

Sáez Reale, Alejandro M.

El rol de los carbohidratos en la inducción a la floración en Lesquerella mendocina

**Trabajo Final de Ingeniería en Producción Agropecuaria
Facultad de Ciencias Agrarias**

Este documento está disponible en la Biblioteca Digital de la Universidad Católica Argentina, repositorio institucional desarrollado por la Biblioteca Central "San Benito Abad". Su objetivo es difundir y preservar la producción intelectual de la Institución.

La Biblioteca posee la autorización del autor para su divulgación en línea.

Cómo citar el documento:

Sáez Reale, A. M. 2013. El rol de los carbohidratos en la inducción a la floración en lesquerella mendocina [en línea]. Trabajo Final de Ingeniería en Producción Agropecuaria. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Católica Argentina. Disponible en: <http://bibliotecadigital.uca.edu.ar/repositorio/tesis/rol-carbohidratos-inducion.pdf> [Fecha de consulta:.....]



UCA

Facultad de Ciencias Agrarias

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA ARGENTINA

Facultad de Ciencias Agrarias

Ingeniería en Producción Agropecuaria

**“El rol de los carbohidratos en la inducción a la floración en
Lesquerella mendocina”**

**Trabajo final de graduación para optar por el título de:
Ingeniero en Producción Agropecuaria**

Autor: Alejandro M. Sáez Reale (05-070006-6)

Profesor Tutor: Ing. Liliana B. Windauer, MSc. Dra.

Fecha: martes 2 de julio de 2013

Índice

Resumen	3
Introducción.....	4
Objetivos.....	6
Materiales y métodos.....	7
Información general.....	7
Tratamientos	8
Diseño experimental y análisis estadístico	10
Resultados.....	12
Discusión	19
Conclusiones.....	22
Anexos Estadísticos.....	23
Análisis de la Varianza	23
Prueba de Tuckey Radiación	23
Prueba de Tuckey Carbohidratos.....	24
Bibliografía.....	25
Libros y artículos de publicación periódica.....	25
Páginas de Internet.....	27
Agradecimientos.....	27

Resumen

El ambiente en el que se desarrollan las plantas afecta su desarrollo. Factores como la radiación, la temperatura, el fotoperíodo y la vernalización modifican las etapas fenológicas de los cultivos, pudiendo acortarlas o alargarlas. Por este motivo resulta vital conocer qué factores intervienen, y de qué manera lo hacen, sobre todo en especies que están en proceso de domesticación, como *Lesquerella mendocina*. Esta especie, de comportamiento perenne, produce semillas con aceite de uso industrial. Un aspecto fundamental para la generación del rendimiento de un cultivo de grano es el cambio de estado vegetativo al reproductivo y su posterior formación del fruto. Estudios anteriores sobre *L. mendocina* demostraron que dicha especie no ve afectado su cambio de estado a reproductivo por los factores que promueven el desarrollo en especies anuales (temperatura, fotoperíodo y vernalización) y sí responde a cambios en la radiación incidente. Por otro lado, existe información que evidencia que en especies perennes los carbohidratos pueden desempeñarse como señales internas, actuando como desencadenantes y así afectar el momento de la floración. Por lo anteriormente mencionado, el objetivo de esta tesis es determinar si el agregado exógeno de sacarosa, a una concentración determinada, desencadena señales que afecten el crecimiento y desarrollo de las plantas de *L. mendocina*. Para ello se llevó a cabo un experimento, en el cual plantas de esta especie crecieron en soluciones nutritivas con: una concentración de sacarosa de 0,4% p/v (4 gramos de sacarosa por litro de agua), aplicados en 2 momentos; V1 y V4, con un osmótico (para descartar efectos osmóticos del azúcar) y un tratamiento control (sólo solución nutritiva Hoagland). Además, cada tratamiento fue sometido a 2 niveles de radiación; plena radiación (Sol) y radiación reducida (Sombra). Los resultados de esta tesis muestran que la radiación tiene un efecto relevante en el crecimiento y desarrollo de *L. mendocina*. En el caso del agregado de sacarosa, no existieron diferencias significativas, descartando la hipótesis del efecto promotor sobre la iniciación floral, aunque en ciertos casos produjo efectos que sugieren que existe un efecto positivo por el agregado exógeno de sacarosa, principalmente en el desarrollo de biomasa y en los índices de floración de plantas bajo radiación reducida.

Introducción

En la actualidad el aumento de la población mundial -y su consecuente aumento de bienes agro-industriales, especialmente de alimentos- crece a un ritmo acelerado, y las predicciones indican que así seguirá haciéndolo por al menos 50 años (Informe FAO a). Se conoce que la superficie agrícola aumenta a un ritmo muy lento, casi estático (Echarri Prim, 1998). Además, la cada vez mayor concientización del impacto ambiental que tienen las acciones del hombre sobre el medio ambiente hace que este sea mucho más cauto al momento de expandir la frontera agrícola. En el período 1960-2010 la superficie agrícola aumentó el 7% (secano + riego), pasando de 1400 a 1500 millones de hectáreas (Informe FAO c). En el mismo período, la población mundial creció el 127%, pasando de 3039 millones de habitantes a 6908 millones de habitantes (Informe Worldmapper; Informe FAO b). Ante esta situación cabe la pregunta de cómo hacer para satisfacer la creciente demanda. Por un lado, se cuenta con el aumento de productividad de los cultivos ya conocidos, mediante mejoramiento genético y bioingeniería. Este punto, no obstante, ha generado últimamente gran controversia, especialmente en lo que respecta a organismos genéticamente modificados (O.G.Ms) y su impacto ambiental e impacto en la salud humana. Por otro lado, existe una alternativa amigable con el medio ambiente y con el desarrollo de lugares sub-poblados, que es la de descubrir y domesticar especies de valor agronómico y explotarlas en zonas que presenten limitaciones edáficas y/o climáticas, como son las zonas áridas o semiáridas, que por falta de precipitaciones, el recurso hídrico resulta tan limitante que es antieconómico cualquier tipo de producción agrícola extensiva para zonas húmedas (Windauer y Ploschuk, 2006).

Teniendo en cuenta que aproximadamente un tercio de la superficie del planeta es árida o semiárida (Heathcote, 1983) y que nuestro país no está exento de dicha estimación, cabe la posibilidad de encontrar y domesticar dichas especies de interés potencial.

En la Argentina los cultivos de soja y girasol son las principales fuentes de exportación de aceites y harinas proteicas, pero existen otros cultivos que podrían constituir alternativas viables para producir aceites con características diferentes a las de los aceites que se exportan (Windauer y Ploschuk, 2006). Mientras varios cultivos industriales han sido desarrollados para ambientes cálidos en zonas áridas, en los últimos años no ha existido un desarrollo homólogo para ambientes fríos en zonas áridas, como podría ser la Patagonia extra-Andina (Zavala y Ravetta, 2000).

Una alternativa para producción en ambientes fríos y áridos es *Lesquerella mendocina*, una especie perenne, nativa de Argentina, ampliamente distribuida en regiones serranas y montañosas, desde el oeste de Buenos Aires hasta Mendoza, y desde el Norte de la Patagonia hasta Jujuy (Correa, 1984). Es una especie herbácea perenne, que en poblaciones naturales permanece en estado vegetativo (como roseta) durante el invierno y florece a fines de agosto y principios de septiembre, madurando las semillas a principios de noviembre (Windauer, 2002). Especies del género *Lesquerella* son consideradas prometedoras especies agrícolas ya que sus semillas poseen alrededor de un 25% de su peso en aceite, y de este, el 50% son ácidos grasos del grupo “hidroxi” (Dierig y otros, 1993). Dentro de este

grupo de ácidos grasos se encuentra el ácido lesquerólico, similar al ácido ricinolénico, obtenido del ricino. Los mencionados ácidos del grupo hidroxí son utilizados a nivel industrial para producir resinas, ceras, nylon, plásticos, anticorrosivos, cosméticos y lubricantes industriales (Ploschuk y otros, 2003; Dierig y otros, 1999; Thompson y otros, 1989).

A nivel mundial la gran mayoría de cultivos son anuales, pero el uso de cultivos perennes podría ayudar a aumentar la sustentabilidad y estabilizar la producción a lo largo del tiempo en ambientes marginales (Ploschuk y otros, 2001).

Hay ensayos de *Sorghum* en los que se obtuvieron híbridos perennes de *S. bicolor* y *S. halepense* con rizomas no invasivos y encontraron que estas formas intermedias tenían un rendimiento similar a las especies de comportamiento anual (Piper y Kulakow, 1995). Dichos ensayos sugieren que, al menos en algunos casos, la combinación de alto rendimiento de los granos y hábito de crecimiento perenne puede ser posible. No obstante, el conocimiento que se posee sobre partición a grano en especies anuales versus especies perennes es limitado. Es de particular importancia conocer dicho comportamiento, especialmente en ambientes caracterizados por una relativamente baja disponibilidad de recursos, teniendo en cuenta además, que *L. mendocina* tiene como estrategia de supervivencia establecer un balance entre biomasa destinada a raíz y roseta (perpetuidad) y órganos reproductivos (producción) (Ploschuk y otros, 2005).

