

UNIVERSIDAD NACIONAL DE RÍO CUARTO
FACULTAD DE AGRONOMÍA Y VETERINARIA



Trabajo Final presentado para optar al Grado de
Ingeniero Agrónomo

Modalidad: Monografía

**ECOFISIOLOGÍA DEL CULTIVO
DE TRIGO *Triticum aestivum* (L.)**

Alumno: Gerardo Cilleros

DNI: 28.242.064

Director: Ing. Agr. (MSc) Alberto Rossi Jaime

Río Cuarto - Córdoba
Diciembre/ 2010

UNIVERSIDAD NACIONAL DE RÍO CUARTO
FACULTAD DE AGRONOMÍA Y VETERINARIA

CERTIFICADO DE APROBACIÓN

Ecofisiología del cultivo de trigo *Triticum aestivum* (L.)

Autor: Gerardo Cilleros
DNI: 28.242.064

Director: Ing. Agr. (MSc) Alberto Rossi Jaume

Aprobado y corregido de acuerdo con las sugerencias de la
Comisión Evaluadora:

Fecha de Presentación: ____/____/____.

Secretario Académico

ÍNDICE DE CONTENIDO

Abreviaturas y símbolos utilizados.....	X
Resumen.....	XII
Summary.....	XIII
1. Introducción.....	1
1.1. El trigo en el mundo.....	1
1.2. El trigo en Argentina.....	3
1.3. Definición de ecofisiología y sus antecedentes en trigo.....	6
1.4. Objetivos.....	8
2. Materiales y métodos.....	9
3. Resultados.....	11
3.1. Morfología del cultivo.....	11
3.1.1. Radícula y raíces seminales.....	11
3.1.2. Raíces principales o coronarias.....	12
3.1.3. Coleoptile.....	13
3.1.4. Mesocotilo.....	13
3.1.5. Tallo principal.....	13
3.1.6. Hojas.....	14
3.1.7. El macollo.....	15
3.1.8. Inflorescencias.....	16
3.1.9. El grano o semilla.....	19
3.2. Ciclo ontogénico del trigo.....	21
3.2.1. Desarrollo fenológico del cultivo.....	21
3.2.1.1. Las fases de desarrollo según escala de Zadoks.....	21
3.2.1.2. Los estados fisiológicos que gobiernan el desarrollo.....	23
3.3. Factores ambientales que afectan el crecimiento y desarrollo del cultivo.....	27
3.3.1. Temperatura.....	27
3.3.2. Vernalización.....	30
3.3.3. Fotoperíodo.....	31
3.4. Generación del rendimiento.....	34
3.4.1. Producción de Biomasa.....	35
3.4.1.1. La fotosíntesis en la planta de trigo.....	35
3.4.1.2. La radiación.....	41

3.4.2. Partición de la biomasa: índice de cosecha.....	45
3.4.3. Componentes numéricos del rendimiento.....	48
3.4.3.1. Número de granos.....	49
3.4.3.2. Peso de los granos.....	53
3.5. Incidencia de los factores ambientales durante el ciclo ontogénico del trigo y su efecto sobre el rendimiento.....	57
3.5.1. Etapa vegetativa.....	57
3.5.1.1. Etapa siembra-emergencia.....	57
3.5.1.2. Premacollaje.....	59
3.5.1.3. Etapa de Macollaje.....	59
3.5.1.4. Etapa de Encañazón.....	60
3.5.2. Etapa reproductiva.....	66
3.5.2.1. Espigazón-floración.....	66
3.5.2.2. Etapa de llenado de grano.....	68
3.5.3. Vernalización y fotoperíodo.....	71
3.5.3.1. Vernalización.....	71
3.5.3.2. Fotoperíodo.....	73
3.5.4. Cronotrigu.....	76
3.5.5. Respuesta general del cultivo.....	80
3.5.6. Agua y nutrientes en el cultivo de trigo.....	80
3.5.6.1. El agua.....	80
3.5.6.1.1. Consumo de agua en el trigo.....	82
3.5.6.1.2. Estrés hídrico y crecimiento del cultivo.....	84
3.5.6.1.3. Economía del agua.....	88
3.5.6.2 Los nutrientes.....	93
3.5.6.2.1. Requerimientos nutricionales.....	93
3.5.6.2.2. Fertilización y rendimiento.....	96
3.5.6.2.3. Efectos de la fertilización sobre el consumo de agua.....	103
3.6. Calidad del grano de trigo.....	105
3.6.1. Calidad industrial.....	107
3.6.2. Factores que afectan la calidad.....	108
4. Discusión.....	111
5. Conclusión.....	118
6. Bibliografía citada.....	119

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Principales regiones y continentes importadores de trigo.....	3
Figura 2. Participación provincial en la superficie sembrada con trigo, expresadas según promedio del trienio 2001/02 - 2003/04.....	6
Figura 3. Sistema de raíces coronarias o principales.....	12
Figura 4. Plántula emergida mostrando su primera hoja desplegada.....	13
Figura 5. Componentes de una hoja de trigo.....	15
Figura 6. Componentes de una sección del raquis de una espiga de trigo.....	17
Figura 7. Componentes de una espiguilla de trigo.....	17
Figura 8. Detalles de una espiguilla de trigo compuesta por 5 antecios.....	17
Figura 9. Componentes de un antecio de trigo.....	18
Figura 10. Componentes de una flor de trigo.....	18
Figura 11. Semilla de trigo y sus estructuras.....	19
Figura 12. Ciclo ontogénico del trigo, mostrando estados del cultivo importantes para delimitar algunas fases de desarrollo.....	21
Figura 13. Germinación y tres fases durante el proceso vegetativo con sus códigos decimales Zadoks.....	22
Figuras 14. Fases de la escala de Zadoks.....	26
Figura 15. Duración y tasa de una etapa de desarrollo de un cultivo ante diferentes temperaturas.....	28
Figura 16. Mínimo tiempo térmico requerido en las fases de desarrollo.....	29
Figura 17. Esquema de la respuesta del desarrollo fásico a la vernalización.....	30
Figura 18. Esquema de las respuestas del desarrollo fásico al fotoperíodo mostrando respuestas cualitativas y cuantitativas para especies de días largos y cortos.....	32
Figura 19. Esquema simplificado de la generación del rendimiento.....	34
Figura 20. Relación entre fotosíntesis neta y temperatura.....	35
Figura 21 a. Relación entre la tasa de fotosíntesis y la intensidad de la luz incidente en una hoja de trigo.....	36
Figura 21 b. Intercambio de CO ₂ por parte de un canopeo en función del IAF.....	36
Figura 21 c. Tasa de crecimiento en función de la radiación interceptada.....	37
Figura 22. Relación entre la tasa de fotosíntesis y conductancia estomática de la hoja bandera con el rendimiento de grano en líneas de trigo F7.....	40
Figura 23. IAF en función del tiempo térmico desde la siembra para dos densidades diferentes.....	42
Figura 24. Relación entre la RFA interceptada y el IAF en el cultivo de trigo.....	43

Figura 25. Esquema de la radiación incidente en un canopeo planófilo y erectófilo.....	44
Figura 26. Evolución temporal del peso seco de las espigas.....	46
Figura 27. Número de granos en función del peso seco de las espigas en el final de su período de crecimiento.....	47
Figura 28. Esquema de los distintos componentes del rendimiento.....	48
Figura 29. Rendimiento en función al número de granos por m ²	49
Figura 30. Diagrama esquemático ilustrando la hipotética generación del número de granos a lo largo del ciclo del cultivo.....	50
Figura 31. 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.....	51
Figura 32. Relación simplificada y esquematizada entre el número de granos por m ² y el cociente fotothermal en distintas localidades de la Argentina con variabilidad intra e interanual dentro de cada localidad.....	52
Figura 33. Número de granos por metro cuadrado y número de granos por seco peso de las espigas al final del período de crecimiento de la espiga.....	55
Figura 34. Resistencia a bajas temperaturas según estados fenológicos.....	65
Figura 35. Crecimiento de granos, de diferentes variedades de trigo, detallando las distintas etapas del llenado de grano.....	70
Figura 36. Evolución del peso seco de los granos para diferentes condiciones ambientales.....	71
Figura 37. Esquema de la respuesta termo-fotoperiódica en cultivares de ciclo corto y largo.....	79
Figura 38. Resistencia al flujo de agua en el sistema suelo-planta-atmósfera.....	81
Figura 39. Consumo de agua en trigo.....	83
Figura 40. Consumo acumulado de agua para siembra temprana con y sin riego.....	84
Figura 41. Evolución de la sensibilidad a sequía.....	86
Figura 42. Relación entre el agua útil almacenada y el consumo en el período de encañazón, y el rendimiento de grano de trigo.....	90
Figura 43. Asociación entre el consumo de agua emergencia-espigazón y los rendimientos de grano de trigo.....	91
Figura 44. Absorción de nutrientes durante el ciclo del cultivo.....	94
Figura 45. Relación hipotética para el cultivo, entre el rendimiento de grano y la dosis de fertilizante aplicada.....	97
Figura 46. Etapas ontogénicas en relación a la curva de demanda de N del trigo.....	99
Figura 47. Consumo acumulado de agua (ETc) y producción de materia seca aérea del cultivo de trigo.....	104

Figura 48. Crecimiento de granos, detallando las distintas etapas del llenado de grano....	105
Figura 49. Destinos del trigo según contenido de proteínas.....	107
Figura 50. Relación entre rendimiento y porcentaje de proteínas según disponibilidad de N en el suelo.....	109

ÍNDICE DE FOTOS

Foto 1. Plántula con un sistema primario de raíces compuesto por la radícula y las raíces seminales	11
Foto 2. Tallos de trigo en la etapa de espigazón.....	14
Foto 3. Plantas al estado de una y dos hojas.....	14
Foto 4. Ubicación de la lígula y la aurícula.....	15
Foto 5. Planta en plena etapa de macollaje.....	16
Foto 6. Espiga con una flor en el interior de un antecio.....	19
Foto 7. Vaina engrosada, espigado y antesis.....	23
Foto 8. Estado de doble arruga.....	24
Foto 9. Plantas sembradas a tres profundidades distintas, mostrando diferentes cantidades de macollo.....	58
Foto 10. Planta en etapa avanzada de encañado mostrando sus nudos prominentes.....	62
Foto 11. Estado de vaina engrosada.....	62
Foto 12. La remoción del tejido foliar en una planta recién encañada.....	63
Foto 13. Acercamiento de una espiga que se está desarrollando en la parte apical de un tallo.....	63
Foto 14. Helada en un cultivo.....	64
Foto 15. Bandas de espiguillas heladas.....	66
Foto 16. Espiga asomada a través de la vaina de la hoja bandera.....	67
Foto 17. Espigas en floración.....	67
Foto 18. Anteras amarillas visibles en la espiga.....	68
Foto 19. Secuencia de la etapa de llenado de granos.....	70

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Principales países productores de trigo y su porcentaje de participación en la producción mundial, promedio de las campañas 2001/02 – 2003/04.....	2
Cuadro 2. Área sembrada y cosechada, producción y rendimiento de las principales provincias productoras de argentina y el total del país.....	5
Cuadro 3. Composición promedio de una semilla de trigo perteneciente a la especie <i>Triticum aestivum</i> L.....	20
Cuadro 4. Fases de desarrollo siguiendo la escala decimal Zadoks (Z0.0 a Z9.9).....	22
Cuadro 5. Tasa de crecimiento del cultivo (CGR), tasa de crecimiento de la espiga (SGR) y particionamiento medio a espiga durante el período de crecimiento de la espiga; peso seco de la espiga, proporción del peso seco del caquis y relación número de grano / peso seco de la espiga al final del período de crecimiento de la espiga para cultivares de trigo Argentina en Escobar (S94) y Balcarce (C95).....	55
Cuadro 6. Rendimientos de grano de trigo y agua útil inicial según cultivo antecesor.....	89
Cuadro 7. Requerimientos y extracción en grano de nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K) para distintos rendimientos de trigo.....	96
Cuadro 8. Requerimientos de nutrientes secundarios y micronutrientes del cultivo de trigo para producir una tonelada de grano.....	96
Cuadro 9. Algunas estrategias de fertilización nitrogenada.....	101

ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS UTILIZADOS

ABA: ácido abscísico

AO: ajuste osmótico

ATP: Adenosina Trifosfato

BT: biomasa total

CIS: Armenia, Azerbaijón, Bielorrusia, Georgia, Moldavia, Rusia, Tadjikistán, Turkmenistán, Ucrania y Uzbekistán.

CONICET: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

Esc: escorrentía superficial

ETc: evapotranspiración del cultivo

EUA: eficiencia en el uso del agua

EUR: eficiencia en el uso de la radiación

FA UBA: Facultad Agronomía Universidad de Buenos Aires

FAO: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación

GLD: grado en que el llenado está limitado por la capacidad de los destinos

ha: hectárea

IAF: índice de área foliar

IC: índice de cosecha

INTA: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria

K: potasio

m.s.n.m: metro sobre nivel del mar

N: nitrógeno

NEA: noreste argentino

NG: número de granos

NOA: noroeste argentino

P: fósforo

PCE: período de crecimiento de las espigas

PG: peso por grano

ppm: precipitaciones por minuto

PSE: peso seco espigas

Q: coeficiente fototermal

qq: quintal

RFA: fracción fotosintéticamente activa

S: azufre

T_b: temperatura base

T_m: temperatura media diaria

tn: tonelada

TT: tiempo térmico

UE: unión europea

Z: Zadoks

°Cd: grados días

RESUMEN

ECOFISIOLOGÍA DEL CULTIVO DE TRIGO *Triticum aestivum* (L.)

En esta monografía se pretendió profundizar en los conocimientos que existen sobre las repuestas ecofisiológicas de la planta de trigo ante determinadas condiciones ambientales; para esto, en la primera parte de la misma se describió la morfología del cultivo, desde el comienzo del desarrollo de la radícula y raíces seminales hasta la formación de la semilla (cariopse); como así también se detalló el ciclo ontogénico del mismo, en donde para la descripción de los diferentes estados o etapas externas por los que atraviesa el trigo, se utiliza la escala de Zadoks. Luego se identificaron cuales son los factores ambientales que mas afectan la tasa de desarrollo del cultivo, modificando en consecuencia, la duración de las distintas etapas ontogénicas y las respuestas del trigo a estos factores. En otra aproximación se estudió cuales son los componentes mas importantes que generan el rendimiento en el cultivo, donde primero se analizaron los componentes fisiológicos del rendimiento y luego los componentes numéricos del mismo (número de granos por unidad de superficie y peso individual de los granos). Posteriormente se determinó como inciden los principales factores ambientales en las diferentes etapas del ciclo ontogénico del cultivo y su efecto sobre el rendimiento en grano, donde se designan prácticas agrícolas que pueden atemperar o modificar el efecto de dichos factores ambientales. Por último se describió la calidad del grano de trigo donde se hace hincapié en la calidad industrial, y como la misma es afectada por el genotipo y los factores ambientales, principalmente las altas temperaturas y la disponibilidad de nitrógeno. En la actualidad el trigo es un alimento fundamental para la humanidad, razón por la cual su ecofisiología fue objeto de estudio, para lograr las mejores maneras de cultivarlo y de esta forma poder mejorar la productividad del cultivo.

Palabras claves: Trigo, ecofisiología, ciclo ontogénico, temperatura (°C días), rendimiento.

SUMMARY

ECOPHYSIOLOGY OF WHEAT *Triticum aestivum* (L.)

This monograph intended to analyze existing knowledge on ecophysiological responses of the wheat plant under specific environmental conditions. The first part of the monograph described the morphology of the crop from the beginning of the development of radical and seminal roots to the formation of the seed (caryopsis), as well as the ontogenic cycle using the Zadoks scale (description of external stages by crossing wheat). Then, it was identified which were the environmental factors that most affect the rate of crop development, modifying consequently the duration of the different ontogenic stages and the responses of wheat to these factors. On the other hand, it was studied which were the main components that generate crop yield; first were examined the physiological components of performance and then the numerical components of performance (number of grains per unit area and individual grain weight). Later, it was determined how environmental conditions can affect the different ontogenetic stages of the crop and its effect on grain yield. For this, were defined agricultural practices that could modify the effect of these environmental factors. Finally, it was described the quality of the wheat grain emphasizing industrial quality and showing how it is affected by genotype and environmental factors, mainly high temperatures and availability of nitrogen. Actually, as wheat represents an essential food for humanity, his ecophysiology has been studied in order to achieve the best ways to cultivate and to obtain maximum productivity.

Keywords: Wheat, ecophysiology, ontogenetic cycle, temperature (° C days), yield.

1. INTRODUCCIÓN

El trigo es uno de los cultivos más antiguos realizados por el hombre, desde hace 10.000 años en la Media Luna Fértil del Medio Oriente, y producido en mayor cantidad respecto a otros. Aun se cultivan varias especies diferentes, pero el trigo pan (*Triticum aestivum* L, *Hexaploide*) es el más abundante y ésta será la especie en la que haremos referencia (Evans, 1975).

La palabra trigo proviene del vocablo latino *triticum*, que significa quebrado, triturado o trillado, haciendo referencia a la actividad que se debe realizar para separar el grano de trigo de la cascarilla que lo recubre. *Triticum* significa, por lo tanto, el grano que es necesario trillar para poder ser consumido.

En la actualidad el trigo es un alimento fundamental para la humanidad, razón por la cual su ecofisiología es objeto de estudio, para poder lograr las mejores maneras de cultivarlo. La Organización de Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), destaca su importancia como nutriente de la humanidad (Simón, 2004).

El trigo ha formado parte del desarrollo económico y cultural del hombre, siendo el cereal más cultivado. Es considerado un alimento para consumo humano (fabricación de harina), aunque gran parte se destina a la alimentación animal, así como a subproductos de la transformación industrial. La propiedad más importante del trigo es la capacidad de cocción de la harina debida a la elasticidad del gluten que contiene, característica que permite la panificación (Clement-Grandcourt y Prats, 1969).

1.1. EL TRIGO EN EL MUNDO

A nivel mundial, las mejoras de las técnicas culturales y la selección genética han permitido un crecimiento considerable de la **producción**, pasando de 10 qq ha⁻¹ (qq = quintal= 100 kg.) en 1900, a más de 25 qq ha⁻¹ en 1990.

El aumento de los rendimientos y de las superficies cultivadas han conducido a un gran incremento de la producción, que ha logrado 275 millones de toneladas en 1965 y 628,1 en 2005.

Los principales países productores de trigo en el mundo se pueden observar en el cuadro 1. Considerando los cinco primeros países o regiones productoras, solamente dos de ellos figuran en la lista de los cinco primeros países exportadores (mencionada mas abajo), estos son Estados Unidos y la Unión Europea. Los otros tres países productores China, India

y Rusia, si bien exportan trigo, poseen un nivel de consumo interno tan elevado, que las cantidades exportadas se reducen considerablemente.

Cuadro 1. Principales países productores de trigo y su porcentaje de participación en la producción mundial, promedio de las campañas 2001/02 – 2003/04 (García, 2005).

Países	Miles Toneladas	%
Unión Europea	114.874	20,3
China	90.218	15,9
India	68.863	12,2
Estados Unidos	53.432	9,4
Rusia	43.850	7,7
Canadá	20.089	3,5
Australia	19.759	3,5
Paquistán	18.814	3,3
Turquía	16.367	2,9
Ucrania	15.168	2,7

Como constante de los últimos años, las **exportaciones** mundiales de trigo se han concentrado en cinco países o regiones, los Estados Unidos, la Unión Europea (EU), Australia, Canadá y la Argentina. Juntos concentran casi tres cuartas partes de la oferta mundial de este cereal. Tres de ellos se encuentran en el hemisferio norte (Estados Unidos, la UE y Canadá) y los otros dos en el sur (Australia y la Argentina). Este dato es importante teniendo en cuenta el tema de la contra estación y su impacto en el comercio. Estados Unidos fue históricamente el principal abastecedor mundial de trigo aportando alrededor de un cuarto de la oferta mundial. Sus principales clientes son los países del sudeste asiático (Japón, Corea del Sur y China) participando del 40% de las exportaciones; los países africanos (Nigeria principalmente) y los de América del Norte (México) y Central representan cada uno un 20% de las mismas. En el caso de la UE, bloque que también diversifica sus exportaciones de trigo y aplica importantes sumas de dinero en concepto de subsidios, el 80% de sus exportaciones tienen como destino los países africanos. Australia, es el tercer exportador mundial de trigo, y su principal comprador es el continente asiático representando el 76% de las exportaciones totales.

