

## **Fisiología de la generación del rendimiento**

**Ing. Agr. Dr. Daniel J. Miralles**

En este artículo se realizará una breve descripción de la respuesta del cultivo de trigo a las variables del ambiente que regulan el desarrollo y de la generación de los distintos componentes del rendimiento, identificándose el periodo crítico para la generación del número de granos, componente principal de las variaciones en el rendimiento. Finalmente, se describirá brevemente cómo distintas variables de manejo afectan dicho componente.

### **Respuesta a las variables del ambiente que regulan el desarrollo del cultivo**

La duración de las distintas etapas ontogénicas del cultivo de trigo están reguladas por 3 factores determinantes: temperatura, el fotoperíodo (o duración del día) y la vernalización (requerimientos de horas de frío). El conocimiento de las respuestas del cultivo a estas variables ambientales es de suma importancia, a los efectos de caracterizar la adaptabilidad de los distintos cultivares de trigo a las distintas zonas productivas de nuestro país. De los tres factores mencionados, la temperatura es un factor universal que afecta la duración de todas las etapas ontogénicas del cultivo, desde la emergencia hasta la madurez fisiológica. Así, temperaturas más cálidas, acelerarán la tasa de desarrollo del cultivo y promoverán, por ejemplo, una floración más temprana comparada con la ocurrencia de temperaturas frescas para el mismo período. Una forma de eliminar el efecto de las variaciones en las temperaturas sobre la tasa de desarrollo del cultivo (y, por lo tanto, sobre la duración de las etapas ontogénicas), es a través del uso del tiempo térmico (o unidades térmicas). A diferencia de lo que ocurre con la temperatura, la respuesta al fotoperíodo y a la vernalización ocurre en períodos particulares dentro del ciclo del cultivo. Así, la respuesta a la vernalización ocurre en el período que media entre la inhibición de la semilla hasta que el ápice cambia de vegetativo a reproductivo (etapa vegetativa). Las temperaturas vernalizantes se dan en un rango de 0 a 12 °C, siendo la óptima entre 5-7 °C. Si bien es frecuentemente creído que los cultivares argentinos no tienen requerimientos de vernalización, la Figura 1 demuestra que hay una proporción de nuestros materiales que presentan dicho requerimiento. Estos cultivares no pueden ser sembrados en zonas con altas temperaturas medias durante las etapas tempranas del cultivo, ya que se correrá un alto riesgo de que dilaten la floración con los consiguientes efectos negativos sobre el número (menor cociente fototermal) y el peso de los granos (mayor temperatura de llenado).

El trigo comienza a censar el fotoperíodo desde la emergencia de la primera hoja, y responde a este factor ambiental hasta la floración. La respuesta al fotoperíodo es de tipo cuantitativa y puede definirse como una planta de día largo (Miralles & Slafer, 1999). Es decir, que a medida que se incrementa la duración del día, la duración de las etapas tiende a acortarse. La figura 1 muestra la variabilidad que existe en los cultivares comerciales argentinos de trigo en cuanto a la respuesta tanto a la vernalización, como al fotoperíodo.