Uno de los primeros pasos en la introducción de una especie silvestre al proceso de domesticación es el de poder comprender el control ambiental de su fenología (Windauer y otros, 2004). Esto supone conocer qué condiciones ambientales (termoperíodo, fotoperíodo, vernalización, biomasa, entre otros) son las que desencadenan cambios que hacen al desarrollo fenológico del cultivo. Por esto, en la especie que se desea estudiar, resulta de vital relevancia conocer qué factores son los que desencadenan la floración –y posterior formación del grano– ya que es la que determinará finalmente el rendimiento del cultivo.

Se conoce que la vida en la tierra depende en gran medida de la transformación de carbono y energía solar en moléculas de azúcares ricas en energía química, y su consiguiente producción de Oxígeno (Rolland y otros, 2006). En las plantas, la producción de azúcar a través de la fotosíntesis es un proceso vital (Koch, 1996; Rolland y otros, 2002; Rolland y otros, 2006). Las plantas, autótrofas, son organismos fotosintéticos y están compuestas por tejidos y órganos fuente –desde donde se exportan azúcares– y tejidos y órganos destino –hacia donde se envían dichos azúcares– (Rolland y otros, 2006). El metabolismo de los azúcares es un proceso muy dinámico, y los flujos metabólicos y concentraciones de azúcares varían tanto durante el desarrollo, como en respuesta a estímulos medioambientales como pueden ser cambios diarios y estreses tanto bióticos como abióticos (Ohto y otros, 1999; Padilla Chacón y Martínez Barajas, 2007; Rolland y otros, 2002; Rolland y otros, 2006). En las células fotosintéticas (fuente), los fotosintatos generados en el ciclo de Calvin son exportados –principalmente como fosfo-triosas– desde el cloroplasto hacia el citosol, donde es utilizado en el proceso de glucólisis (y consecuentemente en la respiración celular o biosíntesis de otras moléculas) o es convertido en sacarosa para uso local o exportado hacia órganos destino (Rolland y otros, 2006). En general, niveles bajos de azúcares estimulan la producción fotosintética, movilización de reservas y su

exportación, mientras que la abundante presencia de azúcares estimula el crecimiento y la acumulación de reservas en órganos de reserva y estructuras de almacenaje (Koch, 1996). La sacarosa es el compuesto preferido por las plantas para proveer de azúcares a los órganos demanda (Padilla Chacón y Martínez Barajas, 2007), además, el metabolismo anabólico de la sacarosa es vital para las plantas multicelulares, no sólo por la energía química de sus enlaces, sino por la relevancia de las señales químicas que poseen las hexosas generadas (Koch, 2004).

Varias líneas de investigación señalan que el metabolismo anabólico de los azúcares –especialmente de la sacarosa- posee un rol crucial en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Roitsch y Gonzalez, 2004). Además del desarrollo vegetativo, la distribución de carbono y las señales que los azúcares generan controlan el desarrollo reproductivo. La inducción a floración está asociada a la movilización de almidón y a un aumento transitorio en la exportación de fotoasimilados hacia el meristema apical, sugiriendo que los azúcares transportados por vías floemáticas son un factor crítico (Rolland y otros, 2006). El éxito reproductivo de una planta depende que la inducción floral, y posterior floración, tengan lugar en el momento más adecuado, cuando las condiciones ambientales sean favorables (Bernier y otros, 1993).

La iniciación floral es un proceso regulado por muchos factores internos y externos de las plantas, los cuales interactúan espacial y temporalmente, lo que hace que el entendimiento de estos procesos sea muy complejo (Tan y Swain, 2006). Además, las interacciones entre la regulación de la floración y la dualidad del rol de la luz -tanto como una fuente de energía como de un estímulo ambiental- hacen dificultosa la tarea de analizar la relevancia de cada rol por separado. Una posibilidad para simplificar dicho análisis es superar la necesidad de luz, proveyendo a las plantas con una fuente de energía y haciendo que se desarrollen en la oscuridad (Roldán y otros, 1999). La manipulación de azúcares en las plantas se ha conseguido mediante adición directa, pecíolo anillado, aumento de CO₂, modificando la intensidad lumínica o modificando genéticamente los genes que regulan la transcripción de la invertasa. Hay evidencia de que la adición directa de sacarosa al 1% p/v al medio de cultivo puede adelantar la floración (Friend y otros, 1984; Roldán y otros, 1999) mientras que valores de 5% p/v o más retrasaron la floración (Ohto y otros, 2001; Rolland y otros, 2006).

Con respecto *Lesquerella mendocina*, se desea conocer qué factores son los que estimulan la floración. Hasta la fecha se conoce que presenta una respuesta cualitativa ante la temperatura; a más de 24°C no florece (Windauer y otros, 2004). Asimismo no responde ante variaciones de fotoperíodo ni ante vernalización (Windauer y otros, 2006).

Objetivos

El objetivo de este trabajo es determinar si el aumento del contenido endógeno de carbohidratos (mediante el agregado de sacarosa) desencadena una serie de señales que lleven a las plantas a adelantar el estado reproductivo.

Materiales y Métodos

Información general

Se llevó a cabo un experimento de Junio a Octubre del año 2010 en la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires (34°35'S, 58°29'O). Se pusieron a germinar semillas de *Lesquerella mendocina* en cajas de Petri a 25°C (30 semillas por caja) y papel de filtro, agregándoles 5 ml de agua destilada por caja. A los 4 días se trasplantaron las semillas pre-germinadas (radícula visible) a macetas plásticas de 380cm³ a razón de 4-5 semillas por maceta. Se diseñó un sistema para controlar la nutrición del sustrato de las macetas (vermiculita, sustrato inerte de granulometría media-gruesa). Las macetas habían sido previamente desfondadas y se les había colocado una malla porosa (tul) sujeta por una bandita elástica (ver Foto 1) y rellenas con vermiculita. Las macetas fueron colocadas en cubetas plásticas (30cm x 25cm x 7cm) a razón de 9 macetas por cubeta, sobre un medio poroso (esponjas florales) las cuales permitían el ascenso capilar de la solución utilizada para regar, manteniendo de manera constante la capacidad de campo en el sustrato (ver Foto 2). Se realizaron asimismo grupos de 12 macetas por cubeta en iguales condiciones, para extracción de biomasa. A los 7 días se realizó un raleo dejando una planta por maceta. El experimento se realizó bajo invernáculo. Según registros propios la temperatura osciló entre 10°C y 35°C a lo largo del experimento.



Foto 1. Maceta desfondada con malla porosa.

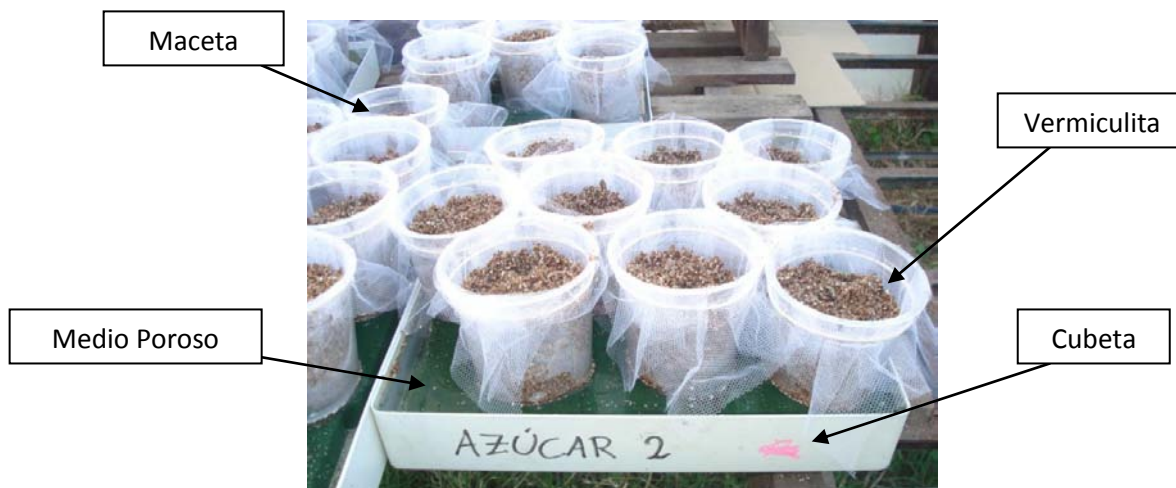


Foto 2: Cubeta con medio poroso y macetas con sustrato inerte

Con respecto a la nutrición, se preparó una solución nutritiva Hoagland, compuesta por nitrato de calcio, nitrato de amonio, nitrato de potasio, sulfato de potasio, sulfato de magnesio y fosfato mono potásico. Por otro lado, se preparó solución de micronutrientes, de hierro, cloro, boro, manganeso y zinc y una tercera solución de sulfato ferroso. Todas estas soluciones se utilizaron para regar y nutrir a todas las plantas, independientemente del tratamiento.

