+UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE AGRONOMÍA

ESTUDIO DE LOS RASGOS DE LAS BIOMASAS AÉREA Y RADICULAR DE DOS GENOTIPOS DE TRIGO HARINERO (*TRITICUM AESTIVUM* L.) BAJO CONDICIONES DE ESTRÉS HÍDRICO

POR

DIEGO ALONSO ALARCÓN GUZMÁN

MEMORIA PRESENTADA A LA FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO DE INGENIERO AGRÓNOMO.

CHILLÁN – CHILE
2024

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE AGRONOMÍA

ESTUDIO DE LOS RASGOS DE LAS BIOMASAS AÉREA Y RADICULAR DE DOS GENOTIPOS DE TRIGO HARINERO (*TRITICUM AESTIVUM* L.) BAJO CONDICIONES DE ESTRÉS HÍDRICO

POR

DIEGO ALONSO ALARCÓN GUZMÁN

MEMORIA PRESENTADA A LA FACULTAD DE AGRONOMÍA DE LA UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO DE INGENIERO AGRÓNOMO.

CHILLÁN – CHILE
2024

Aprobada por:

Profesor Asistente, Abdelhalim Khaled E.
Ing. Agrónomo, Dr. Cs. _____ Guía

Profesor Asistente, Miguel Garriga C.
Biólogo, Dr. Cs. _____ Asesor

Profesor Asociado, Nelson Zapata S. M.
Ing. Agrónomo, Dr. Cs. _____ Asesor

Profesor Asociado, Guillermo Wells M.
Ing. Agrónomo, Mg. Cs. _____ Decano

TABLA DE CONTENIDOS

Página

Resumen 1

Summary 2

Introducción 2

Materiales y Métodos..... 6

Resultados y Discusión 10

Conclusiones 21

Referencias .....**¡Error! Marcador no definido.**

Apéndices..... 27

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

		Página
Figura 1	Diagrama que muestra el montaje experimental para los experimentos en cámara de crecimiento……	8
Figura 2	Consumo acumulativo de agua a lo largo del ciclo……	11
Figura 3	Distribución de biomasa en la planta y rasgos radiculares……	15
Figura 4	Parámetros del estado hídrico de la planta…….	16
Figura 5	Distribución de los rasgos radiculares de los dos regímenes de agua (CON y EST) en el perfil del tubo……	18
Tabla 1	Nombres, origen y año de liberación de los trigos de invierno (*Triticum aestivum* L) ……	7
Tabla 2	Efecto de los regímenes de agua y genotipos sobre los rasgos de biomasa aérea y radicular……	12
Tabla 3	Efecto de los regímenes de agua y genotipos sobre el estado hídrico de la planta……..	14
Tabla 4	Coeficientes de correlación de Pearson de las relaciones lineales……..	20

ESTUDIO DE LOS RASGOS DE LAS BIOMASAS AÉREA Y RADICULAR DE DOS GENOTIPOS DE TRIGO HARINERO (*TRITICUM AESTIVUM* L.) BAJO CONDICIONES DE ESTRÉS HÍDRICO

THE STUDY OF THE AERIAL AND ROOT BIOMASSES TRAITS OF TWO FLOUR WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) GENOTYPES UNDER WATER STRESS CONDITIONS.

Palabras claves: eficiencia en el uso del agua, longitud de raíces, longitud especifico de raíces.

Resumen

Las raíces del trigo desempeñan un papel esencial en el rendimiento de la planta en condiciones de escasez de agua. Sin embargo, se dispone de escasa información sobre cómo el fitomejoramiento influyó en el sistema de raíz y en la resistencia del trigo chileno a la sequía en etapas tempranas de crecimiento. Por lo tanto, se realizó un ensayo en tubos de 1m de PVC en una cámara de crecimiento controlada con dos genotipos de trigo de invierno (*Triticum aestivum* L.), 'Druchamp' de la pre-revolución verde y 'Maxwell' del post-revolución verde, bajo dos regímenes hídricos contrastantes desde la siembra hasta el inicio del macollamiento para evaluar el efecto de los regímenes hídricos en: (1) la partición de la biomasa y el estado hídrico de la planta y (2) el peso, la longitud, y la longitud especifica de las raices y sus distribuciones en el perfil del tubo. La aplicación de estrés hídrico disminuyó significativamente la producción de biomasa vegetal (biomasas aérea y radicular). Sin embargo, no disminuyó los parámetros de estado hídrico estudiados (eficiencia en el uso del agua, contenido relativo de agua y temperatura de las hojas) debido a la aclimatación de la planta a los bajos recursos hídricos disponibles en el sustrato del tubo. El 'Druchamp' fue más susceptible al estrés hídrico que el 'Maxwell', mostrando menor biomasa y longitud radiculares, y mayor distribución específica de la longitud radicular en profundidad que el 'Maxwell'.

Summary

Wheat roots play an essential role in plant performance under water-limited conditions. Only a little information is available about how plant breeding enhanced the resistance of Chilean wheat to drought at the early growth stage. Thus, a trial was conducted in 1 m PVC tube in a controlled growth chamber on two winter wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes, the pre-green revolution 'Druchamp' and the post-green revolution 'Maxwell', under two contrasting water regimes from sowing to the start of tillering to assess the effect of water regimes on: (1) biomass partitioning and plant water status; and (2) root weight, length and specific root length, and their distribution in the tube profile. The water stress application significantly decreased plant biomass production (aerial and root biomasses). However, it did not decrease the studied water status parameters (water use efficiency, relative water content, and leaves temperature) due to the plant acclimation to the low available water resources of the tube's substrate. 'Druchamp' was more susceptible to water stress than 'Maxwell', showing lower root biomass and root length and higher specific root length distribution in-depth than 'Maxwell'.

Introducción

El trigo (*Triticum aestivum* L.) es uno de los principales cereales de la base de la alimentación. Este proporciona una parte fundamental de las calorías y proteínas consumidas por los humanos. El trigo es un cereal que se produce en la mayoría de las regiones más fértiles del planeta, aproximadamente ocupa un 44% de la superficie que se destina a cultivos en el mundo (FAO, 2022). Se estima que para el año 2050, la demanda de trigo aumentará un 50% sobre los niveles actuales, debido al incremento de la población y sus hábitos alimentarios (CIMMYT, 2022). Su consumo se establece en diferentes poblaciones, tanto urbanas como rurales, las cuales, ordenan sus dietas a base de trigo, por lo tanto, es vital para la subsistencia de la población en el mundo.

En Chile, la superficie sembrada de trigo en la temporada 2022-2023 fue de 193.891 ha, siendo ampliamente el cereal más cultivado (ODEPA, 2023). Además, de ser el cereal más sembrado en Chile, tiene mucha importancia socioeconómica,

ya que es cultivado en gran parte por pequeños agricultores. El trigo se utiliza principalmente en la elaboración de pan, alimento fundamental en la dieta nacional. Durante el año 2023, la producción nacional de trigo panadero fue de 1.132.024 toneladas, que cubre alrededor del 50% de la demanda local y el resto debe ser importado (ODEPA, 2023).

Las regiones mediterráneas de secano de Chile central sufren escasez hídrica, disminuyendo significativamente los rendimientos actuales de cereales, incluido el trigo (CR2, 2020). Desde el año 2010 la región ha experimentado una secuencia ininterrumpida de años secos con déficits de precipitaciones del 20-40% del promedio histórico de precipitaciones (Garreaud *et al*., 2019; CR2, 2020). El período 2010-2018 fue denominado mega sequía (Garreaud *et al*., 2019) por ser el más severo de los últimos 60 años y ha creado una zona de emergencia agrícola que abarca seis de las 16 regiones del país (CR2, 2020).

La biomasa aérea y las raíces de las plantas se ven afectados a nivel morfológico por la deficiencia del agua y ambos son los componentes clave en la adaptación de las plantas a la sequía. Por lo general, las plantas limitan el número y la superficie de las hojas (es decir, disminuyen la biomasa aérea) en respuesta al estrés por sequía, para reducir el presupuesto de agua a costa de la pérdida de rendimiento (Schuppler *et al*., 1998). Asimismo, los rasgos radiculares influyen en la eficiencia de la absorción de nutrientes y agua (por ejemplo, el crecimiento, la densidad y la proliferación de las raíces) (Den Herder *et al*., 2010; Lynch, 2015). Por lo tanto, el desarrollo de nuevos cultivares de trigo con rasgos radiculares mejorados podría suponer una "segunda revolución verde" que afectaría significativamente a la producción de trigo (Den Herder *et al*., 2010; Lynch, 2015; Tracy *et al*., 2020).

Se ha reportado que varios rasgos agronómicos y fisiológicos de la biomasa aérea (por ejemplo, índice de cosecha, peso de mil granos, número de granos por espiga, número de macollos productivos, permanencia en verde, translocación de carbohidratos solubles en el tallo y firmas de isótopos estables de granos y hojas bandera) son altamente heredables y están asociados con el rendimiento de granos (Foulkes *et al*., 2011; Liu *et al*., 2015). Por lo tanto, se han utilizado como un criterio de selección indirecto durante en el desarrollo de nuevos cultivares (Tshikunde *et*

al., 2019). Recientemente, las técnicas de teledetección como los satélites y las imágenes basadas en drones (por ejemplo, imágenes espectrales, RGB y térmicas) se han utilizado ampliamente en los programas de fitomejoramiento para el fenotipado de alto rendimiento en el campo de rasgos de biomasa aérea (Singhvi *et al*., 2022).