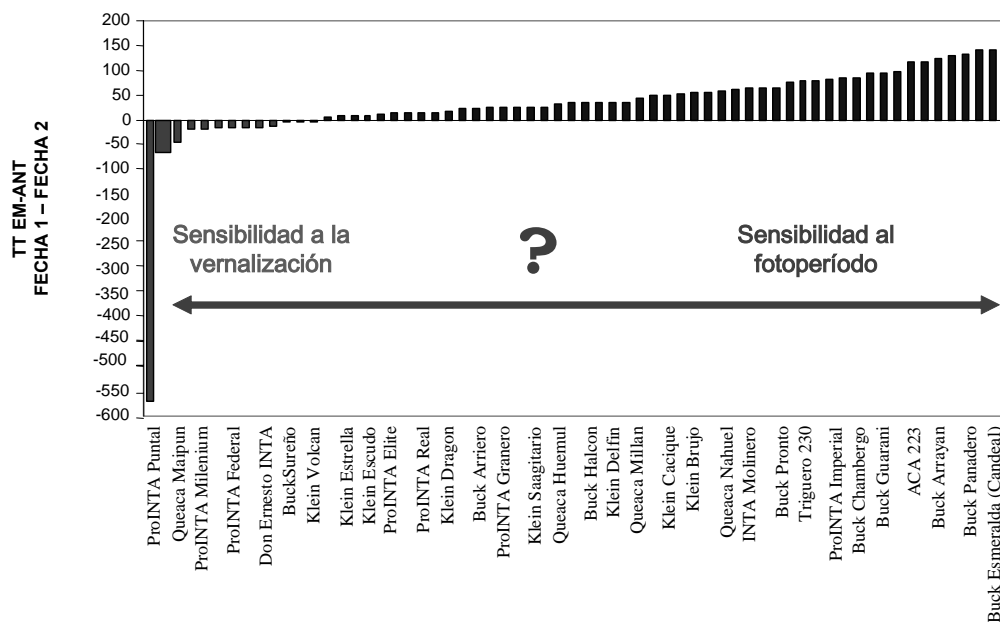


Figura 1: Diferencia medida en tiempo térmico (°Cd) entre la fecha de siembra tardía (Agosto) y temprana (Junio) para distintos genotipos comerciales de trigo argentinos (Whitechurch *et al.*, 2003). Las barras negativas indican las respuestas a la vernalización y las positivas respuestas al fotoperíodo

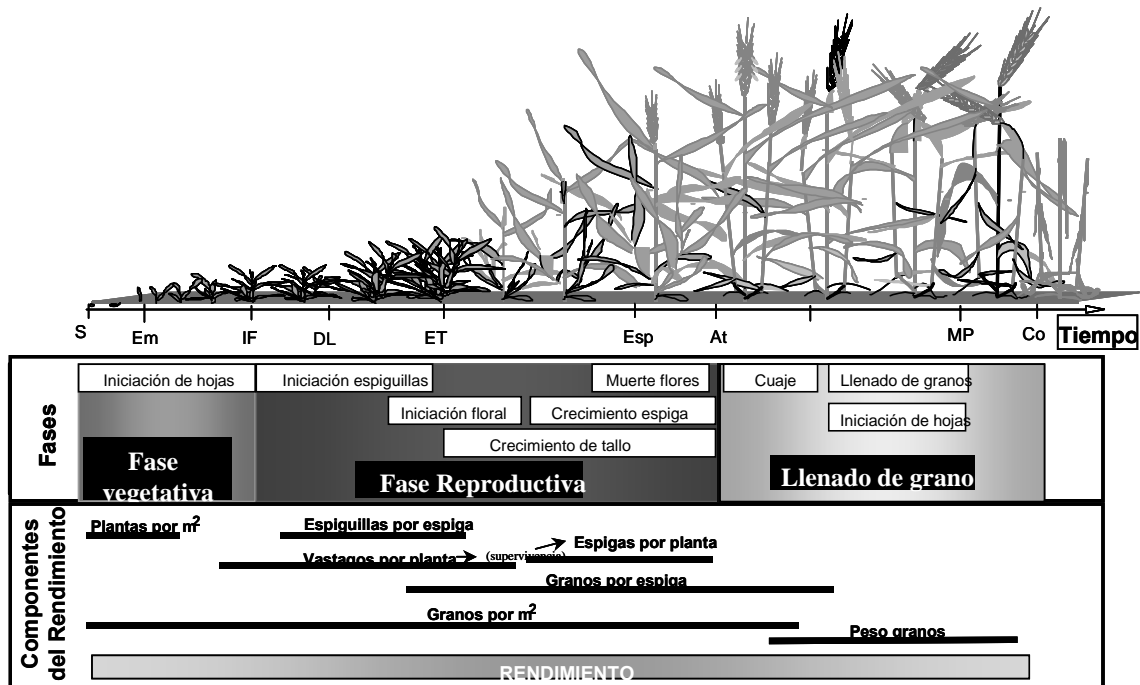
Conocer la respuesta de los cultivares comerciales de trigo a estos factores del ambiente que regulan la duración de las distintas etapas ontogénicas, es de vital importancia para una correcta elección de los mismos en cada una de las zonas trigueras. Esto permitirá una correcta adaptabilidad de los cultivares a las condiciones de cada zona. Definitivamente, a diferencia de lo ocurrido en el pasado, no todos los cultivares pueden extenderse a lo largo de las distintas zonas, de allí la importancia de establecer la correcta adaptación de cada material a cada zona.