El sistema de oferta de trigos de Canadá (cuarto exportador mundial) se distingue por su complejidad y eficiencia en cuanto a su clasificación por calidad. En este sentido, la consistencia y la uniformidad han caracterizado la calidad del trigo de este país del Norte. Hace 50 años que vienen priorizando calidad sobre rendimiento. Sus principales clientes son Argelia 16%, Japón 12%, UE 11%, Estados Unidos 9% y Túnez 8%.

Argentina ha sido tradicionalmente el quinto exportador mundial de trigo, aunque en algunas campañas ascendió al cuarto puesto y descendiendo al sexto en otras. Sus destinos principales se concentran en Sudamérica, especialmente Brasil y en los países del norte de África.

En cuanto a los principales países **importadores**, el promedio de diez campañas señala que Asia, África y América del Sur concentran entre el 70 y el 80 % de las importaciones mundiales, con porcentajes de 42%, 24% y 11%, respectivamente (Figura 1).

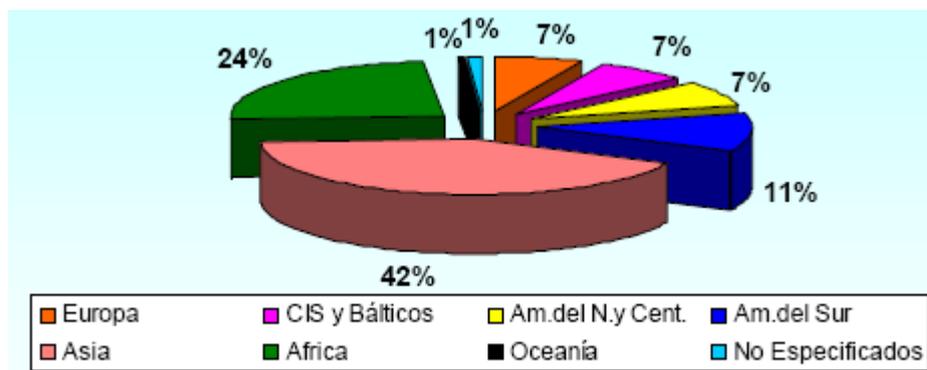


Figura 1. Principales regiones y continentes importadores de trigo (García, 2005).

En América del Sur el principal comprador es Brasil. En el continente africano sobresale Egipto, que es normalmente el principal adquirente de trigo en el mercado mundial. Por último, en Asia debe destacarse Japón, Indonesia y Corea del Sur como importantes compradores de trigo. En el caso de Japón, es un importador constante de 5 a 6 millones de toneladas por año, que además, dado sus problemas de infraestructura y almacenamiento portuario, requiere la provisión de pequeños volúmenes con una frecuencia constante (García, 2005).

Refiriéndonos al **consumo** humano mundial de trigo, en 2008 fue de 446 millones de toneladas. El consumo mundial de trigo per cápita se mantiene constante en torno a los 67 kg por año. En los países en desarrollo, el consumo de trigo per cápita debería mantenerse inalterado en torno a los 60 kg a pesar de una ulterior disminución prevista en China, donde el consumo anual de trigo ha disminuido en más de 14 kg por persona en el decenio anterior, situándose actualmente en alrededor de 64 kg por año. Esta disminución se debe a la sustitución, lenta pero continua, del trigo por alimentos ricos en proteínas. Se considera que los precios muy elevados del trigo son responsables en parte de la disminución de los niveles de consumo de algunos países en desarrollo (FAO, 2008).

1.2. EL TRIGO EN ARGENTINA

El trigo fue introducido en América desde Europa por los conquistadores españoles, quienes incluían el pan en su dieta diaria.

Se introdujo en el Río de la Plata con la llegada de Sebastián Gaboto en 1527. La primera siembra del cultivo se realizó en el fuerte Sancti Spiritu, al margen del río Carcarañá,

en la provincia de Santa Fe. "El trigo fue, por lo tanto, el cultivo pionero de la colonización agrícola de la región pampeana" (Ruiz Moreno, 2009).

Recién a comienzos del siglo XX se inició formalmente el mejoramiento de los trigos a nivel nacional. Entre los pioneros deben incluirse el Ing. Agr. Enrique Klein quien en el año 1919 se radica en la Argentina donde inicia sus trabajos de mejoramiento y funda el criadero KLEIN. Otro pionero del desarrollo de trigo en Argentina es el Ing. Agr. José Buck, quien en el año 1930, comienza su propio programa de mejoramiento genético y funda el criadero BUCK. Durante la misma década el Ministerio de Agricultura establece seis regiones trigueras, luego reducidas a cinco, las que fueron delimitadas en base a las diferencias agroecológicas de cada una de ellas. En el mismo año, se crea la Red Oficial de Ensayos Territoriales (ROET), la cual continúa en funcionamiento, con el objetivo de orientar al productor sobre el comportamiento de los distintos cultivares de trigo en cada subregión triguera. Otro de los protagonistas del trigo en Argentina es el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) creado el 4 de diciembre de 1956 con la finalidad de "impulsar, vigorizar y coordinar el desarrollo de la investigación y extensión agropecuaria", destacándose la importancia de este organismo en la promoción y mejoramiento del cultivo.

A inicios de los años 60 se obtienen los primeros materiales comerciales semienanos. Nacen así los primeros trigos comerciales que incorporan genes de enanismo (genes que el Dr. Norman Borlaug incorporó a los trigos Mexicanos), reduciendo la altura de planta y evitando el vuelco. Estos nuevos materiales permitían el uso de una mayor oferta de nutrientes para incrementar el rendimiento sin que se corriera el riesgo de vuelco. El rendimiento potencial del cultivo mostró un importante aumento y los materiales semienanos fueron ampliamente difundidos en todo el mundo. En la actualidad más del 95% de las variedades comerciales de trigo que se ofrecen en Argentina tienen alguno de los genes de enanismo.

La actividad del mejoramiento de trigo en nuestro país continúa durante la segunda mitad del siglo con la incorporación de nuevos semilleros en el mercado nacional. En 1976, la Asociación de Cooperativas Argentina (ACA) inicia las actividades de mejora varietal. En los años 80 la empresa Cargill, inscribe en el mercado nacional 6 trigos híbridos, obtenidos en Argentina, que permanecieron en el mercado hasta mediados de los años 90. Durante los últimos años se incorporaron otros semilleros privados como Relmó, Don Mario, Nidera, BioCeres y Sursem, incrementando la competitividad del mercado de mejoramiento de trigo en el país.

Evolución de la superficie y el rendimiento de trigo en Argentina.

En la primera década de 1900 se exportaba alrededor de 3 millones de toneladas de trigo, ocupando nuestro país el primer lugar como exportador mundial con el 23% de la

producción. Entre los años 1900 y 1930 la superficie de trigo se incrementó a una tasa de casi 123.000 has por año, alcanzando en el año 1928 el récord de área cosechada con un poco más de 9 millones de hectáreas de trigo y una producción de casi 9,5 millones de toneladas que sería superada 10 años más tarde en 1938. En la actualidad, y considerando los últimos 5 años, la superficie sembrada con trigo en promedio fue de 6 millones de has con un rendimiento medio a nivel nacional de 2,7 tn ha⁻¹. En nuestro país el rendimiento ha aumentado desde principios del siglo XX, siendo la tasa de incremento hasta los años 60 de 12 kg ha⁻¹ año⁻¹. A partir de la introducción de los materiales semienanos, el rendimiento registra incrementos mayores, promediando una tasa de 34 kg ha⁻¹ año⁻¹. El rendimiento medio a nivel nacional en Argentina es similar al rendimiento promedio mundial y menor respecto de otros países como el Reino Unido o Francia. Estas diferencias respecto al rendimiento medio de Argentina están vinculadas no solo a diferencias genéticas y al uso de insumos, sino principalmente debido a ambientes explorados por el cultivo. En aquellos países las condiciones de cultivo son más favorables, presentando mayores ofertas de radiación y menor temperatura media, resultando en ambientes con mayor potencialidad de rendimiento (Miralles y González, 2010).

En el contexto nacional la superficie sembrada de trigo en la campaña 2005/06 fue de 5.212.450 has (2,38% de la sup. mundial), el porcentaje del área triguera respecto del total de granos (cereales + oleaginosos, excepto algodón) fue del 17,27%. La producción se estimó en 12.575.176 tn (2% de la producción mundial), siendo el rendimiento promedio de 25,32 qq ha⁻¹; 2,8 qq ha⁻¹ por debajo del promedio mundial (Cuadro 2).

Cuadro 2. Área sembrada, cosechada, producción y rendimiento, de las principales provincias productoras de Argentina y el total del país. Campaña 2005/06 (SAGPYA, 2009).

	Área Sembrada (ha)	Área Cosechada (ha)	Producción (tn)	Rendimiento (kg ha ⁻¹)
Buenos Aires	2.885.045	2.795.550	7.450.976	2.665
Córdoba	772.750	750.300	1.712.790	2.283
Santa Fe	589.450	577.380	1.847.240	3.199
Entre Ríos	219.500	218.800	711.650	3.253
La Pampa	197.450	171.550	215.360	1.255
Total País	5.212.450	4.966.125	12.575.176	2.532

El consumo interno es aproximadamente de 6.000.000 tn, siendo que esta cifra se mantiene constante año a año, las variaciones se reflejan en el saldo exportable. Para esta campaña 2005/06 el consumo interno representó el 47,7% de la producción, teniendo en cuenta que la misma fue de 12.575.176. Durante esta misma campaña el volumen de producción exportado significó el 52,3% de la producción (Yalungo, 2006).

El trigo es un cultivo que presenta una importante difusión geográfica y en los últimos años se ha expandido a zonas no tradicionales para su cultivo. De esta manera se han

incorporado las provincias del NOA (Noroeste Argentino) y del NEA (Noreste Argentino), en donde en las últimas campañas se sembraron más de 500.000 hectáreas en promedio, con producciones conjuntas en niveles cercanos a las 800.000 toneladas. La distribución del área sembrada de trigo por provincias coloca a Buenos Aires como el principal distrito, seguido de Córdoba, Santa Fe, La Pampa, Entre Ríos y las provincias del NOA y del NEA (Figura 2).

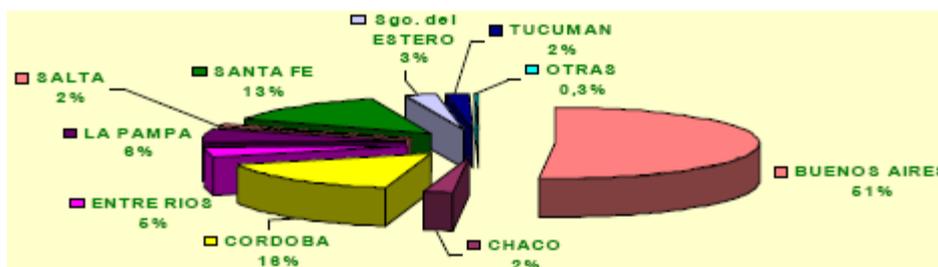


Figura 2. Participación provincial en la superficie sembrada con trigo, expresadas según promedio del trienio 2001/02 - 2003/04 (García, 2005).

La diversidad geográfica determina que la siembra de trigo comience en las provincias del norte argentino en los meses de mayo y junio y finalice en el sudeste de la provincia de Buenos Aires en el mes de agosto. Consecuentemente, la cosecha comienza sobre fines de octubre y concluye a finales de enero y principios de febrero, desplazándose durante este período desde el norte hacia el sur de nuestro país (García, 2005).

1.3. DEFINICIÓN DE ECOFISIOLOGÍA Y SUS ANTECEDENTES EN TRIGO

La ecología es la rama de la biología que estudia las interacciones de los seres vivos con su medio. Por lo tanto la *ecología vegetal* trata de las relaciones o interacciones de las especies dentro de las comunidades, la forma en que poblaciones de una especie se adaptan a diferentes medios ambientes. Mientras que la *fisiología vegetal* también es una rama de la biología, que se relaciona con el estudio de las funciones de los individuos en diferentes niveles de organización, cómo funcionan los organismos vegetales en su conjunto, y también de cómo funcionan los órganos, tejidos, células, orgánulos, genes y moléculas que constituyen los vegetales, tanto aislados como en interacción con su entorno natural, y su lucha con el medio (Evans, 1975). La fisiología vegetal es una disciplina que se refugia, principalmente, en el laboratorio para su estudio, manipula las condiciones de crecimiento del individuo y mide la respuesta de un determinado proceso.

Ya definido ecología y fisiología, se puede decir que la *ecofisiología* estudia la fisiología de las poblaciones en su medio ambiente natural, el cual está sujeto a cambios y alteraciones, como resultado de fenómenos naturales o producto de la actividad humana. En este sentido la ecofisiología vegetal estudia las respuestas fisiológicas frente a diferentes

condiciones ambientales, desarrollando técnicas que permiten medir el micro medio ambiente de las plantas. En sus inicios, se estudió el crecimiento de las plantas determinando las variaciones en biomasa, sin embargo la invención de equipos portátiles ha posibilitado medir por ejemplo los intercambios de CO₂ en una hoja y la conductividad estomática como un índice de la apertura y cierre de los estomas; lo que permite una mejor comprensión de las diferencias en el crecimiento vegetal, en distintas condiciones ambientales. Un ecofisiólogo moderno, requiere una buena comprensión tanto de los procesos moleculares que ocurren a nivel celular, como del funcionamiento de la planta intacta en un contexto ambiental.

Un aspecto relevante en el desarrollo de la ecofisiología se obtuvo de la importancia de la fisiología para la agricultura. Incluso hoy en día, la productividad agrícola en países industrializados está limitada al 25% de su potencial, por condiciones de sequía, suelos infértiles y otros factores ambientales indeseables. Uno de los objetivos principales de las investigaciones agrícolas, ha sido el desarrollar cultivos tolerantes a estados ambientales estresantes, de tal manera que soporten condiciones climáticas adversas o que se puedan cultivar en hábitat desfavorables. Así se han desarrollado variedades de plantas tolerantes a la salinidad o que soporten el estrés hídrico (Gil, 2005).

Si bien los conocimientos que se tienen con respecto a la ecofisiología del trigo son muy amplios, se puede decir que el trigo es un cereal anual-invernal, pertenece a la familia de las gramíneas (poáceas), siendo las variedades más cultivadas *Triticum durum* y *T. compactum* y el trigo harinero hexaploide llamado *T. aestivum* que es el cereal panificable más cultivado en el mundo (Infoagro, 2009).

El trigo cumple su crecimiento vegetativo en días invernales frescos y cortos (10-11 hs) con una intensidad luminosa relativamente baja. La iniciación floral y la diferenciación de la inflorescencia se producen mientras se va incrementando la longitud del día, la radiación incidente y la temperatura; al igual que el llenado del grano tiene lugar cuando todavía existe una luminosidad intensa, con fotoperíodo de 13-14 horas. Sin embargo, el rápido aumento de la temperatura (con una máxima diaria de 30 °C o más) y un creciente déficit de agua determinan, frecuentemente, que se complete el llenado del grano. Por consiguiente, para una adaptación a estas condiciones resulta esencial que exista un desarrollo reproductivo rápido una vez que paso el riesgo de helada, excepto en los casos en que el cultivo reciba riego.

En la evolución del trigo, desde una perspectiva ecofisiológica, se fueron dando diferentes cambios que llevaron a incrementos en su rendimiento, como por ejemplo un aumento en el tamaño del grano y de las hojas, junto con una disminución en la tasa de saturación de la luz de la fotosíntesis. El llenado del grano se realiza durante un período más prolongado respecto a cultivares anteriores, fenómeno asociado con una postergación progresiva de la senescencia de las hojas superiores. En el curso de la evolución también se

redujo el lapso de tiempo de macollaje, como así también disminuyó la proporción de compuestos orgánicos destinados al crecimiento de la raíz. En los trigos modernos una mayor proporción de fotoasimilados se translocan al grano (Evans, 1975).

En los últimos tiempos las principales áreas en las que se ha trabajado con el objetivo de incrementar el rendimiento potencial, pueden resumirse como: (1) eficiencia de fijación de carbono en plantas C3, (2) fertilidad de las espigas y partición de carbono hacia órganos reproductivos, (3) aumentos en el peso potencial de los granos, (4) mecanismos involucrados en el vuelco del cultivo y (5) herramientas genéticas y biotecnológicas que permitan aplicar las plataformas ecofisiológicas a los programas de mejoramiento (Miralles y González, 2010).

1.4. OBJETIVOS

Objetivo general

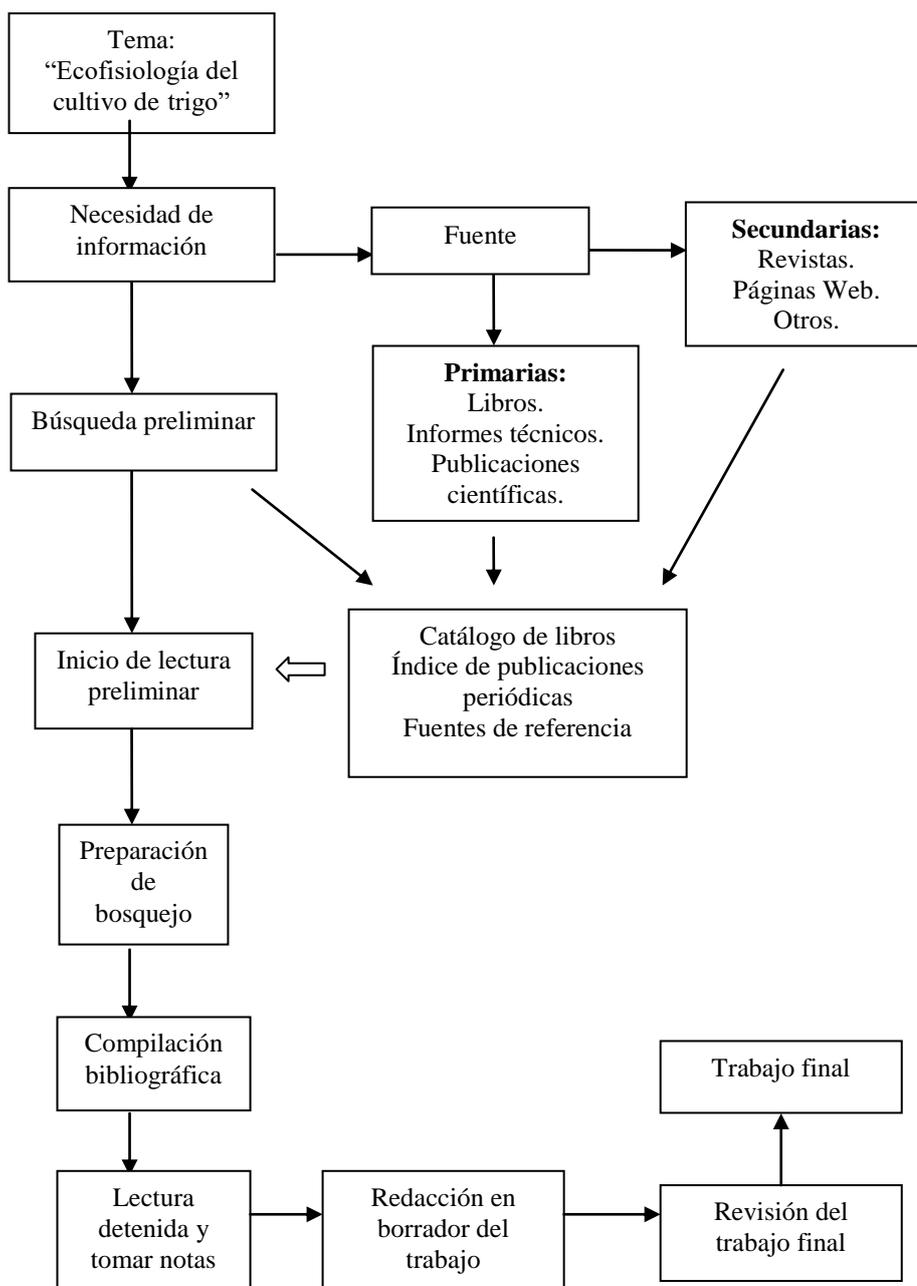
Redactar una monografía sobre la ecofisiología del trigo para estudiar de manera más exhaustiva y profunda los conocimientos que existen sobre las repuestas ecofisiológicas de la planta de trigo ante diferentes condiciones ambientales; lo que permitirá realizar más eficientemente el cultivo y de esta forma poder mejorar la productividad del mismo.