Por el contrario, la integración de los rasgos funcionales de la raíz en los programas de mejora ha recibido mucha menos atención que los rasgos de la biomasa aérea debido a la dificultad del fenotipado del sistema radicular (Lynch, 2007; Palta *et al*., 2011; Tracy *et al*., 2020). Este tema sigue siendo un reto para la investigación debido a la ausencia de técnicas de selección de raíces de fácil implementación y eficientes en condiciones de campo que puedan aplicarse para estudiar rasgos de fenotipado de raíces en un gran número de plantas y a profundidades de suelo de más de 100 cm.

El crecimiento de las raíces se ve afectado por varios factores como el tipo de suelo, la densidad de plantación, las aplicaciones de agua y fertilizantes y las prácticas de labranza. Las investigaciones previas han estudiado, por lo general, los efectos de un solo factor en el sistema radicular (principalmente el contenido de agua o del nitrógeno en el suelo), ignorando la interacción del factor estudiado con otros factores del suelo. Muchos estudios en la última década (Lynch, 2013; Dusschoten *et al*., 2016; Atkinson *et al*., 2019; Tracy *et al*., 2020; Wang *et al*., 2014; Singhvi *et al*., 2022) han propuesto diferentes técnicas de fenotipado de raíces para estudiar la morfología (por ejemplo, longitud, diámetro y volumen de las raíces) y la arquitectura (es decir, distribución de los rasgos morfológicos de la raíz dentro del perfil del suelo a través del espacio y el tiempo, como la longitud de la raíz y las densidades de peso), como el método de la cesta para el ángulo de la raíz, los métodos de la plataforma rhizotron y RhizoPot para el seguimiento de la ramificación de la raíz, shovelomics para el fenotipado de la corona de la raíz, lisímetros, contenedores llenos de suelo, y muestras de suelo para la arquitectura de las raíces y la absorción de agua, y recientemente los métodos no destructivos que utilizan imágenes por resonancia magnética (IRM), sistemas de detección por tomografía computarizada de rayos X (XDTC) y radar de penetración en el suelo (GPR) para

investigar la dinámica del crecimiento de las raíces en plantas intactas a alta frecuencia temporal. Sin embargo, cada una de estas técnicas produce sesgos y tiene algunas limitaciones, como: el uso de suelo artificial o semi-artificial en lisímetros y contenedores llenos de tierra, además, el crecimiento de la planta y la morfología de los sistemas de biomasa aérea y raíces se ven modificados por el volumen disponible para el crecimiento de las raíces, independientemente del estrés, por lo que los resultados de estos experimentos necesitan validación en terreno. Los elevados costes de la IRM, la GPR y el XDTC y la incapacidad técnica para aplicarse a un gran número de cultivares y la incapacidad de algunas técnicas para detectar raíces de menos de 2 mm de diámetro (es decir, GPR) impiden su uso en sistemas de mejoramiento genético. Los métodos de cesta y shovelomics se aplican en plantas individuales y en una pequeña parte de la planta, lo que no es adecuado para estudiar las raíces de cultivos extensivos en el terreno, como el trigo. Las muestras de suelo en el campo son una técnica laboriosa necesitan mucho muestreo y no pueden evaluar toda la biomasa de raíces (Dusschoten *et al*., 2016; Atkinson *et al*., 2019; Tracy *et al*., 2020; Singhvi *et al*., 2022).

La adquisición de agua y nutrientes del suelo depende del aporte de carbono a las raíces (Zhu *et al*., 2019). Sin embargo, las plantas que pueden acceder a los recursos del suelo con un coste metabólico reducido (es decir, una menor translocación de carbono a las raíces) tendrán una productividad superior porque habrá más recursos metabólicos (es decir, más translocación de carbono) disponibles para los tejidos fotosintéticos de la biomasa aérea y los órganos reproductivos (Lynch, 2013, 2015; Schneider y Lynch, 2018). Así, Siddique *et al*. (1990) informaron que los cultivares de trigo desarrollados en los últimos 100 años en Australia habían disminuido la biomasa radicular en los 0,40 m de la capa superficial del suelo. Asimismo, estudios más recientes de Aziz *et al*. (2017) y Friedli *et al*. (2019) confirmaron una disminución de la relación raíz-biomasa aérea en los cultivares de trigo modernos en comparación con sus antepasados antiguos altos. Además, Zhu *et al*. (2019) reportaron evidencia de la sobreproducción de biomasa de raíces en los ancestros altos de trigo antiguos en comparación con los cultivares

modernos y una relación negativa entre la relación raíz-biomasa aérea y el rendimiento de granos.

Varios rasgos que determinan en gran medida la morfología y la arquitectura del sistema radicular en la etapa adulta pueden investigarse en la etapa de crecimiento temprano (Maccaferri *et al.*, 2016). Además, la selección de estos rasgos temprano puede afectar a la producción final de biomasa y rendimiento de grano (Zhu *et al.*, 2019). Por eso, la presente investigación tiene como objetivo estudiar las respuestas de los rasgos de la biomasa área y raíces de dos cultivares de trigo de invierno bajo diferentes disponibilidades de agua para identificar y cuantificar los rasgos radiculares responsables de una mejor absorción de agua y producción de biomasa área.

Materiales y Métodos

Material vegetal y condiciones experimentales

Se utilizaron dos cultivares de trigo de invierno (*Triticum aestivum* L.), ‘Druchamp’ y ‘Maxwell’, los que fueron liberados en Chile en 1965 y 2012, respectivamente, y que representan un cultivar pre y otro post revolución verde (Tabla 1). Las plantas fueron cultivadas en tubos con sustrato durante la temporada 2023 en una cámara climática de crecimiento en la estación experimental del Nogal, Universidad de Concepción, Campus Chillán. Estas se establecieron bajo una densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) de 800 µmol m^{-2} s^{-1}, fotoperiodo de 14 horas luz y 10 de oscuridad, temperatura diurna de 20 °C y nocturna de 15 °C y humedad relativa de 50%. Se utilizó tubos de PVC (Policloruro de Vinilo) de 0,11 m de diámetro y 1,00 m de largo. Los tubos se rellenaron con 9 litros de un sustrato compuesto por una mezcla 1:1:1 de arena, mezcla de tierra orgánica y perlita. Antes de llenar los tubos, los componentes del sustrato se tamizaron manualmente con un tamiz para eliminar las partículas grandes y los restos de tierra. Para cada tubo, se añadió 0,200 kg de cal agrícola a la mezcla de los tubos para reducir la acidez del suelo y 0,150 kg de fertilizante NPK 9-41-12. La mezcla de sustrato se colocó en bolsas de plástico de 0,11 m de diámetro y 1,00 m de longitud, las que se introdujeron en los tubos de

PVC. Se sembró 2 semilla por tubo para evitar en lo posible el contacto de las raíces con la superficie interior del tubo.

Tabla 1. Nombres, origen y año de liberación de los trigos de invierno (*Triticum aestivum* L).

Genotipo	Año de libración		Origen	
Druchamp	1965	Pre-revolución verde	Francia	del Pozo *et al*. (2022)
Maxwell	2012	Post- revolución verde	Francia	Jobet *et al*. (2017)

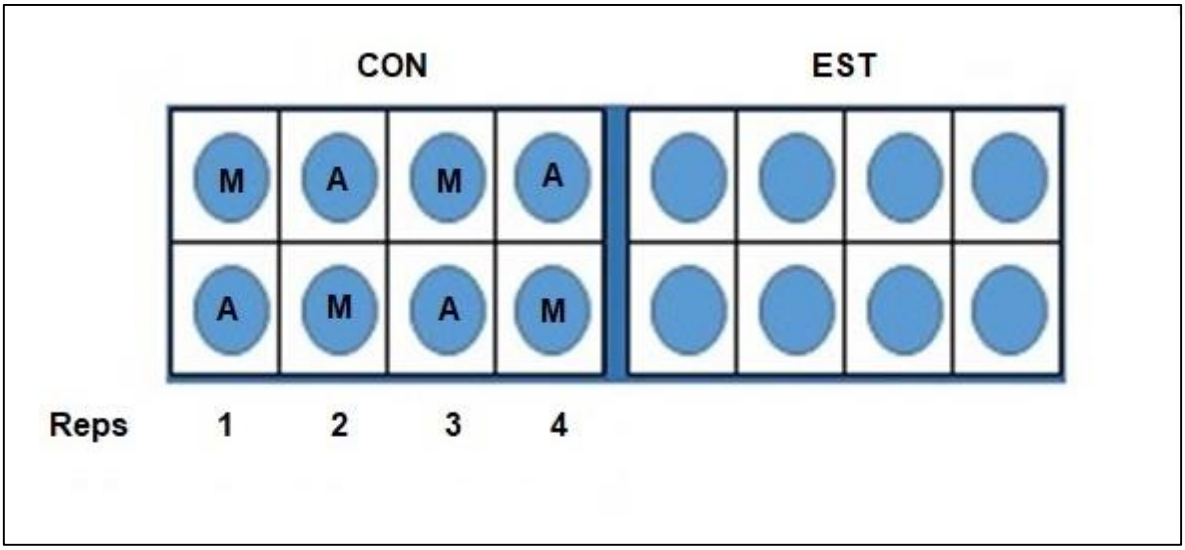
El ensayo se organizó en un diseño factorial de bloques al azar con cuatro repeticiones y 16 tubos: dos genotipos × dos tratamientos de agua × cuatro repeticiones (Figura 1). Un día antes de la siembra, los tubos del tratamiento en condiciones óptimas (CON) se sobresaturaron con agua, se cubrió su extremo superior con papel de aluminio para evitar la evaporación desde la superficie del sustrato y, a continuación, se dejaron durante 24 horas para drenar el exceso de agua. La capacidad de retención de agua de los tubos (equivalente a la capacidad del campo) se calculó como la diferencia entre el peso del sustrato húmedo (tras el drenaje del exceso de agua) y el sustrato seco (se secó 3 muestras a100 °C durante 48 h). Los tubos del tratamiento CON se mantuvieron al 100% de la capacidad de retención de agua del sustrato y los tubos del tratamiento del estrés hídrico (EST) se mantuvieron al 50% hasta la cosecha del ensayo. La adición total de agua se controló periódicamente durante el ciclo de crecimiento pesando los tubos antes del riego (cada 3 días) y añadiendo un volumen de agua equivalente a la cantidad de agua evapotranspirada del tubo.

