et al.*, 2007; Glassop *et al.*, 2007; Smit y Singels, 2007; Uys *et al.*, 2007). Entonces, los diferentes patrones genotípicos de acumulación de sacarosa serían consecuencia de diferencias en el crecimiento, ya sea debidas a tasas o duración de la etapa de rápido crecimiento en términos de biomasa o altura. Se hipotetizó, asimismo, que los genotipos diferían en aspectos como el filocrono, la temperatura base y el tiempo a altura máxima. La H2 estuvo basada en antecedentes sobre relaciones fuente-destino estudiadas en otros cultivos (Venkateswarlu y Visperas, 1987; Uhart y Andrade, 1991; Slafer y Savin, 1994; Uhart y Andrade, 1995; Kaitaniemi y Honkanen, 1996; Sweetlove y Hill, 2000; Smith y Stitt, 2007) y recientemente en caña de azúcar (Ebrahim *et al.*, 1998; McCormick *et al.*, 2006; Inman-Bamber *et al.*, 2009).

Las tres hipótesis se pusieron a prueba en los Experimentos 1, 3 y 4. Los resultados del Exp. 1 demostraron que:

- i. La acumulación de sacarosa se inicia antes que finalice el crecimiento en altura (Capítulos 2 y 3) y coexiste con procesos de desarrollo de tallos (fase de mortalidad de tallos).
- ii. La dinámica de acumulación de sacarosa en tallos depende no solo de la tasa y la duración de la maduración sino también de un tercer componente que fue denominado en esta tesis como sacarosa inicial (S_i ; Fig. 3.2; Capítulo 3).
- iii. La dinámica de acumulación de sacarosa está fuertemente asociada a la dinámica de generación y mortalidad de tallos (Tabla 3.3, Capítulo 3).
- iv. El contenido inicial de sacarosa y, por lo tanto, la dinámica de acumulación de sacarosa, fueron explicados por diferencias genotípicas en la relación fuente-destino temprana (FDe). Las diferentes FDe fueron debidas a patrones contrastantes de macollaje, principalmente descriptos por la tasa de generación (Tr) y mortalidad (Mr) de los tallos y por el momento en que se establece el número final de destinos (θTf) por unidad de superficie (Tabla y Fig. 3.1; Tablas 4.1 y 4.2).

- v. La relación fuente-destino durante la maduración (que fue denominada relación fuente-destino tardía, FDT) opera de la siguiente manera en relación a la tasa (S_r) y a la duración (S_d) de la acumulación de sacarosa (H2): a) La relación FDT correlacionó positivamente con la S_r cuando la fuente fue limitante pero no cuando se limitó el crecimiento de los destinos (en dichos casos, la asociación fue negativa o inexistente; Fig. 5.10 A, C, E, G e I); b) La relación FDT se asoció positivamente con la duración de la acumulación de sacarosa en cuatro de los cinco genotipos evaluados (Fig. 5.10 D, F, H, J). Como esas condiciones (a y b) no se cumplieron en todos los genotipos, esto podría ser evidencia, a pesar del bajo número de genotipos evaluados, de la existencia de variabilidad genotípica en S_r frente a cambios en la relación fuente-destino. Por otra parte, cuando la tasa de acumulación de sacarosa fue evaluada en términos de materia seca por unidad de superficie estuvo linealmente asociada a la relación FDT en todos los casos (Fig. 5.11).

La demostración de que un tercer componente (S_i) que se define tempranamente (θT_f) fue tan importante como S_r o S_d para explicar la acumulación de azúcar permite solo una aceptación parcial de H1. Por otro lado, los resultados de esta tesis presentan evidencias para aceptar con mayor certeza la H2 y rechazar la H3.

6.1.2. Hipótesis H4

La cuarta hipótesis postuló que las variaciones en la concentración de sacarosa en tallos y en el rendimiento en sacarosa debidas a factores ambientales y genotípicos podrían ser modeladas en función de la relación fuente-destino durante la maduración, a través de una relación de tipo bilineal con una zona de respuesta positiva y otra de saturación. Se especuló acerca de la existencia de una zona de saturación basados en antecedentes que indicaban potenciales mecanismos de retrocontrol sobre la tasa fotosintética de la fuente durante la maduración debidos a limitaciones por destinos y a acumulación de sacarosa en valores límites (Paul y Foyer, 2001; McCormick *et al.*, 2006; McCormick *et al.*, 2008a; McCormick *et al.*, 2008b; McCormick *et al.*, 2009). En otras especies, como cultivos de granos limitados por el número de destinos (i.e. maíz, trigo o soja), una mayor disponibilidad de asimilados durante la fase de llenado de granos conlleva aumentos en el peso de los destinos (granos) cuando la fuente es limitante pero no cuando ésta supera un

límite o umbral a partir del cual limitaciones en destinos (i.e. peso potencial) comienzan a evidenciarse (Borrás y Otegui, 2001; Borrás *et al.*, 2004).

La H4 fue puesta a prueba en los Experimentos 3 y 4 (Capítulo 5). Los resultados de ambos experimentos demostraron que:

- vi. Disminuciones de la FDt debidas a limitaciones de fuente (i.e. de radiación solar impuesta por sombreado) disminuyen la concentración máxima de sacarosa en forma lineal (Fig. 5.12 A y B). La intensidad de dicha disminución en la concentración de sacarosa será mayor cuanto más temprana es impuesta la limitación (Exp 4). Un umbral de relación FDt fue detectado (Figura 5.10 A y C), a partir del cual la concentración de sacarosa se estabiliza en niveles máximos.
- vii. Cuando la disminución de la relación FDt fue ocasionada por inhibición de la elongación de los tallos (Tabla 5.2), la concentración máxima de sacarosa se incrementó solo en dos de los cinco genotipos utilizados (Fig. 5.2 B y E).
- viii. A través del set de datos, el rendimiento en sacarosa (RS) mostró un comportamiento bilineal para los rangos de FDt explorados (Fig. 5.10 B y D).

Los resultados encontrados fueron evidencias suficientes para aceptar la hipótesis cuatro.

6.1.3. Hipótesis H5 y H6

Las hipótesis cinco y seis estuvieron referidas al carácter de precocidad madurativa y plantearon que:

H5. La precocidad madurativa diferencial entre genotipos, definida como el tiempo en el que los genotipos alcanzan el contenido máximo de sacarosa en tallos, está asociada positivamente con la tasa y negativamente con la duración del crecimiento en altura.

H6. Las diferencias genotípicas en precocidad madurativas pueden ser explicadas por diferencias en la relación fuente-destino entre genotipos.

Ambas hipótesis fueron puestas a prueba en los Experimentos 1, 3 y 4.

Debido a la demostración de que un tercer componente (S_i) que se define tempranamente (θTf) fue más importante que S_r o S_d para explicar precocidad, esta tesis

no encontró evidencias para aceptar la H5, y por ende, ésta fue rechazada. Debido a que los resultados demostraron que la relación fuente-destino temprana regula la concentración inicial de sacarosa (Capítulo 4, Fig. 4.5) mientras que la relación fuente-destino tardía controla la duración de la acumulación de sacarosa (Capítulo 5, Fig. 5. 9), esta tesis encuentra evidencias para aceptar la H6.

En síntesis, tanto las hipótesis rechazadas (H3 y H5) como las aceptadas (H1, H2, H4 y H6) permiten la aceptación de la hipótesis general de esta tesis que postuló que la dinámica de acumulación de sacarosa es modulada por cambios en la relación fuente-destino en caña de azúcar.

Por otra parte, adicionalmente, se presentan evidencias para demostrar por primera vez que:

- i. La dinámica de acumulación de sacarosa depende de tres componentes: el contenido inicial de sacarosa (S_i), la tasa (S_r) y la duración de la acumulación (S_d).
- ii. Que las diferencias entre genotipos son el resultado de diferencias en uno o más de los tres componentes que describen la dinámica.
- iii. Que la relación fuente destino varía a través del ciclo del cultivo, y posee al menos dos etapas. La primer etapa donde la competencia por fotoasimilados entre el número de destino regula la sacarosa inicial, y la segunda etapa donde la competencia entre elongación y almacenamiento regulan la tasa y la duración.
- iv. Finalmente, que las diferencias genotípicas en precocidad son el resultados tanto de diferencias en la relación fuente-destino temprana como tardía.

6.2. Relevancia de los resultados y avances logrados en el conocimiento de la ecofisiología de caña de azúcar

Recientemente se propuso que la acumulación de sacarosa no responde como una fase fenológica sino a un estado de crecimiento del cultivo (Bonnett, 2013), y numerosos modelos para estimar el proceso de acumulación de sacarosa han sido desarrollados (Inman-Bamber *et al.*, 2002; Singels y Bezuidenhout, 2002). En condiciones subtropicales,

particularmente en Argentina, se considera que la fase más importante de maduración inicia cuando finaliza la elongación de los tallos, aproximadamente en abril (Fogliata, 1995). En base a esto y tradicionalmente, los programas locales de mejoramiento genético evalúan la evolución de la concentración de la sacarosa o rendimiento fabril a partir de abril; siendo éste un fuerte criterio de selección de variedades precoces y/o de alto rendimiento (O'Leary, 2000; Mariotti, 2001; Mariotti, 2004).

Uno de los principales aportes de esta tesis fue una nueva delimitación de la fase de acumulación de sacarosa entre el fin de la senescencia de los macollos (θT_f , cuando el número final de tallos molibles se estabiliza) y el momento cuando se alcanza la máxima concentración de sacarosa. Si bien algunos trabajos previos han analizado la acumulación de la sacarosa desde estadíos tempranos (Muchow *et al.*, 1996b; Inman-Bamber *et al.*, 2002), ésta es la primera vez en que se propone un momento fenológico predecible (θT_f), variable entre genotipos y que puede ser considerado como un carácter genotípico de selección. Dicho momento es clave para la distinción de genotipos en términos de su capacidad de acumulación temprana de sacarosa (S_i) y precocidad. Al demostrarse que θT_f ocurre alrededor de la hoja catorce (Tabla 3.1), este potencial criterio de selección tiene aplicabilidad práctica y sería de fácil identificación (i.e. visual). Se propone que una selección de clones al momento θT_f en términos del número de tallos por unidad de superficie permitiría encontrar genotipos de interés comercial o contrastantes para estudios relacionados con la identificación de mecanismos o QTLs asociados con caracteres como la precocidad o capacidad genética de macollaje. En estudios previos, se había sugerido relación entre la acumulación temprana del azúcar y el crecimiento en altura (Mamet y Galwey, 1999), proponiéndose que la tasa de elongación de tallos podría ser un criterio de selección. Ésta sin embargo, es una variable muy sensible a condiciones ambientales, tales como temperatura y nivel hídrico de suelo (Inman-Bamber, 2004; Smit y Singels, 2006; Grof *et al.*, 2010), aspecto que impediría la interpretación no solo factores genotípicos sino también de la interacción genotipo*ambiente. Los aportes concretos de dos nuevos parámetros como θT_f y de S_i pueden ser utilizados para una mejor y más precisa comparación y/o selección de genotipos, de ambientes y su combinación ya que permiten caracterizar estratégicamente los componentes y patrones de acumulación de sacarosa, y distinguir patrones contrastantes de generación del rendimiento entre clones.

Otro de los aportes de esta tesis fue demostrar que la FD varía durante el ciclo y entre genotipos (Capítulos 4 y 5). El seguimiento detallado de la dinámica de generación del número de tallos y de la acumulación de biomasa del cultivo permitió caracterizar por primera vez al menos dos etapas distintas del ciclo del cultivo cuando la relación FD modula la acumulación de sacarosa (temprana y tardíamente). La primera etapa, que fue denominada relación fuente-destino temprana o de establecimiento (FDe), modula el contenido inicial de sacarosa (S_i). Durante esta etapa, predominaría la competencia entre destinos por fotoasimilados aunque no se pueden descartar otros procesos como los de relaciones jerárquicas entre destinos o de senescencia relacionada con la calidad de la luz. Aunque en este trabajo no se indagó en las potenciales causas de diferencias genotípicas en las tasas de producción y senescencia de macollos, ésta es la primera vez en que se cuantifica y se propone que la relación FDe (Fig. 4.4 y 4.5, Tabla 4.1) está involucrada en la acumulación de sacarosa y la precocidad a través de S_i . Se destaca el potencial nicho para estudios del efecto de la calidad de luz (i.e. en términos de la relación rojo/rojo lejano) no explorados en esta tesis y aparentemente, sin antecedentes en caña de azúcar (Casal *et al.*, 1987; Casal *et al.*, 1990; Wan y Sosebee, 1998; Bonnett *et al.*, 2005; Evers *et al.*, 2006; Evers *et al.*, 2007; Toyota *et al.*, 2015).