Tratamientos

Cuando las plantas se encontraban en V1 empezó el tratamiento de carbohidratos –sacarosa- (diluída al 0,4% p/v, 4 gramos de sacarosa por litro de agua) con 2 niveles; Azúcar 1 y Azúcar 2. La diferencia entre Azúcar 1 ó Azúcar 2 radica en el momento en que se comenzó a nutrir a las plantas con sacarosa. En el primer caso, la sacarosa se agregó desde el inicio del tratamiento, en el segundo caso, Azúcar 2, la sacarosa se comenzó a agregar cuando el 50% de las plantas alcanzaron el estadio V4 (4 hojas totalmente desplegadas), que ocurrió a los 35 días de iniciado el experimento.

Cuando las plantas se encontraban en estado V4 se aplicaron aleatoriamente 2 niveles de radiación: plena radiación (LUZ) y radiación restringida por una malla negra de polietileno (SOMBRA) que interceptaba aproximadamente el 80% de la radiación solar incidente, pero que no impedía el paso del aire, para no modificar la temperatura (ver Foto 3). El registro de la intercepción de radiación fue realizado con un sensor puntual de radiación PAR Li-190, conectado con un registrador de datos Li-1000 (Li-Cor Inc., Lincoln, Nebraska) un día totalmente despejado.



Foto 3: Tratamientos de radiación con 2 niveles: SOL y SOMBRA

Ante la posibilidad de que la sacarosa causara una disminución del potencial osmótico y eso afectara los resultados, se preparó una solución con polietilenglicol (PEG) a una concentración “x” que causara el mismo descenso osmótico que la sacarosa. El PEG es un osmolito no reactivo y se utilizó con el único objetivo de causar un descenso en la presión osmótica del agua utilizada para regar, equivalente a aquel causado por la sacarosa. Se llegó a un descenso de -0,0274 MPa, según:

Para estimar el descenso osmótico producido por la sacarosa, se utilizó la fórmula $Potencial\ Osmótico = -RT \cdot Cs$
 Donde R es la constante Universal de los gases ideales, expresada en atm·l/mol·°K, T es la temperatura (20°C) y Cs es la concentración del soluto expresada en moles/litro. -RT equivale a -2,346MPa
 Así; 342 g sacarosa $\frac{\quad}{\quad}$ 1 mol
 4 g sacarosa $\frac{\quad}{\quad}$ (4/342) moles
 Potencial Osmótico (0,4% p/v) = -2,346MPa * (4/342) = -0,0274 MPa.

Cada una de las soluciones preparadas, ya sea Hoagland, de sacarosa o de PEG, fue agregada de tal manera que las plantas siempre estén en capacidad de campo. En el caso de la solución Hoagland, se regó produciendo una alternancia entre Hoagland 100%, Hoagland 50% y agua destilada a lo largo del ensayo. Paralelamente, de manera preventiva, se agregó fungicida “Mamboretá H” (Carbendazim, suspensión mojable) a una dosis de 1cm³/litro de agua, a razón de 3 disparos (con pulverizador manual) por maceta para evitar dumping off.

Diseño experimental y análisis estadístico

Se evaluó el tiempo (en días) en que era observable el cambio de estado, de fase vegetativa a fase reproductiva (se consideró como cambio de fase a la aparición del botón floral, ABF). Para ello se realizó un experimento factorial de tipo “parcelas divididas”, comúnmente utilizado cuando existen unidades experimentales de distinto tamaño (en este caso, maceta y cubeta). Se evaluaron 2 factores: Luz, con dos niveles, Sol y Sombra; y sacarosa, con 4 niveles, Control, Osmótico, Azúcar 1 y Azúcar 2. Como se deseaba analizar si existía interacción de los factores, se evaluó la combinación de los 2 factores; en total 8 tratamientos: Sol-Control, Sol-Osmótico, Sol-Azúcar 1, Sol-Azúcar 2, Sombra-Control, Sombra-Osmótico, Sombra-Azúcar 1 y Sombra-Azúcar 2. Cada tratamiento a su vez constaba de 3 réplicas. Se realizaron observaciones de desarrollo fenológico cada 2 días.

Además de las macetas para evaluar el desarrollo fenológico de las plantas, se contó con macetas que fueron utilizadas para determinar la existencia de un umbral de biomasa acumulada para el cambio de estado, en los tratamientos Control, Azúcar 1 y Azúcar 2 (ver Figura 1: Diseño de Tratamientos). Las extracciones fueron realizadas semanalmente, las plantas fueron deshidratadas en horno a 60°C por 48 horas y finalmente pesadas en balanza electrónica de alta precisión (Balanza Moretti modelo AND-HR y Horno Binder modelo E-28).

La asignación de tratamientos a las unidades experimentales fue de manera aleatorizada. Se consideraron significativas aquellas pruebas con $p < 0,05$. Las comparaciones entre tratamientos se efectuaron utilizando la prueba de Tukey. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa Infostat (FCA, Universidad Nacional de Córdoba).

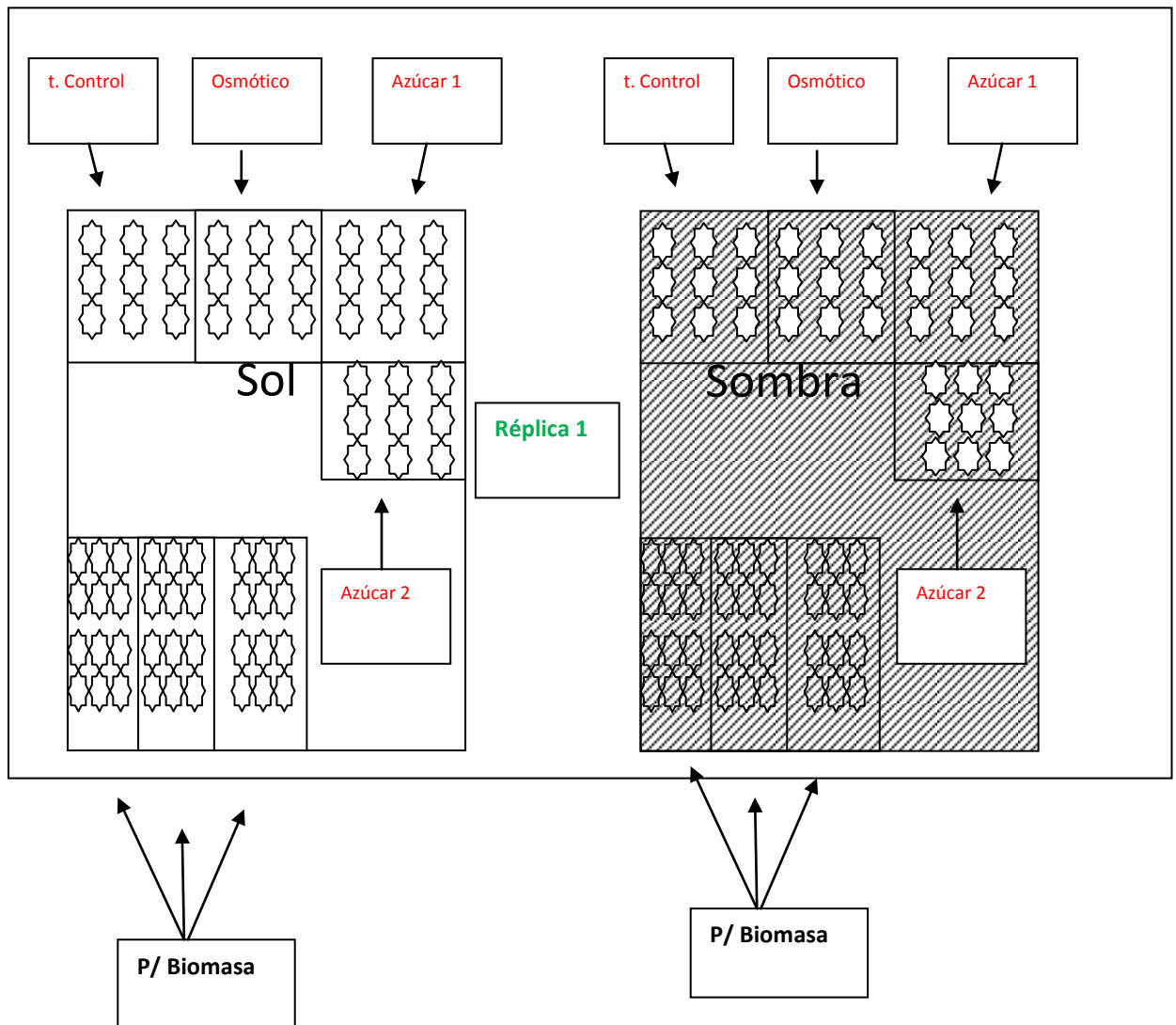


Figura 1: Diseño de Tratamientos, modelo de cada réplica.

Resultados

El tiempo que tardaron las plantas de *Lesquerella mendocina* en pasar de etapa vegetativa a etapa reproductiva (aparición de botón floral, ABF) fue afectado por la radiación recibida. La disminución de la radiación solar (tratamiento Sombra) produjo un atraso de 10 días en el momento que las plantas alcanzaron ABF ($p < 0,05$) con respecto a las plantas que tuvieron plena radiación (Tabla 2) independientemente del tratamiento que hayan recibido (ver anexos estadísticos).