Biomasa aérea y rasgos de las raíces

A los 45 días después de la siembra se cosechó la biomasa aérea. Se cortaron las hojas de las plantas en cada tubo, se ordenaron en un panel blanco y se fotografiaron para medir el área foliar (cm^2) a partir de las imágenes con el programa ImageJ (Schneider *et al*., 2012). Posteriormente, se secó a 60 °C durante 48 h y se medió el peso seco de la biomasa aérea de cada tubo. Tras cosechar la biomasa aérea, se extrajeron las bolsas de plástico de los tubos de PVC. A continuación, la

columna del sustrato interior se cortó horizontalmente en tres secciones iguales, cada una de 0,25 m de longitud, desde la superficie superior la columna del sustrato hasta el extremo inferior: 0-0,25 m; 0,25-0,50 m y 0,50-0,75 m (Apéndice 1).

Figura 1. Diagrama que muestra el montaje experimental para los experimentos en cámara de crecimiento.



CON: tratamiento control; EST: tratamiento de sequía; D: genotipo antiguo; y M: genotipo moderno.

Las raíces de cada sección de la columna se limpiaron con agua corriente, se enjuagaron con agua destilada, se secaron superficialmente con una toalla de papel, se colocaron en tubos plástico de 50 ml en etanol al 40% (v/v) y se almacenaron a 4°C hasta su análisis. Las raíces fueron escaneadas, para ello, se extendieron con pinzas en una bandeja de cristal transparente (0,297 m x 0,42 m) con una lámina de agua destilada de 0,02 m para minimizar los solapamientos de los segmentos de las raíces. La bandeja se colocó en una caja de color negro que se creó para esta investigación (Apéndice 2), la parte inferior de esta caja, donde se ubicaba la bandeja transparente que contiene las raíces, contiene luces LED que proporcionaban un fondo blanco que resalta las raíces. En un orificio en el techo de la caja se colocó el lente de una cámara fotográfica (Canon PowerShot SX620 HS) para capturar imágenes de las raíces, las que se adquirieron en formato BMP, en color, a 300 dpi. A partir de las imágenes se midió las longitudes de las raíces (LR, longitud de raíces de cada sección del tubo y LRT, longitud total de las raíces en las

3 secciones de la columna del sustrato) utilizando el software de acceso abierto EZ-Rhizo (http://www.psrg.org.uk/Rhizo-II.htm). Posteriormente, los segmentos radiculares se colocaron dentro de un sobre de papel y se secaron a 60 °C durante 48 h. El peso seco de la raíz se evaluó para cada una de las tres secciones de la columna del sustrato por separado y la biomasa seca total de la raíz (BRT) se calculó como la suma del peso seco de la raíz (BR) de las tres secciones. La longitud específica de la raíz (LSR) en cada una de las tres secciones de la columna del sustrato (LSRsec, m g^{-1}) se calculó como:

$$LSRsec = LRsec / BRsec$$

Donde: LRsec = longitud total de las raíces en la sección del sustrato (m) y BRsec = biomasa seca de las raíces en la sección del sustrato (g) (Ryser, 2006).

Consumo y la eficiencia en el uso del agua

La cantidad total de agua evapotranspirada (CA) de cada tubo durante todo el ciclo de crecimiento, se calculó pesando el tubo antes del riego. Además, la eficiencia del uso del agua de la planta integrada en el tiempo (EUA) se calculó como la relación entre la biomasa aérea y la CA.

Contenido relativo del agua y temperatura de plantas

Antes de cosechar la biomasa aérea, se cortó una hoja, se determinó su peso fresco (PF) y se colocó en un tubo Falcon de 15 ml, que contenía agua destilada y se cubrió con papel de aluminio, durante 24 h a 4 °C. Posteriormente, se midió su peso turgente (PT), se colocó en un sobre de papel, se secó a 60 °C durante 48 h y se midió su peso seco (PS). A continuación, se calculó el contenido relativo de agua (CRA) según Schonfeld *et al*. (1988):

$$CRA\ (\%) = \frac{PF - PS}{PT - PS} \times 100$$

También se midió la temperatura de la planta antes de la cosecha con una pistola infrarroja Fluke 64 MAX IR Thermometer (Fluke, Washington, EE.UU.).

Análisis estadístico

Los efectos de los genotipos (‘Maxwell’ y ‘Druchamp’), ambientes (CON y EST) y separados en cuatro condiciones (‘Maxwell’ CON, ‘Maxwell’ EST, ‘Druchamp’ CON y ‘Druchamp’ EST) se calcularon mediante análisis de varianza (ANDEVA) en el programa Statgraphics Centurion Versión 18.1.12 (Statgraphics Centurion, 2018).

Las relaciones entre la biomasa aérea, área foliar y consumo de agua con los rasgos de raíces estudiados se realizaron mediante análisis de regresión.

Las separaciones de medias entre genotipos y entre ambientes se realizaron mediante la prueba t independiente ($P \leq 0,05$) y la separación de ‘Maxwell’ CON, ‘Maxwell’ EST, ‘Druchamp’ CON y ‘Druchamp’ EST mediante la prueba de diferencia mínima significativa (DMS) ($P \leq 0,05$). Las figuras previstas se crearon con SigmaPlot 11.0 para Windows (Sysat Software Inc).

Resultados y Discusión

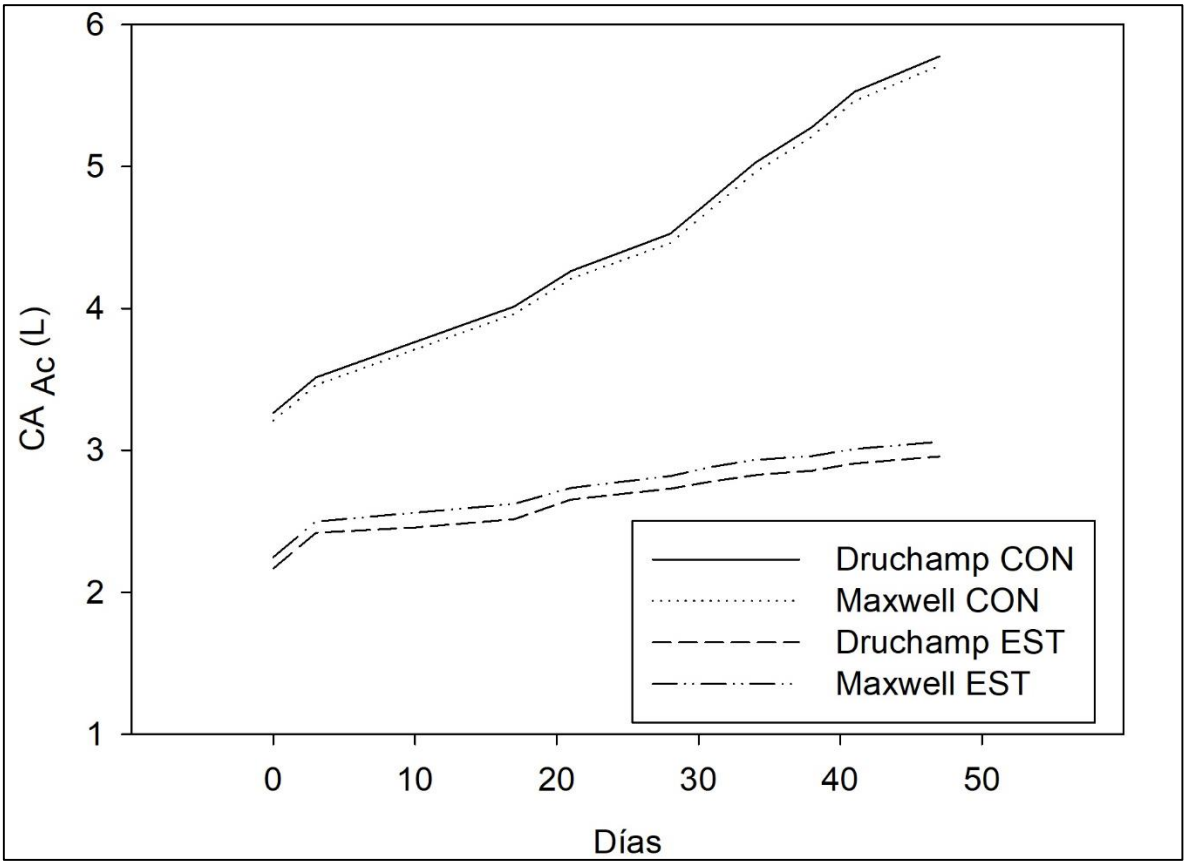
Efectos del régimen hídrico en el crecimiento y el estado hídrico de las plantas

En la Figura 2 se muestra el consumo acumulativo del agua (CA) a lo largo de un periodo de 45 días, diferenciando las condiciones óptimas (CON) y estrés hídrico (EST) para ambas variedades. Ambos tratamientos se iniciaron con un consumo de 200 ml (= agua evapotranspirada), culminando aproximadamente 6 litros en el tratamiento CON y 3 litros en el tratamiento EST.