## Componentes del rendimiento a lo largo del ciclo del cultivo de trigo

A lo largo del ciclo del cultivo de trigo se producen una enorme cantidad de procesos que se observan a simple vista -cambios externos- y otros que sólo son visibles mediante disección de la planta -cambios internos- específicamente mediante la disección del ápice de crecimiento. Los cambios externos, en definitiva, reflejan procesos que han ocurrido previamente en el ápice de crecimiento y que determinarán el número de hojas que la planta tendrá y, por lo tanto, la duración del ciclo del cultivo. Desafortunadamente, la coincidencia de eventos externos con cambios a nivel apical no es estricta, por lo que las relaciones entre estos eventos deben ser tomadas muy cautelosamente como indicadores del estado fenológico del cultivo. La figura 1 esquematiza el ciclo ontogénico en el cual se observan cambios internos y externos del cultivo. Desde el punto de vista de los cambios apicales, el ciclo del cultivo puede dividirse en tres grandes etapas: vegetativa, reproductiva y de llenado de granos (Fig. 2).

Una vez que se produce la entrada de agua a la semilla y comienza el metabolismo enzimático, se inicia la etapa vegetativa. En el ápice de crecimiento se inicia la producción de hojas, proceso que continúa hasta la diferenciación del primer órgano reproductivo, es decir, la primer espiguilla que tendrá la espiga, finalizando la etapa vegetativa y dando comienzo a la etapa reproductiva. Si bien el número de hojas ha quedado establecido al final de la etapa vegetativa, la aparición de las mismas que había comenzado en dicha etapa, continúa durante toda la etapa reproductiva. La etapa reproductiva es, sin

duda, la más importante en términos de generación de componentes del rendimiento. Durante esta etapa queda definido el número de espigas por metro cuadrado y el número de granos por espiga, ambos componentes centrales del número de granos por unidad de área (Fig. 2).



Adaptado de Slafer and Rawson (1994)

Figura 2. Esquema del ciclo ontogénico de un cultivo de trigo (Slafer & Rawson, 1994)

Una vez que el ápice ha cambiado al estado reproductivo y comienza la diferenciación de las espiguillas, este proceso continúa hasta que se produce la espiguilla terminal, quedando definido el número de espiguillas que tendrá la futura espiga. Durante esta etapa se produce la iniciación y muerte de macollos. Así, cuando la planta cuenta con aproximadamente 3-4 hojas aparecidas, se produce la aparición del primer macollo en la axila de la hoja más vieja, proceso que continúa hasta el inicio de la encañazón (elongación de los entrenudos del tallo principal). El inicio de la encañazón se produce luego de la aparición de la espiguilla terminal en el ápice (proceso invisible a simple vista). Por ello, es posible hacer una analogía entre el inicio de la elongación y el momento en que queda definido el número máximo de espiguillas en la espiga (Fig. 3).