Objetivos específicos

- Conocer la morfología del cultivo para poder identificar las diferentes etapas o fases de desarrollo a lo largo del ciclo ontogénico.
- Identificar cuáles son los factores ambientales que más afectan al cultivo del trigo.
- Estudiar cuáles son los componentes más importantes que generan el rendimiento en trigo.
- Determinar como inciden los factores ambientales en el ciclo ontogénico del trigo y en el rendimiento, y nombrar que prácticas o labores agrícolas pueden atemperar o modificar el efecto de dichos factores.
- Estudiar como se genera la calidad del grano de trigo y establecer que factores tienen mayor incidencia sobre la calidad industrial o panadera.
- Proponer la utilización de estos conocimientos para la siembra de este cultivo en la zona de Río Cuarto.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Esta monografía “ecofisiología del cultivo de trigo”, se elaborará siguiendo el flujograma de elaboración de monografía descrito en Martinelli y Godnic (2002), cuya guía metodológica se detalla a continuación y la forma de presentación del manuscrito seguirá los lineamientos exigidos en el Manual de Estilo y Procedimiento propuesto por la Facultad de Agronomía y Veterinaria de la Universidad Nacional de Río Cuarto.



Siguiendo este flujograma lo primero que se realizó para poder desarrollar los objetivos planteados es la búsqueda de material bibliográfico. Como fuente principal de dicho material se utilizaron libros de Satorre *et al.* (2004) y Evans (1975) y también informes técnicos y publicaciones de varios organismos, en especial de la FAO y el INTA. También se emplearán fuentes secundarias como páginas Web y revistas científicas, entre otras. Una vez recopilada toda la información se procedió a la lectura y preparación del bosquejo de la monografía, para de esta forma poder realizar un detalle completo sobre el tema a tratar (ecofisiología del cultivo de trigo). Posteriormente se efectuó una lectura profunda para resumir los temas más importantes y desarrollar las ideas principales de una manera clara y objetiva; para luego proceder a la escritura de la Monografía con todos los resultados obtenidos de los pasos anteriores y respondiendo a la estructura establecida.

Por último, se realizó una revisión de todo el escrito para corregir errores (si los hubiere) y así terminar con la escritura definitiva de dicha monografía.

El campo de estudio y el período de investigación se delimitó como máximo en los últimos 10 años, exceptuando algunos libros pioneros de la ecofisiología como fisiología de los cultivos de Evans (1975) y los cereales de Clement-Grandcourt y Prats (1969).

El material bibliográfico se obtuvo de libros y publicaciones que se encuentren en la biblioteca de la Universidad Nacional de Río Cuarto, informes técnicos obtenidos del INTA, publicaciones de la FAO y en páginas Web relacionadas con el tema.

3. RESULTADOS

3.1. MORFOLOGIA DEL CULTIVO

El trigo es una planta de hábito de crecimiento erguido (cañas), de hasta 1,5 m de altura, poco macolladora hasta muy macolladora, su ciclo es anual, el sistema radical es homorrizo, su follaje verde claro, con vainas glabras o pubescentes terminadas en aurículas generalmente pilosas en su base; con lígula membranosa corta y lámina tierna de hasta 2 cm de ancho (Clement-Grandcourt y Prats, 1969).

El trigo está representado por dos especies monocotiledóneas, las cuales son de carácter anual y pertenecen a la familia de las poaceas (gramíneas); la más importante, *Triticum aestivum* L., corresponde al trigo harinero, el cual se utiliza básicamente en la producción de harina para pan, galletas y repostería. La segunda especie, *Triticum turgidum* L. ssp. *durum* (Desf.) Husn., corresponde al trigo duro o candeal. Este último se destina fundamentalmente a la obtención de semolina para la fabricación de fideos y pastas.

3.1.1. RADÍCULA Y RAICES SEMINALES

Las raíces que se desarrollan durante la etapa de germinación corresponden a la radícula y a las raíces seminales (sistema primario de raíces, foto 1). Luego de la emergencia de la radícula aparece el primer par de raíces seminales y posteriormente el segundo par en el mismo plano que el anterior, pero un poco por encima del mismo (Evans, 1975).

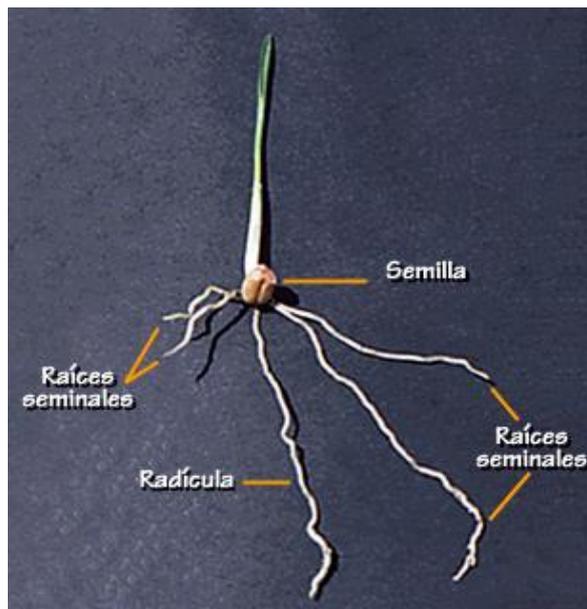


Foto 1. Plántula con un sistema primario de raíces compuesto por la radícula y las raíces seminales (Geocities, 2009).

3.1.2. RAÍCES PRINCIPALES O CORONARIAS

Las raíces principales o coronarias, se desarrollan inicialmente a partir de la corona ubicada en el nudo correspondiente al punto de unión del mesocótilo con el coleoptilo. Estas raíces, que en definitiva sustentan el crecimiento de las plantas a partir del estado de dos hojas, se desarrollan en cada uno de los nudos presentes (Figura 3).

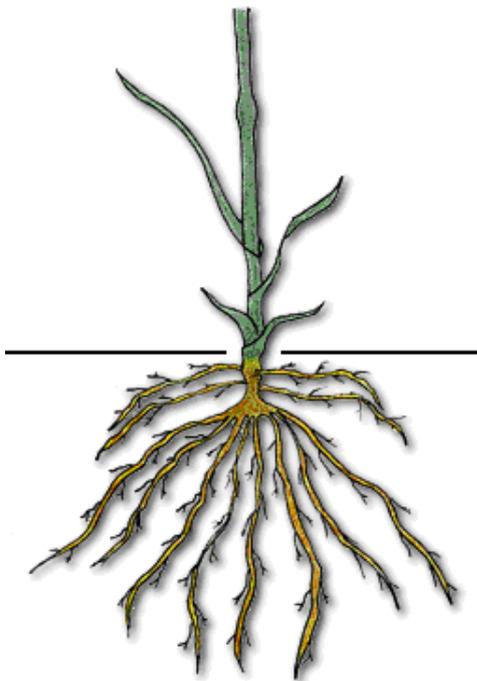


Figura 3. Sistema de raíces adventicias, coronarias o principales (Geocities, 2009).

Las raíces principales, que son muy numerosas, se concentran mayoritariamente en los primeros 20 a 30 cm, siendo lo normal que alcancen una profundidad aproximada de 50 cm; bajo condiciones muy favorables, pueden penetrar hasta aproximadamente de 1 a 2 m. La profundidad de penetración y la dispersión lateral que presentan las raíces del trigo son menores que las del centeno, iguales que las de la cebada y mayores que las de la avena. Para el trigo puede considerarse como óptima una profundidad de suelo de 60 cm (Geocities, 2009).

En condiciones de campo el crecimiento de las raíces continúa hasta la espigazón, momento en que puede detenerse, e incluso llegar a degenerar durante el desarrollo del grano. Sin embargo, en este período puede continuar el crecimiento radical y la absorción de nutrientes cuando existen cantidades adecuadas de agua y elementos nutritivos. Los cereales de ciclo invernal tienden a producir un mayor peso de raíces que los sembrados en primavera, presumiblemente debido a que el período de crecimiento es más prolongado cuando las temperaturas son bajas (Evans, 1975).

3.1.3. COLEOPTILE

El coleoptile, es la estructura que emerge inicialmente desde la semilla hacia arriba, se aproxima a la superficie del suelo a través de la elongación del mesocótilo. En el momento en que el ápice del coleoptile recibe estímulos lumínicos, aún bajo la superficie del suelo, el mesocótilo detiene su crecimiento y se produce la emergencia del coleoptile. Su carácter consistente y extremo aguzado, lo convierten en una estructura especializada para lograr la emergencia. Inmediatamente a continuación de que el coleoptile aparece sobre el suelo, da paso a la primera hoja (Figura 4).

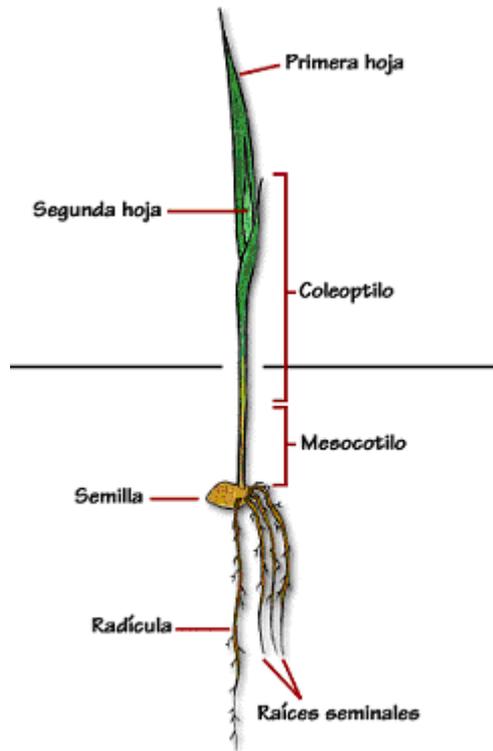


Figura 4. Plántula emergida mostrando su primera hoja desplegada (Geocities, 2009).

3.1.4. MESOCOTILO

La elongación del mesocotilo, a partir de la semilla, permite dejar a la plántula a una distancia de 1,0 a 2,5 cm de la superficie del suelo. En el extremo del mesocótilo se desarrollan como máximo tres nudos, y en el último se ubica el punto de crecimiento; a partir de este nudo se produce la elongación definitiva del coleoptilo (Geocities, 2009).

3.1.5. TALLO PRINCIPAL

El tallo principal puede alcanzar una altura entre 0,5 y 1,5 m, dependiendo fundamentalmente del cultivar, de la fertilidad del suelo y de la fecha de siembra. Es hueco, excepto a nivel de los nudos, tiene forma cilíndrica y termina en una espiga. El número de entrenudos en el tallo principal fluctúa, en promedio, entre seis y siete, brotando de cada

nudo una hoja en forma alterna. Una vez que la planta desarrolla su primer nudo en el tallo principal, se inicia la etapa de encañado; a partir de esta etapa se va desarrollando la espiga en el extremo apical del tallo (Foto 2); (Geocities, 2009).



Foto 2. Tallos de trigo en la etapa de espigazón (Geocities, 2009).

3.1.6. HOJAS

Las hojas del trigo se componen básicamente de dos partes: una vaina hendida longitudinalmente, que envuelve una porción del tallo por sobre el nudo, y una lámina relativamente larga y angosta, cuya dirección sigue más o menos la horizontal. Las primeras dos hojas, una vez ocurrida la emergencia, aparecen en forma relativamente rápida (Foto 3). Las hojas siguientes van aumentando en tamaño, siendo las de la parte media y alta de cada tallo, las más anchas (2 a 3 cm) y las de mayor longitud (25 a 30 cm).



Foto 3. Plantas al estado de una y dos hojas (Geocities, 2009).

En la base de cada lámina se presentan dos apéndices conocidos con el nombre de aurículas (figura 5 y foto 4); estos apéndices se proyectan como prolongaciones de la lámina, a través de un plano horizontal imaginario, circundando el tallo. La presencia o ausencia de aurículas y el tamaño de ellas, son características fundamentales para lograr diferenciar las distintas especies de cereales durante los estados vegetativos. En el caso del trigo las aurículas son cortas y se entrecruzan ligeramente; en la cebada, en cambio, se cruzan completamente, en tanto que en la avena estas estructuras están ausentes.

Entre la lámina y la porción envainadora de la hoja aparece la lígula, que corresponde a una lengüeta membranosa y transparente (Figura 5 y foto 4); su forma y tamaño también son útiles para diferenciar las especies de cereales durante los estados vegetativos (Geocities, 2009).

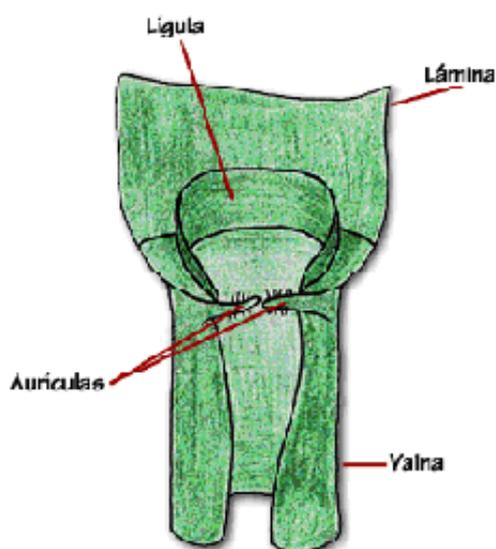


Figura 5. Componentes de una hoja de trigo (Geocities, 2009).



Foto 4. Ubicación de la lígula y la aurícula (Geocities, 2009).

3.1.7. EL MACOLLO

A partir de las yemas axilares, ubicadas en los nudos bajo suelo del eje principal, se producen crecimientos secundarios llamados macollos; éstos inician su aparición cuando las plantas presentan entre tres y cuatro hojas (Foto 5).

Desde el eje principal, dependiendo de las condiciones de cultivo, pueden originarse varios macollos; éstos, luego de desplegar las primeras hojas, generan su propio sistema de raíces adventicias. Los macollos, por lo tanto, aunque formando siempre parte de la planta que los originó, comienzan a independizarse progresivamente de ésta, hasta llegar a comportarse como una planta individual (Geocities, 2009).

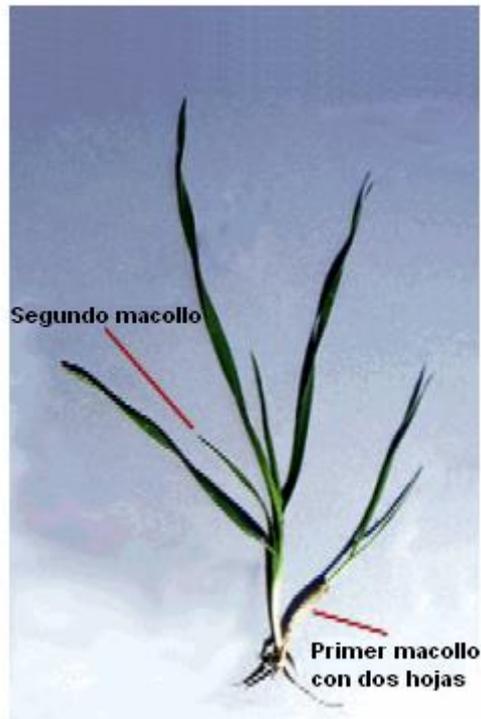


Foto 5. Planta en plena etapa de macollaje (Geocities, 2009).

El número total de macollos por planta puede fluctuar entre uno y cinco, dependiendo fundamentalmente del cultivar, de la fertilidad del suelo, de la fecha de siembra, de la densidad de población y del abastecimiento hídrico (Clement-Grandcourt y Prats, 1969).

3.1.8. INFLORESCENCIAS

Las inflorescencias, que corresponden a espigas dísticas (de hasta 15 cm de largo), están compuestas por 15 a 25 espiguillas; éstas son sésiles y se presentan dispuestas en torno a un raquis (Figura 6).

Cada espiguilla presenta externamente dos brácteas denominadas glumas y contiene cinco a siete antecios dispuestos sobre una raquilla. Cada uno de los antecios se compone de una lemma o glumela inferior generalmente aristada, de una pálea o glumela superior y de una flor (Figuras 7, 8 y 9). Normalmente uno a dos antecios son estériles, generándose un máximo de cuatro a cinco flores fértiles en cada espiguilla. Algunos cultivares no presentan lemmas aristadas y se denominan múticos.

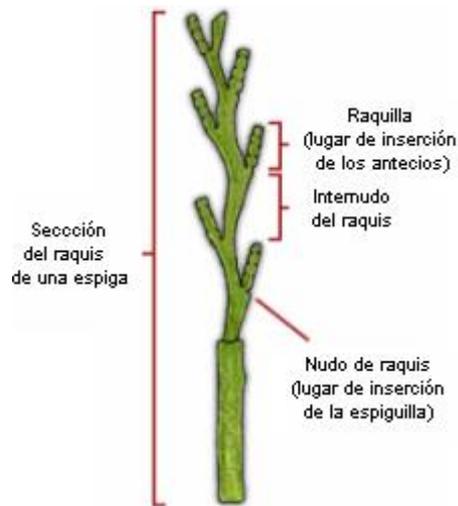


Figura 6. Componentes de una sección del raquis de una espiga de trigo (Geocities, 2009).

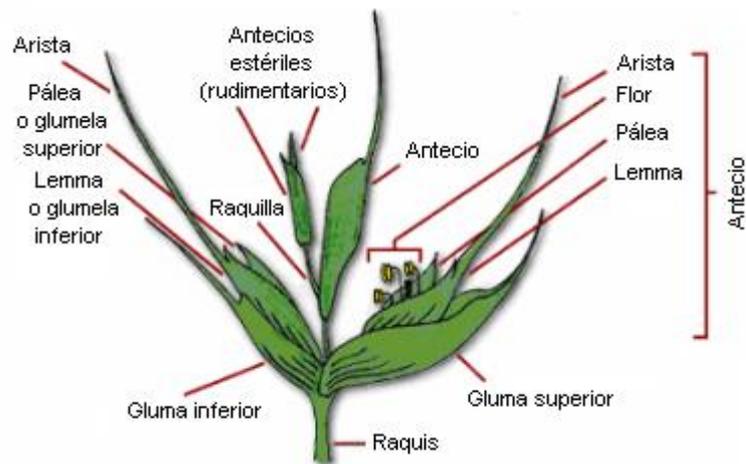


Figura 7. Componentes de una espiguilla de trigo (Geocities, 2009).

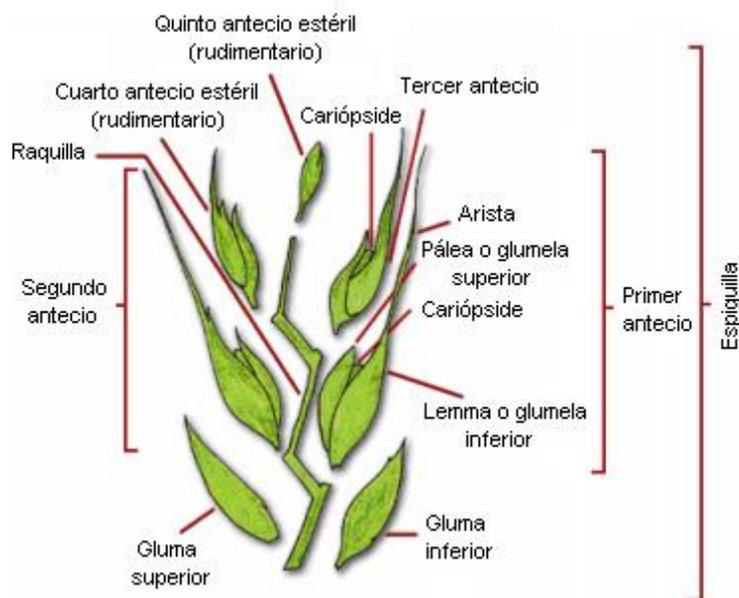


Figura 8. Detalles de una espiguilla de trigo compuesta por 5 antecios (Geocities, 2009).