Como se puede observar en la Tabla 2, el estrés hídrico disminuyó la biomasa aérea (BA) en 33 %, la biomasa total de raíces (BRT) en 34 %, la longitud de raíces total (LRT) en 61 %, el promedio de longitud específico de raíces (LSR Pro) en 32 % y el área foliar (AF) en 36%, mientras que la Tabla 3 mostró que no hubo cambios significativos en eficiencia del uso del agua (EUA), contenido relativo de agua (CRA) y temperatura de la planta (Temp). La variedad moderna ‘Maxwell’, en las dos condiciones presentó 45% más de biomasa de raíces totales (BRT) y 38% más de biomasa raíces sobre biomasa aérea (BRT BA-1), frente a la variedad antigua ‘Druchamp’. Mientras que, los dos genotipos no mostraron diferencias significativas en ninguno de los otros parámetros. Como se puede observar en la Figura 3a, ‘Maxwell’ en condiciones CON y EST no se presentó diferencia significativa en la BA, mientras que ‘Druchamp’ presenta una clara diferencia significativa, con una

mayor BA en el tratamiento CON y menor BA en EST. En el presente estudio se encontró que el efecto del estrés hídrico es más fuerte en ‘Druchamp’, mientras que el efecto de EST era moderado en ‘Maxwell’, por ende, podemos decir que ‘Maxwell’, en etapas tempranas logró resistir con mayor capacidad la limitación hídrica con respecto a ‘Druchamp’. En la BRT, de manera similar, en ‘Maxwell’ no hubo diferencia significativa entre CON y EST, mientras que ‘Druchamp’ muestra una fuerte reducción en la BRT bajo condiciones de EST (Figura 3b). Lo mismo para la BRT BA-1, ‘Maxwell’ no mostró diferencias significativas entre el CON y EST, mientras que ‘Druchamp’ mostró una fuerte disminución en condiciones de EST (Figura 3c).

Figura 2. Consumo acumulativo de agua (CA_{AC}) a lo largo del ciclo.



En cuanto a LRT, ‘Maxwell’ y ‘Druchamp’ no muestran una diferencia significativa en CON, sin embargo, esta diferencia significativa existe en condiciones de EST, donde hay una clara ventaja de ‘Maxwell’ sobre ‘Druchamp’ (Figura 3d).

Para el LSRPro, bajo condiciones de EST, disminuyó significativamente en ‘Maxwell’, mientras que ‘Druchamp’ no presenta diferencias en CON y EST (Figura 3e). El AF de ‘Druchamp’ en CON presentó una diferencia significativa con ‘Maxwell’, mientras que en EST no se presentan diferencias significativas (Figura 3f).

Tabla 2. Efecto de los regímenes de agua y genotipos sobre los rasgos de biomasa aérea y radicular.

	BA (g)	**BRT (g)**	**BRT BA^{-1}**	**LRT (cm)**	**LSR_{Pro} ($m\ g^{-1}$)**	**AF (cm^2)**
CON	0,64±0,05 b	0,09±0,01 b	0,14±0,01 a	7,17±0,65 b	83,97±5,53 b	174,16±7,53 b
EST	0,43±0,03 a	0,06±0,01 a	0,13±0,01 a	2,81±0,42 a	57,86±3,38 a	111,54±5,38 a
Max	0,54±0,05 a	0,09±0,01 b	0,16±0,01 b	5,63±0,62 a	63,09±3,47 a	135,16±5,47 a
Dru	0,53±0,03 a	0,05±0,01 a	0,10±0,01 a	4,35±0,46 a	78,73±5,44 a	150,54±7,44 a

Para cada régimen de agua y genotipo se le asignó el promedio de cuatro replicas. Los promedios seguidos con letras diferentes contienen una diferencia significativa según la prueba T independiente $P \leq 0{,}05$. CON, condiciones óptimas; EST, tratamiento estrés; Max, ‘Maxwell’; Dru, ‘Druchamp’; BA, biomasa aérea; BRT, biomasa total de raíces; LRT, largo total de raíces; LSR_{Pro}, promedio de la longitud especifica de las raíces; y AF, área foliar.

Las disminuciones de BA y AF son respuestas bien conocidas de las plantas al estrés hídrico (Zhang *et al.*, 1995; Gregory *et al*., 1997). Además, la BR disminuyó bajo el régimen EST (Tabla 2). Los estudios de Sharp *et al*. (2004) y Elazab *et al*. (2016) reportaron de que el estrés hídrico restringe el crecimiento de las raíces, especialmente bajo déficit hídrico severo, mientras que Elazab *et al*. (2012) informaron de que el crecimiento de las raíces no se vio afectado o incluso aumentó ligeramente bajo déficit hídrico leve. Contrariamente a estudios previos (Gregory *et al*., 1997; Tambussi *et al*., 2007), la BRT BA^{-1} y EUA no aumentaron y CRA no disminuyó bajo el régimen EST. La BRT BA^{-1} no se vio afectada por el régimen hídrico porque el estrés hídrico afectó a toda la producción de biomasa de la planta (biomasa aérea y radicular; Tabla 2). La EUA no aumentó y el CRA no disminuyó bajo el régimen EST, lo cual pudo deberse a que las plantas sometidas a déficits hídricos acumulativos (es decir, en los ensayos en tubos y macetas) mostraron

mecanismos de aclimatación a los bajos recursos hídricos disponibles en el sustrato. Así, producen menos biomasa y pueden evitar la deshidratación celular disminuyendo el área de su BA transpiratoria y la tasa de transpiración en las hojas (disminuyendo la conductancia estomática) (Kramer, 1983; del Pozo *et al*., 2020). Además, las mediciones de Temp confirmaron la aclimatación de la planta al agua disponible en la columna del sustrato, donde las aplicaciones del régimen hídrico no afectaron a las temperaturas de la planta.

La longitud de la raíz respondió positivamente al régimen CON (Tabla 2). Esto concuerda con estudios previos en trigo (Barraclough, 1989; Nagesh, 2006; Elazab *et al*., 2012, 2016). El aumento de la longitud de las raíces podría deberse a que las plantas en condiciones óptimas de riego producen más raíces adventicias (Elazab *et al*., 2012). La LSR ha reportado resultados contradictorios (Ryser, 1998; Carvalho *et al*., 2014). En nuestro estudio, la LSRpro aumentó en condiciones CON en comparación con condiciones EST (Tabla 2), lo que coincide con estudios previos realizados por Elazab *et al*. (2012, 2016) en experimentos de tubo con trigo duro. Contrariamente a estos hallazgos, un aumento en LSR en respuesta al estrés hídrico fue reportado por Nagesh (2006) en un experimento de tubo con trigo de invierno. Además, Carvalho *et al*. (2014) observaron un aumento de la LSR en el régimen EST en algunos años en un experimento en tubo con trigo duro y cebada, pero en otros años el régimen hídrico no afectó a la LSR.

Como se puede observar en la Figura 4a, ‘Maxwell’ tuvo mayor EUA, mientras que ‘Druchamp’ no muestra diferencias significativas entre CON y EST, en el CRA no encontramos ninguna diferencia significativa en CON u EST (Figura 4b), por consiguiente. Lo mismo ocurrió con la Temp (Figura 4c), no existió diferencia significativa en las dos variedades bajo los dos tratamientos. Aunque hubo una gran diferencia en el consumo de agua entre las plantas CON y EST (Figura 4a), solo se detectaron diferencias significativas para la EUA (Figura 4 b). Los valores elevados de EUA en la mayoría de los casos reflejan un menor consumo de agua por parte del cultivo (Blum, 2009), por lo que la relación entre EUA y biomasa aérea o rendimiento en grano puede ser negativa (Monneveux *et al*., 2006), lo que significa que los genotipos que pueden mantener un mayor consumo de agua (aunque sea

a costa de un menor EUA) son los más productivo (Blum, 2009; Araus *et al*., 2013). Además, los genotipos con EUA alta, que se seleccionaron para los entornos con precipitaciones dominantes en verano de Australia, no presentan casi ningún aumento en el rendimiento de grano ni en los entornos con precipitaciones dominantes en invierno (entornos de tipo mediterráneo) ni en los entornos con precipitaciones muy variables de Australia (Condon *et al*., 2004). La EUA alta es un rasgo "conservador" en lo que respecta al uso del agua y a la tasa de crecimiento del cultivo. Así, sin déficit hídrico en el suelo, los genotipos con EUA alta crecen más lentamente que los genotipos con baja EUA, lo que se traduce en una menor biomasa aérea y rendimiento en grano (Condon *et al*., 2004).

Tabla 3. Efecto de los regímenes de agua y genotipos sobre el estado hídrico de la planta.