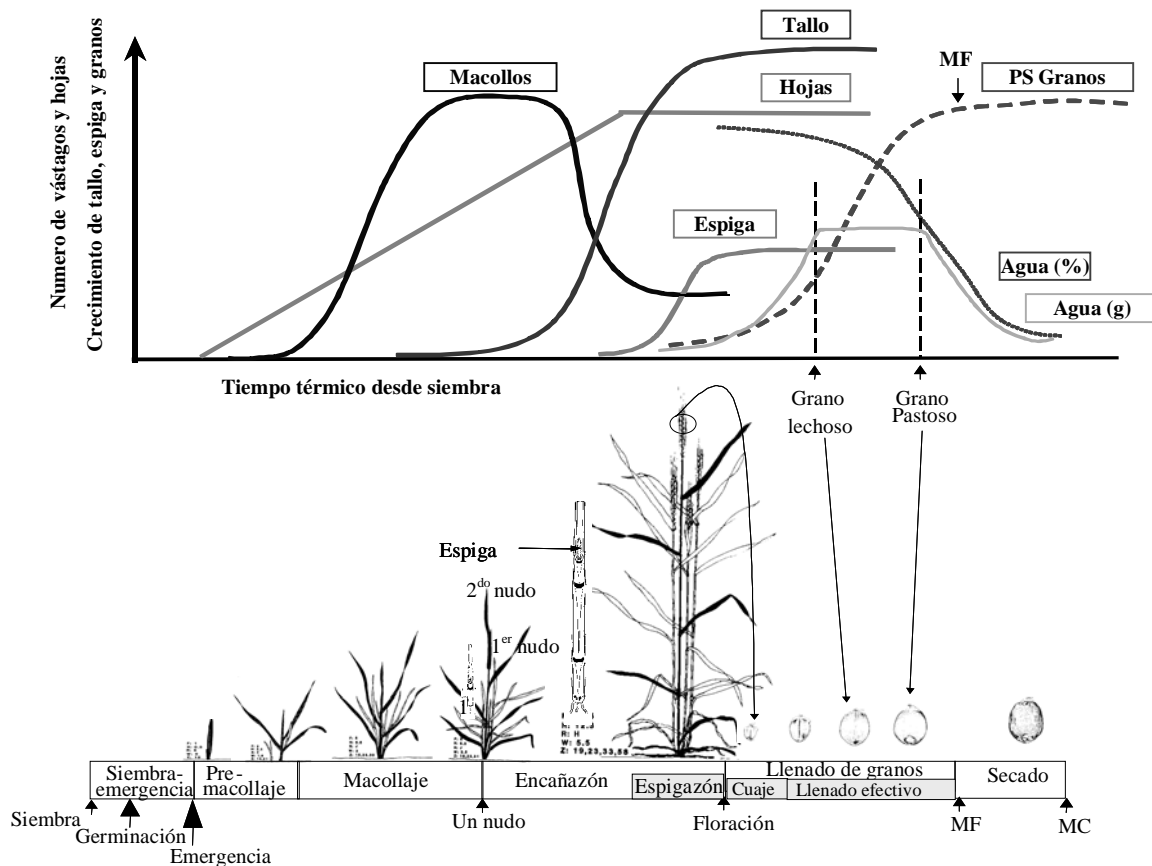


Figura 3. Diagrama esquemático de algunos de los cambios más relevantes en la morfología externa del cultivo a lo largo de su ciclo de desarrollo. (Slafer *et al* 2003)

El inicio de la elongación de los entrenudos determina un cambio en la partición de los asimilados dentro de la planta, los que destinan principalmente al crecimiento del tallo, cesando, en consecuencia, la producción de macollos. A partir de ese momento, y dependiendo de los recursos disponibles, se producirá la mortandad de los mismos, quedando definido al final de este proceso el número de espigas por unidad de área (Fig. 3). Luego del comienzo de la elongación del tallo se inicia el crecimiento de la espiga, siendo éste uno de los procesos más críticos en la definición del rendimiento y, particularmente, del número de granos por espiga. Debido a que el tallo y la espiga crecen en forma coetánea en el tiempo durante la última etapa de la encañazón, la competencia por recursos entre ambos órganos es un aspecto crucial para el crecimiento de la espiga, ya que es el órgano de mayor importancia en términos de rendimiento. Durante esta etapa, una mayor partición de asimilados hacia las espigas, se traducirá en un mayor número de granos al momento de la cosecha. En términos generales, el número de flores que se producen dentro de cada espiguilla en trigo no es una limitante, ya que en la mayoría de los cultivares, y para diferentes condiciones del ambiente, se inician entre 9-10 primordios de flores (Fig. 4). Sin embargo, sólo sobreviven entre 3-4 flores al momento de la floración. Así, si se compara en número de flores fértiles respecto del total iniciadas, es posible observar que entre 60-70 % de las flores iniciadas mueren. La magnitud de dicha mortandad depende fundamentalmente de los recursos que se particionen hacia la espiga durante la última etapa de la encañazón.