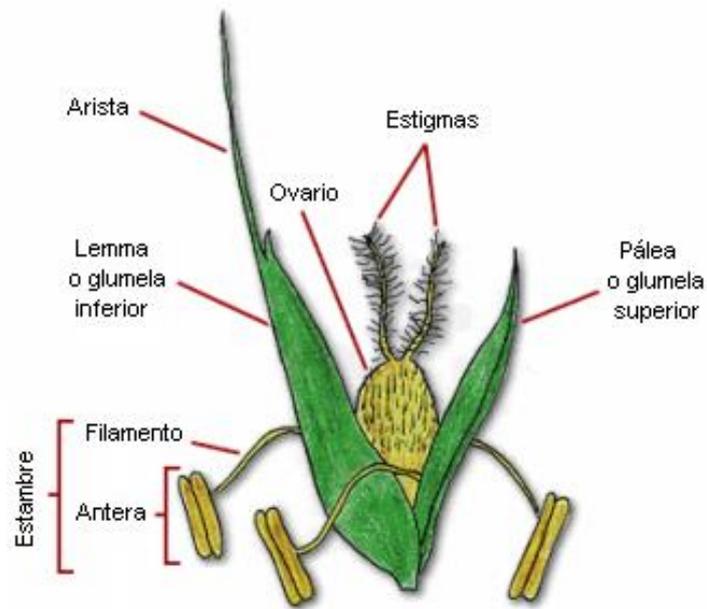


Figura 9. Componentes de un antecio de trigo (Geocities, 2009).

Cada flor está compuesta por tres estambres y por dos estigmas plumosos que nacen directamente del ovario; en la base de la flor se encuentran dos estructuras transparentes llamadas lodículas o glumélulas (Figura 10 y foto 6); todas las estructuras de la flor se encuentran protegidas por dos brácteas: lemma, la más externa y pálea, la más interna. La flor, que presenta autopolinización, proyecta sus estambres al exterior del antecio una vez que ha ocurrido la antesis o floración (Geocities, 2009).

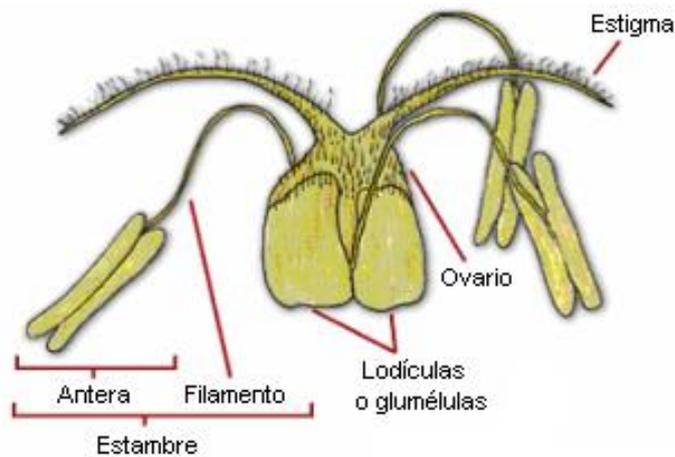


Figura 10. Componentes de una flor de trigo (Geocities, 2009).



Foto 6. Espiga con una flor en el interior de un antecio (Geocities, 2009).

3.1.9. EL GRANO O SEMILLA

La semilla de trigo es parte de un fruto llamado cariópse, en el cual las paredes del ovario (pericarpio) y la testa, están estrechamente unidas siendo inseparables. El fruto es de carácter indehisciente y contiene una sola semilla.

La forma de la semilla es ovoide, algo aplastada en un extremo y provista de pilosidades cortas en el otro, siendo acanalada en toda su longitud. En la extremidad no aguzada se aloja el embrión o germen, el cual está constituido por la coleorriza, la radícula, la plúmula, el coleoptilo y el escutelo o cotiledón (Figura 11). Las hojas embrionarias, cuyo conjunto recibe el nombre de plúmula, están cubiertas por el coleoptilo. La radícula, por su parte, está envuelta por otra estructura llamada coleorriza. El escutelo, que constituye una parte relativamente grande del embrión, se encuentra en estrecho contacto con el endosperma amiláceo; este último, que ocupa la mayor parte de la semilla, corresponde a la fuente de obtención de harina.

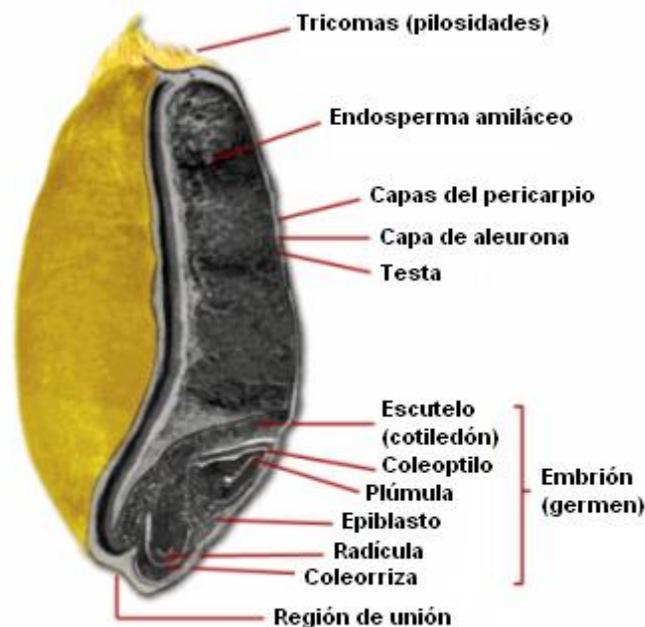


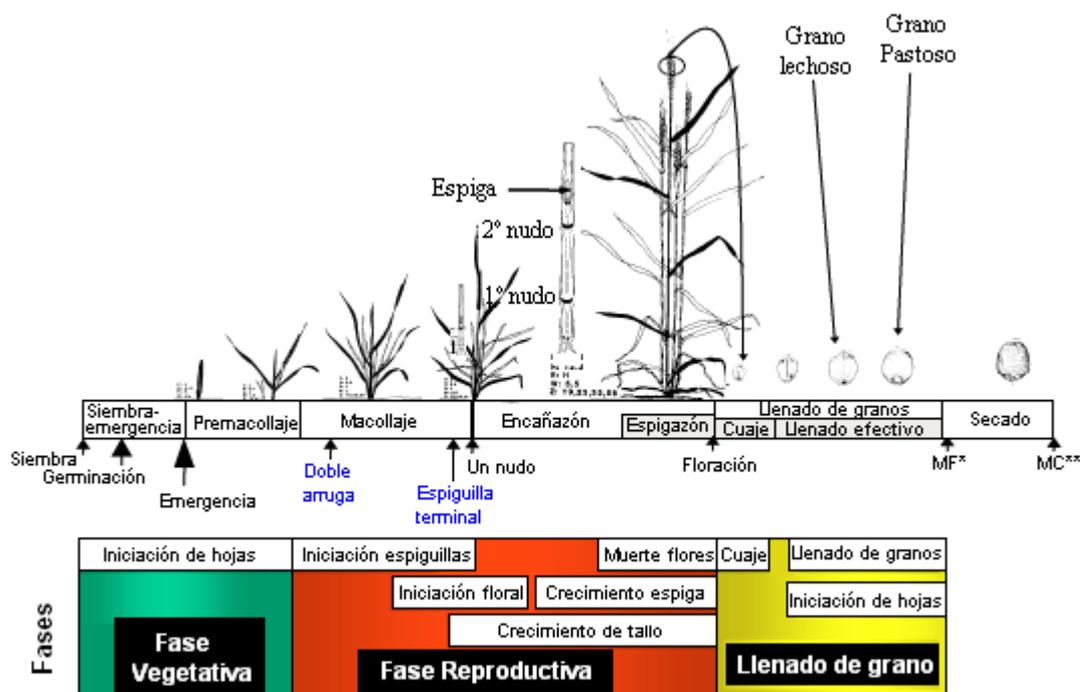
Figura 11. Semilla de trigo y sus estructuras (Geocities, 2009).

En el Cuadro 3 se presenta la composición promedio de un cariósido de trigo perteneciente a la especie *Triticum aestivum* L. (Geocities, 2009).

Cuadro 3. Composición promedio de una semilla de trigo perteneciente a la especie *Triticum aestivum* L. (Geocities, 2009).

Componentes	Porcentajes (%)
Humedad	12,0 - 14,0
Carbohidratos	65,0 - 70,0
Proteína	13,0 - 15,0
Grasa	1,5 - 2,5
Fibra	2,0 - 2,5
Ceniza	1,5 - 2,0

3.2. CICLO ONTOGENICO DEL TRIGO



*MF: madurez fisiológica. **MC: madurez comercial.

Figura 12. Ciclo ontogénico del trigo, mostrando estados del cultivo importantes para delimitar algunas fases de desarrollo (Miralles, 2004).

En la sección superior de la figura se muestran los cambios más relevantes de la morfología externa del cultivo a lo largo de su ciclo ontogénico, en la sección inferior se muestran los períodos de diferenciación o crecimiento de algunos órganos dentro de la etapa vegetativa, reproductiva y de llenado de los granos.

3.2.1. DESARROLLO FENOLOGICO DEL CULTIVO

3.2.1.1. LAS FASES DE DESARROLLO SEGÚN LA ESCALA DECIMAL ZADOKS

La descripción de los diferentes estados ontogénicos externos e internos por los que atraviesa el cultivo de trigo puede ser realizada mediante el uso de diferentes escalas, permitiendo tener una referencia precisa de las diferentes etapas o diferentes estados de desarrollo por los que atraviesa el cultivo. La escala de Zadoks (Z) es la más utilizada para describir estados morfológicos externos del cultivo. Estos estados involucran algunos procesos de desarrollo y otros de crecimiento (Slafer *et al.*, 2004).

El desarrollo es un proceso complejo en el que diferentes órganos crecen, se desarrollan y mueren, siguiendo una secuencia que a veces se superpone. Sin embargo, es más sencillo considerar el desarrollo como una serie de fases tal como en la escala Zadoks. Esta escala tiene 10 fases numeradas de 0 a 9 que describen el cultivo.

Cuadro 4. Fases de desarrollo siguiendo la escala decimal Zadoks (Z0.0 a Z9.9); (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

Fase principal	DESCRIPCIÓN	Sub-fase	Fase principal	DESCRIPCIÓN	Sub-fase
0	Germinación	0.0-0.9	5	Espigazón	5.0-5.9
1	Crecimiento de plántula	1.0-1.9	6	Antesis	6.0-6.9
2	Macollaje	2.0-2.9	7	Estado lechoso del grano	7.0-7.9
3	Producción de nudos TP (encañazón)	3.0-3.9	8	Estado pastoso del grano	8.0-8.9
4	Vaina engrosada	4.0-4.9	9	Madurez	9.0-9.9

TP: Tallo Principal.

En primer lugar es necesario decidir cuales son las principales fases que se ajustan mejor a la descripción del cultivo; esta descripción es a menudo, todo lo que se precisa. Sin embargo, también se necesita observar el cultivo en detalle y dar un valor decimal de subfase que describe el grado de evolución de la fase principal. Por ejemplo, los estados Z1.1 a Z1.9 ocurren cuando las hojas del tallo principal (TP) de 1 a 9 son visibles. Del mismo modo, Z2.1 a Z2.9 describen la aparición de 1 a 9 macollos en la planta y Z3.1 a Z3.6 la presencia de 1 a 6 nudos en el tallo principal.

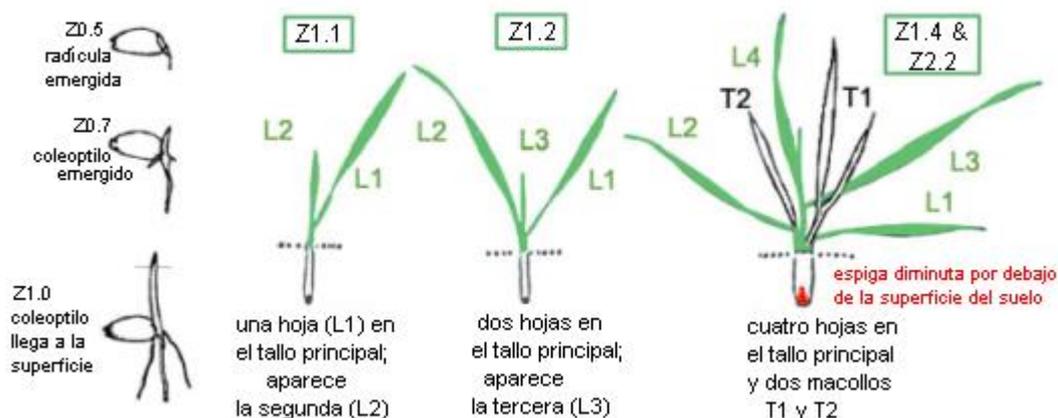


Figura 13. Germinación y tres fases durante el proceso vegetativo con sus códigos decimales Zadoks (que se identifican con Z); (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

Las fases principales 1 y 2 describen la producción de hojas y tallos que ocurren en paralelo y no en secuencia, obsérvese que el dibujo anterior tiene dos códigos Z describiendo las cuatro hojas principales del tallo (Z1.4) y dos macollos (Z2.2). Del mismo modo, hay cierta superposición entre las fases principales 2 y 3.

Las fases de vaina engrosada, espigado y antesis se identifican fácilmente (Foto 7). Como en fases más tempranas, el número que sigue al punto decimal denota el grado de desarrollo de ese proceso particular. De esta manera, Zadoks 5.1 ocurre cuando el promedio de las espigas en el campo tiene 0,1 o un 10% emergida (espiga asomando), mientras que Z5.9 es cuando 0,9 o un 90% de las espigas promedio están por encima de la lígula de la hoja bandera. La antesis o floración marca el comienzo de la formación y llenado del grano. Cuando las anteras están recién abiertas son de color amarillo brillante pero se decoloran en tres o cuatro días (mitad de la antesis o Z6.5).



Foto 7. Vaina engrosada, espigado y antesis (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

3.2.1.2. LOS ESTADOS FISIOLÓGICOS QUE GOBIERNAN EL DESARROLLO

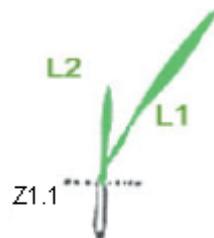
Las fases de la escala Zadoks describen lo que puede ser observado a simple vista, pero es el ápice, espiga o punto de crecimiento de la planta, no visible dentro de las vainas, el primer indicador de la evolución de la planta a través de sus fases principales. Dos estados importantes del ápice son la doble arruga y la espiguilla terminal. El estado de doble arruga (Figura 12 y foto 8) significa que el principal punto de crecimiento de la planta no producirá más primordios foliares sino primordios de espiguillas. En ese momento, el punto de crecimiento está aún encerrado dentro de la corona de la planta, debajo de la superficie del suelo. La espiguilla terminal ocurre cuando la minúscula espiga ha producido todas sus espiguillas (Figura 12). En ese momento la espiga tiene solo 2 mm de largo y para verla hay que abrir el tallo con las uñas 1 cm por encima de la corona y quitar las hojas pequeñas.

Aunque es diminuta, ya se asemeja a una espiga emergida (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

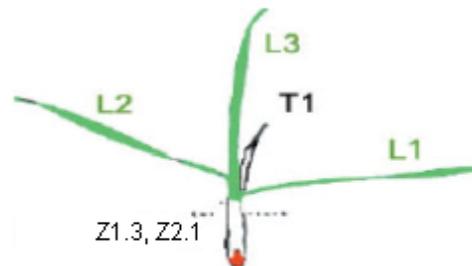


Foto 8. Estado de doble arruga (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

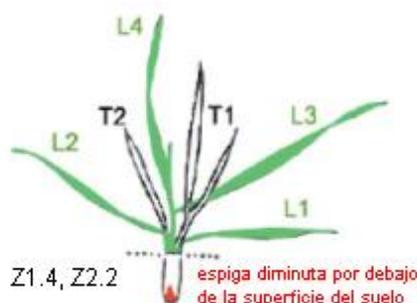
Dibujos para ayudar a identificar las fases de la escala de zadoks



una hoja (L1) en el tallo principal; aparece la segunda (L2)

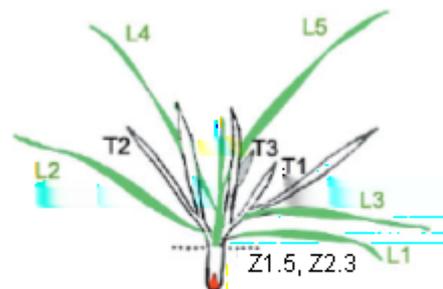


tres hojas en el tallo principal; aparece el primer macollo (T1)

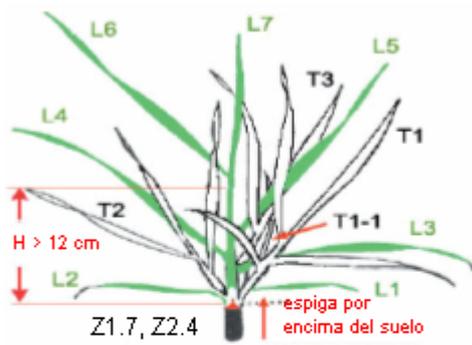


Z1.4, Z2.2 espiga diminuta por debajo de la superficie del suelo

cuatro hojas en el tallo principal; dos macollos: T1 tiene dos hojas, T2 tiene una hoja

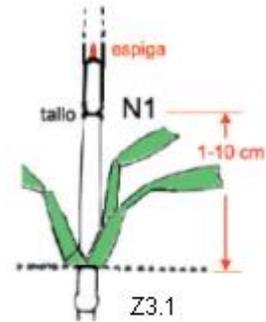


cinco hojas en el tallo principal; tres macollos: T1 tiene tres hojas; T2 tiene dos hojas; T3 tiene una hoja



Z1.7, Z2.4
 espiga por encima del suelo
 Siete hojas en el tallo principal;
 cuatro macollos: T1 tiene cuatro
 hojas y T1-1, T2 tiene tres hojas,
 T3 tiene dos hojas

este estadio es Z3.0 si...
 la altura (H) es 12 cm o más y el tallo se
 ha elongado levantando la espiga por encima
 de la superficie del suelo



Z3.1
 primer nudo (N1) perceptible
 (el diagrama no incluye
 los macollos y muchas
 de las hojas)



Z3.9

hoja bandera
 totalmente
 emergida



Z4.3

espiga a la altura
 del cuello de la
 penúltima hoja



Z4.5

espiga por encima
 del cuello de la
 penúltima hoja



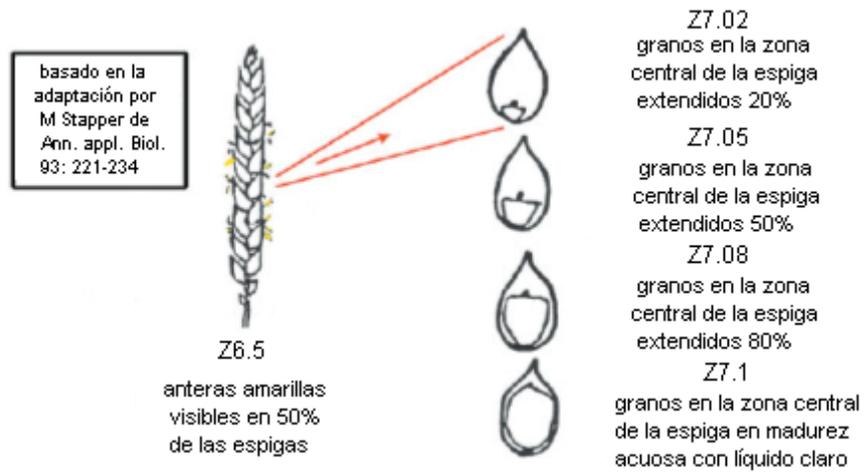
Z5.5

mitad de la
 espiga visible



Z6.0

toda la espiga
 visible



Figuras 14. Fases de la escala de Zadoks (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

3.3. FACTORES AMBIENTALES QUE AFECTAN EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO DEL CULTIVO.

El entendimiento de los procesos que regulan la tasa de desarrollo del cultivo, en cada fase fenológica particular, constituye un elemento indispensable para predecir el comportamiento agronómico y el rendimiento en un área de régimen climático conocido. Si bien es posible enumerar una gran cantidad de factores del ambiente que modifican la tasa de desarrollo del cultivo y, por lo tanto, la duración de las distintas etapas ontogénicas, el impacto de algunos de estos factores es mucho mayor que el de otros. El primer aspecto de importancia es identificarlos y jerarquizarlos. Existen evidencias que han demostrado que factores del ambiente tales como el nivel de fertilidad del suelo, la disponibilidad hídrica y la radiación entre otros, pueden modificar la tasa de desarrollo de los cultivos. Sin embargo, el impacto que estas variables tienen como modificadores de la duración de las etapas ontogénicas en los diferentes cultivos han sido poco consistentes y de magnitud reducida.