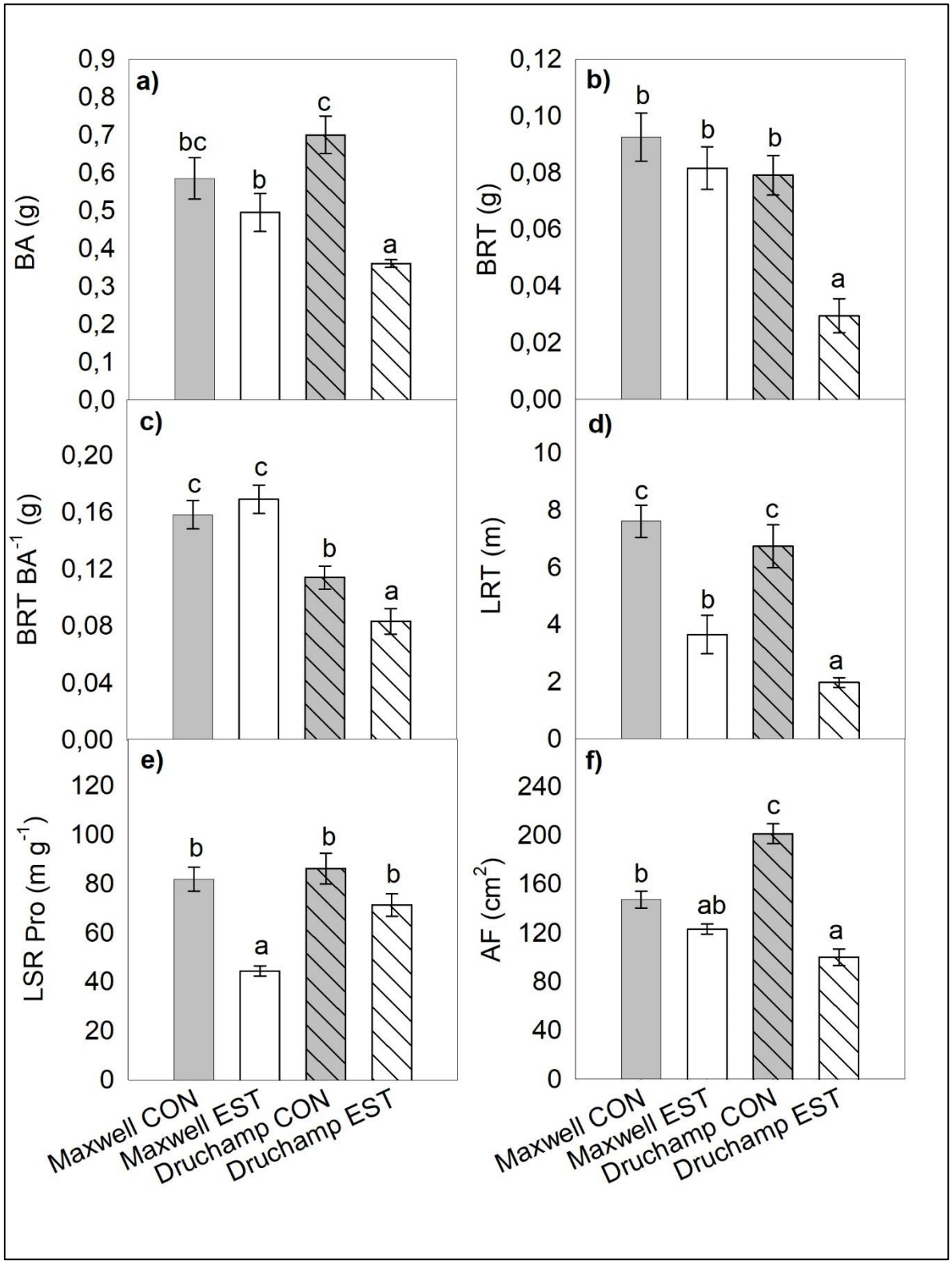
	CA (L)	**EUA (g dL^{-1})**	**CRA (%)**	**Temp (°C)**
CON	5,74±0,05 b	1,12±0,08 a	87,80±4,11 a	17,86±0,61 a
EST	3,02±0,14 a	1,42±0,15 a	78,62±5,13 a	18,5±0,15 a
Max	4,39±0,05 a	1,33±0,13 a	84,05±3,11 a	18,26±0,36 a
Dru	4,36±0,14 a	1,22±0,10 a	82,38±6,13 a	18,10±0,40 a

Para cada régimen de agua y genotipo se le asignó el promedio de cuatro replicas. Los promedios seguidos con letras diferentes contienen una diferencia significativa según la prueba T independiente $P \leq 0{,}05$. CON, condiciones óptimas; EST, tratamiento estrés; Max, 'Maxwell'; Dru, 'Druchamp'; CA, consumo de agua; EUA, eficiencia de uso de agua; CRA, contenido relativo de agua; Temp, temperatura.

Distribución de las raíces

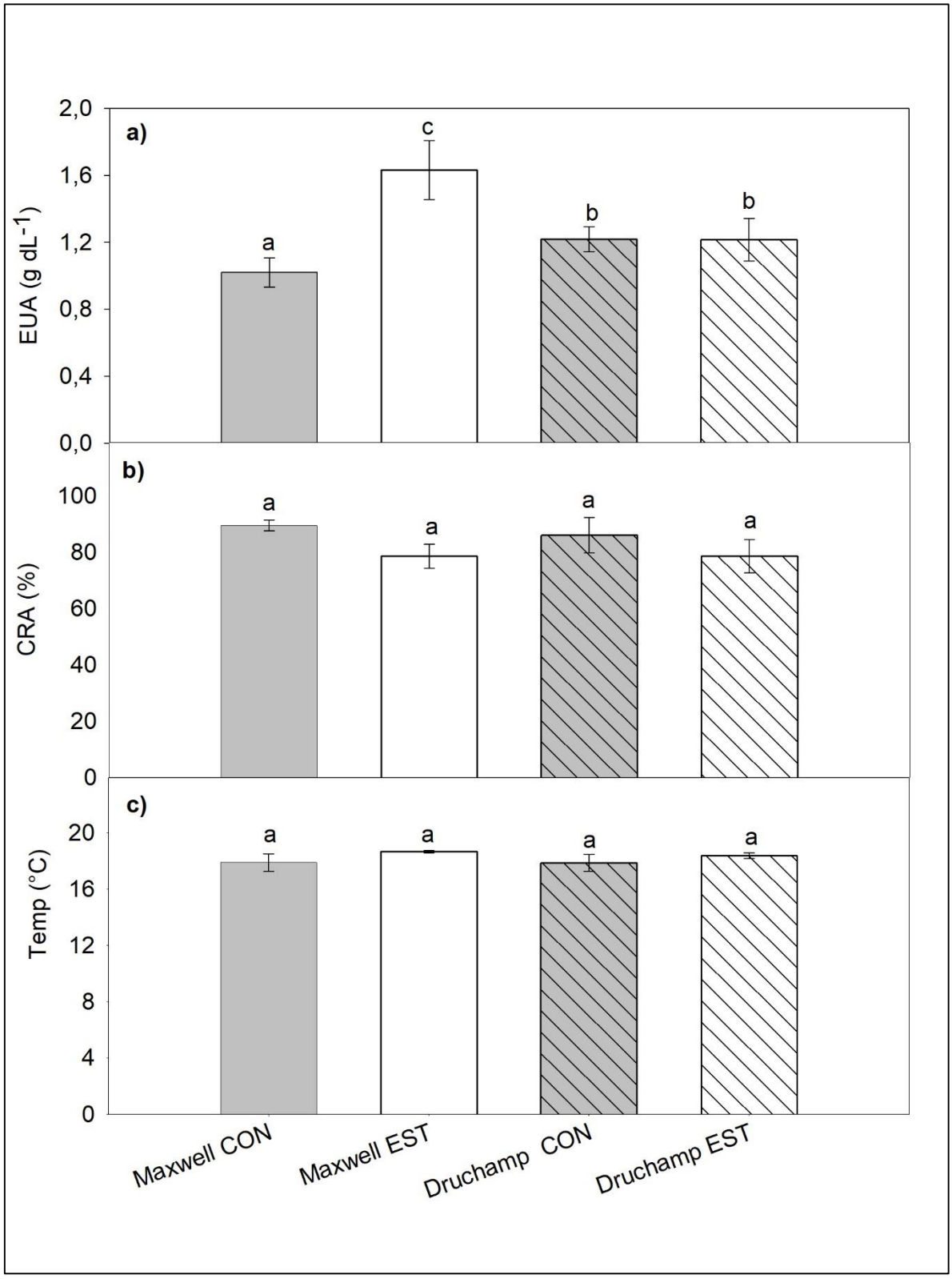
En la Figura 5a y b se puede observar que en el perfil superior de la columna del sustrato (0-25 cm), existe una mayor cantidad de BR y LR para ambas variedades en las condiciones de CON y EST. Mientras la LSR en el perfil superior de la columna (0-25 cm) mostró valores bajos y en los niveles más profundos de la columna aumentó en ambas variedades en CON. La BRT, LRT y LSR estuvieron determinadas por la inhibición del crecimiento de las raíces en la tercera profundidad (50-75 cm) bajo EST en ambas variedades.

Figura 3. Distribución de biomasa en la planta y rasgos radiculares.



BA: Biomasa aérea, BRT: Biomasa radicular total, BRT BA-1: Biomasa de raíces/Biomasa aérea, LRT: Longitud radicular total, LSR: Longitud especifico de raíces, AF: área foliar. La separación de la media fue realizada con la Prueba DMS con $P \leq 0{,}05$.

Figura 4. Parámetros del estado hídrico de la planta.