Los resultados evidenciaron una fuerte relación negativa entre la concentración inicial de sacarosa y la tasa de acumulación durante la fase de maduración (Fig. 3.3). Genotipos con mayores FDe (como resultado de un menor número de tallos) y, por lo tanto, mayores S_i tuvieron menores tasas de acumulación de sacarosa pero fueron más precoces. Más estudios son necesarios para indagar en este aparente trade-off entre S_i y tasa de acumulación de sacarosa durante maduración. En base a resultados encontrados, sin embargo, es posible demostrar que la relación fuente-destino tardía (FDt) controlaría la tasa y la duración de la acumulación de sacarosa (Fig. 5.1 y 5.2) durante la maduración propiamente dicha. Durante esta etapa, debido a que el número de destinos es una constante genotípica (Tabla 5.3), predomina la competencia entre crecimiento (elongación y generación de nuevos entrenudos) y almacenamiento (Fig. 5.5 y 5.4). Mayores FDe (asociadas con un bajo número final de tallos) correlacionaron con mayores tasas de elongación de tallos durante la etapa de rápido crecimiento, y en línea con antecedentes arriba mencionados, este proceso explicaría una menor tasa de acumulación de sacarosa

durante la maduración en los genotipos más precoces. Estos resultados concuerdan con Inman-Bamber *et al.*, (2009, 2010) quienes reportaron que la tasa de elongación por planta era más importante que el número de destinos (Inman-Bamber *et al.*, 2010). Por otro lado, genotipos con mayor número de destinos (e.g. LCP 85-384) serían más sensibles a variaciones en la relación FDt (Fig. 5.1 y 5.1 C y D) debidas tanto a limitaciones de fuente como a elongación de tallos.

El tercer aporte de esta tesis fue demostrar que las diferencias en precocidad dependen de diferencias en la relación fuente-destino temprana entre genotipos. La existencia de variabilidad genotípica en precocidad ha sido documentada en numerosas oportunidades por ser un criterio de selección (Legendre y Burner, 1995; Kamat y Singh, 2001; Wagih *et al.*, 2004; Cardozo *et al.*, 2014). Sin embargo, los mecanismos de cultivo que explican precocidad no habían sido totalmente dilucidados. Los resultados presentados aquí demostraron con claridad que la precocidad depende de diferencias en las relaciones FDe y FDt, establecidas más por el número de tallos que sobrevive luego de la senescencia de macollos que por la capacidad de crecimiento del cultivo (TCC). Genotipos con mayores S_i generalmente son más precoces, y caracteres de crecimientos (i.e altura) no explican las diferencias en comparación con genotipos tardíos (Fig. 3.4). Este es el primer reporte que demuestra cuantitativamente que la dinámica del establecimiento del número de tallos está asociada con componentes de la dinámica de acumulación de sacarosa.

Aportes adicionales de esta tesis fueron:

- v. Reportar por primera vez que genotipos locales modernos difieren i) en EUR (Tabla 2.8) pero que éstas son cercanas a los valores de EUR potencial (Sinclair *et al.*, 1999), ii) en el filocrono (Tabla 2.5) y iii) en la temperatura base (Tabla 2.4).
- vi. Demostrar que en genotipos modernos, el número de tallos es un componente principal en la determinación del rendimiento, y que por ende, debe ser considerado como un criterio de selección.
- vii. Demostrar que los caracteres genotípicos de precocidad y número de tallos no son mutuamente excluyentes.

viii. Proponer que el momento del fin de la mortalidad de tallos sea considerado en la escala fenológica del cultivo (Capítulos 2 y 3) como un carácter genotípico, cuantificable en términos de tiempo térmico y fácilmente detectable (alrededor de hoja 14).

ix. Proponer métodos para cuantificar en términos de tiempo térmico la precocidad (Tabla 4.1).

6.3. Aporte de las bases ecofisiológicas al mejoramiento genético del cultivo de caña de azúcar

Jackson *et al.*, (1996) resaltaron la importancia del trabajo conjunto entre fisiología y mejoramiento genético, indicando que la conexión debe basarse en el uso común de poblaciones utilizadas en los cruzamientos. Asimismo, se ha propuesto que los componentes del rendimiento en sacarosa (RS), e.g. la biomasa de tallos y la partición de ésta a sacarosa, son de moderada a alta heredabilidad (Jackson, 2005). De hecho, la ganancia genética del RS, tanto en Argentina como en otras partes del mundo, fue explicada por el incremento en biomasa, y en menor medida, por el contenido de sacarosa (Jackson, 2005; Acreche *et al.*, 2015). Se ha propuesto que una relación negativa entre la biomasa y el contenido de sacarosa subyace como causa de las bajas tasas de ganancia genética. En este estudio de bases ecofisiológicas, no fue visible dicho aparente trade-off. Por el contrario, disminuciones de la TCC debidas a menor radiación capturada (sombreo) ocasionaron una severa disminución en el contenido de sacarosa (Fig. 5.1 y 5.2), y disminuciones de TCC debidas a Modus® incrementaron solo temporalmente el Cs (Fig. 5.8 y 5.9) y disminuyeron el RS a nivel del cultivo cuando ocurrieron tempranamente (Fig. 5.1, 5.2, y 5.12).

El marco eco-fisiológico usado en este estudio permitió desglosar a los componentes del rendimiento (i.e. RUE, fracción de la radiación solar interceptada, y las tasas y duraciones de fases del crecimiento y de acumulación de sacarosa) aportando su cuantificación por primera vez para condiciones subtropicales argentinas y en genotipos modernos de altos rendimientos. Por ej., se encontró que la EUR es cercana a los potenciales pero que la fracción de radiación solar interceptada es cercana al 60 % del total que llega al cultivo desde emergencia a cosecha (Tabla 2.9). Por lo tanto dirigir el foco de

selección hacia genotipos más eficientes en la captura de radiación solar podría sustancialmente incrementar los rendimientos en zonas subtropicales. Se encontraron diferencias en la forma en que los genotipos alcanzan similares rendimientos y nuevos caracteres fueron propuestos para indagar con mayor profundidad en la variabilidad genotípica y potencialmente, en los aspectos de su regulación molecular o genética. Esto claramente se diferencia de los enfoques que evalúan variabilidad genotípica en rendimiento final y proponen caracteres de alta sensibilidad ambiental (i.e. altura final) para explicarla (Gouy *et al.*, 2015).

Asimismo, la mirada ecofisiológica de la partición de biomasa a sacarosa demostró la importancia de las primeras etapas de acumulación cuando coexisten procesos de desarrollo de nuevos destinos (i.e. el macollaje) y cuando se define el importante carácter de precocidad madurativa. Esto sugiere la importancia de rediseñar (i.e. inicio más temprano) y mejorar (i.e. incluir caracteres sencillos como el NTf) los protocolos tradicionales de selección, sobre todo cuando el carácter deseable es el de precocidad madurativa. Puesto que S_i está regulada con la FDe, es necesario no solo valorar el contenido fabril sino incluir aspectos del cultivo (i.e. fenológicos como θT_f , biomasa y NTf) si una selección conjunta por biomasa y precocidad desea realizarse. Este aspecto es crítico puesto que generalmente, los protocolos de evaluación de cultivares solo tienen en cuenta el patrón de evolución de la sacarosa en términos del contenido en peso fresco y el rendimiento final.

6.4. ¿Cómo seguir?: Implicancias en futuras líneas de investigación

El desarrollo de esta tesis, el enfoque y el marco experimental han permitido encontrar potenciales nichos de investigación para futuros estudios eco-fisiológicos y de selección de genotipos, a saber:

- i. Explorar la variabilidad genética de caracteres como θT_f y S_i , probablemente en una colección de variedades de diverso origen. Es de destacar que actualmente un banco de germoplasma nacional de caña de azúcar con más de 200 accesiones se encuentra implantado en Famaillá, Tucumán, sede de este estudio de tesis. Se ha propuesto que una colección de tamaño cercano a 40 entradas (Balakrishnan *et al.*, 2000) sería suficiente para posteriormente asociar dicha variabilidad con i.e. potenciales marcadores moleculares (Kumar *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2014). Características ecofisiológicas medidas en esta tesis destacan valores umbrales de algunas variables, por ej. el NT_f y la duración hasta θT_f que, cuando extensa, sugiere asincronía en la emergencia y mortalidad de los tallos.
- ii. Mejorar la comprensión del efecto ambiental sobre la fuente-destino temprana y tardía en su rol de regulador de la concentración de sacarosa, particularmente precocidad. Por ej. indagar en el efecto de la temperatura durante las fases tempranas protocolizando genotipos previamente caracterizados en condiciones potenciales y dirigiendo estudios en ambientes contrastantes en términos de temperatura (i.e. Salta, Jujuy, NEA).
- iii. Mejorar la comprensión del efecto de prácticas de manejo agronómico. Por ejemplo, diferentes espaciamientos entre surcos y diseños espaciales (e.g. doble surco), fertilizaciones tempranas pueden modificar la FDe alterando por ende S_i .
- iv. Identificar los mecanismos involucrados en la asincronía en la generación y en la mortalidad de tallos. Genotipos con menores valores de θT_f serían más sincrónicos en la generación y mortalidad de tallos, característica que permitiría el estableciendo temprano de una mayor proporción de tallos primarios (Bell y Garside, 2005).

- v. Indagar en procesos de captura de luz temprano, no solo en términos de cantidad de radiación sino de su atenuación en el canopeo. En caña de azúcar, no existen antecedentes acerca de los efectos de la calidad de luz (e.g. relación rojo/rojo-lejano) sobre la mortalidad de tallos (Evers *et al.*, 2006; Evers *et al.*, 2007; Toyota *et al.*, 2015).
- vi. Evaluar aspectos moleculares como la expresión de genes involucrados en la senescencia (Panavas *et al.*, 1999; Grene, 2002) o proteínas involucradas en la respuesta al estrés (Melchiorre *et al.*, 2008) durante la fase de macollaje y mortalidad de tallos.
- vii. Corroborar si persiste la estrecha asociación entre el estado fenológico alrededor de 14 hojas y θT_f . De corroborarse dicha asociación, sería posible identificar de manera práctica y rápida el momento en que debe ser cuantificada el azúcar inicial.
- viii. Indagar en la variabilidad genotípica y cuantificar la heredabilidad de θT_f (Visscher *et al.*, 2008). Los resultados de este trabajo sugieren que θT_f es un carácter genotípico relacionado con la precocidad, lo cual sugiere que una presión de selección dirigida en fases tempranas cercanas al fin del macollaje permitiría mejorar por precocidad madurativa y adelantar la fase lineal de acumulación de biomasa. Esto, por ende, permitiría incrementar la captura de radiación solar en zonas subtropicales y mejorar potencialmente el rendimiento en azúcar.