Los principales factores del ambiente que modifican en forma importante el desarrollo del cultivo de trigo, son la temperatura, el fotoperíodo y la vernalización. La especie mencionada, responderá a estos factores, a todos o a alguno de ellos, en diferentes sentidos y magnitudes alterando la duración de alguna/s etapa/s particulares del ciclo del cultivo (Miralles *et al.*, 2004). En esta parte se analizará en términos generales los efectos de los distintos factores ambientales.

3.3.1. TEMPERATURA: concepto y uso del “tiempo térmico”

En el cultivo del trigo, el desarrollo fenológico tiene una respuesta universal a la temperatura. Esto significa que no existe insensibilidad a este factor, por lo que todos los cultivares y todos los períodos de desarrollo son sensibles a la temperatura. Esta respuesta universal es la responsable de la aceleración del desarrollo cuando las plantas son expuestas a temperaturas más elevadas, por lo que la duración de cualquier etapa de desarrollo transcurre más rápidamente (Figura 15), al menos dentro de umbrales de temperatura más o menos amplios en los cuales crecen la mayoría de los cultivos de granos en la Región Pampeana.

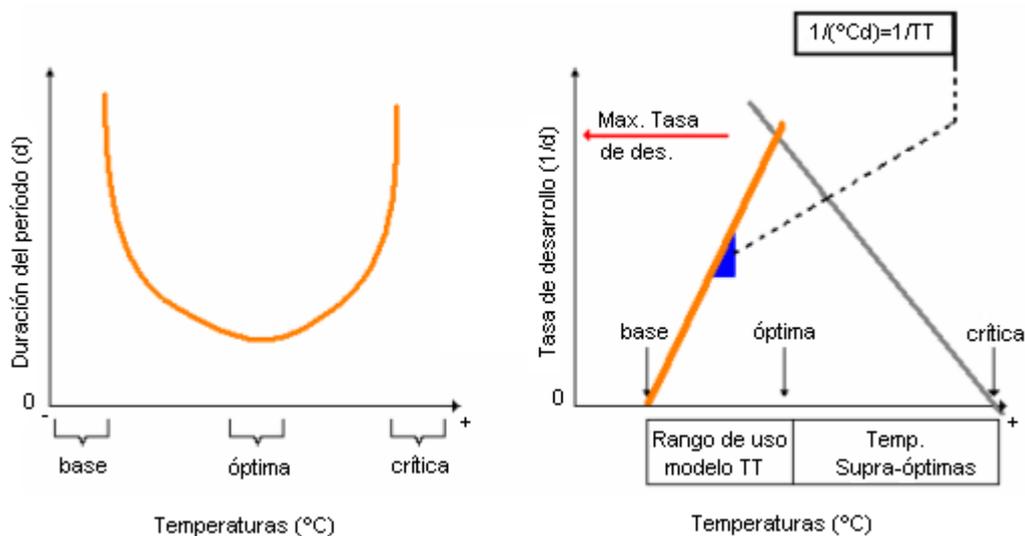


Figura 15. (a) Duración y (b) tasa de una etapa de desarrollo de un cultivo ante diferentes temperaturas. En el eje de las abscisas se indican las temperaturas base, óptima y crítica y la pendiente de la relación cuya recíproca es el tiempo térmico, único para cualquier temperatura calculado sobre la base de una determinada temperatura base (Miralles *et al.*, 2004).

La universalidad de las respuestas a la temperatura permite considerar la duración del ciclo de los cultivos (y de sus etapas) en unidades que ponderan el tiempo calendario por la temperatura a la que las plantas han estado creciendo. Estas unidades se conocen como tiempo térmico (TT) y tiene unidades de grados días (°Cd). Esta metodología permite que la duración de cualquier etapa medida en °Cd, resulte independiente de la temperatura durante la cual transcurren las distintas etapas del desarrollo. Así, para el cálculo del tiempo térmico acumulado, para una determinada etapa del ciclo ontogénico, es posible utilizar la fórmula de la ecuación 1:

$$TT \text{ (°Cd)} = \sum (T_m - T_b) \quad (\text{ecuación 1})$$

donde **TT** es el tiempo térmico acumulado para una etapa determinada de la ontogenia del cultivo, **T_m** la temperatura media diaria y **T_b** la temperatura base (Miralles *et al.*, 2004).

Cada fase del desarrollo requiere un mínimo de acumulación de temperatura para llegar a su término y que la planta pueda pasar a la fase siguiente. En efecto, la planta "mide" la temperatura cada día y agrega el promedio de ese día a un total requerido para esa fase, este total es el llamado tiempo térmico o suma de calor (Rawson y Gómez Macpherson, 2001). Por ejemplo, si el tiempo térmico de un determinado cultivar de trigo para llegar a espigazón es de 1.000 °Cd (asumiendo una **T_b** = 0 °C), este alcanzará dicho estado en 50 ó 100 días si está creciendo a temperaturas constantes de 20 ó 10 °C, respectivamente (Miralles *et al.*, 2004).

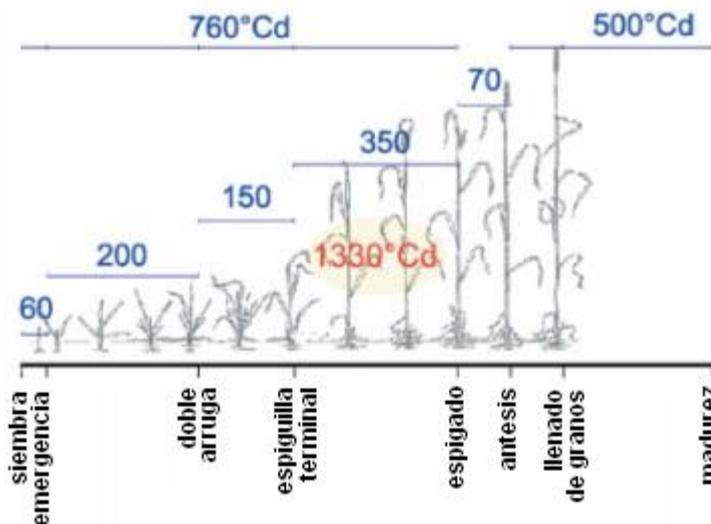


Figura 16. Mínimo tiempo térmico requerido en las fases de desarrollo (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

La figura anterior muestra el número mínimo de °Cd necesarios para cada fase. Por ejemplo, para pasar de la emergencia a la doble arruga son necesarios 200 °Cd (10 días con una media de 20 °C o 20 días con una media de 10 °C). Del mismo modo, desde la siembra al espigado son necesarios por lo menos 760 °Cd. Si se desea calcular para un determinado lugar cuántos son, aproximadamente, los días necesarios para que una variedad de trigo de corta duración complete estas fases, será necesario dividir los °Cd dados en la figura 16 por la temperatura media del lugar. Por ejemplo, si la temperatura media es de 15 °C, la fase de la siembra al espigado tomará al menos 50 días ($760/15 = 50$). También es posible calcular cómo se afectará el desarrollo en un período de altas o bajas temperaturas (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

En condiciones de campo, donde las temperaturas no son constantes a lo largo del día, el sistema utiliza las temperaturas medias de cada día, las cuales pueden ser calculadas como el promedio entre las temperaturas máximas y mínimas diarias, o como el promedio del registro diario cuando la temperatura es tomada con una determinada frecuencia diaria.

Por supuesto, este modelo termoperiódico tiene límites más allá de los cuales no se puede aplicar; cuando las temperaturas medias están por encima o por debajo de la temperatura óptima y base, respectivamente.

La temperatura no afecta la duración de una etapa sino que afecta la tasa de desarrollo (la velocidad con la que transcurren eventos de desarrollo determinados por unidad de tiempo calendario) y como consecuencia de este efecto la duración es alterada. Así, a mayor temperatura habrá una tasa de desarrollo proporcionalmente mayor y se requerirán menos días para que transcurra la etapa.

Las temperaturas cardinales del desarrollo, temperatura base (T_b) y crítica (T_c), por definición corresponden a aquellas temperaturas en las cuales no se registra desarrollo alguno (Miralles *et al.*, 2004).

Conceptualmente, la temperatura base es la temperatura a la cual el desarrollo se detiene debido al frío, a medida que la temperatura aumenta por encima de la temperatura base, el desarrollo se acelera hasta que se alcanza la temperatura óptima. La temperatura óptima es aquella en donde el desarrollo ocurre lo más rápidamente posible y se da la mínima duración de una etapa ontogénica. Temperaturas más altas que la óptima pueden reducir la velocidad del desarrollo; a temperaturas muy por encima de la óptima (temperatura crítica) el desarrollo se puede detener y la planta morir (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

3.3.2. VERNALIZACIÓN

Es posible definir a la vernalización como la acumulación de horas de frío dentro de un rango de temperaturas vernalizantes ($5-10\text{ }^{\circ}\text{C}$) necesarias para poder progresar normalmente en el desarrollo. La respuesta a la vernalización puede representarse mediante un modelo cuantitativo (Figura 17) en el cual, a partir de una determinada duración del tratamiento vernalizante, se alcanza la mínima duración de una determinada etapa de desarrollo, debido a que el cultivo se encuentra en la máxima tasa de desarrollo. Una duración menor del tratamiento de vernalización, es decir duraciones debajo del óptimo, incrementará la duración de la etapa.

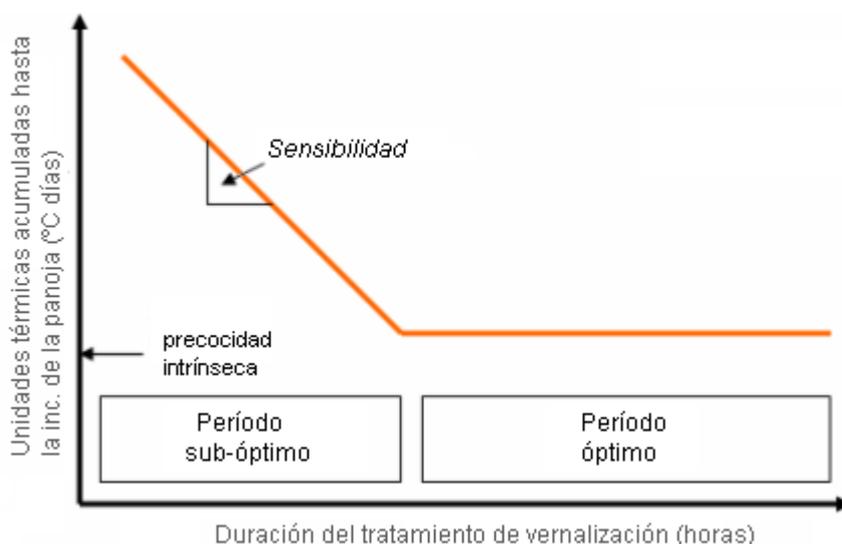


Figura 17. Esquema de la respuesta del desarrollo físico a la vernalización en el cultivo de trigo indicando los rangos de exposición a temperaturas vernalizantes que resultan sub-óptimos y óptimos (Miralles *et al.*, 2004).

A diferencia de lo que ocurre con el efecto de la temperatura sobre la tasa de desarrollo del cultivo, la respuesta a la vernalización no es universal, ya que en aquellos cultivares que requieren vernalización no todas las etapas de desarrollo son sensibles a este factor y no todos los cultivares presentan requerimiento de vernalización.

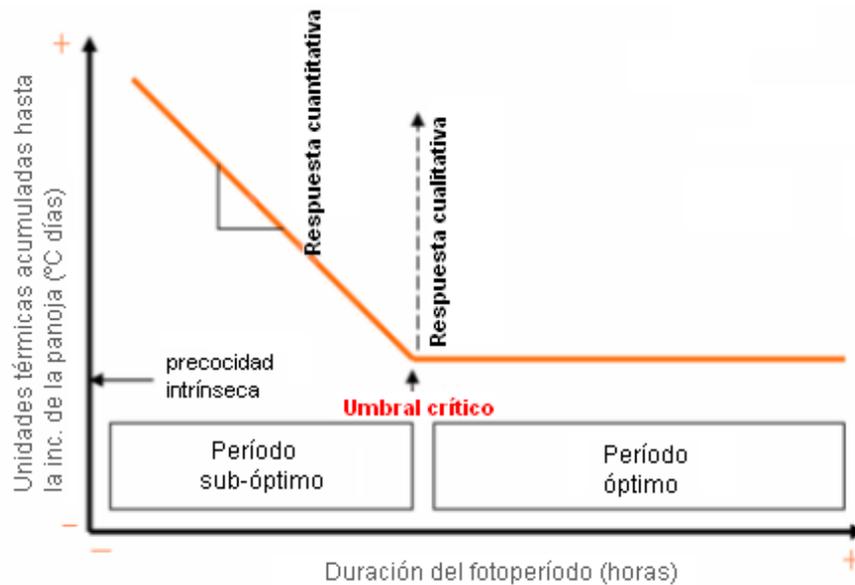
Un aspecto peculiar de la respuesta a la vernalización en cultivares sensibles a temperaturas vernalizantes, es que los incrementos en la tasa de desarrollo puede revertirse si el proceso de exposición se interrumpe. Esta reversión del estímulo vernalizante se conoce con el nombre de *devernalización*. En caso de que ocurra, el cultivo deberá recuperar las horas de exposición a temperaturas vernalizantes para satisfacer el requerimiento (Miralles *et al.*, 2004).

3.3.3. FOTOPERÍODO

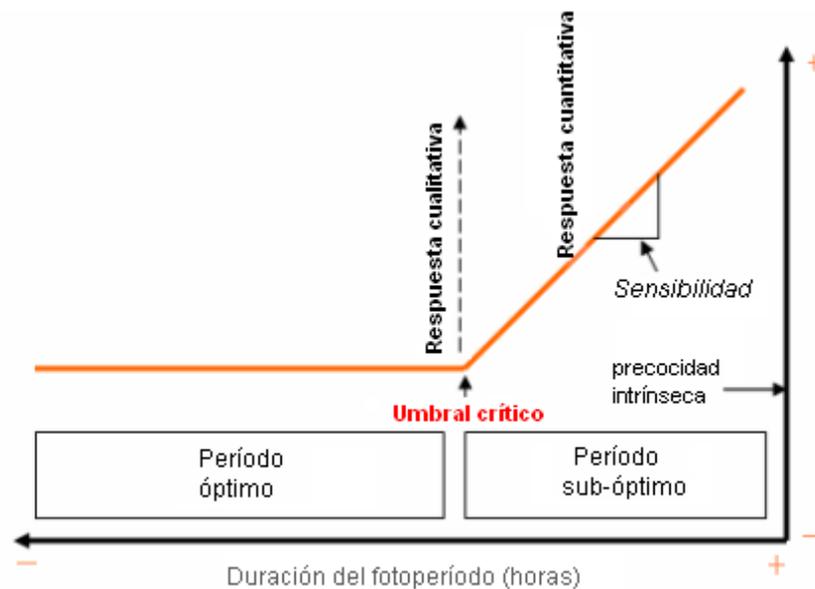
El tercer factor que afecta la tasa de desarrollo en el trigo es el fotoperíodo. A diferencia de la respuesta de la temperatura, de efecto universal y que puede generalizarse a través de un modelo sencillo, las respuestas al fotoperíodo son más complejas ya que varían con el cultivar y con el estado de desarrollo.

La respuesta fotoperiódica, en general, depende de la distinta sensibilidad de los cultivares a dicho factor. Es posible clasificar la respuesta fotoperiódica de acuerdo a como se afecte la tasa de desarrollo del cultivo y, por lo tanto, la duración de las etapas fenológicas, con relación al cambio en el fotoperíodo. De esta manera, es posible describir las respuestas fotoperiódicas en cualitativas y cuantitativas (Figura 18). Mientras que en una respuesta cualitativa es necesario superar un valor de umbral fotoperiódico para que se desencadene el pasaje hacia una determinada etapa de desarrollo, una respuesta cuantitativa asume cambios graduales mayores o menores de acuerdo a la sensibilidad fotoperiódica (dada por la pendiente de la regresión entre el tiempo y el fotoperíodo, figura 18). Así es posible clasificar a las plantas en *cuantitativas de días largos* donde se reducirá el tiempo entre dos eventos ontogénicos cuando el fotoperíodo aumenta y *cuantitativas de días cortos* cuando se reduce la duración de una determinada etapa del desarrollo ante disminución en el fotoperíodo. Dentro de cada especie existen genotipos que se comportan como *insensibles o neutros* en respuesta a cambios en el fotoperíodo.

En términos generales, el trigo puede considerarse una especie *cuantitativa de días largos* (Figura 18 A).



A



B

Figura 18. Esquema de las respuestas del desarrollo fásico al fotoperíodo mostrando respuestas cualitativas y cuantitativas para especies de días largos (A) y cortos (B) (Miralles *et al.*, 2004).

El rango de fotoperíodo indicado en la figura 18, como período óptimo para cada respuesta fotoperiódica, hace referencia a las condiciones en las cuales la tasa de desarrollo se hace máxima y, por lo tanto, se alcanza una determinada etapa ontogénica en tiempo mínimo. En el período indicado como sub-óptimo, la velocidad de progreso hacia una determinada etapa ontogénica se reduce a medida que el fotoperíodo se acorta o alarga, dependiendo si el cultivo presenta una respuesta cuantitativa de días cortos o largos, respectivamente.

El fotoperíodo puede ejercer influencia en una o más etapas del desarrollo del cultivo, a modo de ejemplo, en el cultivo de trigo se demostró claramente la influencia fotoperiódica desde la emergencia hasta la floración, no presentando sensibilidad al fotoperíodo durante el llenado de granos. Dentro del cultivo, es posible encontrar variabilidad genotípica, tanto en la sensibilidad al fotoperíodo, como en el umbral a partir del cual la duración de la etapa fenológica se produce en el tiempo mínimo (período óptimo).

Existen evidencias en trigo en las que se demuestra interacción entre el fotoperíodo y la temperatura. Así, plantas de trigo expuestas a un determinado fotoperíodo podrían variar la duración de una determinada etapa en grados días dependiendo de la temperatura a la cual han sido sometidas (Miralles *et al.*, 2004).

3.4. GENERACIÓN DEL RENDIMIENTO

El rendimiento generado en un cultivo de grano puede ser explicado a través de un modelo general como el propuesto en la ecuación 2:

$$\text{Rendimiento (kg ha}^{-1}\text{)} = \text{BT (kg ha}^{-1}\text{)} * \text{IC} \quad (\text{ecuación 2})$$

donde **BT** es la biomasa total, e **IC** el índice de cosecha.

Primero se analizarán los componentes fisiológicos de este modelo sencillo, en el contexto de un modelo general que permite conocer los procesos (a nivel de organización de cultivo) responsables de la generación de biomasa. Luego se analizarán los componentes numéricos del rendimiento (número de granos por unidad de superficie y peso individual de los granos), los que se originan en momentos diferentes del ciclo y bajo distintas condiciones ambientales.