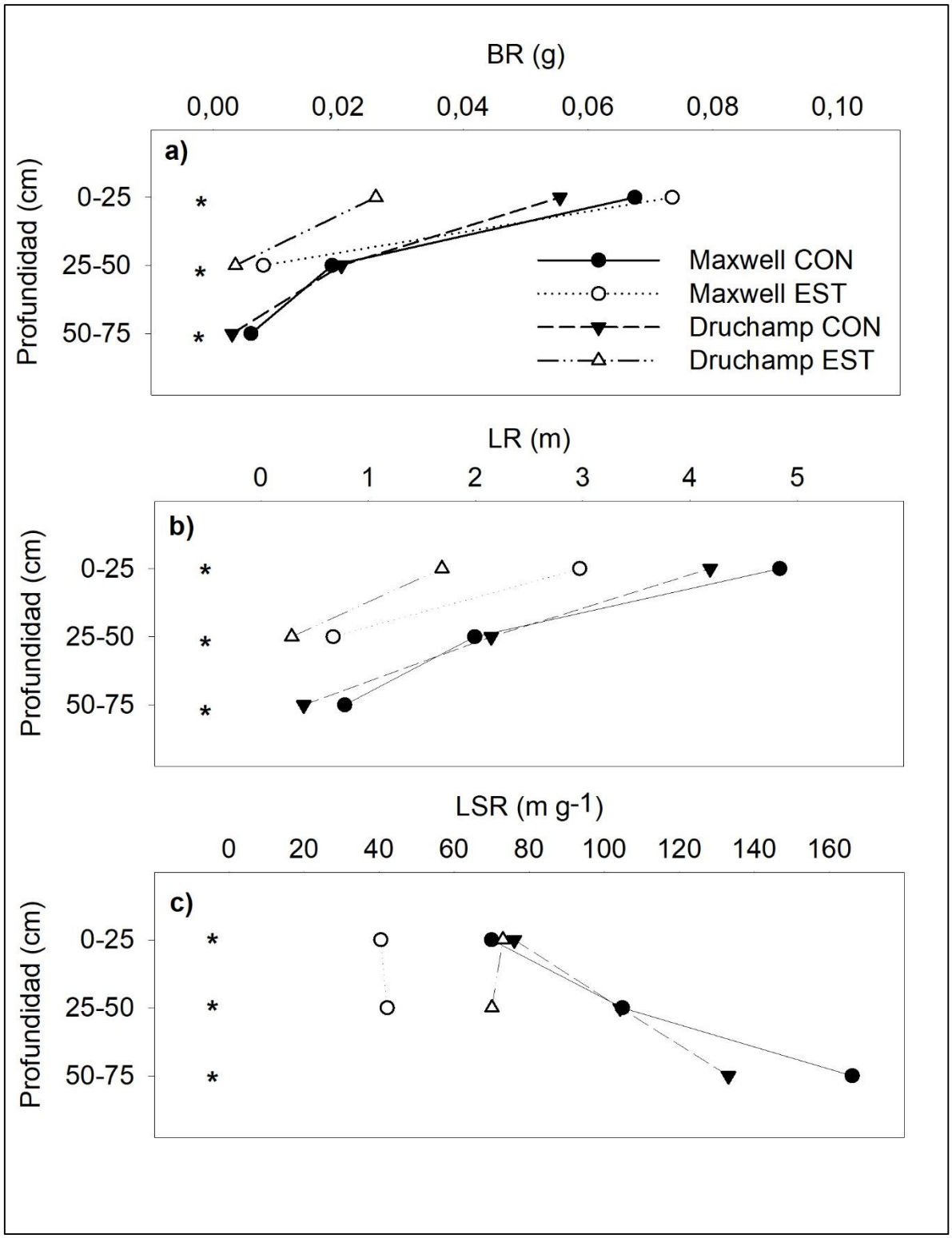
CA: Consumo de agua, EUA: Uso eficiente del agua, CRA: Contenido relativo del agua, Temp: Temperatura. La separación de la media fue realizada con la Prueba DMS con $P \leq 0.05$.

El régimen CON aumentó la BR y LR de ‘Maxwell’ y ‘Druchamp’ en todas las capas de la columna (Figura 5a y b). Esto concuerda con varios estudios (Zhang *et al*., 2004; Wang *et al*., 2014) que informaron que las plantas de trigo con mayores niveles de riego tienen una mayor BR y LR que aquellas con menor riego, especialmente en los perfiles de suelo más profundos. Sin embargo, nuestros resultados contradicen los de Ayad *et al*. (2010), que informaron para uno de los genotipos de trigo duro de su estudio que el déficit hídrico aumenta el crecimiento de las raíces en casi todas las capas de la columna del suelo, así como los de Xue *et al*. (2010) que informaron que el déficit hídrico aumenta el crecimiento de las raíces en las capas más profundas de la columna de suelo (60-100 cm).

Una disminución de BR y LR hacia abajo a través de la columna del sustrato es un patrón típico en el trigo y otros cereales (Gregory *et al*., 1997; Nagesh, 2006; Carvalho, 2009). Kang *et al*. (1994) y Elazab *et al*. (2016) relacionaron este gradiente de distribución de BR y LR en arroz y trigo porque las raíces adventicias, que ocupan las secciones superiores del suelo, constituyen el 86-99% de todo el sistema radicular y, al contrario que las raíces seminales, no pueden crecer más profundamente en las secciones del suelo (Manske y Vlek, 2002). En contraste con BR y LR, SRL aumentó desde la parte superior a la inferior de la columna de suelo (Figura 5c). Kang *et al*. (1994) informaron de que el diámetro de las raíces adventicias es relativamente grande, cerca de su punto de origen en el perfil superior del suelo, y disminuye a lo largo de los ejes principales y las raíces ramificadas.

En nuestro estudio, las plantas bajo EST mostraron una disminución aparente de BR y LR en el perfil de la columna del sustrato en comparación con las plantas en CON. Además, no se detectó más crecimiento radicular en el perfil profundo de la columna (50-75 cm; Figura 5a-c). Como se mencionó anteriormente, se ha informado de que el estrés hídrico restringe el crecimiento de las raíces (Sharp *et al*., 2004; Elazab *et al*., 2016), especialmente bajo déficits hídricos severos. El régimen EST también disminuyó la LSR, lo que significa que las raíces eran más gruesas que las de plantas bajo CON (Tabla 2), y el genotipo más resistente al déficit de agua, ‘Maxwell’, mostró una LSR menor bajo el régimen EST (Figura 3e).

Figura 5. Distribución de los rasgos radiculares de los dos regímenes de agua (CON y EST) en el perfil del tubo.



BR: Biomasa radicular, LR: Longitud radicular, LSR: Longitud especifico de raíces. Los asteriscos representan las diferencias significativas (P ≤ 0,05) según la ANDEVA.

Esto podría explicarse como una respuesta de la planta al secado del sustrato, ya que el aumento del diámetro de la raíz puede mejorar la capacidad de penetrar en el suelo, resistiendo la impedancia mecánica que aumenta al secarse, y también podría mejorar la conductancia del agua en condiciones de sequía (Ryser, 1998). Además, incluso cuando las raíces más delgadas (alta LSR) son ventajosas para la absorción de agua (Eissenstat, 1992), tienden a ser más susceptibles a la sequía (Ryser, 2006; Carvalho, 2009).

Correlación entre rasgos

En la Tabla 4 se muestra una matriz de correlaciones de Pearson para ambos ambientes (CON y EST) promediados, con el fin de establecer la relación entre la BA, AF y CA y los rasgos de raíces y su distribución en el perfil del suelo. La BA aumenta de manera significativa cuando aumenta AF, CA, biomasa de raíces en la profundidad 2 (BR2), LRT, longitud de raíces en profundidad 2 (LR2) y longitud específica de raíces en la profundidad 3 (LSR3). El AF aumenta de manera significativa cuando aumenta CA, BR2, LRT, LR2 y LSR3. El consumo de agua aumenta de manera significativa cuando aumenta BR2, LRT, longitud de raíces en profundidad 1 (LR1), LR2, LSR_{Pro} y LSR3, respectivamente.

Los resultados de este estudio coinciden con informes anteriores de Passioura (1983), Gregory *et al*. (1992) y Elazab *et al*. (2012), en los que una mayor BR, LR y LSR se asocian con una mayor absorción de agua del suelo y, en consecuencia, mejoran el rendimiento final de BA y AF (Tabla 4). Además, se ha demostrado que el vigor por encima del suelo influye en el crecimiento del sistema radicular y puede utilizarse para seleccionar indirectamente sistemas radiculares más extensos (Richards *et al*., 2007). LR y LSR se utilizan con frecuencia en los estudios de raíces (Zhang *et al*., 2009). La LR es un parámetro importante para modelar la absorción de agua y nutrientes (Barraclough, 1989; King *et al*., 2003), y recientemente, la LSR se ha considerado uno de los rasgos morfológicos más importantes y comúnmente medidos, que tiene una influencia significativa en las tasas de absorción de recursos, respiración de las raíces y rizodeposición (Hajek *et al*., 2013).

LSR es la relación entre la longitud de la raíz y la biomasa de la raíz (Eissenstat, 1991; Cornelissen *et al*., 2003) y caracteriza el patrón de asignación de biomasa en la longitud de la raíz (Ryser, 2006). Según Ryser (1998), una LSR alta facilita la absorción de nutrientes en entornos con pocos nutrientes y hace que las plantas sean más competitivas en la absorción de nutrientes del suelo (Bonifas y Lindquist 2009).

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Pearson de las relaciones lineales entre, biomasa área (BA), área foliar (AF) y consumo de agua (CA).