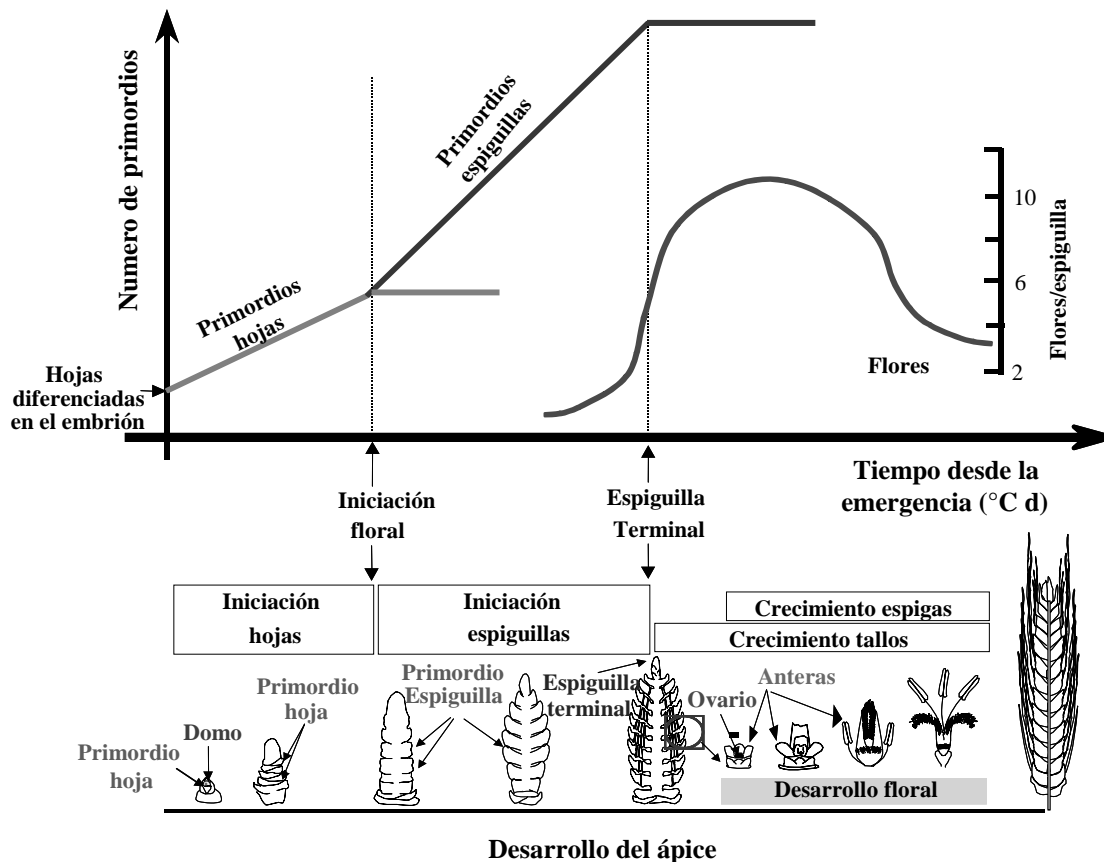


Figura 4. Dinámicas de iniciación de hojas, espiguillas y flores a lo largo del desarrollo de un cultivo de trigo

De este modo, la etapa crítica para establecer la fertilidad de las flores dentro de la espiga abarca un período de aproximadamente 20 días previos a la floración (en el cual el tallo y la espiga crecen a la máxima tasa), y 10 días posteriores a la aparición de las anteras en la espiga, donde queda definido el cuaje de dichas flores (Fig. 4). Finalmente, la etapa de llenado de granos tiene dos períodos principales: el de cuaje y el de llenado efectivo de los granos (Fig. 3). Durante el primero, se define el número de células endospermáticas, mientras que durante el período de llenado efectivo, además de acumularse materia seca en los granos, se diferencian todas las estructuras vegetativas mínimas del embrión, que maximizan las probabilidades de que la generación siguiente produzca plántulas que garanticen un buen establecimiento.