Tanto el enfoque de la generación del rendimiento a través de sus componentes fisiológicos, como el de sus componentes numéricos, resultan complementarios y no excluyentes. Así lo demuestran las relaciones planteadas entre el crecimiento en el período que rodea la floración y el número de granos fijados, principal componente del rendimiento en la mayoría de los cultivos de granos.

Esquemáticamente, el modelo propuesto en la figura 19 resume los procesos involucrados en la generación del rendimiento y las relaciones funcionales de orden general existentes entre las distintas variables.

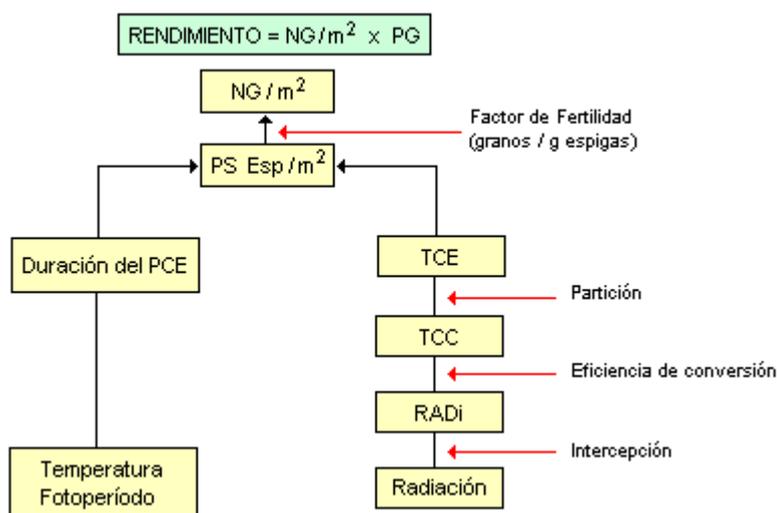


Figura 19. Esquema simplificado de la generación del rendimiento en el cultivo del trigo, destacando los principales aspectos ecofisiológicos determinantes del mismo (Abbate, 2005).

3.4.1. PRODUCCIÓN DE BIOMASA

El crecimiento de un cultivo es el producto de la división y el alargamiento celular de los órganos diferenciados. Estos procesos son el resultado de la producción, transporte y acumulación de fotoasimilados y nutrientes. Los fotoasimilados provienen de la fijación de dióxido de carbono (CO_2), producto de la fotosíntesis.

3.4.1.1 LA FOTOSÍNTESIS EN LA PLANTA DE TRIGO

Este es el proceso por el cual la energía solar es transformada en energía química y tiene lugar principalmente en las láminas de las hojas, siendo éstos los órganos de la planta con mayor concentración de clorofila (Cárcova *et al.*, 2004).

La energía lumínica es capturada por las plantas, quienes la usan para formar carbohidratos y oxígeno libre a partir del dióxido de carbono y agua, en una serie compleja de reacciones.

La relación entre el ritmo de fotosíntesis neta (Fotosíntesis bruta - respiración) y la temperatura muestra un óptimo bastante amplio ubicado entre 15 y 25 °C; los ritmos mayores se mantienen a baja temperatura, mientras que existe una declinación brusca al ser ésta mayor (Figura 20).

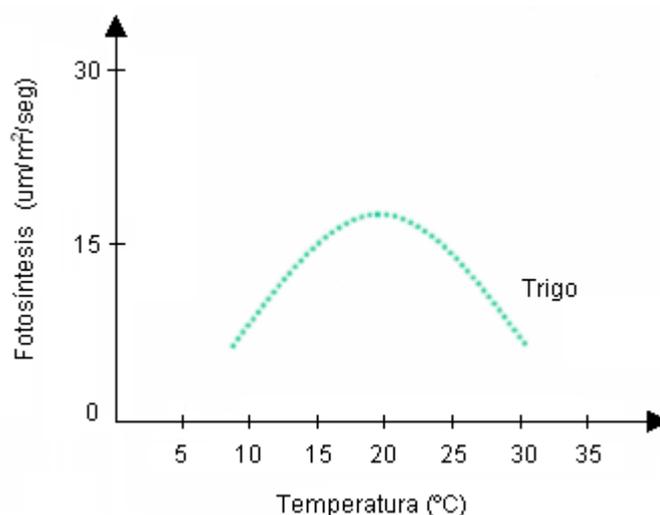


Figura 20. Relación entre fotosíntesis neta y temperatura (Ferrero, 2008).

En muchos trigos la fotosíntesis desciende de un ritmo alto en el momento de la emergencia de la espiga a uno más bajo aproximadamente una semana después de la antesis, cuando el alargamiento del tallo y el macollaje tienen lugar a un ritmo más lento y aun no comenzó el crecimiento acelerado del grano. Cuando éste empieza, el ritmo fotosintético de la hoja bandera vuelve a subir (Evans, 1975).

Una lámina sometida a intensidades crecientes de luz presenta, en una primera etapa, con niveles bajos de radiación, un aumento lineal de la fijación de CO_2 . Posteriormente, en

una segunda etapa el incremento es menos que proporcional y, finalmente, hay una tercera etapa en la que se produce un efecto de saturación de luz y no se registra respuesta al aumento en la intensidad lumínica. A partir de allí, la limitación para la producción de azúcares está dada por algún otro factor (Figura 21 a).

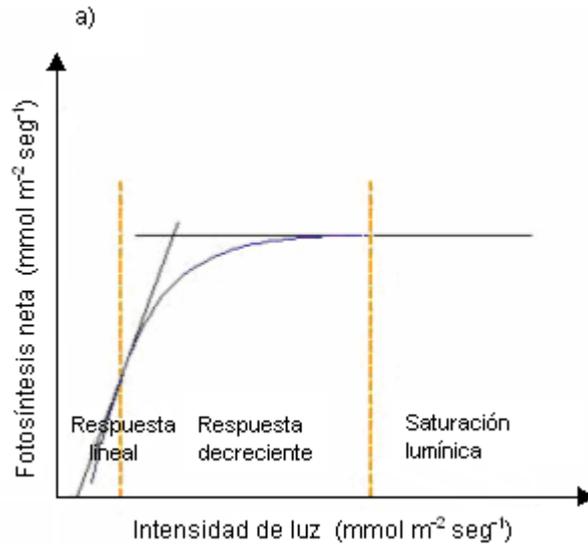


Figura 21 a. Relación entre la tasa de fotosíntesis y la intensidad de la luz incidente en una hoja de trigo (Cárcova *et al.*, 2004).

La tasa de crecimiento del cultivo (TC: biomasa acumulada por unidad de tiempo) al igual que la de una hoja, resulta del balance de dos procesos contrapuestos: la fotosíntesis (ganancia de CO₂) y la respiración (pérdida de CO₂), (Figura 21 b); (Cárcova *et al.*, 2004).

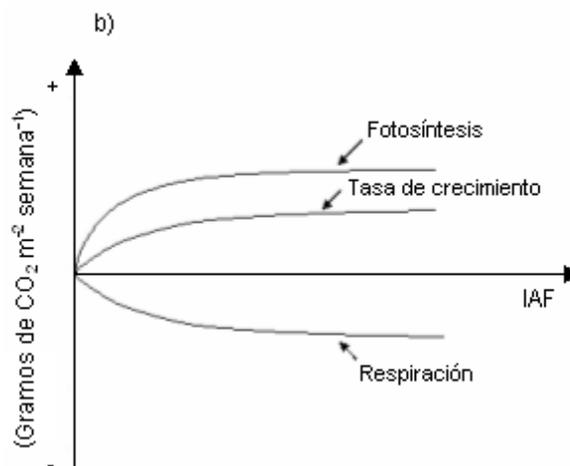


Figura 21 b. Intercambio de CO₂ por parte de un canopeo en función del IAF (Cárcova *et al.*, 2004).

La fotosíntesis neta se incrementa en forma asintótica al aumentar el IAF hasta llegar aproximadamente a 6, pero más allá de este valor se encontró que el ritmo de intercambio neto de anhídrido carbónico era independiente del IAF, con un óptimo no definido en forma precisa. Análisis de crecimiento mostraron que no existe una declinación de la tasa de crecimiento del cultivo hasta valores de IAF de 9, a pesar de que la tasa de asimilación neta por unidad de área foliar disminuye al incrementarse el IAF (Figura 21 b); (Evans, 1975).

Debido a que la fracción del carbono fijado que se destina a respiración es relativamente constante, aumentos en la radiación interceptada por el cultivo se traducen en aumentos proporcionales en la tasa de crecimiento (Figura 21 c); (Cárcova *et al.*, 2004).

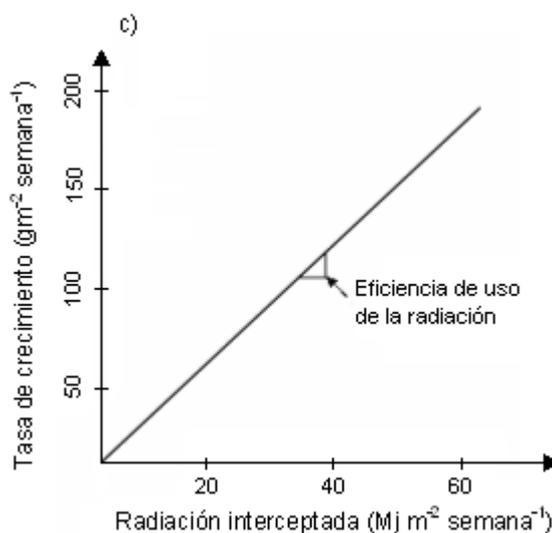


Figura 21 c. Tasa de crecimiento en función de la radiación interceptada (Cárcova *et al.*, 2004).

Las hojas superiores, más intensamente iluminadas, son las que contribuyen en forma preponderante a la fotosíntesis neta del cultivo, los perfiles de CO₂ durante el día y dentro del cultivo muestran un agotamiento marcado entre las hojas superiores (Evans, 1975).

Consideraciones en la relación entre fotosíntesis y el rendimiento de grano

Se ha considerado con frecuencia la posibilidad de incrementar el rendimiento de grano en cultivos como trigo, con un aumento en la tasa de fotosíntesis, pues toda la materia seca producida en la planta depende de este proceso. La variabilidad genética en la tasa de fotosíntesis entre genotipos de trigo y en otros cultivos es de interés para los fisiólogos y fitomejoradores, porque puede servir como un indicador directo de alto rendimiento. Nuestros estudios han demostrado que la variabilidad genética entre genotipos de trigo respecto a la tasa de fotosíntesis está asociada al rendimiento de grano en un ambiente con altos niveles de radiación y es un parámetro fisiológico altamente heredable en generaciones posteriores (de plantas F5 a F7).

Este escrito revisa las variables ambientales y otros parámetros que influyen en el proceso de fotosíntesis, con el objetivo de demostrar que es posible encontrar una relación positiva entre el rendimiento de grano y la tasa de fotosíntesis de hoja bandera en genotipos de trigo harinero (*Triticum aestivum* L.).

a. Fotosíntesis, una característica prometedora: la posibilidad de incrementar el rendimiento en trigo y otros cultivos con un aumento en la tasa de fotosíntesis ha sido considerada frecuentemente, pues toda la materia seca producida depende totalmente de este proceso. Sin embargo, es necesario precisar que existen *factores externos e internos* que pueden regular en mayor o menor grado el proceso de fotosíntesis. Entre los primeros están los parámetros climáticos como la temperatura, precipitación (agua disponible), radiación solar, humedad relativa del ambiente (alta o baja demanda evaporativa), etc. Mientras que los factores internos son la actividad de la enzima Rubisco (ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa), el contenido de clorofila en las hojas y su duración activa (verdor en las hojas por más tiempo). Otros elementos que influyen en la fotosíntesis son la interacción entre el medio externo (suelo, disponibilidad de agua) y el metabolismo de la planta, como el balance nutricional y el status hídrico.

Hasta ahora no se conoce ningún caso en que se haya utilizado la tasa de fotosíntesis como indicador directo para incrementar el rendimiento de un cultivo dentro de un programa de mejoramiento genético; sin embargo, algunos cultivares de trigo seleccionados para alto rendimiento de grano presentan una tasa de fotosíntesis alta, pues ha sido una característica asociada a ello.

En cereales como el trigo, cebada y avena, la fotosíntesis de la hoja bandera tiene un papel primordial en el rendimiento de grano, pues es una de las principales fuente de fotoasimilados durante la etapa de llenado de grano. La variabilidad genética entre genotipos de trigo en la tasa de fotosíntesis de la hoja bandera es de gran interés para los fisiólogos y fitomejoradores, porque puede ser un indicador fisiológico de alta productividad (rendimiento de grano).

Los altos niveles de radiación permiten que los genotipos expresen su máxima capacidad en fotosíntesis, mientras no haya restricción de agua y nutrientes, la fotosíntesis y el rendimiento de cultivos pueden llegar a asociarse en estos ambientes.

En trigo existen genotipos con baja y alta tasa de intercambio de CO₂ en la hoja bandera. Incluso los progenitores diploides de trigo presentan gran diversidad genética en la tasa de fotosíntesis, lo cual puede ser útil para mejorar el rendimiento de cultivares modernos de trigo (hexaploide).

Los factores internos, que son considerados como parte integral de la fotosíntesis en plantas, son la clorofila (contenido y duración del verdor en las hojas) y la enzima Rubisco (ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa).

Hasta el momento no se ha encontrado que los niveles de clorofila tengan una influencia directa sobre la tasa de asimilación de CO₂, pues aquellos genotipos de trigo y de otros cultivos que tienen alta tasa de fotosíntesis no muestran un alto contenido de clorofila. Este compuesto está más bien asociado con el contenido de nitrógeno en las plantas, pero sin influir en la fotosíntesis.

La enzima Rubisco tiene una mayor influencia sobre la fijación de CO₂. Una alta asimilación de CO₂ significa una mayor actividad de la Rubisco en las hojas. Dicha actividad ha sido frecuentemente considerada como un factor clave dentro del proceso de fotosíntesis, pues se han encontrado diferencias entre genotipos de trigo con alta o baja tasa de fotosíntesis. En condiciones de radiación alta, la actividad de la enzima Rubisco aumenta y también la capacidad de adicionar CO₂ a los sitios de carboxilación.

b. Asociación entre fotosíntesis y rendimiento de grano: existen diversos caminos para poder encontrar altas tasas de fotosíntesis y encontrar una relación directa con el rendimiento de los cultivos. Uno de ellos es usar genotipos con hojas semierectas que permiten mayor penetración de la radiación en las hojas inferiores de la planta. Otra manera es emplear genotipos o cultivares con potencial de rendimiento alto, los cuales tienen mayor capacidad de enviar fotoasimilados al grano (mayor capacidad en la relación fuente-demanda). Por último, puede crecer el cultivo en ambientes de radiación alta (sin restricción de agua), lo que permite altas tasas de fotosíntesis y, finalmente, un alto rendimiento de grano.

Aumentar la penetración de radiación dentro del dosel del cultivo es una buena forma de inducir mayores tasas de fotosíntesis en hojas inferiores, que frecuentemente reciben poca radiación. La selección de genotipos de trigo, con hojas semierectas ha permitido incrementar el rendimiento debido a la penetración de radiación y seguramente a un aumento en la fotosíntesis de esas hojas.

Sin embargo, de todos los factores externos e internos que regulan la fotosíntesis, uno de mayor influencia directa y de mayor impacto, es la radiación solar, mejor dicho, la radiación que las plantas aprovechan para convertir la energía solar en energía química. Las fluctuaciones estacionales, diarias y de cada hora, determinan el nivel de la tasa de fotosíntesis en la planta. Los niveles de radiación para saturar el sistema fotosintético en trigo son alrededor de los 1550 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y no se alcanzan en muchas regiones donde se cultiva trigo en invierno. La falta de relación entre la tasa de fotosíntesis y el rendimiento de grano en trigo puede ser porque el clima en el que crece no es completamente soleado, lo que ocasiona una tasa de fotosíntesis baja. Al parecer, la fotosíntesis y el rendimiento de cultivos pueden estar asociados solamente en ambientes con alta radiación. En investigaciones realizadas en Israel, se ha reportado que los cultivares de trigo seleccionados desde 1968 a 1986, en un ambiente de radiación alta, tuvieron un óptimo rendimiento de grano (542 g m²)

y una tasa de fotosíntesis alta, en contraste con cultivares de bajo rendimiento (481 g m^{-2}) y baja tasa de fotosíntesis.

Los resultados de investigaciones, realizadas en un ambiente de radiación alta ($>1600 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, en Tlaltizapan, Morelos) durante todo el ciclo de crecimiento (libre de lluvias), sin restricción de agua (condiciones de riego) y nutrimentales (adecuada fertilización de nitrógeno, fósforo y potasio), hacen de la zona un sitio ideal para que los genotipos de trigo expresen su máxima capacidad en el proceso de fotosíntesis.

La hoja bandera, como ya se explicó, es una de las principales fuentes de carbohidratos o fotoasimilados en etapas de mayor demanda como la anthesis o la de llenado de grano. Con mediciones precisas en estas etapas, estudios han demostrado que es posible encontrar una relación positiva entre fotosíntesis y el rendimiento de grano, y lo que es más importante puede ser heredable a otras generaciones. Es posible medir el *intercambio gaseoso* de una planta con un equipo IRGA (Infra-Red Gas Analyzer), el cual determina las moléculas de CO_2 que consume la hoja bandera en un tiempo y en un área específica ($\mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-2}$). Otro parámetro fisiológico relacionado con el intercambio gaseoso en la hoja es la conductancia estomática, la cual indica si están abiertos o cerrados los poros de las estomas y el flujo de moléculas a través de ellos; los resultados que mostramos se refieren a ambos parámetros.

Las líneas de trigo mostraron diversidad genética en el rendimiento de grano. La tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática fueron determinadas en la etapa de llenado de grano en plantas F5 y en plantas F7. Los resultados indicaron una relación positiva y lineal entre la tasa de fotosíntesis y el rendimiento de grano en las plantas F7 (Figura 22 a), esta misma relación se encontró para la conductancia estomática (Figura 22 b). La tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática fueron heredables de la generación F5 a la F7, con un índice de heredabilidad de 0,95 y de 0,90 respectivamente.

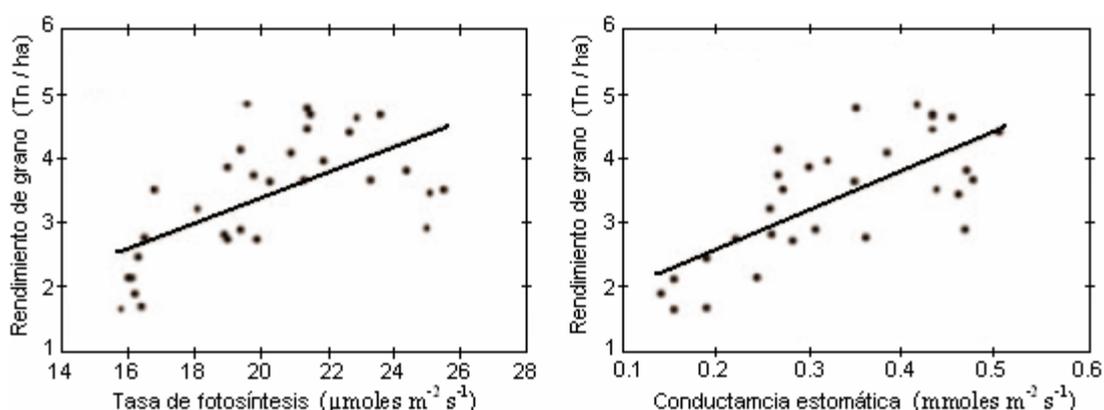


Figura 22. Relación entre la tasa de fotosíntesis (a) y conductancia estomática (b) de la hoja bandera con el rendimiento de grano en líneas de trigo F7 (Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2005).