	BA	*AF*	*CA*
BA			
AF	**0.93****		
CA	**0.77***	**0.76***	
BRT	0.67	0.5	0.6
BR1	0.43	0.3	0.32
BR2	**0.92****	**0.76***	**0.84****
BR3	0.32	0.17	0.69
LRT	**0.83***	**0.75***	**0.92****
LR1	0.69	0.66	**0.77***
LR2	**0.92****	**0.79***	**0.88****
LR3	0.44	0.31	**0.79***
LSR $_{Pro}$	0.53	0.62	**0.71***
LSR1	0.27	0.46	0.45
LSR2	0.64	0.49	0.66
LSR3	**0.76***	**0.77***	**0.91****

Las correlaciones se calcularon usando los datos de los regímenes y genotipos (n=8). Probabilidades (* $P \leq 0{,}05$; ** $P \leq 0{,}01$). BRT, biomasa total de raíces; LRT, largo total de raíces; LSR $_{Pro}$, promedio de la longitud especifica de las raíces; BR, biomasa de raíces; LR, longitud de raíces; y LSR, longitud especifica de las raíces. El numero siguiendo el rasgo presenta la distribución en el perfil de la columna del sustrato, donde 1 (0-0,25 m), 2 (0,25-0,50 m), y 3 (0,50-0,75 m).

Esto se debe a que las plantas con mayor LSR tienen una mayor superficie radicular dentro de un determinado volumen de suelo y, por lo tanto, una mayor área de absorción que las plantas con baja LSR (Eissenstat, 1991; Bonifas y Lindquist, 2009). Además, los costes metabólicos (la producción y el mantenimiento de los tejidos radiculares, a menudo medibles en unidades de carbono) de las plantas con alta LSR son menores que los de las plantas con baja LSR (Bonifas y Lindquist, 2009; Hajek *et al*., 2013). Sin embargo, las raíces con alta LSR pueden tener una

capacidad de transporte, almacenamiento y soporte limitada y una vida útil más corta que las raíces con baja LSR (Fitter, 1996; Cornelissen *et al*., 2003).

Conclusiones

1. La aplicación de estrés hídrico disminuyó significativamente la producción de biomasa vegetal (biomasa aérea y radicular). Sin embargo, no disminuyó los parámetros de estado hídrico estudiados (eficiencia en el uso del agua, contenido relativo de agua y temperatura de la planta) debido a la aclimatación de la planta a los bajos recursos hídricos disponibles en el sustrato.
2. El consumo total de agua aumentó con el incremento de la asignación de biomasa radicular en la profundidad media de la columna del sustrato (25-50 cm), el promedio de la longitud específica de la raíz, la longitud específica de la raíz en la mayor profundidad (50-75 cm) y la longitud total de la raíz y la distribución de la longitud de la raíz en toda la profundidad de la columna del sustrato. Esto confirma la importancia de los rasgos de la raíz para aumentar la absorción de agua, especialmente la distribución de la longitud de la raíz en el perfil del suelo, seguida de la longitud específica de la raíz y la distribución de la biomasa de la raíz.
3. El genotipo antiguo ‘Druchamp’ es más susceptible al estrés hídrico que el genotipo moderno ‘Maxwell’ en la fase inicial de crecimiento, en la que mostró una biomasa vegetal total (biomasas aérea y radicular) y una longitud radicular inferiores a las de ‘Maxwell’. Además, mostró una menor distribución de biomasa y longitud radicular, y una mayor longitud específica de la raíz en profundidad que ‘Maxwell’.
4. El genotipo moderno ‘Maxwell’ mostró mayor tolerancia al estrés hídrico debido principalmente a la elevada relación raíz/biomasa aérea, longitud de raíz, y eficiencia en el uso del agua. Además, mostró baja longitud específica de raíz. Esto podría explicarse como una respuesta de la planta al secado del suelo, ya que el aumento del diámetro de la raíz puede mejorar la capacidad de penetrar en el suelo, resistiendo la impedancia mecánica que aumenta al secarse, y también podría mejorar la conductancia del agua en condiciones de sequía.

REFERENCIAS

1. Araus, J.L., L. Cabrera-Bosquet, M.D. Serret, J. Bort, and M.T. Nieto-Taladriz. 2013. Comparative performance of δ13C, δ18O and δ15N for phenotyping durum wheat adaptation to a dry land environment. Funct Plant Biol 40: 595-608. https://doi.org/10.1071/fp12254.

2. Atkinson, J., M. Pound, M. Bennett, and D. Wells. 2019. Uncovering the hidden half of plants using new advances in root phenotyping. Curr Opin Biotechnol 55: 1-8. https://doi.org/10.1016/j.copbio.2018.06.002.

3. Ayad, J.Y., A.M. Al-Abdallat and H.M. Saoub. 2010. Variation in root water and nitrogen uptake and their interactive effects on growth and yield of spring wheat and barley genotypes. Int J Bot 6: 404–413. 10.3923/ijb.2010.404.413.

4. Aziz, M., J. Palta, K. Siddique, and V. Sadras. 2017. Five decades of selection for yield reduced root length density and increased nitrogen uptake per unit root length in Australian wheat varieties. Plant Soil 413(2): 181–192. https://doi.org/10.1007/s11104-016-3059-y.

5. Barraclough, P. 1989. Root growth, macronutrient uptake dynamics and soil fertility requirements of a high-yielding winter oilseed rape crop. JSTOR 119: 59-70. https://doi.org/10.1007/BF02370269.

6. Blum, A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. Field Crops Res 112: 119-123. https://doi:10.1016/j.fcr.2009.03.009.

7. Bonifas, K.D. and J.L. Lindquist. 2009. Effects of nitrogen supply on the root morphology of corn and velvetleaf. J Plant Nutr 32: 1371–1382. https://doi.org/10.1080/01904160903007893.

8. Carvalho, P. 2009. Optimising Root Growth to Improve Uptake and Utilization of Water and Nitrogen in Wheat and Barley. Ph.D.thesis. University of Nottingham, Nottingham.

9. Carvalho, P., S. Azam-Ali, and M. Foulkes. 2014. Quantifying relationships between rooting traits and water uptake under drought in Mediterranean barley and durum wheat. J Integr Plant Biol 56: 455-469. https://doi.org/10.1111/jipb.12109.

10. CIMMYT. 2022. Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo [en línea] Investigación del trigo. <https://www.cimmyt.org/es/nuestro-trabajo/trigo/>. [Consulta: 06 mayo 2023].

11. Condon, A., R. Richards, G. Rebetzke, and G. Farquhar. 2004. Breeding for high water-use efficiency. J Exp Bot 55: 2447-2460.

https://doi.org/10.1093/jxb/erh277.

12. Cornelissen, J.H.C, S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D.E. Gurvich, P.B. Reich, H.t. Steege, H.D. Morgan, M.G.A. van der Heijden, J.G. Pausas and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Aust J Bot 51:335–380. https://doi.org/10.1071/BT02124.

13. CR2 .2020. Mega sequia 2010-2019. [en línea]. Center for Climate Resilence Research. <https://www.cr2.cl/megasequia/#:~:text=La%20megasequ%C3%ADa%202010%2D2019%3A% 20Una%20lecci%C3%B3n%20para%20el%20futuro,-Desde%20el%20a%C3%B1o&text=Esta%20p%C3%A9rdida%20de%20lluvias%20ha,desde%20lagos%2C%20embalses%20y%20cultivos>. [Consulta: 09 marzo 2023].

14. Del Pozo, A., A. Méndez, S. Romero, M. Garriga, F. Estrada, and M. Alcaíno. 2020. Genotypic variation in leaf and whole-plant water use efficiencies are closely related in bread wheat under well-watered and water-limited conditions during grain filling. Sci Rep 10: 460. https://doi.org/10.1038/s41598-019-57116-0.

15. Del Pozo, A., C. Jobet, I. Matus, A.M. Méndez-Espinoza, M. Garriga, D. Castillo and A. Elazab. 2022. Genetic Yield Gains and Changes in Morphophysiological-Related Traits of Winter Wheat in Southern Chilean High-Yielding Environments. Front Plant Sci 12: fpls.2021.732988.

16. Den Herder, G., G. Van Isterdael, T. Beeckman, and I. De Smet. 2010. The roots of a new green revolution. Trends Plant Sci 1511: 600–607.https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.009.

17. Dusschoten, D., R. Metzner, J. Kochs, J. Postma, D. Pugfelder, J. Buehler, U. Schurr, and S. Jahnke. 2016. Quantitative 3d analysis of plant roots growing in soil using magnetic resonance imaging. Plant Physiol 170(3): 1176-1188. https://doi.org/10.1104/pp.15.01388.

18. Eissenstat, D. 1991. On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using citrus rootstocks. New Phytol 118: 63-68. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00565.x.

19. Eissenstat, D. 1992. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. J plant nutr 15: 763-782. https://doi.org/10.1080/01904169209364361.

20. Elazab, A., G. Molero, M. Serret, and J. Araus. 2012 Root traits and d13 C and d18 O of durum wheat under different water regimes. Funct Plant Biol, 39(5): 379-393. https://doi.org/10.1071/FP11237.

21. Elazab, A., M. Serret, and J. Araus. 2016. Interactive effect of water and nitrogen regimes on plant growth. Planta 244: 125-144. https://doi.org/10.1007/s00425-016-2500-z.

22. FAO. 2022. Organización de las Naciones Unidas para la alimentación y la Agricultura. [en línea]. Actualidad agropecuaria de América Latina y el Caribe. <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize>. [Consulta: 06 mayo 2023].

23. Fitter, A. 1996. Characteristics and functions of root systems. pp: 1-20. In: Y. Waisel, D. Eshel and U. Kafkafi (Eds.). Plant roots: The hidden half. Marcel Dekker. New York, USA.

24. Foulkes, M., G. Slafer, W. Davies, P. Berry, R. Sylvester, P. Martre, D. Calderini, S. Griffiths, and M. Reynolds. 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. J Exp Bot 62(2): 469–486. https://doi.org/10.1093/jxb/erq300.