BIBLIOGRAFÍA

- Acreche, M.M. and A.H. Valeiro, 2013. Greenhouse gasses emissions and energy balances of a non-vertically integrated sugar and ethanol supply chain: A case study in Argentina. *Energy* 54: 146-154.
- Acreche, M.M., J.V. Saez and J. Chalco Vera, 2015. Physiological bases of genetic gains in sugarcane yield in Argentina. *Field Crops Research* 175: 80-86.
- Aitken, K., P. Jackson and C. McIntyre, 2006. Quantitative trait loci identified for sugar related traits in a sugarcane (*Saccharum* spp.) cultivar × *Saccharum officinarum* population. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 112: 1306-1317.
- Aitken, K.S., S. Hermann, K. Karno, G.D. Bonnett, *et al.*, 2008. Genetic control of yield related stalk traits in sugarcane. *Theoretical and Applied Genetics* 117: 1191-1203.
- Almeida, A.C.D.S., J.L. Souza, I. Teodoro, G.V.S. Barbosa, *et al.*, 2008. Desenvolvimento vegetativo e produção de variedades de cana-de-açúcar em relação à disponibilidade hídrica e unidades térmicas. *Ciência e Agrotecnologia* 32: 1441-1448.
- Alonso-Pippo, W., C.A. Luengo, J. Koehlinger, P. Garzone, *et al.*, 2008. Sugarcane energy use: The Cuban case. *Energy Policy* 36: 2163-2181.
- Allison, J.C.S., N.W. Pammenter and R.J. Haslam, 2007. Why does sugarcane (*Saccharum* sp. hybrid) grow slowly? *South African Journal of Botany* 73: 546-551.
- Andrade, F.H., 1995. Analysis of growth and yield of maize, sunflower and soybean grown at Balcarce, Argentina. *Field Crops Research* 41: 1-12.
- Andrade, F.H., A.G. Cirilo, S. Uhart y M.E. Otegui, 1996. Ecofisiología del cultivo de maíz. *La Barrosa, Balcarce*, 292 pp.
- Andrade, F.H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, *et al.*, 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science* 39: 453-459.
- Andrade, F.H., 2011. La tecnología y la producción agrícola: El pasado y los actuales desafíos. Ediciones INTA, Balcarce, 42 pp.
- Anschau, R.A., N. Flores Marco, E.M. Carballo y J. Hilbert, 2009. Evaluación del potencial agroecológico de caña de azúcar en Argentina para la producción de biocombustibles. *Revista Lebre* 1: 133-152.
- Arf, O., V.D.N. Nascimento, R.A.F. Rodrigues, R.D.C.F. Alvarez, *et al.*, 2012. Uso de etil-trinexapac em cultivares de arroz de terras altas. *Pesquisa Agropecuária Tropical* 42: 150-158.
- Balakrishnan, R., N.V. Nair and T.V. Sreenivasan, 2000. A method for establishing a core collection of *Saccharum officinarum* L. germplasm based on quantitative-morphological data. *Genetic Resources and Crop Evolution* 47: 1-9.
- Balzarini, M.G., L. Gonzalez, M. Tablada, F. Casanoves, *et al.*, 2008. Infostat. Manual del Usuario. Editorial Brujas, Córdoba, 336 pp.
- Basnayake, J., P.A. Jackson, N.G. Inman-Bamber and P. Lakshmanan, 2012. Sugarcane for water-limited environments. Genetic variation in cane yield and sugar content in response to water stress. *Journal of Experimental Botany* 63: 6023-6033.
- Battie Laclau, P. and J.P. Laclau, 2009. Growth of the whole root system for a plant crop of sugarcane under rainfed and irrigated environments in Brazil. *Field Crops Research* 114: 351-360.

- Beeharry, R.P., 1996. Extended sugarcane biomass utilisation for exportable electricity production in Mauritius. *Biomass and Bioenergy* 11: 441-449.
- Begenesic, F. y C. Pacale, 2010. Bioenergía para el desarrollo sostenible. Políticas públicas sobre biocombustibles y su relación con la seguridad alimentaria en Argentina. Fao. Roma, FAO, 117 pp.
- Bell, M.J. and A.L. Garside, 2005. Shoot and stalk dynamics and the yield of sugarcane crops in tropical and subtropical Queensland, Australia. *Field Crops Research* 92: 231-248.
- Berding, N. and A.P. Hurney, 2005. Flowering and lodging, physiological-based traits affecting cane and sugar yield: What do we know of their control mechanisms and how do we manage them? *Field Crops Research* 92: 261-275.
- Birch, C.J., J. Vos, J. Kiniry, H.J. Bos, *et al.*, 1998. Phyllochron responds to acclimation to temperature and irradiance in maize. *Field Crops Research* 59: 187-200.
- Birch, R.G., 2013. Sugarcane Biotechnology: Axenic Culture, Gene Transfer, and Transgene Expression. In Paul H. Moore and Frederik C. Botha (Eds.): *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology*. John Wiley & Sons Ltd, pp. 645-681.
- Bocci, E., A. Di Carlo and D. Marcelo, 2009. Power plant perspectives for sugarcane mills. *Energy* 34: 689-698.
- Bonhomme, R., 2000. Bases and limits to using 'degree-day' units. *European Journal of Agronomy* 13: 1-10.
- Bonnett, G.D., 1998. Rate of leaf appearance in sugarcane, including a comparison of a range of varieties. *Australian Journal of Plant Physiology* 25: 829-834.
- Bonnett, G.D., B. Salter, N. Berding and A.P. Hurney, 2005. Environmental stimuli promoting sucker initiation in sugarcane. *Field Crops Research* 92: 219-230.
- Bonnett, G.D., M.L. Hewitt and D. Glassop, 2006. Effects of high temperature on the growth and composition of sugarcane internodes. *Australian Journal of Agricultural Research* 57: 1087-1095.
- Bonnett, G.D., 2013. Developmental Stages (Phenology). In P. H. Moore and F. C. Botha (Eds.): *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology*. John Wiley & Sons Ltd, pp. 35-53.
- Borrás, L. and M.E. Otegui, 2001. Maize kernel weight response to postflowering source - Sink ratio. *Crop Science* 41: 1816-1822.
- Borrás, L., G.A. Slafer and M.E. Otegui, 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86: 131-146.
- Botha, F.C. and K.G. Black, 2000. Sucrose phosphate synthase and sucrose synthase activity during maturation of internodal tissue in sugarcane. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 81-85.
- Botha, F.C., P. Lakshmanan, A. O'Connell and P.H. Moore, 2013. Hormones and Growth Regulators. In Paul H. Moore and Frederik C. Botha (Eds.): *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology*. John Wiley & Sons Ltd, pp. 331-377.
- Botha, F.C. and P.H. Moore, 2013. Biomass and Bioenergy. In Paul H. Moore and Frederik C. Botha (Eds.): *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology*. John Wiley & Sons Ltd, pp. 521-540.
- Campbell, J.A., M.J. Robertson and C.P.L. Grof, 1998. Temperature effects on node appearance in sugarcane. *Australian Journal of Plant Physiology* 25: 815-818.

- Cantagallo, J.E., D. Medan and A.J. Hall, 2004. Grain number in sunflower as affected by shading during floret growth, anthesis and grain setting. *Field Crops Research* 85: 191-202.
- Caputo, M.M., M.A. De Silva, E.G.F. De Beauclair and G.J.C. De Gava, 2007. Sugarcane sucrose accumulation, productivity and flowering using plant regulators. *Interciencia* 32: 834-840.
- Cardozo, N.P. and P.C. Sentelhas, 2013. Climatic effects on sugarcane ripening under the influence of cultivars and crop age. *Scientia Agricola* 70: 449-456.
- Cardozo, N.P., P.C. Sentelhas, A.R. Panosso and A.S. Ferraudo, 2014. Multivariate analysis of the temporal variability of sugarcane ripening in south-eastern Brazil. *Crop and Pasture Science* 65: 300-310.
- Carson, D.L., B.I. Hockett and F.C. Botha, 2002. Sugarcane ESTs differentially expressed in immature and maturing internodal tissue. *Plant Science* 162: 289-300.
- Casal, J.J., R.A. Sánchez and V.A. Deregibus, 1987. Tillering responses of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far-red ratio typical of sparse canopies. *Journal of Experimental Botany* 38: 1432-1439.
- Casal, J.J., R.A. Sánchez and D. Gibson, 1990. The significance of changes in the red/far-red ratio, associated with either neighbour plants or twilight, for tillering in *Lolium multiflorum* Lam. *New Phytologist* 116: 565-572.
- Casu, R.E., C.P.L. Grof, A.L. Rae, C.L. McIntyre, *et al.*, 2003. Identification of a novel sugar transporter homologue strongly expressed in maturing stem vascular tissues of sugarcane by expressed sequence tag and microarray analysis. *Plant Molecular Biology* 52: 371-386.
- Casu, R.E., C.M. Dimmock, S.C. Chapman, C.P. Grof, *et al.*, 2004. Identification of differentially expressed transcripts from maturing stem of sugarcane by in silico analysis of stem expressed sequence tags and gene expression profiling. *Plant Mol Biol* 54.
- Cock, J.H., 2003. Sugarcane growth and development. *International Sugar Journal* 105: 540-552.
- Collavino, N.G., M.I. Pocovi, F.M. Locatelli, M.G. Pacheco, *et al.*, 2008. Aplicación de técnicas isoenzimáticas y moleculares en el programa de mejoramiento genético de caña de azúcar. *Revista de Información sobre Investigación y Desarrollo Agropecuario* 10: 6-9.
- Cooper, R.B. and R. Storey, 2006. Plant growth regulation compositions and methods using gibberellin biosynthesis inhibitor combinations. Google Patents. <<https://www.google.com/patents/US7135435>>. Consultada el 03/05/2016.
- Costilla, D.D., M.E. Arias, M.B. García, N. Delgado, *et al.*, 2013. Descripción botánica y registro de las variedades de caña de azúcar (*Saccharum spp.*) TUCCP 77-42, RA 87-3 y LCP 85-384, en el Registro Nacional de Cultivares de la República Argentina. *Revista industrial y agrícola de Tucumán* 90: 51-55.
- Cox, M.C., D.M. Hogarth and P.B. Hansen, 1994. Breeding and selection for high early season sugar content in a sugarcane (*Saccharum spp.* hybrids) improvement program. *Australian Journal of Agricultural Research* 45: 1569-1575.
- Cox, M.C., D.R. Ridge and B. Hussey, 1998. Optimum time of harvest for high early CCS sugar varieties. *Proc. Aust. Soc. Sugar Cane Technol* 20: 218-223.

- Cuenya, M.I., E.R. Chavanne, S. Ostengo, M.A. Espinosa, *et al.*, 2005. Variedades de caña de azúcar en Tucumán: Estimación de su distribución en el área de cultivo en la campaña 2004/2005. *Avance Agroindustrial* 26: 8-12.
- Chagas, M.F., R.O. Bordonal, O. Cavalett, J.L.N. Carvalho, *et al.*, 2016. Environmental and economic impacts of different sugarcane production systems in the ethanol biorefinery. *Biofuels, Bioproducts and Biorefining* 10: 89-106.
- Choe, H.-T. and D.J. Cosgrove, 2010. Expansins as agents in hormone action. In Peter J. Davies (Eds.): *Plant Hormones: Biosynthesis, signal transduction, action*. Springer Netherlands, pp. 262-281.
- Di Rienzo, J.A., R. Macchiavelli y F. Casanoves, 2012. Modelos lineales mixtos: aplicaciones en InfoStat. Grupo Infostat, Córdoba, 193 pp.
- Dos Santos, L.V., M.C. De Barros Grassi, J.C.M. Gallardo, R.A.S. Pirolla, *et al.*, 2016. Second-Generation Ethanol: The Need is Becoming a Reality. *Industrial Biotechnology* 12: 40-57.
- Doule, R. and N. Balasundaram, 2004. Genetic variability in fibre and related characters for selection of sugarcane. *Sugar Tech* 6: 73-75.
- Eastin, J.D., F.A. Haskins, C.Y. Sullivan and A.H.M.V. Bavel, 1969. Physiological aspects of crop yield. American Society of Agronomy and American Crop Science Society, Madison, 396 pp.
- Ebrahim, M.K.H., G. Vogg, M.N.E.H. Osman and E. Komor, 1998. Photosynthetic performance and adaptation of sugarcane at suboptimal temperatures. *Journal of Plant Physiology* 153: 587-592.
- Edme, S.J., J.D. Miller, B. Glaz, P.Y.P. Tai, *et al.*, 2005. Genetic contribution to yield gains in the Florida sugarcane industry across 33 years. *Crop Sci* 45: 92-97.
- Eggleston, G., B. Legendre and T. Tew, 2004. Indicators of freeze-damaged sugarcane varieties which can predict processing problems. *Food Chemistry* 87: 119-133.
- Elibox, W., 2012a. Earliness of sugar accumulation and maturity in modern sugarcane (*Saccharum spp.* hybrids) clones in the humid tropics. *Tropical Agriculture* 89: 65-77.
- Elibox, W., 2012b. Determination of the feasibility of commencing the sugarcane (*Saccharum spp.* hybrids) harvest season in Barbados in January (start of the dry season) instead of the traditional time (mid-February). *Tropical Agriculture* 89: 199-204.
- Ensinas, A.V., M. Modesto, S.A. Nebra and L. Serra, 2009. Reduction of irreversibility generation in sugar and ethanol production from sugarcane. *Energy* 34: 680-688.
- Espindula, M.C., V.S. Rocha, J.A.S. Grossi, M.A. Souza, *et al.*, 2009. Use of growth retardants in wheat. *Planta Daninha* 27: 379-387.
- Evers, J.B., J. Vos, B. Andrieu and P.C. Struik, 2006. Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red:far-red ratio. *Annals of Botany* 97: 649-658.
- Evers, J.B., J. Vos, M. Chelle, B. Andrieu, *et al.*, 2007. Simulating the effects of localized red:far-red ratio on tillering in spring wheat (*Triticum aestivum*) using a three-dimensional virtual plant model. *New Phytologist* 176: 325-336.
- Fandos, C., J. Scandaliaris, P. Scandaliaris, F. Soria, *et al.*, 2010. Estimación de superficie con caña de azúcar y producción de materia prima y azúcar para la zafra 2010 en Tucumán. *Reporte agroindustrial: Estadísticas y márgenes de cultivos tucumanos* 39: 1-12.