Estos resultados son de gran importancia, porque dentro de los programas de mejoramiento genético, donde pretenden encontrarse genotipos con alto rendimiento, es posible utilizar la tasa de fotosíntesis como un parámetro fisiológico que indica alto rendimiento. Los genotipos de trigo que tienen una alta tasa de fotosíntesis en ciertas etapas del desarrollo (antes o llenado de grano), serán los de mayor rendimiento. Con ello, es posible seleccionar genotipos inferiores y superiores fisiológicamente y elegir aquellos que sean útiles para los objetivos del programa de mejoramiento genético donde el tamaño de la población es muy grande.

c. Consideraciones para el futuro: existe variabilidad genética en la tasa de fotosíntesis entre genotipos de trigo, lo que es altamente heredable de una generación a otra y es posible explorar su potencial como una característica ligada al rendimiento de grano.

Los altos niveles de radiación juegan un papel determinante, pues ella permite que los genotipos expresen su máxima capacidad en rendimiento y fotosíntesis mientras no haya restricción de agua y nutrientes. En estas condiciones, es posible encontrar una relación positiva entre ambos parámetros (Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2005).

3.4.1.2. LA RADIACIÓN

La radiación interceptada por un cultivo es el resultado de la eficiencia con que la radiación incidente es interceptada por el canopeo (eficiencia de intercepción). Así, la producción de fotoasimilados de un cultivo puede ser expresada en términos de su eficiencia para convertir radiación solar interceptada en biomasa. La suma diaria de esta producción a lo largo del ciclo de un cultivo puede resumirse según la ecuación 3:

$$\mathbf{B} = \mathbf{R}_{inc} * \mathbf{e}_i * \mathbf{EUR} * \mathbf{n} \quad (\text{ecuación 3})$$

donde **B** = biomasa del cultivo (g m^{-2}); **n** = duración del período de crecimiento (días), **R_{inc}** = radiación incidente diaria ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), **e_i** = eficiencia de intercepción de radiación diaria, **EUR** = eficiencia en el uso de la radiación o eficiencia de conversión (gramos de biomasa producido por megajoule interceptado, g MJ^{-1}).

Radiación solar incidente

La duración de la estación de crecimiento ("n" en la ecuación 3) impone a menudo una restricción al aprovechamiento del ambiente por parte de cada cultivo.

Por otro lado, la radiación incidente varía con la ubicación geográfica (latitud) y con la época del año, y aún cuando su magnitud está fuera del manejo agronómico, ciertas prácticas culturales como la elección de la fecha de siembra y del genotipo permiten adecuar el ciclo

del cultivo para maximizar su aprovechamiento. De la radiación total incidente, sólo la fracción fotosintéticamente activa (**RFA**) del espectro visible (ubicada entre 400 y 700 nanómetros) es realmente aprovechada por el cultivo.

Intercepción de la radiación: factores que afectan su eficiencia

La cantidad de radiación solar interceptada acumulada por un cultivo depende de la duración del ciclo y de la dinámica de intercepción de dicho cultivo. Esta última está fuertemente ligada a la evolución del **IAF** (Figura 23), definido como la superficie foliar fotosintéticamente activa por unidad de superficie de suelo.

El IAF se genera con la aparición y expansión de las hojas y es producto del número de hojas y del tamaño de las mismas. Las hojas aparecen a un ritmo relativamente constante de tiempo térmico denominado filocrono. Este valor de filocrono varía entre especies, así como entre genotipos dentro de cada especie. El tamaño de las hojas depende de la duración y de la tasa de expansión foliar de las mismas. La temperatura modifica en forma substancial el IAF debido a sus efectos sobre la duración del período de diferenciación de hojas, la tasa de aparición y el tamaño de las hojas. La tasa de expansión foliar responde marcadamente a la disponibilidad de recursos: deficiencias de agua y/o nutrientes reducen la tasa de expansión foliar, mientras que la duración no se ve afectada.

El IAF aumenta en forma exponencial (Figura 23) porque generalmente las primeras hojas son de menor tamaño que las siguientes y debido a que después de aparecer un cierto número de hojas, el trigo empieza a macollar generando entonces nuevas unidades sobre las que aparecen nuevas hojas. La competencia intraplanta y las modificaciones en el ambiente lumínico del cultivo, determinan que la expansión foliar y la relación ramificación/macollaje disminuyan hasta cesar, produciéndose el comienzo de la senescencia de órganos vegetativos.

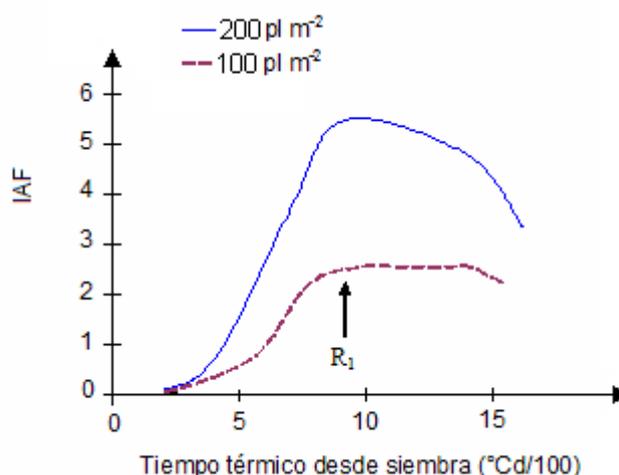


Figura 23. IAF en función del tiempo térmico desde la siembra para dos densidades diferentes (Cárcova *et al.*, 2004).

Para lograr altos valores de intercepción de la radiación en un cultivo, es importante generar en forma temprana un IAF que permita interceptar rápidamente la mayor proporción de la radiación incidente y, además, es esencial que este valor de IAF se mantenga durante la mayor cantidad de tiempo posible. Surge así el concepto de duración del área foliar que resulta de integrar los valores de IAF en el tiempo. En general, se acepta que el porcentaje de RFA interceptado por un canopeo se relacione con el IAF a través de una función de tipo exponencial (Figura 24). El modelo propuesto corresponde a la ecuación 4:

$$\mathbf{fRFA} = \mathbf{a} (1 - e^{-k \text{ IAF}}) \quad (\text{ecuación 4})$$

donde **fRFA** = fracción de RFA interceptada por el canopeo, **a** = valor del “Plateau” o techo, **k** = coeficiente de atenuación lumínico, **IAF** = índice de área foliar ($\text{cm}^2 \text{cm}^{-2}$).

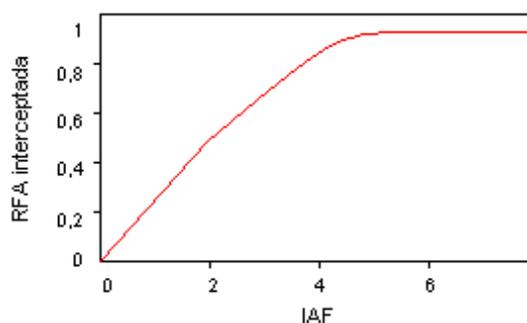


Figura 24. Relación entre la RFA interceptada y el IAF en el cultivo de trigo (Cárcova *et al.*, 2004).

Según este modelo curvilíneo, cuando los valores de IAF son bajos, su incremento ocasiona un aumento importante en el porcentaje de radiación interceptada, mientras que a partir de un cierto valor de IAF, un incremento semejante genera un aumento significativamente menor en la proporción de radiación interceptada. El valor de **k**, conocido como coeficiente de atenuación lumínica, depende de las propiedades ópticas y geométricas del canopeo entre las que cabe mencionar el ángulo que forman las hojas con la vertical y su disposición en el plano horizontal. Así, canopeos erectófilos (menor ángulo de inserción de las hojas con respecto al tallo) presentan un menor valor de **k** que aquellos planófilos (Figura 25). A medida que aumenta el coeficiente de atenuación, mayor es la proporción de la radiación interceptada por unidad de área foliar.

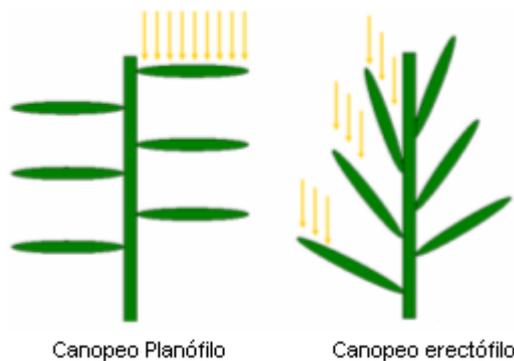


Figura 25. Esquema de la radiación incidente (flechas amarillas) en un canopeo planófilo y erectófilo (Ferrero, 2008).

El valor mínimo de IAF con el cual se alcanza el 95% de la intercepción se denomina **IAF crítico**, y varía entre condiciones ambientales y genotipos analizados.

En estadios tempranos del ciclo, con baja cobertura, el cultivo es ineficiente en la captación de radiación, debido a que se satura a una intensidad lumínica baja. Esta restricción, impuesta por el desarrollo del área foliar, es modulada por el ambiente (temperatura) y puede reducirse a través de la elección del genotipo y de la aplicación de prácticas de manejo (densidad de siembra, espaciamiento entre hileras) que permitan una cobertura más rápida, logrando altos niveles de intercepción en el menor tiempo posible. A su vez, la disponibilidad de agua y de nutrientes, afecta tanto la generación como el mantenimiento del área foliar, modificando de esta manera la intercepción de la radiación y la biomasa producida. Estos aspectos constituyen uno de los objetivos fundamentales del manejo de los cultivos de granos.

Eficiencia en el uso de la radiación

La radiación solar fotosintéticamente activa interceptada por los cultivos es transformada en biomasa. La pendiente de la relación entre ambas variables es denominada eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y se expresa en gramos (g) de biomasa por megajoule (MJ) de radiación interceptada (Figura 21 c).

Severas limitaciones hídricas disminuyen la EUR en la medida en que afectan la fotosíntesis foliar. Con relación al nitrógeno, existe una relación positiva y curvilínea entre el nitrógeno foliar específico y la EUR, indicando una respuesta de saturación de esta última frente a aumentos en el nitrógeno foliar específico.

3.4.2. PARTICIÓN DE LA BIOMASA: Índice de cosecha

El índice de cosecha (IC) refleja la partición de fotoasimilados hacia los granos. Se lo define usualmente como la proporción del peso seco total que se acumula en los órganos cosechados. Por extensión, se puede definir también el índice de cosecha de nutrientes minerales (nitrógeno, fósforo, potasio, etc.), el cual refleja la proporción nutriente que es exportada en los granos.

El IC varía con el genotipo, el ambiente y la interacción genotipo x ambiente, pero estas variaciones son de menor magnitud que las experimentadas por la producción de biomasa (Cárcova *et al.*, 2004).

Efectos de la radiación durante el período de crecimiento de las espigas

Bajo un buen manejo (por ejemplo, buena hidratación, alta fertilidad y ausencia de adversidades) se espera que la radiación incidente, la temperatura y el fotoperíodo controlen el desarrollo y rendimiento del cultivo de trigo. Darle sombra a un cultivo bien hidratado ha hecho posible identificar los estados de desarrollo cuando la radiación es más crítica para la producción de grano. Willey y Holliday (1971) y Fischer (1975), citados por Abbate *et al.*, 1997, encontraron que aplicar sombra al trigo de primavera durante 30 días precedentes a la antesis (durante el período de crecimiento de espigas), causa una apreciable disminución en la producción, por reducción del número de granos m^{-2} .

Fischer (1985) y Thorne y Wood (1987), citados por Abbate *et al.*, 1997, establecieron la relación cuantitativa entre el número de grano m^{-2} sobre radiación y temperatura durante el período de 30 días previo a la antesis. Las respuestas en el número de grano m^{-2} fueron interpretadas en términos de peso seco de espigas m^{-2} cercanos a la antesis y número de granos por unidad de peso de espiga. El peso seco de las espigas refleja la cantidad de asimilados particionados por el cultivo para la producción de órganos reproductivos hasta la antesis. Esto determina la supervivencia de las flores iniciales y consecuentemente el número de granos m^{-2} (Rawson y Bagga, 1979; Brooking y Kirby, 1981; Fischer, 1983; Abbate *et al.*, 1995; citados por Abbate *et al.*, 1997).

En este estudio (Efectos de la radiación durante el período de crecimiento de las espigas), fue cuantificado el efecto de la radiación sobre la formación del rendimiento en trigo primaveral regado y fertilizado, centrándose en el crecimiento y partición de asimilados del cultivo durante el período de crecimiento de las espigas, crítico para la determinación del número de granos. La mayoría de los datos fueron obtenidos de cinco experimentos en Balcarce, Argentina, con el cultivar comercial PROINTA Oasis durante las estaciones de crecimiento 1994/95 y 1995/96.

El período de crecimiento de las espigas fue definido como el intervalo durante el cual las espigas alcanzaron desde el 5% al 100% del peso seco que acumularon al día 7 después

de la antesis excluyendo el peso de los granos. Una semana después de la antesis, todas las espigas habían expuesto las anteras y su tasa de crecimiento había disminuido (Figura 26), hasta entonces, el número de granos es sensible a cambios en la radiación, consecuentemente, el fin del período de crecimiento de la espiga fue puesto el día 7 después de la antesis. El comienzo del período de crecimiento de la espiga fue definido como el tiempo cuando las espigas alcanzaron el 5% del peso seco. De acuerdo a la curva sigmoidea (Figura 26), el crecimiento de las espigas comenzó 20 días antes de la antesis, coincidiendo aproximadamente con el surgimiento de la penúltima hoja (estado 3.3 en la escala de Zadoks).

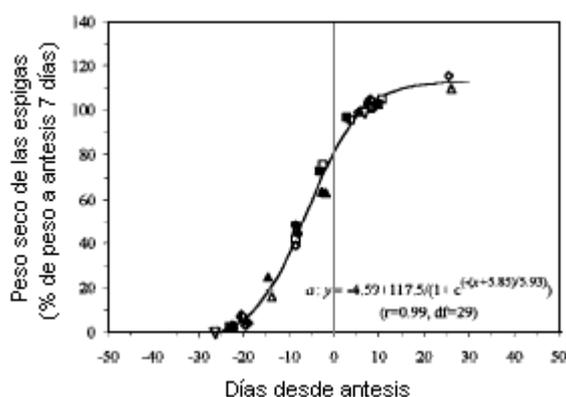


Figura 26. Evolución temporal del peso seco de las espigas (excluyendo el peso del grano) como porcentaje de su peso al final del período de crecimiento de la espiga (7 días después de antesis) en días desde antesis; en los experimentos N94, P94, N95, P95 y C95 en cv. PROINTA Oasis en Balcarce N94 (Abbate *et al.*, 1997).

Ya que el agua y los nutrientes no son limitantes los niveles de radiación durante este período afectaron la producción, principalmente a través de la variación en el número de granos m^{-2} , debido al suministro de carbohidratos a los órganos reproductivos. Diferencias en granos m^{-2} fueron relacionadas a diferencias en peso seco de espigas m^{-2} medidas 7 días después de la antesis excluyendo el peso de grano. Por encima de $106 \text{ gr } m^{-2}$ de espigas, la relación entre granos m^{-2} y el peso seco de espigas m^{-2} fue aproximadamente lineal con pendiente e intercepto (ordenada al origen) positivos, representada por la línea **a** en la figura 27, esta pendiente obtenida en Balcarce ($58 \text{ granos } gr^{-1} \text{ espigas}$) no fue diferente de la obtenida en Sonora ($58-62$). Para bajos pesos de espigas ($< 106 \text{ g } m^{-2}$), la pendiente aumentó y el intercepto disminuyó, línea **b** de la figura 27. Así, la relación no fue lineal y el número de granos gr^{-1} espigas no fue constante, alcanzando su máximo valor a $106 \text{ gr } m^{-2}$ de espigas. La causa de la variación del número de granos g^{-1} espiga debido a la radiación no parece operar a través de un cambio en la proporción de raquis de las espigas. Sin embargo, la variación en los niveles de radiación causó variaciones más grandes en el peso seco de

espigas m^{-2} que en el número de granos g^{-1} espiga. Esta relación es modificada por la disponibilidad de N.

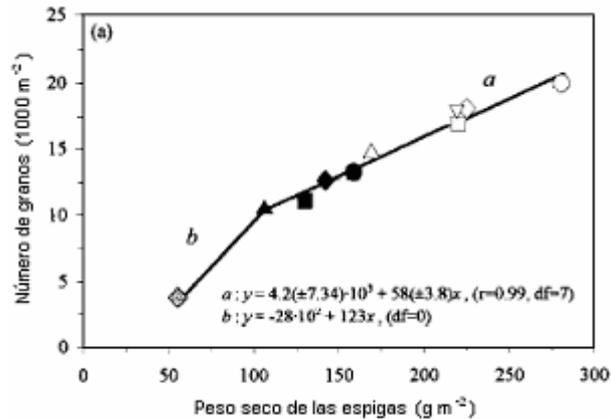


Figura 27. Número de granos en función del peso seco de las espigas en el final de su período de crecimiento (7 días después de antesis, excluyendo el peso del grano), (Abbate *et al.*, 1997).

El peso seco mas bajo de espigas m^{-2} inducido por baja radiación fue debido principalmente a una tasa de crecimiento de espiga baja. La tasa de crecimiento de la espiga y cultivo estuvieron positivamente relacionadas. En cambio la partición a las espigas estuvo negativamente relacionada a la tasa de crecimiento del cultivo. Durante el período de crecimiento de la espiga, los tallos fueron los sitios de destinos principales y de mayor crecimiento (58-72% del crecimiento del cultivo en tratamiento sin sombra), seguidos por las espigas (26-34%); pero cuando la tasa de crecimiento del cultivo disminuyó debido a la sombra, las espigas fueron los destinos de mayor prioridad con respecto a los tallos y la tasa de crecimiento de espigas fue menos afectada que la de los tallos. Aunque la baja radiación aumentó la partición media y máxima a las espigas, la tasa de crecimiento del cultivo, durante el período de crecimiento de la espiga, estuvo positiva y linealmente relacionada a la interceptación de la PAR (radiación fotosintéticamente activa), y la eficiencia en el uso de radiación fue poco afectada por los niveles de radiación. Dar sombra aumentó la proporción de área verde (13,4 a 41,3 % más con respecto a tratamientos sin sombra, la proporción de área verde indica el peso seco del cultivo), dicho aumento fue suficientemente alto para prevenir la reducción del GAI (IAF: índice de área foliar). Así, el GAI fue levemente afectada por niveles de radiación (0-16%), al igual que el coeficiente de extinción (k). Por lo tanto, el porcentaje de PAR interceptada no fue afectada por los niveles de radiación. La radiación interceptada fue el principal factor determinante tanto para el crecimiento del cultivo como para el de la espiga durante el período de crecimiento de la espiga, y el número de granos m^{-2} estuvo linealmente relacionado con la PAR interceptada acumulada durante este período (Abbate *et al.*, 1997).

3.4.3. COMPONENTES NUMÉRICOS DEL RENDIMIENTO

El rendimiento de un cultivo de grano queda definitivamente establecido, y puede ser medido, recién al finalizar el ciclo del cultivo. Sin embargo, el mismo se genera a lo largo de toda la ontogenia debido al aporte que van realizando distintas estructuras que lo componen. Entonces, dentro de ese marco, es posible concebir al rendimiento como un conjunto de distintos componentes que se van generando durante el desarrollo del cultivo, quedando cada uno de ellos fijado en determinado momento.

Por lo tanto la producción de granos de trigo puede ser explicada por un modelo simple analizando sus componentes numéricos, como son el *número de granos* (y sus subcomponentes) y el *peso final* de los mismos, producto de la tasa y la duración del llenado (Figura 28).

Numerosas evidencias han mostrado que de los 2 componentes que forman el rendimiento, el número de granos producidos es el que mejor explica las variaciones en el rendimiento final más que cualquier cambio en el peso individual (Figura 29). Esto, obviamente, no implica que el peso medio de los granos no varía (tal como se aprecia en la figura 29 donde para un valor dado de número de granos puede esperarse un rango de rendimientos, puntos de colores, en función de los valores finales que alcance el peso medio de los granos). Pero se sugiere que la variabilidad en rendimientos es mayormente debida a cambios en el número que en el peso de los granos.