25. Friedli, C., S. Abiven, D. Fossati, and A. Hund. 2019. Modern wheat semi-dwarfs root deep on demand: response of rooting depth to drought in a set of Swiss era wheats covering 100 years of breeding. Euphytica 215: 1-15. https://doi.org/10.1007/s10681-019-2404-7.

26. Garreaud, R., J. Boisier, R. Rondanelli, A. Montecinos, H. Sepúlveda, and D. Veloso-Agui. 2019. The Central Chile Mega Drought (2010–2018): A climatedynamics perspective. Int J Climatol 40: 421– 439. https://doi.org/10.1002/joc.6219.

27. Gregory, P., J. Palta, and G. Batts. 1997. Root systems and root: mass ratio-carbon allocation under current and projected atmospheric conditions in arable crops. Plant Soil 187(2): 221-228. https://doi.org/10.1007/BF00017089.

28. Hajek, P., D. Hertel and C. Leuschner. 2013. Intraspecific variation in root and leaf traits and leaf-root trait linkages in eight aspen demes (Populus tremula and P. tremuloides). Front. Plant Sci 4:415. doi:10.3389/fpls.2013.00415.

29. Jobet, C., R. Madariaga, I. Matus, R. Campillo and J. Zuñiga. 2017. Maxwell: el cultivar de trigo que ha superado las barreras productivas en el sur de chile. Chil J Agric Anim Sci 33(1): 39-44. http://dx.doi.org/10.4067/S0719-38902017000100105.

30. Kang, S., S. Morita, and K. Yamakazi. 1994. Root growth and distribution in some Japonica-Indica hybrid and Japonica type rice cultivars under field conditions. Japanese J Crop Sci 63: 118-124. https://doi.org/10.1626/jcs.63.118.

31. King, J., A. Gay, R. Sylvester, I. Bingham, J. Foulkes, P. Gregory, D. Robinson. 2003. Modelling cereal root systems for water and nitrogen capture: towards an economic optimum. Ann Bot 91(3): 383-390. https://doi.org/doi:10.1093/aob/mcg033.

32. Kramer, P. 1983. Water relations of plants. Academic Press. Orlando, FL.

33. Liu, H., I. Searle, D. Mather, A. Able, and J. Able. 2015. Morphological, physiological and yield responses of durum wheat to pre-anthesis water-deficit stress are genotype-dependent. Crop Pasture Sci 66 (10): 1024-1038. https://doi.org/10.1071/CP15013.

34. Lynch, J. 2007. Roots of the second green revolution. Aust J Bot 55: 493–512.https://doi.org/10.1071/BT06118.

35. Lynch, J. 2013. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. Annals of Botany 112 (2): 347–357. https://doi.org/10.1093/aob/mcs293.

36. Lynch, J. 2015. Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21ST century agriculture. Plant Cell Environ 38: 1775–1784. https://doi.org/10.1111/pce.12451.

37. Maccaferri, M., W. El-Feki, G. Nazemi, S. Salvi, M. Canè, M. Colalongo, S. Stefanelli, and R. Tuberosa. 2016. Prioritizing quantitative trait loci for root system architecture in tetraploid wheat. J Exp Bot 67 (4): 1161– 1178. https://doi.org/10.1093/jxb/erw039.

38. Manske, G., P. Vlek. 2002. Root architecture-wheat as a model plant. pp: 249-259. In: Y. Waisel, D. Eshel and U. Kafkafi (Eds.). Plant roots: The hidden half. Marcel Dekker. New York, USA.

39. Monneveux, P., D. Reika, E. Acevedo, and O. Merah. 2006. Effects of drought on leaf gas exchange, carbon isotope discrimination, transpiration efficiency and productivity in field-grown durum wheat genotypes. Plant Sci 170(4): 867-872. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.12.008.

40. Nagesh, A. 2006. The Physiological and Genetic Bases of Water-Use Efficiency in Winter Wheat. Tesis doctoral, Universidad de Nottingham, Nottingham. https://eprints.nottingham.ac.uk/11398/.

41. ODEPA. 2023. Oficina de Estudios y Políticas Agrarias. [en línea] Boletín de Cereales, avance junio 2021. < https://bibliotecadigital.odepa.gob.cl/bitstream/handle/20.500.12650/73088/BCereales112023.pdf >. [Consulta: 05 enero 2024].

42. Palta, J., Chen, X., Milroy, S., Rebetzke, G., Dreccer, M., Watt, M. 2011. Large root systems are they useful in adapting wheat to dry environments? Funct Plant Biol 38: 347-354. https://doi.org/10.1071/FP11031.

43. Passioura, J. 1983. Roots and drought resistance. Agric Water Manag 7: 265-280. https://doi.org/10.1016/0378-3774(83)90089-6

44. Richards, R., M. Watt, and G. Rebetzke. 2007. Physiological traits and cereal germplasm for sustainable agricultural systems. Euphytica 154: 409-425. https://doi.org/10.1007/s10681-006-9286-1.

45. Ryser, P. 1998. Intra- and interspecific variation in root length, root turnover and the underlying parameters. pp: 441-465. In H. Lambers, H. Poorter and M. M. I. van Vuuren (Eds.). Inherent Variation in Plant Growth, Physiological Mechanisms and Ecological Consequences. Backhuys Publishers. Leiden.

46. Ryser, P. 2006. The mysterious root length. Plant Soil 286: 1–6. https://doi.org/10.1007/s11104-006-9096-1.

47. Schneider, C., S. Rasband, and K. Eliceiri. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. Nature Methods 9(7): 671–675. https://doi.org/10.1038/nmeth.2089.

48. Schneider, H., J. Lynch. 2018. Functional implications of root cortical senescence for soil resource capture. Plant Soil 423: 13-26. https://doi.org/10.1007/s11104-017-3533-1.

49. Schonfeld, M., R. Johnson, and B. Carver. 1988. Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. Crop Sci 28: 526-531. https://doi.org/10.2135/cropsci1988.0011183X002800030021x.

50. Schuppler, U., P. He, P. John, and R. Munns. 1998. Effects of water stress on cell division and cell- division-cycle-2-like cell-cycle kinase activity in wheat leaves. Plant Physiol 117: 667–678. https://doi.org/10.1104/pp.117.2.667.

51. Sharp, R., V. Poroyko, G. Hejlek, G. Spollen, K. Springer, J. Bohnert, and T. Nguyen. 2004. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. J Exp Bot 55(407): 2343-2351. https://doi.org/10.1093/jxb/erh276.

52. Siddique, K., R. Belford, and D. Tennant. 1990. Root:shoot ratios of old and modern, tall and semi- dwarf wheats in a Mediterranean environment. Plant Soil 121: 89–98. https://doi.org/10.1007/BF00013101.

53. Singhvi, A., Fitzpatrick, A., Scharwies, J., Dinneny, J., Arbabian, A. 2022. A Thermoacoustic Imaging System for Noninvasive and Nondestructive Root Phenotyping. IEEE Trans Circuits Syst II: Express Br 69: 2493-2497.

https://doi.org/10.1109/TCSII.2022.3159448.

54. Tambussi, E., J. Bort, and J. Araus. 2007. Water use efficiency in C3 cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. Ann App Biol 150: 307-321. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2007.00143.x.

55. Tracy, S., K. Nagel, J. Postma, H. Fassbender, A. Wasson, and M. Watt. 2020. Crop Improvement from Phenotyping Roots: Highlights Reveal Expanding Opportunities. Trends Plant Sci 25: 105-118. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.10.015.

56. Tshikunde, N., J. Mashilo, H. Shimelis, and A. Odindo. 2019. Agronomic and physiological traits,and associated quantitative trait loci (QTL) affecting yield response in wheat (Triticum aestivum L.): A review. Front Plant Sci 10:1428. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01428.

57. Wang, C., W. Liu, Q. Li, D. Ma, H. Lu, W. Feng, Y. Xie, Y. Zhu, and T. Guo. 2014. Effects of different irrigation and nitrogen regimes on root growth and its correlation with aboveground plant parts in high- yielding wheat under field conditions. Field Crops Res 165: 138-149. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.04.011.

58. Xue, L., J. Duan, Z. Wang, Z. Guo and L. Lu. 2010. Effects of different irrigation regimes on spatial-temporal distribution of roots, soil water use and yield in winter wheat. Acta Ecol Sin 30: 5296–5305. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.04.011.

59. Zhang, D., X. Jiang, S. Zhao and S. Duan. 1995. An ecological analysis of growth redundancy in root systems of crops under drought conditions. Acta Bot Sinica 15: 110–114.

60. Zhang, X., D. Pei and S. Chen. 2004. Root growth and soil water utilization of winter wheat in the North China Plain. Hydrol Process 18: 2275–2287. https://doi.org/10.1002/hyp.5533.

61. Zhang, X., S. Chen, H. Sun, Y. Wang, and L. Shao. 2009. Root size, distribution and soil water depletion as affected by cultivars and environmental factors. Field Crops Res 114: 75–83. doi: 10.1016/j.fcr.2009.07.006.

62. Zhu, Y., J. Weiner, M. Yu, and F. Li. 2019. Evolutionary agroecology: Trends in root architecture during wheat breeding. Evol App 12: 733. https://doi.org/10.1111/eva.12749.

Apéndices

Apéndice 1. Bolsas de plástico, que contienen el sustrato y las raíces en las tres secciones.

Apéndice 2. Cámara de color negro con luces LED, creada para fotografiar las raíces