Tabla 2: Cantidad de días a ABF para tratamientos de Sol y Sombra

Tratamiento	Media (en días)
Sol	48,39 a
Sombra	59,03 b

Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$)

Esta diferencia puede observarse en Figura 2 junto con el desvío estándar de cada tratamiento.

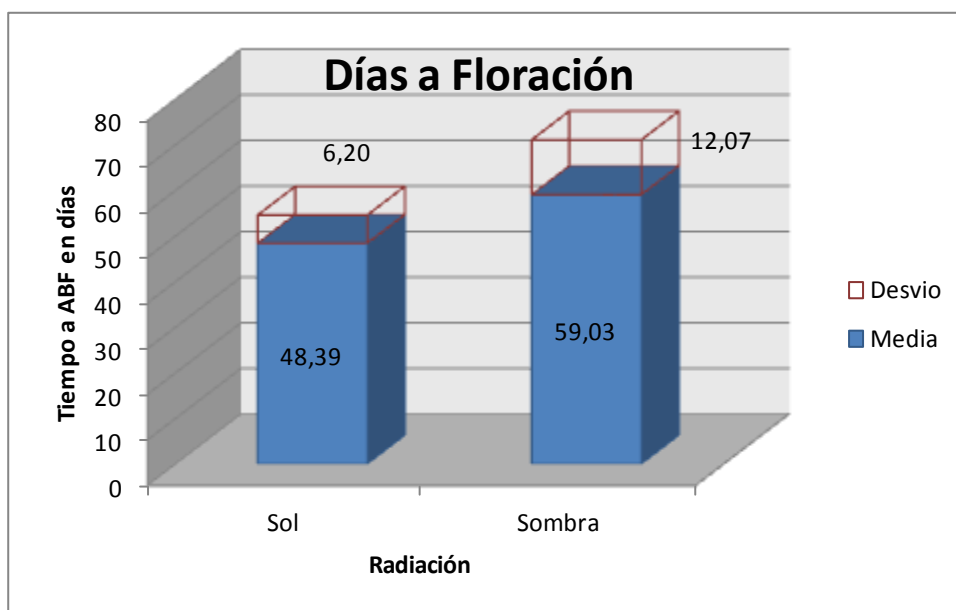


Figura 2: Tiempo a ABF en función a los tratamientos de Luz y Sombra.

Con respecto a los tratamientos de sacarosa, no se registraron diferencias significativas. Por esto, no se estudiaron las comparaciones puntuales entre los 8 tratamientos existentes, sino que se amalgamaron los datos para la posterior obtención de promedios grupales y análisis de la información.

La comparación entre tratamientos de sacarosa puede observarse en Figura 3. En ella, se manifiesta la similitud de resultados de los 4 niveles de dicho factor. No se evidenció efecto alguno por el agregado de sacarosa, ya sea al inicio del tratamiento (Azúcar 1) ni a partir de V4 (Azúcar 2). Si bien Azúcar 1 tuvo el menor promedio de los 4 tratamientos, estadísticamente no es una diferencia considerable, aunque podría estar indicando una tendencia. Tampoco se registró evidencia alguna que el agregado de PEG, para disminuir el potencial hídrico, haya genera-

do un efecto lo suficientemente marcado como para generar una diferencia significativa.

Además, al existir una variabilidad dentro de cada tratamiento muy alta, se generó desvío estándar muy alto, y, a su vez, hizo que las diferencias registradas entre los tratamientos de sacarosa no sean lo suficientemente grandes como para generar resultados relevantes ya que los promedios resultaron ser muy cercanos, justamente lo opuesto a lo observado en el caso de Radiación (ver Figura 2).

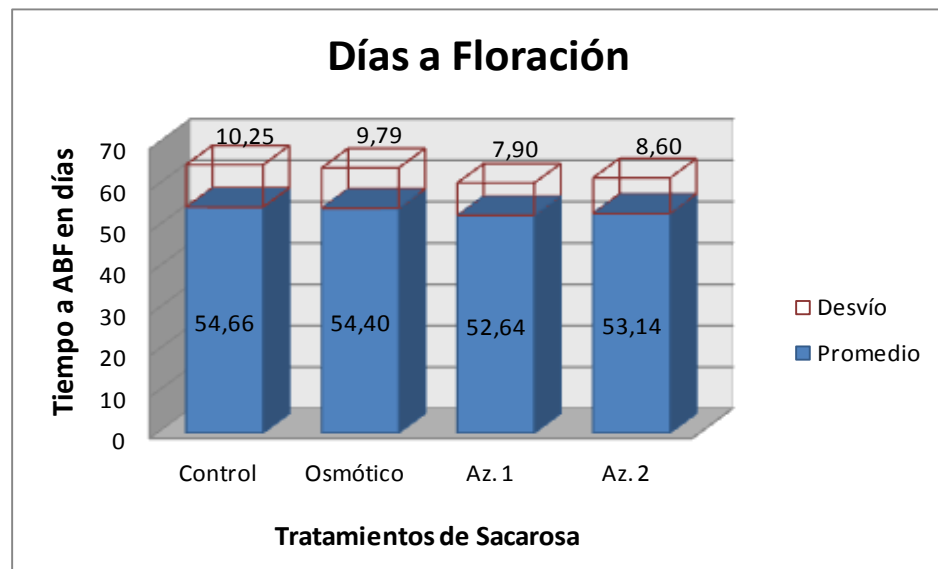


Figura 3: Gráfico comparando los tratamientos de sacarosa; Control, Osmótico, Azúcar 1 y Azúcar 2.

Lo anteriormente mencionado puede observarse más claramente en el gráfico de barras yuxtapuestas (Figura 4) donde se comparan los promedios de los 8 tratamientos, 4 de Sombra y 4 de Sol, junto con sus desvíos.

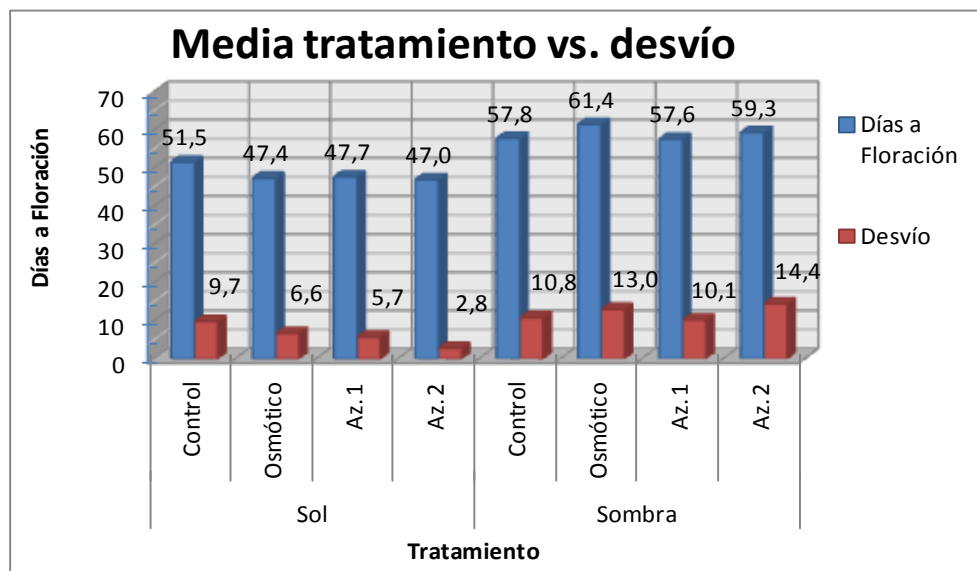


Figura 4: Gráfico de barras comparando el promedio y el desvío de cada tratamiento entre sí.

Una manera simple de mostrar la relación entre el tamaño de la media y dispersión de los datos de la variable estudiada, es utilizar el coeficiente de variación. Este coeficiente expresa la desviación estándar como porcentaje de la media aritmética, muestra una mejor interpretación porcentual del grado de variabilidad, que si sólo se considerara el desvío.

$$Cv = \frac{\sigma}{\chi} \cdot 100$$

Fórmula de Coeficiente de Variación, equivale al desvío sobre la media, multiplicado por 100.

Si se estima cada coeficiente de variación y se expresa gráficamente (Figura 5) resulta sencillo observar cómo la alta variabilidad que se registró dificultó la confirmación de la hipótesis propuesta en este ensayo. Si bien en los tratamientos Control-Sol y Control-Sombra hay paridad, esto no ocurre en los otros casos, observándose diferencias importantes tanto en Osmótico como en Azúcar 1 y diferencias mucho más marcadas en Azúcar 2, donde el desvío del tratamiento Sombra equivale al 24% del valor del promedio, lo que demuestra la gran disparidad en los datos obtenidos. En contraposición, se puede ver el caso del tratamiento Sol – Azúcar 2, que el desvío es sólo el 6% del valor observado.