- Fandos, C., J. Scandaliaris, P. Scandaliaris, F. Soria, *et al.*, 2011. Área ocupada con caña de azúcar y producción de caña de azúcar y azúcar para la zafra 2011 en Tucumán. Reporte agroindustrial: Estadísticas y márgenes de cultivos tucumanos 53: 1-14.
- Felipe, A., R.A. Sopena y J.R. Pedraza, 2011. Efectos de las heladas en Tucumán sobre la calidad fabril de la caña de azúcar. Zafras 2009 y 2010. Ciencia y Tecnología de los Cultivos Industriales 1: 61-64.
- Ferraro, D.O., D.E. Rivero and C.M. Ghersa, 2009. An analysis of the factors that influence sugarcane yield in Northern Argentina using classification and regression trees. Field Crops Research 112: 149-157.
- Ferreira Junior, R.A., J.L. De Souza, G.B. Lyra, J.F. Escobedo, *et al.*, 2015. Energy conversion efficiency in sugarcane under two row spacings in northeast of Brazil. Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental 19: 741-747.
- Fischer, R.A., 2015. Definitions and determination of crop yield, yield gaps, and of rates of change. Field Crops Research 182: 9-18.
- Fogliata, F.A., 1970. Experiencias de fertilización efectuadas en la Argentina. La industria azucarera 75: 87-97.
- Fogliata, F.A., 1995. Agronomía de la caña de azúcar. Ediciones El Graduado, San Miguel de Tucumán, 1451 pp.
- Gilbert, R.A., J.J.M. Shine, J.D. Miller, R.W. Rice, *et al.*, 2006. The effect of genotype, environment and time of harvest on sugarcane yields in Florida, USA. Field Crops Research 95: 156-170.
- Gilbert, R.A., C.R. Rainbolt, D.R. Morris and J.M. Mccray, 2008. Sugarcane growth and yield responses to a 3-month summer flood. Agricultural Water Management 95: 283-291.
- Glassop, D., U. Roessner, A. Bacic and G.D. Bonnett, 2007. Changes in the sugarcane metabolome with stem development. Are they related to sucrose accumulation? Plant and Cell Physiology 48: 573-584.
- Glasziou, K.T., 1960. Accumulation and transformation of sugars in sugar cane stalks. Plant Physiol. 35: 895-901.
- Glasziou, K.T., 1961. Accumulation & transformation of sugars in stalks of sugar cane. Origin of glucose & fructose in the inner space. Plant Physiol. 36: 175-179.
- Goldemberg, J., S.T. Coelho and P. Guardabassi, 2008. The sustainability of ethanol production from sugarcane. Energy Policy 36: 2086-2097.
- Gomathi, R. and P. Thandapani, 2004. Sugar metabolism and carbon partitioning of sugarcane genotypes under salinity stress condition. Sugar Tech 6: 151-158.
- Gomathi, R., S. Vasantha, S. Venkataramana, P.N. Gururaja Rao, *et al.*, 2015. Response of sugarcane to abiotic stresses and management. In A. K. Tiwari, *et al.* (Eds.): Current Status of Sugarcane Research in India. Nova Science Publishers, Inc., pp. 55-87.
- Gouy, M., D. Luquet, L. Rouan, J.F. Martiné, *et al.*, 2015. Site and *Saccharum spontaneum* introgression level drive sugarcane yield component traits and their impact on sucrose yield in contrasted radiation and thermal conditions in La Réunion. Field Crops Research 171: 99-108.
- Grantz, D.A., 1989. Effect of cool temperatures on photosynthesis and stomatal conductance in field-grown sugarcane in Hawaii. Field Crops Research 22: 143-155.

- Gravois, K.A., S.B. Milligan and F.A. Martin, 1991. Indirect selection for increased sucrose yield in early sugarcane testing stages. *Field Crops Research* 26: 67-73.
- Greene, R., 2002. Oxidative Stress and Acclimation Mechanisms in Plants. In *The Arabidopsis Book*, 1: 0-20. Doi: e0036; <<http://dx.doi.org/10.1199/tab.0036.1>>.
- Grof, C.P.L., J.A. Campbell, O. Kravchuk, C.J. Lambrides, *et al.*, 2010. Temperature effect on carbon partitioning in two commercial cultivars of sugarcane. *Functional Plant Biology* 37: 334-341.
- Grof, C.P.L., C.S. Byrt and J.W. Patrick, 2013. Phloem Transport of Resources. In Paul H. Moore and Frederik C. Botha (Eds.): *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology*. John Wiley & Sons Ltd, pp. 267-305.
- Gutiérrez-Miceli, F.A., C. Arias-Castro, L. Dendooven, R. Méndez-Salas, *et al.*, 2002. Regulación Enzimática de la Acumulación de Sacarosa en Plantas de Caña de Azúcar (*Saccharum spp*). *Agrociencia* 36: 411-419.
- Gutiérrez-Miceli, F.A., R. Morales-Torres, Y. De Jesús Espinosa-Castañeda, R. Rincón-Rosales, *et al.*, 2004. Effects of partial defoliation on sucrose accumulation, enzyme activity and agronomic parameters in sugar cane (*Saccharum spp.*). *Journal of Agronomy and Crop Science* 190: 256-261.
- Gutiérrez-Miceli, F.A., M.A. Rodríguez-Mendiola, N. Ochoa-Alejo, R. Méndez-Salas, *et al.*, 2005. Sucrose accumulation and enzyme activities in callus culture of sugarcane. *Biologia Plantarum* 49: 475-479.
- Hanauer, J.G., N.A. Streck, J.A. Langner, B. Kräulich, *et al.*, 2014. Leaf development and growth, and yield of sugarcane clones from plant crop and ratoon crop. *Bioscience Journal* 30: 1077-1086.
- Hartt, C.E. and H.P. Kortschak, 1967. Translocation of ¹⁴C in the sugarcane plant during the day and night. *Plant Physiol.* 42: 89-94.
- Hawker, J.S. and M.D. Hatch, 1965. Mechanism of sugar storage by mature stem tissue of sugarcane. *Physiologia Plantarum* 18: 444-453.
- Hotelling, H., 1936. Relations between two sets of variates. *Biometrika* 28: 321-377.
- Inase, 2015. Instituto Nacional de Semillas - Catálogo Nacional de Cultivares - Reg. N° 11539, 11540, 11541, 15722 y 15724. 23 Noviembre 2015.
- Infostat, 2014. Infostat programa de cómputos, versión 2014. Grupo Infostat/FCA. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- Inman-Bamber, N.G., 1991. A growth model for sugar-cane based on a simple carbon balance and the CERES-Maize water balance. *South African Journal of Plant and Soil* 8: 93-99.
- Inman-Bamber, N.G., 1994. Temperature and seasonal effects on canopy development and light interception of sugarcane. *Field Crops Research* 36: 41-51.
- Inman-Bamber, N.G., 1995. Automatic plant extension measurement in sugarcane in relation to temperature and soil moisture. *Field Crops Research* 42: 135-142.
- Inman-Bamber, N.G., R.C. Muchow and M.J. Robertson, 2002. Dry matter partitioning of sugarcane in Australia and South Africa. *Field Crops Research* 76: 71-84.
- Inman-Bamber, N.G., 2004. Sugarcane water stress criteria for irrigation and drying off. *Field Crops Research* 89: 107-122.
- Inman-Bamber, N.G., G.D. Bonnett, D.M. Smith and P.J. Thorburn, 2005. Sugarcane Physiology: Integrating from cell to crop to advance sugarcane production. *Field Crops Research* 92: 115-117.

- Inman-Bamber, N.G., G.D. Bonnett, M.F. Spillman, M.L. Hewitt, *et al.*, 2008. Increasing sucrose accumulation in sugarcane by manipulating leaf extension and photosynthesis with irrigation. *Australian Journal of Agricultural Research* 59: 13-26.
- Inman-Bamber, N.G., G.D. Bonnett, M.F. Spillman, M.L. Hewitt, *et al.*, 2009. Source-sink differences in genotypes and water regimes influencing sucrose accumulation in sugarcane stalks. *Crop and Pasture Science* 60: 316-327.
- Inman-Bamber, N.G., G.D. Bonnett, M.F. Spillman, M.H. Hewitt, *et al.*, 2010. Sucrose accumulation in sugarcane is influenced by temperature and genotype through the carbon source-sink balance. *Crop and Pasture Science* 61: 111-121.
- Inman-Bamber, N.G., P.A. Jackson and M. Hewitt, 2011. Sucrose accumulation in sugarcane stalks does not limit photosynthesis and biomass production. *Crop and Pasture Science* 62: 848-858.
- Inman-Bamber, N.G., 2013. Sugarcane Yields and Yield-Limiting Processes. In Paul H. Moore and Frederik C. Botha (Eds.): *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology*. John Wiley & Sons Ltd, pp. 579-600.
- Irvine, J.E., 1967. Photosynthesis in sugarcane varieties under field conditions. *Crop Science* 7: 297-300.
- Irvine, J.E., 1975. Relations of photosynthetic rates and leaf and canopy characters to sugarcane yield. *Crop Science* 15: 671-676.
- Jackson, P., M. Robertson, M. Cooper and G. Hammer, 1996. The role of physiological understanding in plant breeding; from a breeding perspective. *Field Crops Research* 49: 11-37.
- Jackson, P.A., 2005. Breeding for improved sugar content in sugarcane. *Field Crops Research* 92: 277-290.
- Jandel, S., 1991. Table curve V. 3.0. User's manual version 3.0 AISN software. Jandel Scientific, Corte Madera, CA.
- Johnson, F.X., J. Woods, F. Rosillo-Calle, G. Brown, *et al.*, 2007. Cane energy for sustainable development and economic competitiveness in Southern Africa. *Proceedings International Society of Sugar Cane Technologists*. International Society of Sugar Cane Technologists. Durban, 26: 1246-1254.
- Kaitaniemi, P. and T. Honkanen, 1996. Simulating source-sink control of carbon and nutrient translocation in a modular plant. *Ecological Modelling* 88: 227-240.
- Kamat, D. and J. Singh, 2001. Variability in sugarcane under rainfed condition. *Sugar Tech* 3: 65-67.
- Kang, M.S., J.D. Miller, P.Y.P. Tai, J.L. Dean, *et al.*, 1987. Implications of confounding of genotype \times year and genotype \times crop effects in sugarcane. *Field Crops Research* 15: 349-355.
- Kang, M.S., O. Sosa and J.D. Miller, 1990. Genetic variation and advance for rind hardness, flowering and sugar yield traits in sugarcane. *Field Crops Research* 23: 69-73.
- Kapur, R., S.K. Duttamajumder and K. Krishna Rao, 2011. A breeder's perspective on the tiller dynamics in sugarcane. *Current Science* 100: 183-189.
- Khatiwada, D., B.K. Venkata, S. Silveira and F.X. Johnson, 2016. Energy and GHG balances of ethanol production from cane molasses in Indonesia. *Applied Energy* 164: 756-768.