### Identificación del período crítico para establecer el número de granos:

#### Importancia de los factores de ambiente

La definición del número de granos se produce a lo largo de las distintas etapas del cultivo y, fundamentalmente, dentro de la etapa reproductiva. Sin embargo, no todas esas etapas tienen igual importancia relativa en el logro del número de granos por  $m^2$ , ya que como ha sido mencionado anteriormente, existe un período crítico para la definición de dicho componente. La Fig. 5 muestra que el lapso que media desde 20 días pre-floración y 10 post-floración, es de suma importancia para la generación del número de granos por unidad de área (Fischer, 1985).

Así, las condiciones ambientales que se presentan durante este período crítico, incidirían de manera importante en el número final de granos establecidos (Fig. 5). Durante dicho período se define el número de macollos que finalmente llegarán a producir espigas, estableciendo el número de espigas por unidad de área y el número de primordios florales que sobrevivirán dentro de cada una de las espiguillas, obteniéndose, como resultado final, el número de flores fértiles a floración, las que finalmente, luego del cuaje, serán establecidas como granos. Del producto de ambos componentes (número de espigas  $m^{-2}$  y granos espiga $^{-1}$ ) surgirá el número de granos por unidad de área. La relación positiva entre el peso de las espigas en floración y el número de flores fértiles en dicho momento, demuestra que la cantidad de recursos alojados en la espiga es fundamental para lograr un alto número de granos (Slafer *et al.*, 1990). De esta manera, ante iguales valores de partición a espigas, una mayor cantidad de biomasa acumulada a floración determinará un mayor peso de las espigas y por lo tanto un mayor número de granos.

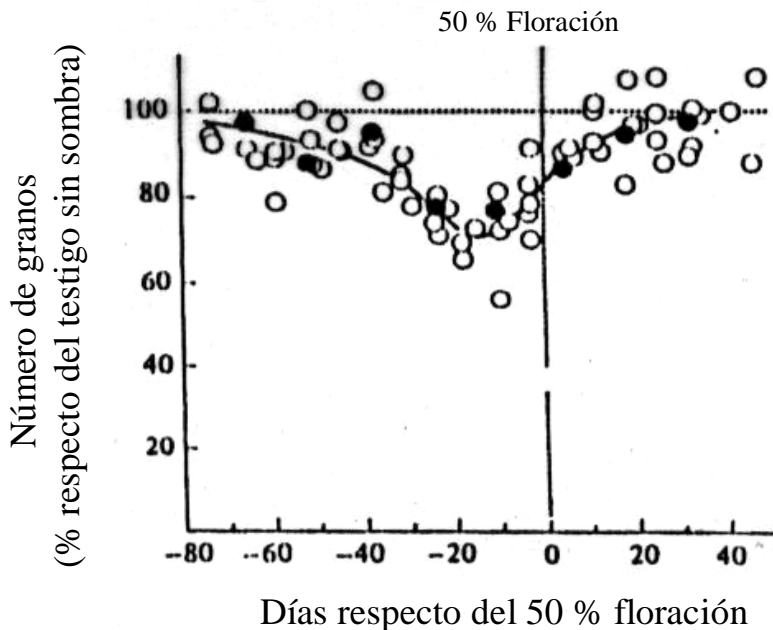


Figura 5. Reducción relativa en el número de granos respecto del tratamiento testigo ante reducciones de la cantidad de radiación incidente en distintos momentos del ciclo del cultivo (Fischer, 1985)

Siendo que la radiación afecta al número de granos a través de su relación lineal positiva con la tasa de crecimiento del cultivo, y la temperatura lo afecta negativamente, acelerando el desarrollo, es posible pensar que el número de granos (y en muchos casos el rendimiento) depende de estos factores durante el período crítico definido alrededor de antesis. Fischer (1985) definió a partir de estas ideas el concepto de cociente fototermal (Q).

$$Q = R / T$$

donde,

Q = cociente fototermal, índice de crecimiento por unidad de tiempo térmico de desarrollo  $[MJ/(m^2 \cdot día \cdot °C)]$ .

R = radiación solar media diaria ( $MJ/m^2 \cdot día$ ) para el intervalo de 20 días previos a antesis y 10 días posteriores a antesis, y

T = temperatura media del período menos  $4.5 °C$  (temperatura base aceptada para esta etapa avanzada del desarrollo).