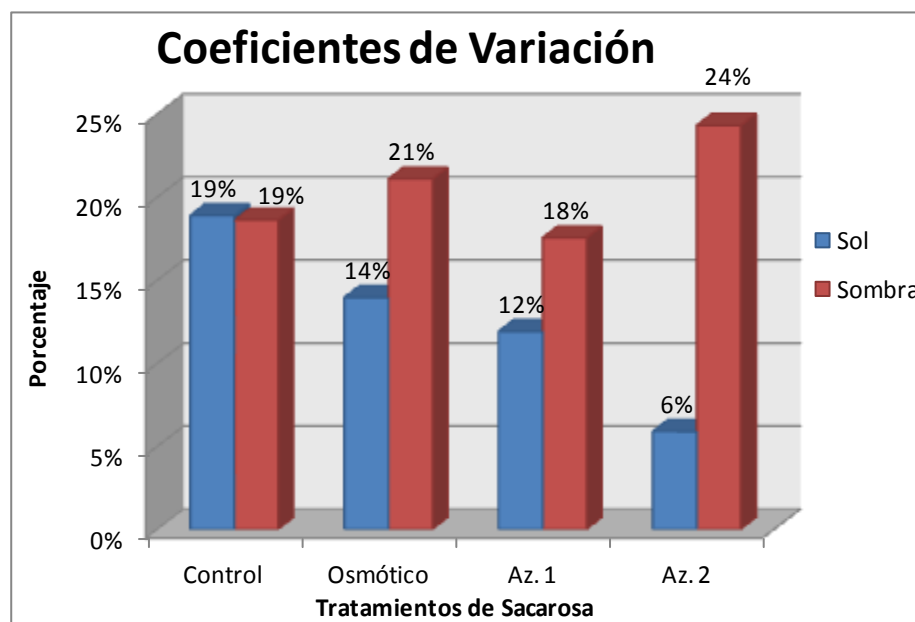


Figura 5: Gráfico de barras comparando Coeficientes de Variación.

Sin embargo, cuando se observa el número de plantas de *Lesquerella mendocina* que alcanzaron el estadio reproductivo, puede verse que todas las plantas que recibieron radiación directa del sol, florecieron. En cambio en los tratamientos de Sombra, si bien la mayoría de plantas alcanzaron estadios reproductivos, en ningún caso se llegó al 100% de Floración, oscilando los valores entre 66% y 81%, dependiendo del tratamiento de sacarosa que hayan recibido. El resto, entre un 34% y un 19%, permaneció en estado vegetativo (Figura 6).

Con respecto a este tipo de análisis, fue muy simple realizarlo con los tratamientos que recibieron plena radiación (Sol) ya que cada planta de cada tratamiento floreció y arrojó un valor para la variable en estudio (días a floración). Si bien una importante cantidad de plantas murieron, lo hicieron luego de haber florecido, lo que no supuso un contratiempo en la toma de los datos, ya que cada individuo de *Lesquerella mendocina* generó un dato.

Diferente fue el caso de las plantas de Sombra, ya que si bien la mayoría floreció, una cantidad considerable no lo hizo (~ 30%). Además, entre las que no florecieron, algunas murieron, y otras permanecieron vegetativas (sin desplegar botón floral) hasta fin de ensayo.

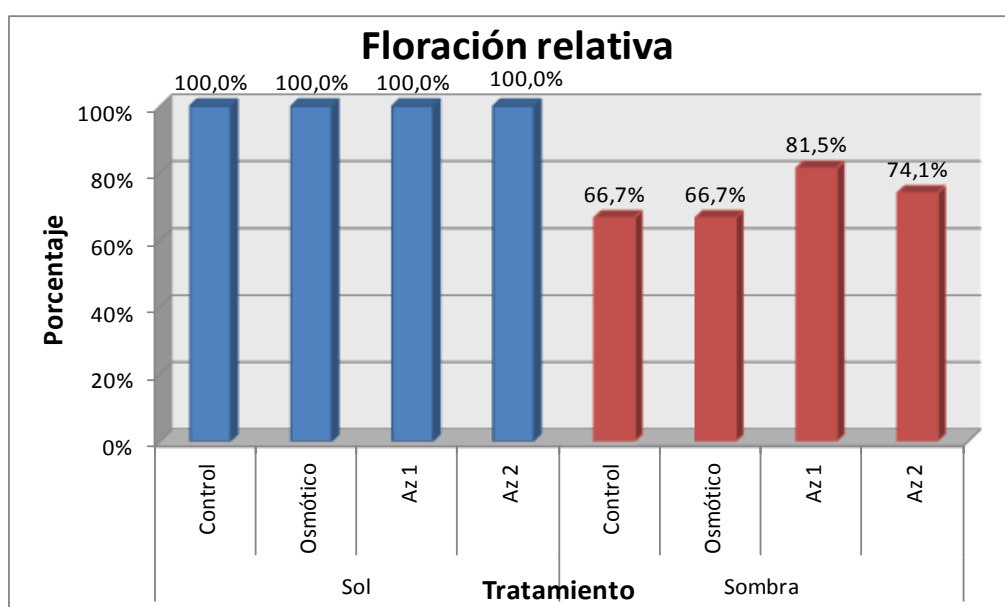


Figura 6: Porcentajes de floración en función del tratamiento.

En los casos de Sombra, cabe destacar la similitud entre los índices del tratamiento Control y los del tratamiento Osmótico, no evidenciando efecto alguno al agregado de PEG para disminuir el potencial hídrico. En cambio, los tratamientos que recibieron sacarosa, Azúcar 1 y Azúcar 2, presentaron mayores índices de floración, alcanzando 81,5% y 71,4% respectivamente, mostrando un efecto positivo de la sacarosa.

Con las plantas que no florecieron (Sombra) se realizó una simulación de lo que en teoría, habría sucedido. De la siguiente manera:

- I. Se calculó una fecha de floración con las plantas que sí florecieron. (Fecha media de floración)
- II. Toda planta que no floreció y murió antes de dicha fecha, se la consideró como “Mortandad” (ya que murió antes de florecer)
- III. Toda planta que no floreció y murió luego de dicha fecha, se la consideró como “Latencia”.

IV. Toda planta que no floreció y llegó a fin de ensayo viva, se la consideró como “Latencia”

A modo de ejemplo, se tomó el caso del tratamiento Sombra – Control.

De las 27 plantas (3 repeticiones, cada repetición con 9 plantas. Ver Materiales y Métodos), florecieron 18. De las 9 que no florecieron, 8 murieron después de la fecha media de floración y 1 no murió. Tanto esas 8, como esta última, se consideraron en “Latencia”.

El caso de Sombra – Control, así como el de los otros 3 tratamientos de sacarosa, pueden observarse en la Figura 7. Aquí se compara lo que sucedió con la totalidad de las plantas de Sombra.

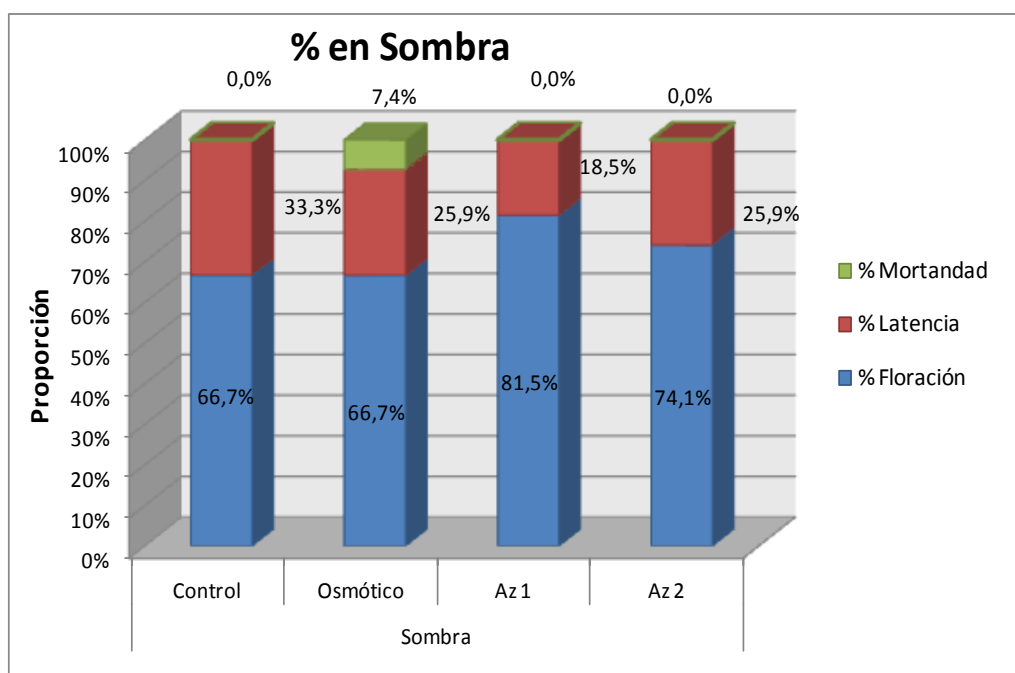


Figura 7: Gráfico de barras comparando los 4 tratamientos de sacarosa de plantas de Sombra, analizando Floración, Mortandad y Latencia.

Si bien los datos de % de Floración son los mismos que los observados en Figura 6, aquí puede verse que el complemento restante para llegar al 100% varía según cada tratamiento. Además se desprende que fueron muy pocas las plantas que murieron antes de florecer y aportar la información que se deseaba.

Se analizó también la evolución de la biomasa en función del tiempo, realizando extracciones de biomasa con frecuencia semanal (ver Materiales y Métodos). Se buscó estudiar la existencia de una relación entre biomasa desarrollada y floración en función del agregado de sacarosa.