- Kiniry, J.R., C.R. Tischler and G.A. Van Esbroeck, 1999. Radiation use efficiency and leaf CO₂ exchange for diverse C₄ grasses. *Biomass and Bioenergy* 17: 95-112.
- Kiniry, J.R., C.E. Simpson, A.M. Schubert and J.D. Reed, 2005. Peanut leaf area index, light interception, radiation use efficiency, and harvest index at three sites in Texas. *Field Crops Research* 91: 297-306.
- Koch, K., 2004. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Current Opinion in Plant Biology* 7: 235-246.
- Komor, E., 2000. The physiology of sucrose storage in sugarcane. *Developments in Crop Science* 26: 35-53.
- Kumar, P., V.K. Gupta, A.K. Misra, D.R. Modi, *et al.*, 2009. Potential of molecular markers in plant biotechnology. *Plant Omics* 2: 141.
- Lalonde, S., M. Tegeder, M. Throne-Holst, W.B. Frommer, *et al.*, 2003. Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. *Plant, Cell and Environment* 26: 37-56.
- Lancashire, P.D., H. Bleiholder, T.V.D. Boom, P. Langelüddeke, *et al.*, 1991. A uniform decimal code for growth stages of crops and weeds. *Annals of Applied Biology* 119: 561-601.
- Legendre, B.L. and D.M. Burner, 1995. Biomass production of sugarcane cultivars and early-generation hybrids. *Biomass and Bioenergy* 8: 55-61.
- Leite, G.H.P. e C.A.C. Crusciol, 2008. Reguladores vegetais no desenvolvimento e produtividade da cana-de-açúcar. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 43: 995-1001.
- Leite, G.H.P., C.A.C. Crusciol, M.D.A. Silva e W.G. Venturini Filho, 2008. Reguladores vegetais e qualidade tecnológica da cana-de-açúcar em meio de safra. *Ciência e Agrotecnologia* 32: 1843-1850.
- Leite, G.H.P., C.A.C. Crusciol, G.P.P. Lima e M.A. Silva, 2009. Reguladores vegetais e atividade de invertases em cana-de-açúcar em meio de safra. *Ciência Rural, Santa Maria*, 39: 718-725.
- Leite, G.H.P., C.A.C. Crusciol, G.F.D. Siqueira e M.D.A. Silva, 2010. Qualidade tecnológica em diferentes porções do colmo e produtividade da cana-de-açúcar sob efeito de maturadores. *Bragantia* 69: 861-870.
- Leite, G.H.P., C.A.C. Crusciol, M.A. Silva and G.P.P. Lima, 2011. Invertases enzymes activity and sucrose accumulation in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) under effect the potassium nitrate, ethephon and ethyl-trinexapac. *Ciencia e Agrotecnologia* 35: 649-656.
- Li, Y.R., 2004. Beneficial effects of ethephon application on sugarcane under sub-tropical climate of China. *Sugar Tech* 6: 235-240.
- Lingle, S.E. and R.C. Smith, 1991. Sucrose metabolism related to growth and ripening in sugarcane internodes. *Crop Sci* 31: 172-177.
- Lingle, S.E. and J.E. Irvine, 1994. Sucrose synthase and natural ripening in sugarcane. *Crop Science* 34: 1279-1283.
- Lingle, S.E., 1997. Seasonal internode development and sugar metabolism in sugarcane. *Crop Science* 37: 1222-1227.
- Lingle, S.E., 1999. Sugar metabolism during growth and development in sugarcane internodes. *Crop Science* 39: 480-486.
- Lingle, S.E. and J.M. Dyer, 2001. Cloning and expression of sucrose synthase-1 cDNA from sugarcane. *Journal of Plant Physiology* 158: 129-131.
- Lingle, S.E. and T.L. Tew, 2008. A comparison of growth and sucrose metabolism in sugarcane germplasm from Louisiana and Hawaii. *Crop Science* 48: 1155-1163.

- Lingle, S.E., R.P. Viator, R.M. Johnson, T.L. Tew, *et al.*, 2009. Recurrent selection for sucrose content has altered growth and sugar accumulation in sugarcane. *Field Crops Research* 113: 306-311.
- Lingle, S.E., R.M. Johnson, T.L. Tew and R.P. Viator, 2010. Changes in juice quality and sugarcane yield with recurrent selection for sucrose. *Field Crops Research* 118: 152-157.
- Liu, D.L., G. Kingston and T.A. Bull, 1998. A new technique for determining the thermal parameters of phenological development in sugarcane, including suboptimum and supra-optimum temperature regimes. *Agricultural and Forest Meteorology* 90: 119-139.
- Liu, X.-L., H.-B. Liu, L. Ma, L. Xu-Juan, *et al.*, 2014. Construction of sugarcane hybrids core collection by using stepwise clustering sampling approach with molecular marker data. *Acta Agron Sin* 40: 1885-1894
- Lozanoff, J., S. Heinichen, G. Machi y E. Risso, 2007. Revisión de tecnologías para la producción de biocombustibles en países emergentes. Secretaría De Gabinete. Jefatura De Gabinete De Ministros: Observatorio De Políticas Públicas. <<http://www.sgp.gob.ar/contenidos/ag/paginas/opp/publicaciones.html>>. Consultada el 10/11/2011.
- Mamet, L.D., R. Domaingue and F. Cheeroo-Nayamuth, 1996. Research and development on earliness of ripening of sugarcane (*Saccharum* spp.) at the Mauritius sugar industry research institute. Proceedings of the South African Sugar Technologists Association. Mauritius Sugar Industry Research Institute. Mauritius, 70: 106-110.
- Mamet, L.D. and N.W. Galwey, 1999. A relationship between stalk elongation and earliness of ripening in sugarcane. *Experimental Agriculture* 35: 283-291.
- Marcelis, L.F.M., 1996. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany* 47: 1281-1291.
- Marchiori, P.E.R., E.C. Machado and R.V. Ribeiro, 2014. Photosynthetic limitations imposed by self-shading in field-grown sugarcane varieties. *Field Crops Research* 155: 30-37.
- Mariotti, J.A., 2001. Selection for sugar cane yield and quality components in subtropical climates. *International Sugar Journal* 103: 418-423.
- Mariotti, J.A., 2004. Research, competitiveness and challenges of sugar cane production in Tucumán, Argentina. *International Sugar Journal* 106: 682-683.
- Mariotti, J.A., R.A. Sopena, E. Ullivarri, A.M. Rago, *et al.*, 2006. Breeding and sustainable crop management as the basis for competitiveness of sugar cane production in Argentina. *Sugar Tech* 8: 217-223.
- Matsuoka, S. and R. Stolf, 2012. Sugarcane tillering and ratooning: Key factors for a profitable cropping. In J. F. Goncalves and K. D. Correia (Eds.): *Sugarcane: Production, Cultivation and Uses*. Nova Science Publishers, Inc., pp. 137-158.
- McCormick, A.J., M.D. Cramer and D.A. Watt, 2006. Sink strength regulates photosynthesis in sugarcane. *New Phytologist* 171: 759-770.
- McCormick, A.J., M.D. Cramer and D.A. Watt, 2008a. Culm sucrose accumulation promotes physiological decline of mature leaves in ripening sugarcane. *Field Crops Research* 108: 250-258.
- McCormick, A.J., M.D. Cramer and D.A. Watt, 2008b. Regulation of photosynthesis by sugars in sugarcane leaves. *Journal of Plant Physiology* 165: 1817-1829.

- McCormick, A.J., M.D. Cramer and D.A. Watt, 2008c. Changes in photosynthetic rates and gene expression of leaves during a source-sink perturbation in sugarcane. *Annals of Botany* 101: 1–14.
- McCormick, A.J., D.A. Watt and M.D. Cramer, 2009. Supply and demand: Sink regulation of sugar accumulation in sugarcane. *Journal of Experimental Botany* 60: 357-364.
- Meade, G.P. and J.C.P. Chen, 1977. Cane sugar handbook: A manual for cane sugar manufacturers and their chemists. New York, 947 pp.
- Meinzer, F. and J. Zhu, 1998. Nitrogen stress reduces the efficiency of the C4 CO₂ concentrating system, and therefore quantum yield, in *Saccharum* (sugarcane) species. *Journal of Experimental Botany* 49: 1227-1234.
- Mejía Álvarez, C.M., 2014. Efecto del trinexapac-etil sobre la maduración de la caña de azúcar (*Saccharum* spp.), variedad CC 85-92 en el valle del río Cauca. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Coordinación General de Posgrados. Medellín, Colombia, Universidad Nacional de Colombia. Magister en Ciencias Agrarias: 101.
- Melchiorre, M., G.N. Robert, V. Trippi, R. Racca, *et al.*, 2008. Superoxide dismutase and glutathione reductase overexpression in wheat protoplast: photooxidative stress tolerance and changes in cellular redox state. *Plant Growth Regulation* 57: 57-68.
- Milligan, S.B., K.A. Gravois, K.P. Bischoff and F.A. Martin, 1990. Crop effects on genetic relationships among sugarcane traits. *Crop Science* 30: 927-931.
- Milligan, S.B., F.A. Martin, K.P. Bischoff, E.O. Quebedeaux, *et al.*, 1994. Registration of LCP 85-384 sugarcane. *Crop Science* 34: 819-820.
- Ming, R., P.H. Moore, K.K. Wu, A. D'Hont, *et al.*, 2006. Sugarcane improvement through breeding and biotechnology. In Purdue University USA (Eds.): *Plant Breeding Review*. John Wiley and Sons, Inc., pp. 15-118
- Monteith, J.L., 1969. Light interception and radiative exchange in crop stands. In J.D. Eastin, *et al.* (Eds.): *Physiological aspects of crop yield*. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, pp. 89-115.
- Monteith, J.L., 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of applied ecology* 9: 747-766.
- Moore, P.H., 1995. Temporal and spatial regulation of sucrose accumulation in the sugarcane stem. *Functional Plant Biology* 22: 661-679.
- Moore, P.H., 2005. Integration of sucrose accumulation processes across hierarchical scales: towards developing an understanding of the gene-to-crop continuum. *Field Crops Research* 92: 119-135.
- Moore, P.H. and F.C. Botha, 2013. Sugarcane: Physiology, biochemistry, and functional biology. Paul H. Moore and Frederik C. Botha, Iowa, 765 pp.
- Moore, P.H., A.H. Paterson and T. Tew, 2013. Sugarcane: The Crop, the Plant, and Domestication. In Paul H. Moore and Frederik C. Botha (Eds.): *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology*. John Wiley & Sons Ltd, pp. 1-17.
- Muchow, R.C., A.W. Wood, M.F. Spillman, M.J. Robertson, *et al.*, 1993. Field techniques to quantify the yield-determining processes in sugarcane. I. Methodology. *Proceedings of Australian Society of Sugar Cane Technologists*. 15: 336-343.
- Muchow, R.C., 1994. Production of sugarcane: Theory and practice. *Field Crops Research* 38: 121-122.

- Muchow, R.C., M.F. Spillman, A.W. Wood and M.R. Thomas, 1994. Radiation interception and biomass accumulation in a sugarcane crop grown under irrigated tropical conditions. *Australian Journal of Agricultural Research* 45: 37-49.
- Muchow, R.C., M.J. Robertson and A.W. Wood, 1996a. Growth of sugarcane under high input conditions in tropical Australia. II. Sucrose accumulation and commercial yield. *Field Crops Research* 48: 27-36.
- Muchow, R.C., M.J. Robertson, A.W. Wood and B.A. Keating, 1996b. Effect of nitrogen on the time-course of sucrose accumulation in sugarcane. *Field Crops Research* 47: 143-153.
- Núñez, H.M. and H. Önal, 2016. An economic analysis of transportation fuel policies in Brazil: Fuel choice, land use, and environmental impacts. *Energy Economics* 55: 319-331.
- O'leary, G.J., 2000. A review of three sugarcane simulation models with respect to their prediction of sucrose yield. *Field Crops Research* 68: 97-111.
- Pammenter, N.W. and J.C.S. Allison, 2002. Effects of treatments potentially influencing the supply of assimilate on its partitioning in sugarcane. *Journal of Experimental Botany* 53: 123-129.
- Panavas, T., A. Pikula, P.D. Reid, B. Rubinstein, *et al.*, 1999. Identification of senescence-associated genes from daylily petals. *Plant Molecular Biology* 40: 237-248.
- Park, S.E., M. Robertson and N.G. Inman-Bamber, 2005. Decline in the growth of a sugarcane crop with age under high input conditions. *Field Crops Research* 92: 305-320.
- Patrouilleau, R.D., C. Lacoste, P. Yapura and M. Casanovas, 2006. Perspectivas de los biocombustibles en Argentina, con énfasis en etanol de base celulósica. Ediciones Inta. <<http://inta.gob.ar/documentos/perspectivas-de-los-biocombustibles-en-argentina-con-enfasis-en-el-etanol-de-base-celulosica>>. Consultada el 05/12/2009.
- Patterson, D.T., 1979. The effects of shading on the growth and photosynthetic capacity of Itchgrass (*Rottboellia exaltata*). *Weed Science* 27: 549-553.
- Paul, M.J. and C.H. Foyer, 2001. Sink regulation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 52.
- Pérez, D., C. Fandos, J. Scandalaris, L. Mazzone, *et al.*, 2007. Estado actual y evolución de la productividad del cultivo de caña de azúcar en Tucumán y el noroeste argentino en el período 1990-2007. *Revista Industrial y Agrícola de Tucumán* 34: 1-15.
- Pérez, D., C. Fandos, V. Paredes, F. Soria, *et al.*, 2008. Zafra azucarera 2008 vs 2007: Superficie implantada, producción, rendimiento, precios y margen bruto en la provincia de Tucumán. *Perspectivas 2009. Reporte agroindustrial: Estadísticas y márgenes de cultivos tucumanos*. San Miguel de Tucumán, EEAOC. 26: 1-5.
- Pocovi, M.I., N.G. Collavino and J.A. Mariotti, 2011. Aspectos de biodiversidad relacionados con la mejora genética de la caña de azúcar (*saccharum spp.*) en Argentina. *Ciencia y Tecnología de los Cultivos Industriales* 1: 11-15.
- Quintero, J.A., M.I. Montoya, O.J. Sánchez, O.H. Giraldo, *et al.*, 2008. Fuel ethanol production from sugarcane and corn: Comparative analysis for a Colombian case. *Energy* 33: 385-399.
- Rae, A.L., C.P.L. Grof, R.E. Casu and G.D. Bonnett, 2005a. Sucrose accumulation in the sugarcane stem: pathways and control points for transport and compartmentation. *Field Crops Research* 92: 159-168.