Si los factores ambientales que regulan el crecimiento son desfavorables durante el período crítico, esto incidirá negativamente sobre el número final de flores fértiles en el momento de floración del cultivo. Asimismo, condiciones poco favorables en los 10 días posteriores a floración, reducirán la capacidad de establecimiento de las flores fértiles a granos (i.e. cuaje), disminuyendo el número finalmente alcanzado.

Otro de los aspectos importantes con relación a la supervivencia floral, es la dotación de nitrógeno disponible para el cultivo y, particularmente, el contenido de nitrógeno acumulado en las espigas al momento de la floración (Abbate y col., 1995). Se ha demostrado que una menor concentración de nitrógeno en espigas, aún para condiciones similares de cociente fototermal, producirá una mayor mortandad de primordios flores, reduciendo el número de flores fértiles alcanzado por las espigas a floración y, por lo tanto, un menor número de granos por espiga.

## **Consideraciones finales**

Sin duda, la correcta toma de decisiones tan temprano como el momento de la fecha de siembra, son fundamentales para lograr un alto rendimiento en el cultivo. Conocer la respuesta al fotoperíodo y a la vernalización es vital para lograr la correcta adaptabilidad de los cultivares a las zonas trigueras. Ubicar al cultivo en los valores más favorables de cociente fototermal durante el período crítico, así como una correcta dotación de nutrientes (nitrógeno, fósforo y azufre) y agua durante el período de crecimiento de la espiga, son aspectos de suma importancia para tener un alto número de granos. Variables de manejo como la fecha de siembra son fundamentales para lograr el objetivo mencionado. Una vez evitado el riesgo de heladas en el período vaina engrosada-floración, el cultivo deberá florecer de modo tal de ubicar el período crítico en las condiciones más favorables de radiación y temperatura. Deficiencias nutricionales, así como reducción del aparato fotosintético debido a enfermedades foliares, reducirán la cantidad de granos que el cultivo puede producir arrastrando inevitablemente a un menor rendimiento ya que la disminución en el número de granos difícilmente pueda ser compensada por aumento en el peso de los mismos.

## Bibliografía

- Fischer, R.A.; 1984. Growth and yield wheat. In Proceedings Symposium on potential productivity of field crops under different environments. International Rice Research Institute, Los Baños, Philipinas, pág. 129-154.
- Miralles, D. J.; Windauer, L. B. y Gómez, N. V. (2003). "Factores que regulan el desarrollo de los cultivos de granos". En: Satorre, E.; Benech-Arnold, R.; Slafer, G. A.; de la Fuente, E.; Miralles, D.; Otegui, M. E. y Savín, R. (eds), Editorial Facultad de Agronomía. Pág. 61-74. ISBN 950-29-0713-2
- Miralles, D. J. y Slafer, G. A. (1999). Wheat development En: "Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination" (E.H. Satorre & G.A. Slafer, Eds), ISBN 1-56022-874-1, Food Product Press, New York, pp: 13-43.
- Miralles, D. J.; Slafer, G. A.; Richards, R. A. (2003) Influence of 'historic' photoperiod during stem elongation on the number of fertile florets in wheat (*Journal of Agricultural Science- Cambridge* 141: 155-158)
- Slafer, G. A.; Miralles, D. J.; Savin, R.; Whitechurch, E. M. y González, F. G. (2003). "Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad en trigo". En: Satorre, E.; Benech-Arnold, R.; Slafer, G. A.; de la Fuente, E.; Miralles, D.; Otegui, M. E. y Savín, R. (eds), Editorial Facultad de Agronomía. Pág. 101-134. ISBN 950-29-0713-2
- Slafer, G. A. y Rawson, H. 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: A re-examination of some assumptions made by physiologist and modellers. *Australian Journal of Plant Physiology*. 21: 393-426.
- Slafer, G. A.; Abeledo, L. G.; Miralles, D. J.; González, F. G. y Whitechurch, E. M. (2001). Photoperiod sensitivity during stem elongation as an avenue to rise potential yield in wheat.. En "*Wheat in a Global Environment*" [Z. Bedo & L. Láng, Eds], ISBN 0-7923-6722-7, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pág. 487-496).