Se registró una gran variabilidad en los resultados, dependiendo del tipo de radiación que hayan recibido.

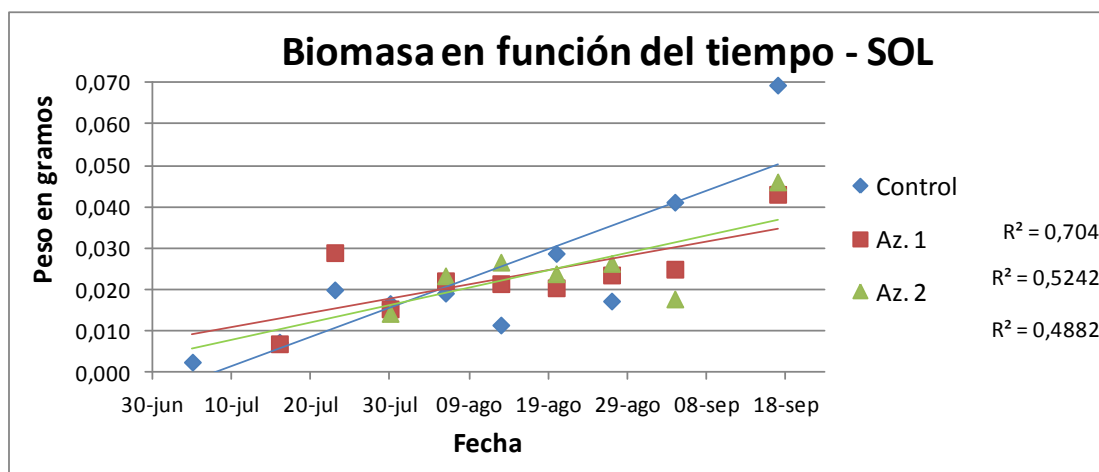


Figura 8: Gráfico de puntos comparando desarrollo de biomasa en función del tiempo para Control, Azúcar 1 y Azúcar 2 de plena radiación (Sol). Sobre la derecha se observa el coeficiente de determinación R^2 .

En cuanto a los resultados de biomasa bajo plena radiación (Sol) (Figura 8) se pueden observar 3 rectas, una por cada tratamiento. Las rectas de los tratamientos que recibieron sacarosa son muy similares, no mostrando prácticamente diferencia entre ellas, mostrando que no hay efecto alguno en función del momento en que se inició el agregado de sacarosa (Azúcar 1 vs. Azúcar 2), esto se observa ya que no hay variación en cuanto a la pendiente.

Un elemento a destacar es que aquellas plantas que recibieron sacarosa desarrollaron menor biomasa, mientras que las de tratamiento control, en promedio desarrollaron mayor biomasa. Esto es destacable, ya que de alguna manera las plantas que recibieron sacarosa, censaron una importante cantidad de carbohidratos, y posiblemente hayan disminuido su metabolismo y síntesis de biomasa.

También se puede ver el mismo tipo de gráfico pero para plantas Sombra (Figura 9). De dicho gráfico se desprenden varios elementos que cabe la pena mencionar. Primero, el menor nivel de desarrollo de las plantas en cuanto a biomasa generada con respecto a las plantas de Sol. En promedio, la biomasa generada en Sombra fue un 52% con respecto a la de Sol para Control; Azúcar 1 y Azúcar 2 un 62% y 63% respectivamente. Además, en el caso de Sombra las rectas de los tratamientos presentan menor pendiente, los datos son mucho más ajustados, por esta razón el coeficiente de determinación R^2 es mucho más alto.

Al analizar la biomasa desarrollada pero discriminando por el tratamiento de sacarosa que hayan recibido las plantas de *Lesquerella mendocina*, se puede observar que existen diferencias considerables. Resulta remarcable que los resultados varían en función de si recibieron o no sacarosa en el medio nutritivo.

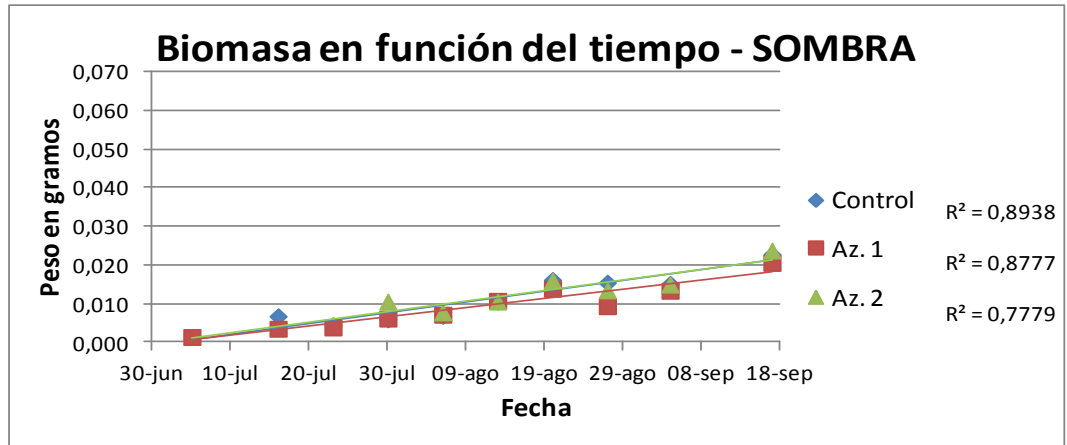


Figura 9: Gráfico comparando desarrollo de biomasa en función del tiempo para Control, Azúcar 1 y Azúcar 2 de radiación reducida (Sombra). Sobre la derecha se observa el coeficiente de determinación R^2 .

Esto puede observarse en el gráfico de barras (Figura 10), donde se comparan los 6 tratamientos realizados, 3 de Sombra: Control, Azúcar 1 y Azúcar 2, y 3 de Sol. Cabe destacar la gran similitud de datos en los tratamientos de Sol, ya que el promedio de cada tratamiento apenas difieren entre sí. Es decir, la biomasa desarrollada no se ve afectada por el agregado de sacarosa al medio. Esto no ocurre en el caso de Sombra, donde sí existen importantes diferencias, dependiendo que reciba o no sacarosa. Existe una variación porcentual de más de 19 puntos si se compara Control-Sombra y Azúcar 2-Sombra. Esto es digno de consideración, ya que cuando se analizó si el agregado de sacarosa afectaba el tiempo en días que le tomaba a las plantas florecer, no se obtuvieron datos que así lo demuestren, pero al analizar la biomasa generada, sí se vio afectada por el agregado de sacarosa.

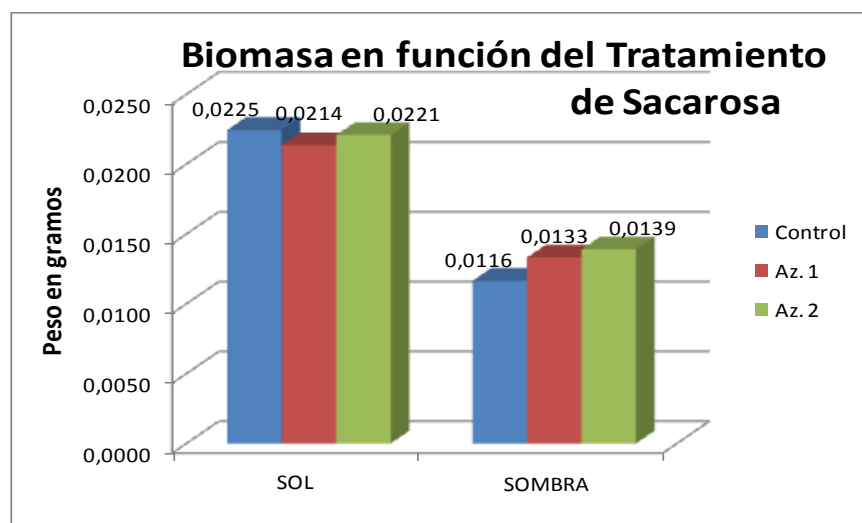


Figura 10: Biomasa desarrollada en función del agregado de sacarosa y de radiación.

Discusión

La floración de plantas de *Lesquerella mendocina* fue afectada por el nivel de radiación recibida. Este resultado va en línea con lo expuesto por diversos autores en otras especies (Casierra-Posada y Moreno, 2007; Castro-Diez y otros, 2005). Los resultados de los días a floración, desarrollo de biomasa y morfogénesis dependen en gran medida de la cantidad y del tipo de radiación interceptada. Estas diferencias registradas en función del tipo de radiación, no tuvieron su contrapartida cuando fue estudiada el tipo de tratamiento de sacarosa.

No se encontró efecto positivo por el agregado de sacarosa al medio. Este resultado coincide con lo expuesto por Roldán y otros (1999); Rolland y otros, (2006), quienes registraron retrasos en la fecha de floración utilizando 1% de sacarosa en el medio en ciertos biotipos salvajes, es decir, individuos no domesticados de *Arabidopsis sp.* Este es un elemento a destacar, ya que en este ensayo también se utilizaron biotipos no domesticados, y esta coincidencia, puede llegar a ser una hipótesis que explique los resultados que se obtuvieron. Otro efecto negativo, fue registrado por Rolland y otros (2002); Rolland y otros (2006), también en *Arabidopsis sp.* quienes pudieron observar que el agregado de altos niveles de sacarosa exógena afectan el normal desarrollo de la germinación, reduciendo la elongación del hipocótilo, expansión de los cotiledones y desarrollo de las radículas.