- Rae, A.L., J.M. Perroux and C.P.L. Grof, 2005b. Sucrose partitioning between vascular bundles and storage parenchyma in the sugarcane stem: a potential role for the ShSUT1 sucrose transporter. *Planta* 220: 817-825.
- Rago, A.M., E. Fernández De Ullivarri, R.A. Sopena, D.P. Fontana, *et al.*, 2008. Caña de Azúcar: Raquitismo de las socas en los cañaverales de Tucumán. *Revista de Información sobre Investigación y Desarrollo Agropecuario, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria* 8: 51-54.
- Robertson, M.J., R.C. Muchow, N.G. Inman-Bamber and A.W. Wood, 1996a. Relationship between biomass and sucrose accumulation by sugarcane. *International Symposium of Sugarcane: Research Towards Efficient and Sustainable Production*. Csiro Division of Tropical Crops and Pastures. Brisbane: 84-86.
- Robertson, M.J., A.W. Wood and R.C. Muchow, 1996b. Growth of sugarcane under high input conditions in tropical Australia. I. Radiation use, biomass accumulation and partitioning. *Field Crops Research* 48: 11-25.
- Robertson, M.J. and R.A. Donaldson, 1998. Changes in the components of cane and sucrose yield in response to drying-off of sugarcane before harvest. *Field Crops Research* 55: 201-208.
- Robertson, M.J., N.G. Inman-Bamber, R.C. Muchow and A.W. Wood, 1999. Physiology and productivity of sugarcane with early and mid-season water deficit. *Field Crops Research* 64: 211-227.
- Romero, E.R., J. Scandaliaris, J. Tonato, M.F.L. Neme, *et al.*, 2005. Emergencia y crecimiento inicial de caña planta de la variedad TUCCP 77-42 en diferentes épocas de plantación. *Revista Industrial y Agrícola de Tucumán* 82: 37-44.
- Rose, S. and F.C. Botha, 2000. Distribution patterns of neutral invertase and sugar content in sugarcane internodal tissues. *Plant Physiology and Biochemistry* 38: 819-824.
- Rossouw, D., S. Bosch, J. Kossmann, F.C. Botha, *et al.*, 2007. Downregulation of neutral invertase activity in sugarcane cell suspension cultures leads to a reduction in respiration and growth and an increase in sucrose accumulation. *Functional Plant Biology* 34: 490-498.
- Sabatier, D., J.-F. Martiné, F. Chiroleu, C. Roussel, *et al.*, 2015. Optimization of sugarcane farming as a multipurpose crop for energy and food production. *GCB Bioenergy* 7: 40-56.
- Sabatier, D.R., C.M. Moon, T.T. Mhora, R.S. Rutherford, *et al.*, 2014. Near-infrared reflectance (NIR) spectroscopy as a highthroughput screening tool for pest and disease resistance in a sugarcane breeding programme. *International Sugar Journal* 116: 580-583.
- Sachdeva, M., S. Bhatia and S.K. Batta, 2011. Sucrose accumulation in sugarcane: A potential target for crop improvement. *Acta Physiologiae Plantarum* 33: 1571-1583.
- Saez, J.V., A. Felipe, R.A. Sopena, C.R.C. Vega, *et al.*, 2011. Dinámica de la acumulación de sacarosa en tallos de caña de azúcar (*saccharum spp.*): Variabilidad genotípica y ambiental. *Ciencia y Tecnología de los Cultivos Industriales* 1: 20-23.
- Sage, R.F., M.M. Peixoto and T.L. Sage, 2013. Photosynthesis in Sugarcane. In P. H. Moore and F. C. Botha (Eds.): *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology*. John Wiley & Sons Ltd, pp. 121-154.

- Salter, B., G.D. Bonnett and R.J. Lawn, 2008. Morphology of young sugarcane stalks produced at different stages of crop development. *Australian Journal of Agricultural Research* 59: 149-156.
- Scandaliaris, J., F.J. Soria y C. Fandos, 2003. Estimación de la superficie cultivada y producción de caña de azúcar para el Noroeste de Argentina. *Eeaoc, et al.* <http://www.eeaoc.org.ar/up-load/upload/I_canianoa_Jul03.pdf>. Consultada el 02/06/2010.
- Shih, S.F. and G.J. Gascho, 1980. Relationships among stalk length, leaf area, and dry biomass of sugarcane. *Agron J* 72: 309-313.
- Shrivastava, A.K., S. Solomon, R.K. Rai, P. Singh, *et al.*, 2014. Physiological Interventions for Enhancing Sugarcane and Sugar Productivity. *Sugar Tech* 17: 215-226.
- Shukla, S.K., 2007. Growth, yield and quality of high sugarcane (*Saccharum officinarum*) genotypes as influenced due to planting seasons and fertility levels. *Indian Journal of Agricultural Sciences* 77: 569-573.
- Sinclair, T.R., R.C. Muchow and L.S. Donald, 1999. Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy* 65: 215-265.
- Sinclair, T.R., R.A. Gilbert, R.E. Perdomo, J.M. Shine Jr., *et al.*, 2004. Sugarcane leaf area development under field conditions in Florida, USA. *Field Crops Research* 88: 171-178.
- Sinclair, T.R., R.A. Gilbert, R.E. Perdomo, J.M. Shine, *et al.*, 2005. Volume of individual internodes of sugarcane stalks. *Field Crops Research* 91: 207-215.
- Singels, A. and C.N. Bezuidenhout, 2002. A new method of simulating dry matter partitioning in the Canegro sugarcane model. *Field Crops Research* 78: 151-164.
- Singels, A. and M.A. Smit, 2002. The effect of row spacing on an irrigated plant crop of sugarcane variety NCO376. *Proceeding of South African Sugar Association. South African Sugar Association. Mount Edgecombe, South Africa*, 76: 94-105.
- Singels, A., R.A. Donaldson and M.A. Smit, 2005a. Improving biomass production and partitioning in sugarcane: theory and practice. *Field Crops Research* 92: 291-303.
- Singels, A., M.A. Smit, K.A. Redshaw and R.A. Donaldson, 2005b. The effect of crop start date, crop class and cultivar on sugarcane canopy development and radiation interception. *Field Crops Research* 92: 249-260.
- Singels, A. and M.A. Smit, 2009. Sugarcane response to row spacing-induced competition for light. *Field Crops Research* 113: 149-155.
- Singels, A. and N.G. Inman-Bamber, 2011. Modelling genetic and environmental control of biomass partitioning at plant and phytomer level of sugarcane grown in controlled environments. *Crop and Pasture Science* 62: 66-81.
- Singels, A., 2013. Crop Models. In Paul H. Moore and Frederik C. Botha (Eds.): *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology*. John Wiley & Sons Ltd., pp. 541-577.
- Singels, A., M. Jones, F. Marin, A. Ruane, *et al.*, 2014. Predicting Climate Change Impacts on Sugarcane Production at Sites in Australia, Brazil and South Africa Using the Canegro Model. *Sugar Tech* 16: 347-355.
- Slafer, G.A. and R. Savin, 1994. Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Research* 37: 39-49.
- Smit, M.A. and A. Singels, 2006. The response of sugarcane canopy development to water stress. *Field Crops Research* 98: 91-97.

- Smit, M.A. and A. Singels, 2007. Quantifying the effects of environment and genotype on stalk elongation rate in sugarcane. *Proceeding of International Society of Sugar Cane Technologist*. South African Sugarcane Research Institute. Mount Edgecombe, 4300, South Africa, 26.
- Smith, A.M. and M. Stitt, 2007. Coordination of carbon supply and plant growth. *Plant, Cell and Environment* 30: 1126-1149.
- Smith, D.M., N.G. Inman-Bamber and P.J. Thorburn, 2005. Growth and function of the sugarcane root system. *Field Crops Research* 92: 169-183.
- Sopena, R.A., P. Benedeti, A. Felipe, J.V. Saez, *et al.*, 2011. Caracterización de los daños por heladas en caña de azúcar en Tucumán en los años 2009 y 2010. *Ciencia y Tecnología de los Cultivos Industriales* 1: 58-61.
- Sopena, R.A., A. Felipe, A. Rago, L.E. Erazzú, *et al.*, 2015. Nuevas variedades de caña de azúcar desarrolladas por el INTA Famaillá. Ediciones INTA. <<http://inta.gov.ar/documentos/nuevas-variedades-de-cana-de-azucar-desarrolladas-por-el-inta-famailla>>. Consultada el 01/04/2016.
- Sweetlove, L.J. and S.A. Hill, 2000. Source metabolism dominates the control of source to sink carbon flux in tuberizing potato plants throughout the diurnal cycle and under a range of environmental conditions. *Plant, Cell & Environment* 23: 523-529.
- Thompson, G.D., 1978. The production of biomass by sugarcane. *Proceedings of The South African Sugar Technologists' Association*. Jun.: 180 - 187.
- Tittonell, P., 2014. Ecological intensification of agriculture-sustainable by nature. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 8: 53-61.
- Toyota, M., N. Tatewaki, M. Morokuma and A. Kusutani, 2015. Tillering responses to high red/ far-red ratio of Four Japanese wheat cultivars. *Plant Production Science* 17: 124-130.
- Uhart, S. and F. Andrade, 1991. Source-sink relationships in maize grown in a cool-temperate area. *Agronomie* 11: 863-875.
- Uhart, S.A. and F.H. Andrade, 1995. Nitrogen and carbon accumulation and remobilization during grain gilling in maize under different source/sink ratios. *Crop Science* 35: 183-190.
- Uys, L., F.C. Botha, J.H.S. Hofmeyr and J.M. Rohwer, 2007. Kinetic model of sucrose accumulation in maturing sugarcane culm tissue. *Phytochemistry* 68: 2375-2392.
- Van Den Wall Bake, J.D., M. Junginger, A. Faaij, T. Poot, *et al.*, 2009. Explaining the experience curve: Cost reductions of Brazilian ethanol from sugarcane. *Biomass and Bioenergy* 33: 644-658.
- Van Dillewijn, C., 1952. Botany of sugarcane. *Chronica Botanica*, Waltham, Mass., 371 pp.
- Van Heerden, P.D.R., R.A. Donaldson, D.A. Watt and A. Singels, 2010. Biomass accumulation in sugarcane: Unravelling the factors underpinning reduced growth phenomena. *Journal of Experimental Botany* 61: 2877-2887.
- Van Heerden, P.D.R., G. Eggleston and R.A. Donaldson, 2013. Ripening and Postharvest Deterioration. In Paul H. Moore and Frederik C. Botha (Eds.): *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology*. John Wiley & Sons Ltd, pp. 55-84.
- Van Heerden, P.D.R., T.P. Mbatha and S. Ngxaliwe, 2015. Chemical ripening of sugarcane with trinexapac-ethyl (Moddus ®) Mode of action and comparative efficacy. *Field Crops Research* 181: 69-75.

- Vasantha, S., D.E. Shekinah, C. Gupta and P. Rakkiyappan, 2012. Tiller production, regulation and senescence in sugarcane (*Saccharum* species hybrid) genotypes. *Sugar Tech* 14: 156-160.
- Vasantha, S., C. Gupta and D.E. Shekinah, 2014. Physiological studies on tiller production and its senescence in sugarcane - Response comparison between plant and ratoon crops. *Indian Journal of Agricultural Sciences* 84: 24-27.
- Venkataramana, S., K.M. Naidu and S. Singh, 1991. Invertases and growth factors dependent sucrose accumulation in sugarcane. *Plant Science* 74: 65-72.
- Venkateswarlu, B. and R.M. Visperas, 1987. Source-sink relationships in crop plants. *In*, 125: 20. Doi: <http://eprints.icrisat.ac.in/id/eprint/12165>; <<http://eprints.icrisat.ac.in/id/eprint/12165>>.
- Visscher, P.M., W.G. Hill and N.R. Wray, 2008. Heritability in the genomics era - Concepts and misconceptions. *Nature Reviews Genetics* 9: 255-266.
- Waclawovsky, A.J., P.M. Sato, C.G. Lembke, P.H. Moore, *et al.*, 2010. Sugarcane for bioenergy production: An assessment of yield and regulation of sucrose content. *Plant Biotechnology Journal* 8: 263-276.
- Wagih, M.E., A. Ala and Y. Musa, 2004. Evaluation of sugarcane varieties for maturity earliness and selection for efficient sugar accumulation. *Sugar Tech* 6: 297-304.
- Walsh, K.B., R.C. Sky and S.M. Brown, 2005. The anatomy of the pathway of sucrose unloading within the sugarcane stalk. *Functional Plant Biology* 32: 367-374.
- Wan, C. and R.E. Sosebee, 1998. Tillering responses to red:far-red light ratio during different phenological stages in *Eragrostis curvula*. *Environmental and Experimental Botany* 40: 247-254.
- Wang, A.Q., W.J. Huang, J.Q. Niu, M. Liu, *et al.*, 2013a. Effects of Ethephon on Key Enzymes of Sucrose Metabolism in Relation to Sucrose Accumulation in Sugarcane. *Sugar Tech* 15: 177-186.
- Wang, J., S. Nayak, K. Koch and R. Ming, 2013b. Carbon partitioning in sugarcane (*Saccharum* species). *Frontiers in Plant Science* 4: 201.
- Wardlaw, I.F., 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist* 116: 341-381.
- Warne, R.T., 2014. A primer on multivariate analysis of variance (MANOVA) for behavioral scientists. *Practical Assessment, Research and Evaluation* 19: 1-10.
- Watt, D.A., A.J. McCormick and M.D. Cramer, 2013. Source and sink physiology. In Paul H. Moore and Frederik C. Botha (Eds.): *Sugarcane: Physiology, Biochemistry, and Functional Biology*. John Wiley & Sons Ltd., pp. 483-520.
- Wiedenfled, R.P., 1995. Effects of irrigation and N fertilizer application on sugarcane yield and quality. *Field Crops Research* 43: 101-108.
- Wikipedia, C.D., 2013. Tronco (geometría). La Enciclopedia Libre Wikipedia. <[https://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Tronco_\(geometr%C3%ADa\)&oldid=69121568](https://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Tronco_(geometr%C3%ADa)&oldid=69121568)>. Consultada el 22/03/2014.
- Zhang, J.-W., Dong Shu-Ting, K.-J. Wang, C.-H. Hu, *et al.*, 2008. Effects of shading in field on key enzymes involved in starch synthesis of summer maize. *Acta Agronomica Sinica* 8.
- Zhu, Y.J., E. Komor and P.H. Moore, 1997. Sucrose accumulation in the sugarcane stem is regulated by the difference between the activities of soluble acid invertase and sucrose phosphate synthase. *Plant Physiology* 115: 609-616.

Zuccardi, R. y G. Fadda, 1985. Bosquejo agrológico de la provincia de Tucumán. Tucumán, Argentina, Facultad de Ciencia Agrarias, Universidad Nacional de Tucumán, 1-55 pp.

ANEXO 1

Efectos de los tratamientos de alteración de fuente-destino sobre el crecimiento de tallos primarios y el coeficiente de partición

En ambos experimentos y en todos los genotipos, los tratamientos de sombra y Modus® redujeron la materia seca de tallos primarios a partir de los 50 ddT (Fig. Suplementaria 1 y 2). A pesar de la significativa interacción G*T, los efectos del genotipo y tratamientos explicaron más del 95 % de la varianza total (Tabla Suplementaria 1). En el Exp. 3, el 70% de la varianza en la materia seca de tallos fue explicada por G; mientras que en Exp. 4, los tratamientos explicaron cerca del 90 % de las diferencias en la materia seca de tallos (Tabla 5.4). A través de genotipos, y en comparación al control, la materia seca de tallos primarios fue 12 % y 20 % menor en Modus® y sombra, respectivamente en Exp. 3. En Exp. 4, el efecto de los tratamientos fue de mayor intensidad -19 % (Modus) y 38 % (sombra)- en comparación al control (Fig. Suplementaria 1 y 2).

La altura promedio de los tallos fue menor solo en el tratamiento Modus®. Las diferencias fueron significativas a partir de los 50 y 30 días desde tratamientos para Exp 3 ((Fig. Suplementaria 1, B, E, H, K y N) y Exp 4 (Fig. Suplementaria 2, B, E, H, K y N), respectivamente. En particular, en LCP 85-384 y TucCP 77-42, la disminución de la altura comenzó a ser evidente a partir de los 15 días de aplicados los tratamientos (Fig. Suplementaria 2, H y N). La reducción de la altura final fue de 12 y 19 % en comparación al control para Exp. 3 y 4, respectivamente. El efecto del tratamiento (debido principalmente a Modus®) explicó el mayor porcentaje de la varianza total (Tabla 5.4) en la altura final y la tasa de elongación.

El peso específico, cuantificado como el cociente entre la materia seca de tallos primarios y el volumen, fue drásticamente reducido por el tratamiento de sombra en ambos experimentos (Fig. Suplementaria 2 y 2). La disminución del peso específico por el sombreado fue lo suficientemente explicativo de la disminución tanto del contenido de sacarosa (Fig 5.1 y 2) como del rendimiento en sacarosa (Tabla 5.3 y Fig. 5.3). Sin embargo, a pesar que el tratamiento Modus® afectó significativamente el crecimiento en altura, no aumentó el peso específico en comparación al testigo (Fig. 5.4 y 5.5). Esto fue

atribuido a la disminución proporcional de la materia seca de tallos y la materia seca total (Fig. 5.4, 5.5 y Tablas 5.2 y 5.3).

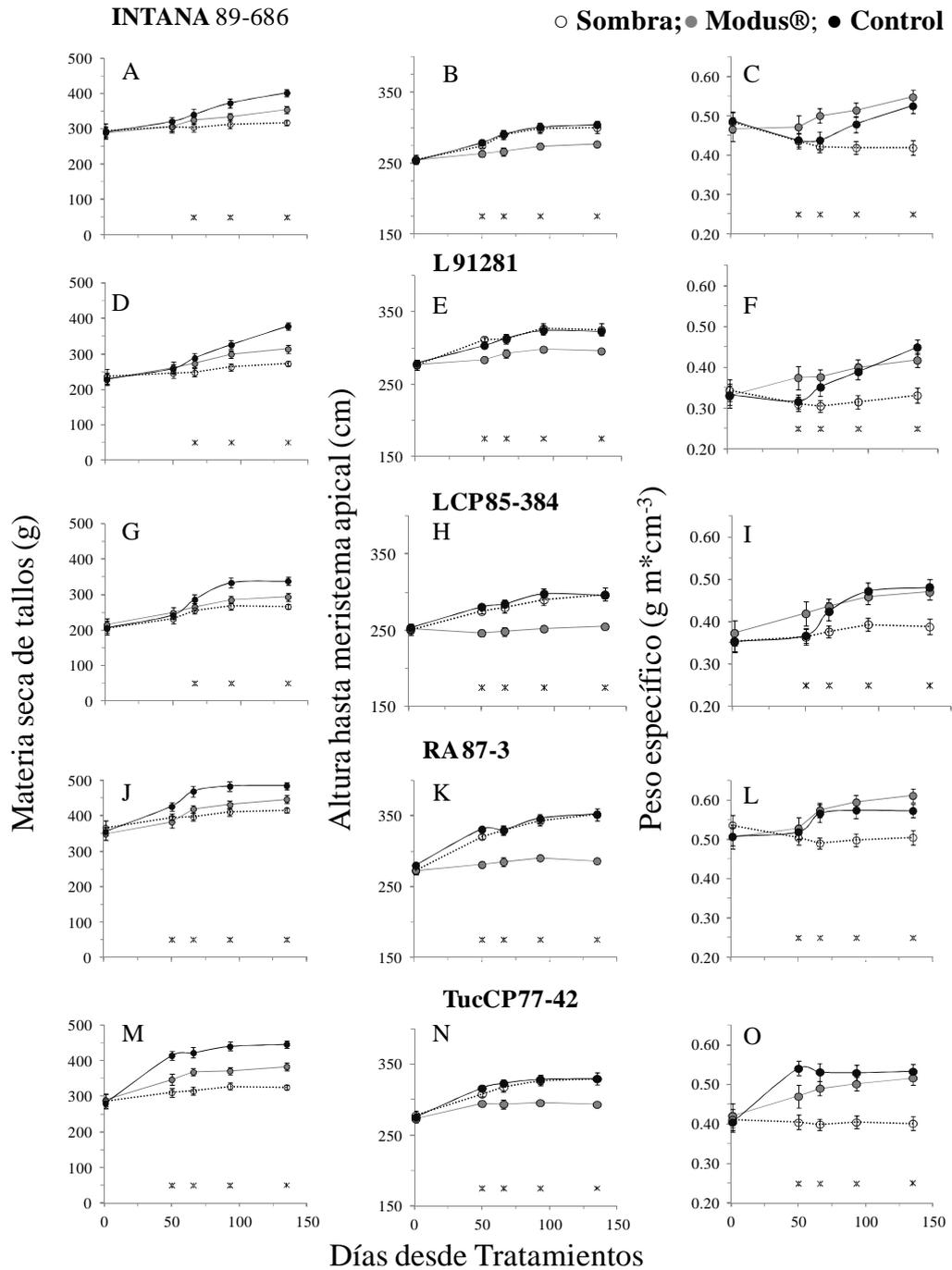


Figura Suplementaria 1. Evolución de materia seca, altura y el peso específico promedios de tallos en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (Control, Modus® y Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3). * indican diferencias significativas entre tratamientos. Barra representan dos veces el error estándar para efectos de la interacción G * T.