Por otro lado, los resultados de este ensayo no coinciden con los resultados encontrados por otros autores (Roldán y otros, 1999; Friend y otros, 1984), quienes determinaron que el agregado de sacarosa exógena indujo a floración en condiciones normalmente no inductivas, y en condiciones inductivas, se evidenció un adelantamiento en la fecha media de floración. También Ohto y otros (2001), y Araki y Komeda (1993), Roldán y otros (1999), registraron un efecto positivo de la sacarosa en el adelantamiento de la fecha de floración de *Arabidopsis sp.*

El aumento de osmolaridad puede ser un factor determinante en el transporte de sacarosa y el normal funcionamiento celular (Padilla Chacón y Martínez Barajas, 2007), por eso, en este ensayo se estudió cómo afectaba la variación de osmolaridad al cambio de etapa fenológica. Esto se realizó agregando un osmolito no reactivo (PEG) a una concentración dada que causara el mismo potencial osmótico en la solución, que el generado por el agregado sacarosa al 0,4% p/v (ver Materiales y Métodos) y así distinguir el efecto osmótico del efecto señal causado por la sacarosa. Los resultados muestran que no existe efecto osmótico alguno por el agregado del PEG a dicha concentración. Ohto y otros (2001), obtuvieron resultados opuestos a los generados en este trabajo, pero utilizando manitol como sustancia para producir el incremento osmótico anteriormente mencionado. En dicho trabajo, los autores observaron que las plantas de *Arabidopsis sp.* no sólo no crecían de manera normal sino que además desarrollaban fenotipos anormales. Por esto, sugirieron la posibilidad de que la inhibición de la transición floral no se debía a efectos osmóticos, sino a efectos metabólicos en las plantas.

Al comparar los resultados obtenidos con los obtenidos por Ploschuk y otros (2001) se puede ver una importante reducción en el tiempo que tardaron los individuos de *Lesquerella mendocina* en cambiar de estado, en el tratamiento de

Control-Sol. En dicho trabajo, además, se registran porcentajes de floración muy inferiores a los obtenidos en la presente tesis. Lo que podría estar robusteciendo la evidencia que las plantas que estuvieron creciendo en sombra con agregado de sacarosa, aumentaron el porcentaje de floración.

Otro elemento a destacar es la importante proporción de individuos que se mantuvieron en estado vegetativo. Ploschuk y otros (2001); Ploschuk y otros, (2003) obtuvieron también resultados donde una cantidad considerable de individuos de *Lesquerella sp.* se mantenían en estado vegetativo. Entre las hipótesis de trabajo que se eligieron en dichas investigaciones, se estudiaron variables como fecha de siembra, estrés hídrico y especie vegetal utilizada.

Al observar la biomasa desarrollada, se pueden resaltar dos aspectos. Por un lado, la gran diferencia en cuanto a biomasa generada entre individuos que recibieron plena radiación, de aquellos que recibieron radiación reducida. La biomasa de los primeros fue aproximadamente el doble, dependiendo del tratamiento de sacarosa que haya recibido, resultado que coincide con lo expuesto por Casierro-Posada y Moreno (2007).

Por otro lado, surgió evidencia que sugiere que el agregado de sacarosa tiene un efecto positivo en el desarrollo de biomasa en plantas con radiación reducida. Existe información variada con respecto a este punto. Ohto y otros (2001), demostraron que el agregado de sacarosa al medio, a concentraciones mayores a 1,5 % p/v, producía un aumento del contenido de clorofila en las hojas, generando un aumento en la superficie foliar, con su consecuente aumento de área fotosintética y de biomasa, lo que se traduce como un efecto positivo por el agregado de sacarosa. Esta podría ser una explicación al aumento de biomasa registrada en plantas con radiación reducida que recibieron sacarosa.

En contraposición, Friend y otros (1984) demostraron que el efecto podía ser opuesto, viendo una disminución en el número final de hojas en plantas del género *Brassica*. Concluyeron que la sacarosa tenía un efecto concreto en el adelantamiento de la fecha de floración.

Un elemento que resulta importante mencionar es el hecho de que la temperatura ambiente del invernadero donde se llevaron a cabo los ensayos osciló entre 10°C y 35°C. Los últimos, valores particularmente elevados, pueden haber afectado el normal crecimiento de las plantas, ya que *Lesquerella mendocina* es de ciclo invierno-otoñal. Ploschuk y otros (2001); Ploschuk y otros (2004), Windauer y otros (2006) determinaron que a temperaturas mayores de 20°C, individuos de *L. mendocina* no pasaron a estadio reproductivo así como también informaron que plantas de esta misma especie cultivadas a más de 24°C no florecieron bajo ningún régimen fotoperiódico.

A pesar de que las plantas tratadas con sacarosa permitieron identificar un efecto en la biomasa, el análisis del cambio a estado reproductivo de las plantas de *Lesquerella mendocina* produjo resultados poco claros, ya que el tiempo a floración, medido en días a botón floral, no fue afectado significativamente por la sacarosa ni por el potencial osmótico (PEG). Sin embargo hubo una tendencia en las

plantas de Sombra que recibieron sacarosa a aumentar la biomasa desarrollada así como aumentar el porcentaje de floración.

Los resultados obtenidos robustecen la línea de investigación que sugiere que la inducción floral en especies herbáceas perennes está determinada por factores que impactan directamente sobre el crecimiento. En cuanto a la radiación, los resultados muestran un importante efecto sobre el desarrollo de las plantas de *Lesquerella mendocina*, retardando el pasaje del estado vegetativo al reproductivo en plantas bajo radiación restringida (ver Figura 2 y Figura 3). También, se vio afectada cualitativamente por elevadas temperaturas, tal como indicaron Ploschuk y otros (2001); Ploschuk y otros (2004); Windauer y otros (2006).

Conclusiones

Los resultados de esta tesis generan evidencias concluyentes que uno de los principales factores del ambiente que modifican el desarrollo fenológico de *L. mendocina* es la radiación. Si bien el efecto de la sacarosa sobre el desarrollo no presenta efectos tan concretos, se observaron indicios que evidencian un efecto de la sacarosa sobre el desarrollo de las plantas, específicamente sobre los niveles de floración alcanzados y el nivel de desarrollo de biomasa desarrollado, y en menor medida, el adelanto en número de días a botón floral visible.

Queda como trabajo futuro el ajuste de algunos métodos utilizados en este trabajo que podrían producir resultados más esclarecedores y contundentes que posiblemente confirmen las hipótesis planteadas en esta tesis.

Anexos Estadísticos

Medidas Resumen

Medidas resumen

Luz	Riego	Variable	Media	D.E.	Mín	Máx
Sol	Az. V1	Días a Floración	47,69	5,68	38,00	60,00
Sol	Az. V2	Días a Floración	46,96	2,77	42,00	52,00
Sol	Control	Días a Floración	51,54	9,74	38,00	74,00
Sol	Osmótico	Días a Floración	47,35	6,61	38,00	74,00
Sombra	Az. V1	Días a Floración	57,59	10,11	42,00	77,00
Sombra	Az. V2	Días a Floración	59,32	14,43	44,00	91,00
Sombra	Control	Días a Floración	57,78	10,76	42,00	77,00
Sombra	Osmótico	Días a Floración	61,44	12,96	42,00	84,00

Análisis de la Varianza (p<0,05)

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
LOG10_Días a Floración	178	0,32	0,27	3,98

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo I)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	0,36	11	0,03	7,07	<0,0001
Luz	0,29	1	0,29	24,95	0,0075
Luz>Palet	0,05	4	0,01	2,46	0,0470
Riego	0,01	3	3,0E-03	0,65	0,5862
Riego*Luz	0,02	3	0,01	1,48	0,2219
Error	0,77	166	4,7E-03		
Total	1,14	177			

Prueba de Tuckey RADIACIÓN

Análisis de la varianza

Riego	Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Az. V1	Días a Floración	48	0,28	0,27	15,34

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	1167,62	1	1167,62	18,19	0,0001
Luz	1167,62	1	1167,62	18,19	0,0001
Error	2952,86	46	64,19		
Total	4120,48	47			

Test:Tukey Alfa=0,05 DMS=4,66369

Error: 64,1925 gl: 46

Luz	Medias	n	E.E.	
Sol	47,69	26	1,57	A
Sombra	57,59	22	1,71	B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p<= 0,05)

Prueba de Tuckey CARBOHIDRATOS

Análisis de la varianza

Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
Días a Floración	178	0,25	0,23	17,66

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	5004,02	4	1251,01	14,41	<0,0001
Riego	143,67	3	47,89	0,55	0,6477
Luz	4879,39	1	4879,39	56,20	<0,0001
Error	15019,54	173	86,82		
Total	20023,56	177			

Test: Tukey Alfa=0,05 DMS=5,08754

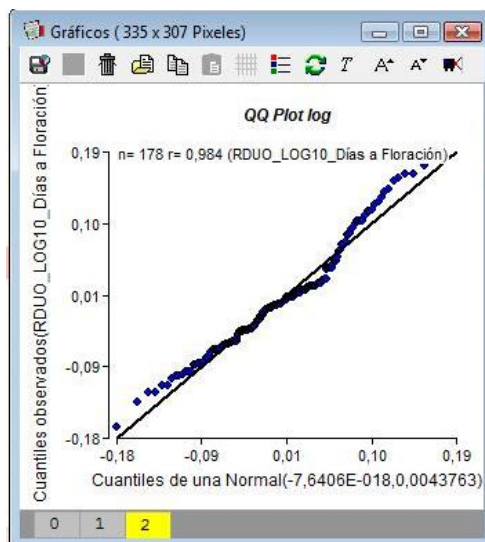
Error: 86,8181 gl: 173

Riego	Medias	n	E.E.	
Az. V1	52,67	48	1,35	A
Az. V2	52,99	46	1,38	A
Osmótico	53,98	42	1,45	A
Control	54,97	42	1,44	A

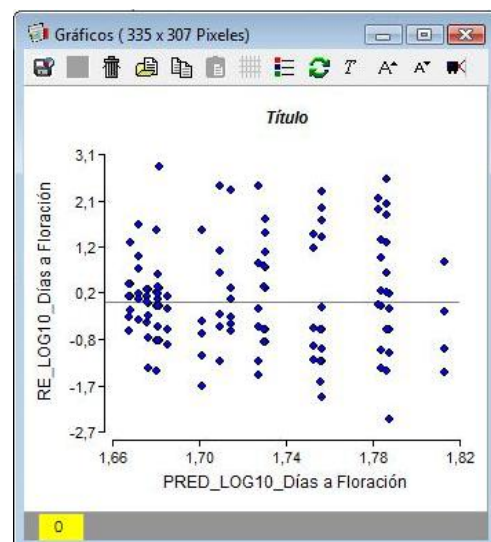
Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p \leq 0,05$)

Gráficos

QQ Plot



Residuos Vs. Predichos



Bibliografía

Libros y artículos de publicación periódica

1. Araki, T., Komeda, Y., (1993). Flowering in darkness in *Arabidopsis thaliana*. Plant Journal 4, págs. 804-811.
2. Bernier, G., Havelange, A., Houssa, C., Petitjean, A., Lejeune, P., (1993). Physiological signals that induce flowering. The Plant Cell 5, p. 1147-1155.
3. Casierra-Posada, F., Moreno, D. L., (2007). Efecto del estrés por sombra sobre la producción en plantas de limonio (*Limonium* sp. cv. Bluestream). Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas - Vol. 1 - No.2 - pp. 236-245.
4. Castro-Diez, P., Navarro, J., Pintado, A., Sancho, L. G., Maestro, M. (2005). Interactive effects of shade and irrigation on the performance of seedlings of three Mediterranean *Quercus* species. Tree Physiology 26, págs. 389-400.
5. Correa, M.N. Flora Patagónica, tomo VIII parte IV- Dicotiledóneas dialipétalas (Salicaceae a cruciferae). INTA. Buenos Aires, p. 559.
6. Dierig, D.A., Thompson, A.E., Nakayama, F.S., (1993). *Lesquerella* commercialization efforts in the United States. Industrial Crops and Products 1: p. 289-293.
7. Dierig, D.A., Coffelt, T.A., Abbot, T.P., Holser, R.A. (1999). A storybook future for *Lesquerella*? New uses, Quality and Marketability of Plant and Animal Products Program (#306)
8. Echarrri Prim, L. *Ciencias de la Tierra y del Medio Ambiente*. Universidad de Navarra. (1998). Libro en formato electrónico. Capítulo 6. www.tecnun.es/asignaturas/Ecologia/Hipertexto/06Recursos/120RevVerde.htm
9. Friend, D.J.C., Bodson, M., Bernier, G. (1984). Promotion of Flowering in *Brassica campestris* cv Ceres by Sucrose. Plant Physiology 75, p.1085-1089.
10. Heathcote, R.L., (1983). The Arid Lands: Their Use and Abuse. Longman, London, p. 357.
11. Koch, K.E. (1996). Carbohydrate modulated gene expression in plants. Annual Review of Plant Physiology. Plant Molecular Biology 47, p. 509-540.
12. Koch, K. E. (2004). Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. Current Opinion in Plant Biology 7: p. 235-246.
13. Ohto, Masa-aki., Onai, K., Furukawa, Y., Aoki, E., Araki, T., Nakamura, K., (2001). Effects of Sugar on Vegetative Development and Floral Transition in *Arabidopsis*.

14. Padilla Chacón, D., Martínez Barajas, E. (2007). Factores involucrados en la distribución de azúcares en las plantas vasculares: comunicación entre los tejidos fuente y tejidos demanda. *Revista de educación bioquímica*, vol. 26, n. 3. Univ. autónoma de México.
15. Piper, J.K., Kulakow, P.A., (1995). Seed yield and biomass allocation in *Sorghum bicolor* and F1 and backcross generations of *S. bicolor* x *S. halepense* hybrids. *Canadian Journal of Botany* 72: p. 468-474.
16. Ploschuk, E.L., Windauer, L.B., Ravetta, D.A., (2001). Potential value of traits associated with perennial habit in the development of new oil-seed crops for arid lands. A comparison of *Lesquerella fendleri* and *L. mendocina* subjected to water stress. *Journal of Arid Environments* 47, p. 373-386.
17. Ploschuk, E.L., Cerdeiras, G., Windauer, L.B., Dierig, D.A., Ravetta, D.A., (2003). Development of alternative *Lesquerella* species in Patagonia (Argentina): potential of *Lesquerella angustifolia*. *Industrial Crops and Products* 18 p. 1-6.
18. Ploschuk, E.L., Slafer, G.A., Ravetta, D.A., (2005). Reproductive Allocation of Biomass and nitrogen in Annual and Perennial *Lesquerella* Crops. *Annals of Botany* 96, p. 127-135.
19. Roitsch, T., Gonzalez, M.C., (2004). Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. *Trends Plant Science Journal* 9, p. 606-613.
20. Roldán, M., Gómez-Mena, C., Ruiz-García, L., Salinas, J., Martínez-Zapater, J.M., (1999). Sucrose availability on the aerial part of the plant promotes morphogenesis and flowering of *Arabidopsis* in the dark. *The Plant Journal* 20, p. 581-590.
21. Rolland, F., Baena-González, E., Sheen, J., (2006). Sugar Sensing and Signalling in plants: Conserved and Novel Mechanisms. *Annual Review of Plant Biology* 57: p. 675-709.
22. Rolland, F., Moore, B., Sheen, J., (2002). Sugar Sensing and Signaling in Plants. *The Plant Cell, Supplement*, p. 185-205.
23. Tan, F., Swain, S. M., (2006). Genetics of flower initiation and development in annual and perennial plants. *Physiologia Plantarum* 128, p. 8-17.
24. Thompson, A. Dierig, D.A., Johnson, R. (1989). Yield potential of *Lesquerella fendleri* (Gray) Wats, a new desert plant resource for hydroxyl fatty acids. *Arid Environ.* 16, p. 331-336.
25. Windauer, L.B., (2002). Puesta en cultivo de especies del género *Lesquerella*: influencia de factores ambientales sobre el desarrollo. Trabajo de intensificación para optar al grado de Magíster. FAUBA. 128pp.
26. Windauer, L.B., Slafer, G.A., Ravetta, D.A., (2004). Phenological responses to temperature of an annual and perennial *Lesquerella* species. *Annals of Botany* 94, p. 139-144.

27. Windauer, L.B., Ploschuk, E.L., Cultivos productores de aceites. En: de la Fuente, E. B (ed.) Cultivos Industriales. Buenos Aires, EFA, 2006, p. 64-94.
28. Zavala, J., Ravetta, D.A., (2000). The effect of irrigation regime on biomass and resin production in *Grindelia chilensis*. Field Crops Research 9: 227-236

Páginas de Internet

www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/synthesis_papers/C%C3%B3mo_alimentar_al_mundo_en_2050.pdf Informe FAO a: Cómo alimentar al mundo en 2050. Enero 2013

www.worldmapper.org/spanish/010_population_1960_es.pdf Informe Worldmapper: Población mundial en 1960. Enero 2013

www.fao.org/docrep/013/i2050s/i2050s.pdf Informe FAO b: Estado mundial de la agricultura y la alimentación 2010. Enero 2013

www.fao.org/fileadmin/user_upload/newsroom/docs/SOLAW%20factsheet-es.pdf Informe FAO c: Estado de los recursos de tierras y aguas del mundo. Enero 2013

Agradecimientos

A Dios, en primer lugar, por el regalo de la vida. A mi familia, por haberme acompañado en todo el proceso universitario y haber hecho posible que me gradúe como Ingeniero en Producción Agropecuaria. A los amigos que la carrera me dio, y a toda la gente que me ha apoyado en concreción y desarrollo de esta tesis, especialmente a mi tutora, Liliana Windauer. A todos ellos, gracias.