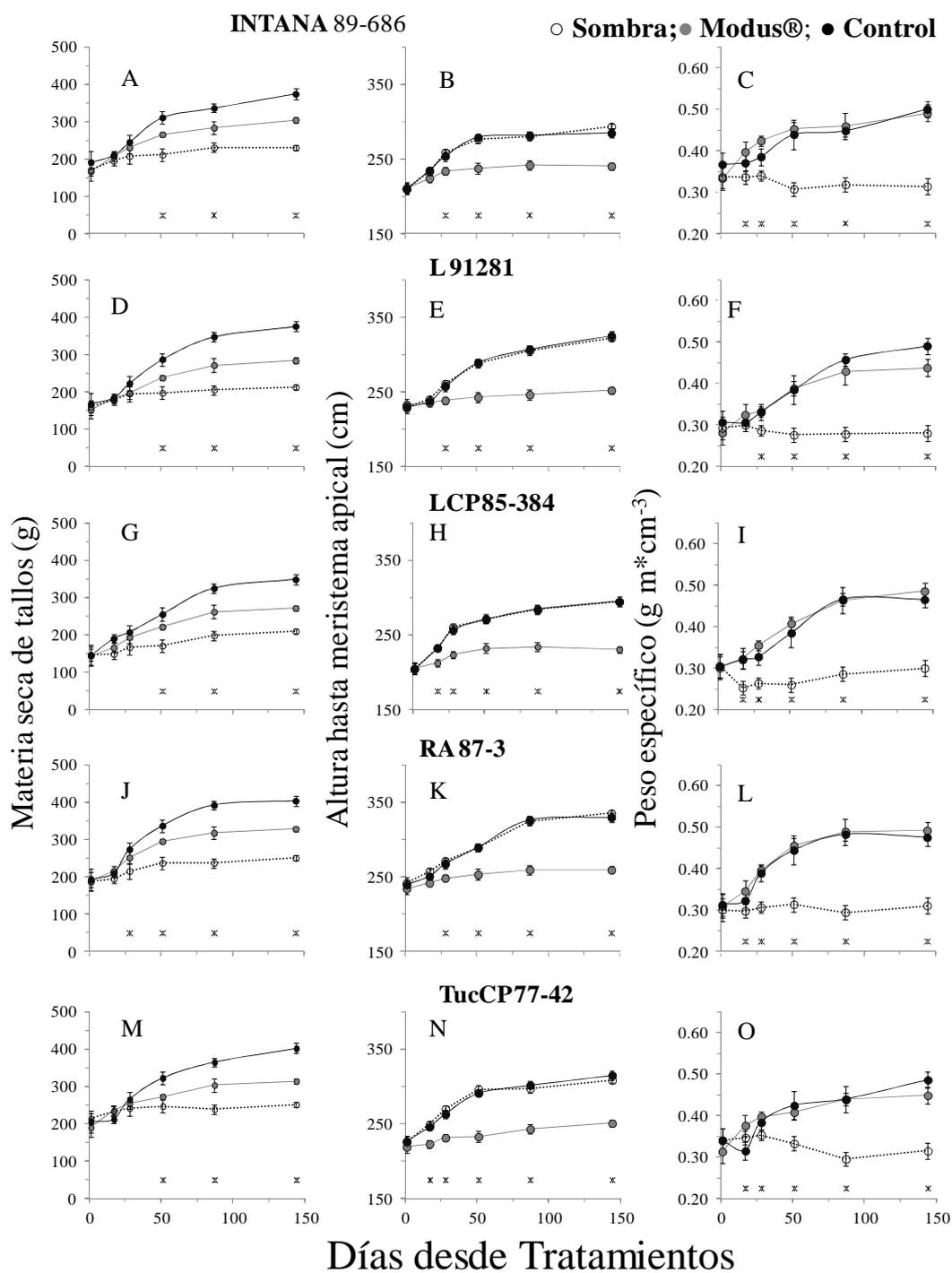


Figura Suplementaria 2. Evolución de materia seca, altura y peso específico de tallos primarios en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de modificación de la fuente-destino (Control, Modus y Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 16 de Marzo (Exp 4). * indican diferencias significativas entre tratamientos. Barra representan 2 * error estándar.

Tabla Suplementaria 1. Efectos del genotipo, tratamientos de modificación de la fuente y la elongación de los destino (Control, Modus y Sombra) y la interacción G * T sobre el crecimiento de tallos primarios en cinco genotipos de caña de azúcar y dos experimentos (Exp 3 y 4) creciendo a campo en Famaillá, Tucumán, Argentina. Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3) y 16 de Marzo (Exp 4).

Fuente de variación	Materia seca promedio de tallos g * tallos ⁻¹	Altura final cm	Tasa de elongación cm * día ⁻¹	Peso específico g * cm ⁻³
ANOVA Cuadrado medio del error y porcentaje de varianza explicada por cada factor				
Experimento 3				
Genotipo	32582,3 (70,6 %)*	3403,2 (45,9%)*	0,034 (13,7%)*	0,0369 (60,9%)*
Tratamiento	25900,5 (28,1 %)*	7225,9 (48,8%)*	0,392 (77,8%)*	0,0446 (36,8%)*
G * T	310,3 (1,3 %)*	193,7 (5,3%)*	0,011 (8,5%)*	0,0007 (2,3 %)*
Error	43,1	9,7	0,002	0,0001
Experimento 4				
Genotipo	4084,7 (9,8%)*	2068,3 (18,8%)*	0,021 (4,4%)*	0,0013 (1,8%)*
Tratamiento	74255,3 (89,5%)*	17441,2 (79,2%)*	0,899 (91,0%)*	0,1418 (96,7%)*
G * T	140,6 (0,7%)*	107,9 (2,0%)*	0,011 (4,6%)*	0,0006 (1,5%)*
Error	45,3	13,2	0,002	0,0001

* Indican efectos significativos de factores principales Test LSD de Fisher ($p < 0,05$) en MLM. Se reportan cuadrado medio del error y porcentaje de la varianza calculado a partir de la suma de cuadrados.

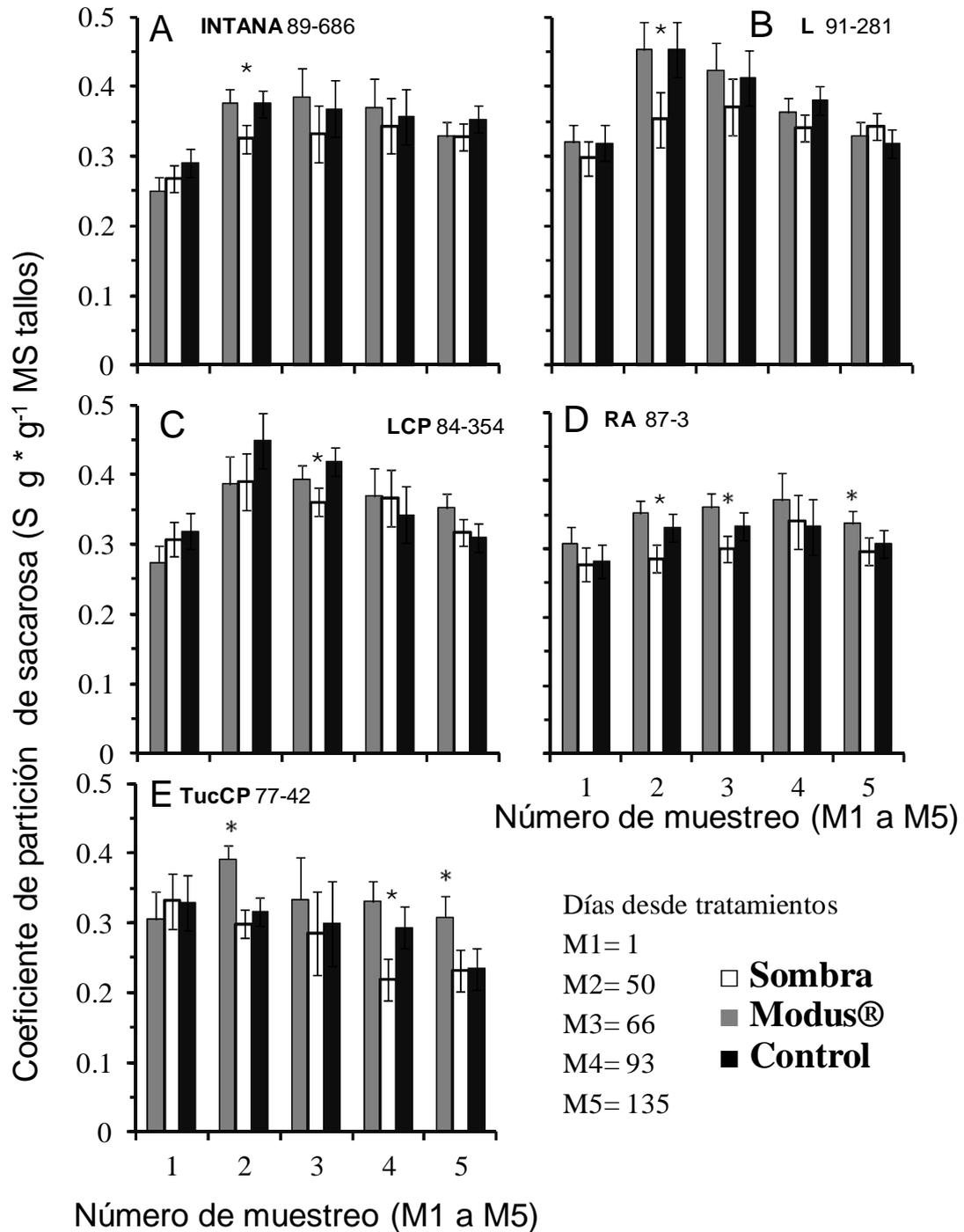


Figura Suplementaria 3. Coeficiente de partición de materia seca de tallos a sacarosa analizado en cada muestreo (M1-M5) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de relación fuente-destino (Control, Modus y Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 19 de Abril (Exp 3). * indican diferencias significativas entre tratamientos dentro del muestreo (M1-M5). Barras representan dos veces el error estándar del efecto del tratamiento.

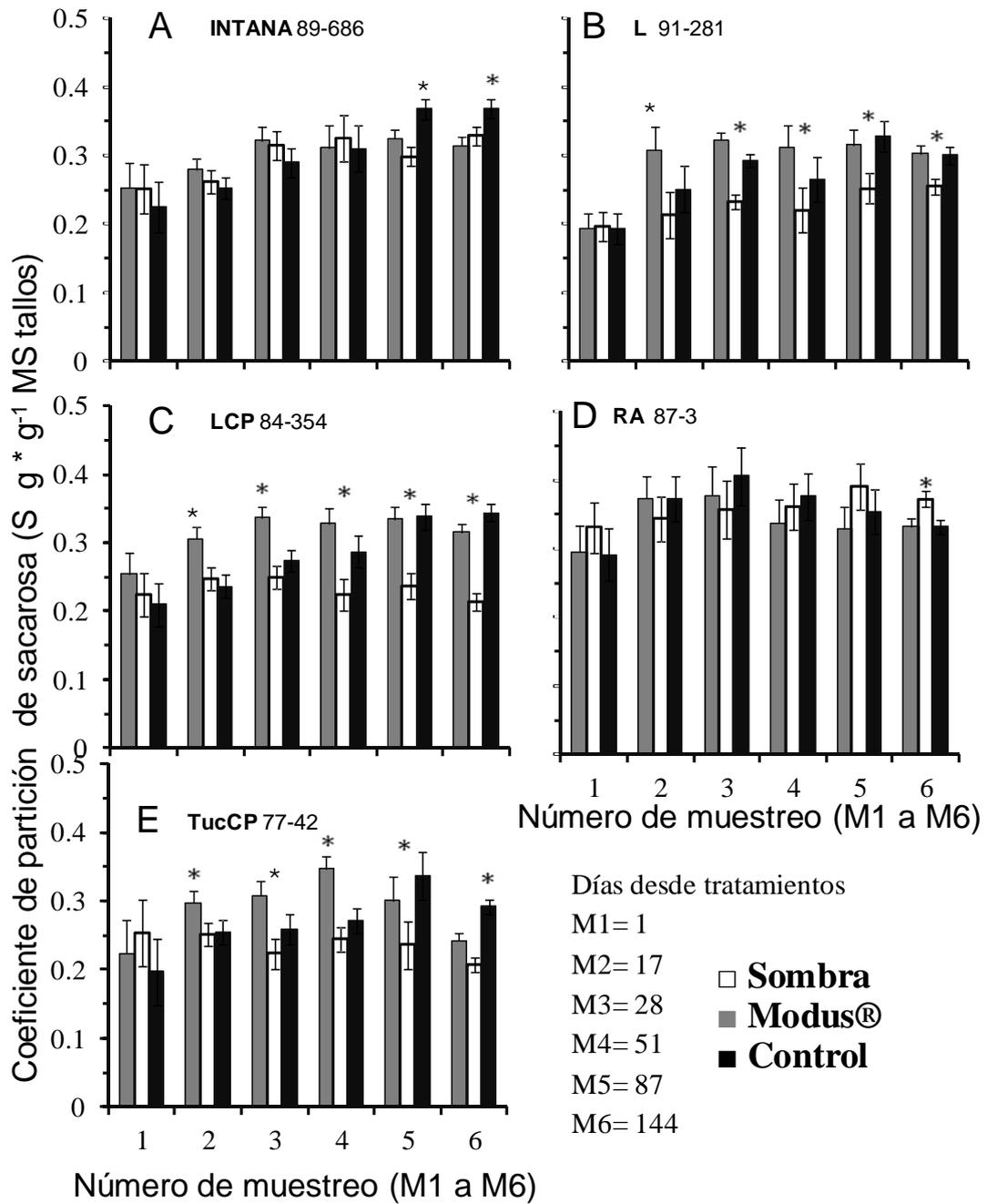


Figura Suplementaria 4. Coeficiente de partición de materia seca de tallos a sacarosa analizado en cada muestreo (M1-M6) en cinco genotipos de caña de azúcar creciendo bajo tres tratamientos de relación fuente-destino (Control, Modus y Sombra). Los tratamientos fueron impuestos el 16 de Marzo (Exp 4). * indican diferencias significativas entre tratamientos dentro del muestreo (M1-M6). Barras representan dos veces el error estándar del efecto del tratamiento dentro del muestreo.



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución - No Comercial - Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.