Al menos, una razón trascendente de porque esto es así radica en el hecho de que el crecimiento de los granos en postfloración sólo muy infrecuentemente experimentan alguna limitación por fuente. Dicho de otro modo, los granos durante su crecimiento difícilmente establecen entre ellos una fuerte competencia por carbohidratos. Así, si los granos luego de fijarse crecen sin competir (al menos sin hacerlo de un modo marcado, ni mucho menos aun de manera mutuamente excluyente), es lógico que cuanto mayor sea el número de granos mayor será el rendimiento del cultivo. Por ello, las prácticas de manejo frecuentemente se diseñan en función de la maximización del número de granos por unidad de área.

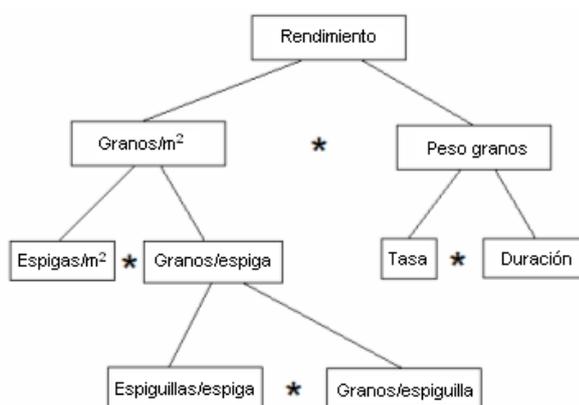


Figura 28. Esquema de los distintos componentes del rendimiento (Slafer *et al.*, 2004).

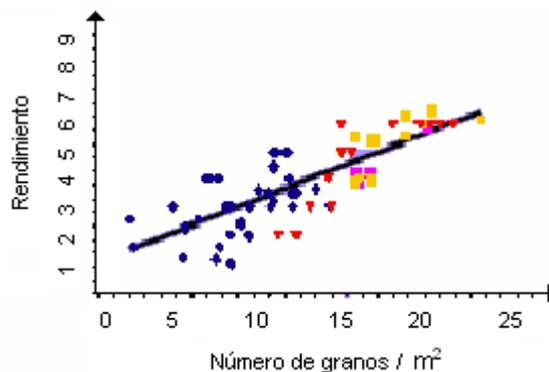


Figura 29. Rendimiento en función al número de granos por m^2 (Slafer *et al.*, 2004).

3.4.3.1. NUMERO DE GRANOS

Desde etapas tempranas de la ontogenia del cultivo comienzan a establecerse los subcomponentes que determinarán el número final de granos por m^2 .

Así, una vez establecido el "stand" de plántulas por unidad de superficie (número de plantas por m^2), el inicio de macollaje dará comienzo a un período de generación de nuevos vástagos que alcanzará el máximo de producción coincidiendo aproximadamente con el inicio de encañazón, luego del cual, comenzará la mortandad de los mismos hasta establecerse el número final de vástagos fértiles en floración (*número de espigas por m^2*).

El *número de granos por espiga* está conformado por el número de espiguillas por espiga y el número de granos por espiguilla (Figura 28). El primero se define en el lapso que media entre el estado de iniciación floral y la iniciación de la espiguilla terminal, mientras que el segundo componente se construye entre el momento, en el que aproximadamente, fueron detectadas la mitad de las espiguillas y el cuaje de los granos.

Entonces, el **número de granos** es el resultante del (1) número de espigas por m^2 , que depende del macollaje y supervivencia de macollos; y (2) flores fértiles, que cuajarán un grano, por espiga (que depende de la generación y supervivencia de primordios florales). En el esquema (Figura 30) se grafica como varían ambos componentes a lo largo del ciclo en prefloración (preantesis), representando la curva del número de granos el producto de las otras dos, asumiendo que esos valores serían los granos que habría a madurez del cultivo, si prosperaran todos los sitios que potencialmente podrían dar un grano en un momento determinado hasta dar efectivamente un grano sin inconvenientes.

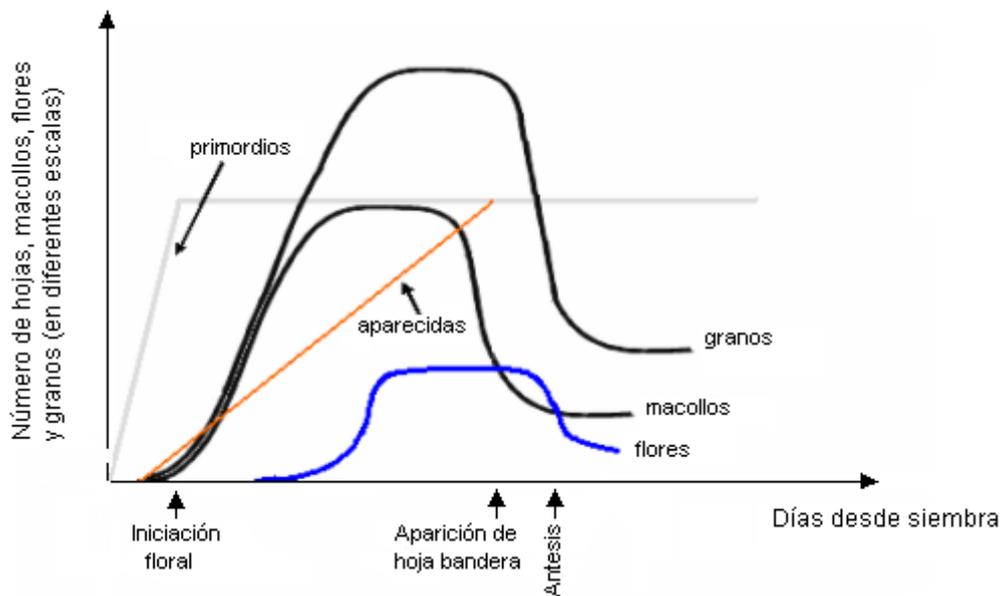


Figura 30. Diagrama esquemático ilustrando la hipotética generación del número de granos a lo largo del ciclo del cultivo (Slafer *et al.*, 2004).

Para determinar cuáles son las mejores estrategias de manejo (y mejoramiento) tendientes a aumentar el número de granos la cuestión a resolver se centra en establecer que es más trascendente para modificar esta variable; aumentar más el número de sitios potenciales de granos, de modo que con un mismo nivel de pérdida de estos sitios se incremente el número de granos reales o disminuir la caída experimentada por estos sitios, independientemente de que valor máximo provengan. Resolver esta cuestión permitiría identificar el período en el que debería maximizarse el crecimiento del cultivo (*período crítico*), para lograr mayores rendimientos (Slafer *et al.*, 2004).

Período crítico.

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 .

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. Sin embargo, sólo sobreviven entre 3-4 flores al momento de la floración. Así, si se compara el 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.

De este modo, la etapa crítica o *período crítico* 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.

Asimismo se puede ver en la figura 31, que el lapso que media desde 20 días prefloración y 10 postfloración, es de suma importancia para la generación del número de granos por unidad de área.

Así, las condiciones ambientales y de manejo que se presentan durante este período crítico, incidirían de manera importante en el número final de granos establecidos (Figura 31). 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.

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.

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 (Miralles, 2004).

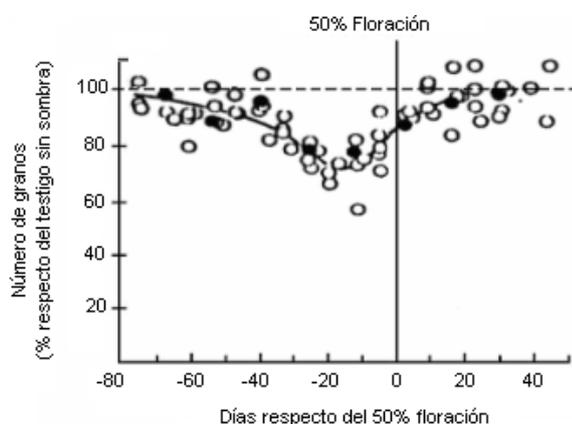


Figura 31. Reducción relativa en el número de granos respecto del tratamiento testigo ante reducciones de la cantidad de radiación incidente en distintos momentos del ciclo del cultivo (Miralles, 2004).

Por consiguiente, el establecimiento de un mayor número de granos (y en consecuencia de un mayor rendimiento) dependerá de: (1) el estado del cultivo al momento de iniciar el período crítico y (2) las condiciones ambientales que disponga el cultivo durante ese período. Un manejo correcto en las etapas previas al período crítico permitirá que el cultivo llegue al inicio del mismo con un buen stand de plantas, una dotación de nutrientes adecuada y libre de malezas, plagas y enfermedades.

Siendo que la radiación afecta al número de granos a través de su relación lineal positiva con la tasa de crecimiento del cultivo (para un nivel determinado de partición entre tallo y espiga en prefloración gobernado, principalmente, por el genotipo), y la temperatura lo afecta negativamente, acelerando el desarrollo; ha sido posible mostrar que el número de granos depende de la relación de estos factores durante el período crítico definido alrededor de antesis. A partir de estas ideas, se define el concepto de cociente fototermal (Q , Figura 32), representado por la ecuación 5:

$$Q = R/T \quad \text{(ecuación 5)}$$

donde, Q es el cociente fototermal (una relación del potencial de crecimiento por unidad de tiempo térmico de desarrollo); R es la radiación solar media diaria ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) para el intervalo definido como crítico (en este caso entre 20 días antes y 10 días después de la antesis); y T es la temperatura media del período menos $4,5 \text{ }^\circ\text{C}$ (temperatura base para esta etapa del desarrollo); (Slafer *et al.*, 2004).

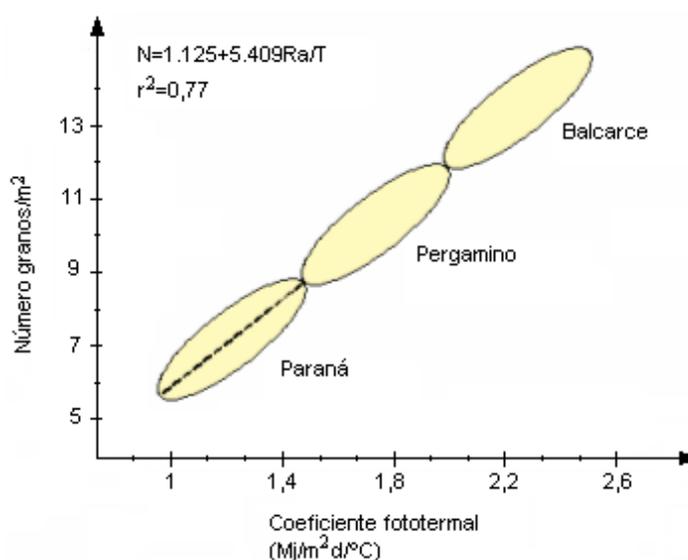


Figura 32. Relación simplificada y esquematizada entre el número de granos por m^2 y el cociente fototermal en distintas localidades de la Argentina con variabilidad intra e interanual dentro de cada localidad (Slafer *et al.*, 2004).

Entonces se puede decir que, 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 (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. 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 (Miralles, 2004).

3.4.3.2. PESO DE LOS GRANOS

A pesar de que el número de granos por m² es la variable que mejor explica el rendimiento, cambios en el peso de los granos pueden afectar el rendimiento final del cultivo una vez establecido el número de granos. A diferencia del número de granos, el componente peso de los granos se define en una etapa acotada del ciclo. Esta etapa está comprendida entre la floración y la madurez fisiológica del cultivo, es decir, cuando cesa la acumulación de materia seca en el grano (aproximadamente 37% de humedad). El peso final del grano está determinado por la *tasa de acumulación de materia seca* y la *duración del período de llenado*. De estos dos componentes, dentro de un mismo cultivar, los cambios en la tasa son los que explican en mayor medida los cambios en el peso final alcanzado por los granos. Por otro lado, el peso final dependerá de la potencialidad genética de cada cultivar y de las condiciones ambientales durante el período de llenado.

En condiciones normales la principal fuente de asimilados para el llenado de los granos es la fotosíntesis entre floración y madurez fisiológica. Sin embargo, en trigo es posible que asimilados producidos previos a la floración puedan depositarse en los granos mediante su removilización (principalmente acumulados como reservas desde los tallos). Se ha estimado que hasta un 30% del peso de los granos puede ser aportado por la removilización. Por otra parte, dicha removilización puede incrementarse en la medida que la fotosíntesis se vea limitada durante el llenado de los granos. Por lo tanto, a partir del momento del cuaje de los granos, es poco probable que limitaciones en la capacidad fotosintética del cultivo puedan afectar de manera importante al peso de los granos y, consecuentemente, al rendimiento. Por ello, la mayor parte de las variaciones en peso de los granos guardan relación con las condiciones ambientales que regulan la expresión de la

potencialidad del peso de los granos (Slafer *et al.*, 2004). Estas condiciones se verán en la sección 6.2.2. (Etapa de llenado de grano).

Aumento en el rendimiento de grano en nuevos cultivares de trigo Argentino

Este estudio analiza diferencias en el potencial de rendimiento entre seis cultivares semienanos aristados de trigo pan primaveral (*Triticum aestivum* L.), recientemente seleccionados en Argentina. La producción fue considerada como el producto del número de granos por metro cuadrado (NG) y el peso por grano. El NG fue analizado en términos de (i) duración del período de crecimiento de la espiga (excluyendo granos), (ii) tasa de crecimiento del cultivo durante ese período, (iii) partición de materia seca del cultivo a espigas durante el mismo período, y (iv) proporción grano / peso espiga (número de granos por gramo de espiga). El peso seco por metro cuadrado de espigas en el periodo de la antesis es una medida de asimilados invertidos en la producción de granos. Generalmente se cree que la cantidad de asimilados translocados a las espigas determina la supervivencia de las flores iniciales y, subsecuentemente, el número de granos por metro cuadrado.

De acuerdo con Fischer (1983), citado por Abbate *et al.*, 1998, los cultivares con mayores números de grano por metro cuadrado podrían tener (i) una mayor duración del período cuando las espigas (excluyendo granos) están creciendo, (ii) mayores tasas de crecimiento del cultivo durante ese período, (iii) mayor partición de peso seco a espigas durante el mismo período, o (iv) más granos por gramo de espigas (proporción grano / peso de espiga). En estudios previos, la partición a espigas ha sido estudiada, pero se ha puesto poca atención a la duración del período de crecimiento de espiga y a la relación grano / peso de espiga.

Los datos fueron obtenidos en dos experimentos realizados a campo en la provincia de Buenos Aires, uno en Escobar durante la estación de crecimiento 1994/95 y otro en Balcarce durante 1996, ambos realizados bajo riego y adecuadamente fertilizados. Se encontró que la producción de grano (rango: 453-689 g m⁻²) estuvo más relacionada al NG (rango: 13,3-21,3 x 10³ grano m⁻²) que al peso por grano. La duración el período de crecimiento de la espiga fue la misma (27 d) para todos los cultivares y el comienzo del mismo fue establecido en 20 días antes de la antesis. Durante este período, la radiación fotosintéticamente activa interceptada, la eficiencia en el uso de la radiación (media: 2,7 ± 0,28 g MJ⁻¹), y la tasa de crecimiento del cultivo (media: 26 ± 2,5 g m⁻² d⁻¹), fueron similares para todos los cultivares examinados.

Por otro lado, el peso seco de las espigas al final del período de crecimiento de la espiga estuvo más fuertemente relacionado a la partición a espigas (Cuadro 5) que a la tasa de crecimiento del cultivo durante este período, resultando diferencias significativas entre cultivares en la partición a espigas (rangos: 28-34%). Sin embargo el NG m⁻², no estuvo

relacionado a la partición a espiga. Hubo diferencias claras entre cultivares en la relación grano / peso de espiga (rango: 61-106 grano g⁻¹); estando el NG más relacionado a esta relación (Figura 33) que al peso seco de espigas al final de su período de crecimiento.

Cuadro 5. Tasa de crecimiento del cultivo (CGR), tasa de crecimiento de la espiga (SGR) y particionamiento medio a espiga durante el período de crecimiento de la espiga; peso seco de la espiga, proporción del peso seco del caquis y relación número de grano / peso seco de la espiga al final del período de crecimiento de la espiga para cultivares de trigo Argentina en Escobar (S94) y Balcarce (C95), (Abbate *et al.*, 1998).

Cultivar	CGR — g m ⁻² d ⁻¹ —	SGR %	Partición a espigas %	Peso seco de espigas g m ⁻²	Proporción raquis %	Relación de peso grano/espiga		Rendimiento del grano g m ⁻²
						con raquis — granos g ⁻¹ —	sin raquis g m ⁻²	
Experimento S94								
Pampa	25	8.5	34	228	13.9	61	71	500
Granero	26	9.1	35	245	15.7	62	73	527
Federal	26	7.6	30	206	12.6	76	91	506
Oasis	29	8.6	30	233	13.4	82	94	617
LSD‡	ns§	ns	4	ns	1.0	18	21	76
Experimento C95								
Granero	23	7.6	33	221	17.2	72	83	559
Federal	25	7.4	29	210	15.4	64	76	453
Oasis	23	7.5	33	222	15.7	82	98	609
Puntal	26	7.2	28	202	14.3	106	124	689
B13994	26	7.7	29	227	13.9	62	71	579
LSD	ns	ns	3	ns	1.3	21	24	112

† SGR/CGR * 100

‡ LSD: diferencia menos significativa (P=0.05)

§ ns: diferencias no significativas entre cultivares en test F

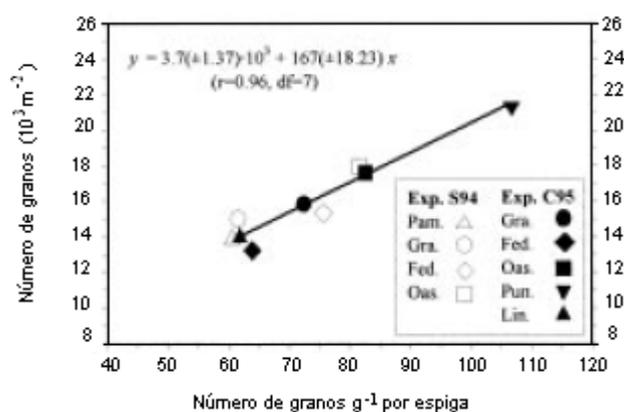


Figura 33. Número de granos por metro cuadrado y número de granos por seco peso de las espigas (excluyendo el peso del grano) al final del período de crecimiento de la espiga (7 días después de anthesis) para cultivares de trigo Argentina en Escobar (S94) y Balcarce (C95). Las diferencia menos significativas en cultivares medios son mostrados en la tabla anterior (Abbate *et al.*, 1998).

En Argentina, como en otras muchas regiones del mundo, la introducción de trigo semienano aumentó el número de granos por metro cuadrado; y el aumento fue atribuido a mayor partición de peso seco a espigas hasta el final del período de crecimiento de la espiga

(Slafer *et al.*, 1990; Bodega y Andrade, 1996; citados por Abbate *et al.*, 1998). Sin embargo, los cultivares con mayor partición a espigas (Granero y Pampa; cuadro 5) no fueron los que produjeron la mayor cantidad de granos por metro cuadrado, y el NG m⁻² no estuvo relacionado con dicha partición.

En conclusión, para el set de cultivares de Argentina mejorados recientemente que fueron analizados aquí, el aumento en el NG m⁻² fue principalmente debido a una relación grano / peso espiga (número de granos por gramo de espiga) más grande, aún cuando el peso de raquis fue excluido del peso seco de la espiga (Cuadro 5). Se presume que los cultivares con una relación más baja grano/ peso espiga podrían particionar una mayor proporción de su peso seco de espiga a sitios de destinos no productivos (raquis, glumas, aristas); alternativamente, una relación más baja podría también deberse a una menor habilidad de las flores iniciales para beneficiarse de los asimilados disponibles.

Incrementos en la producción potencial por medio de una alta relación grano / peso de espiga no fueron previamente reportadas y podrían ser un camino a mejoras en la producción potencial futura (Abbate *et al.*, 1998).

3.5. INCIDENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES DURANTE EL CICLO ONTOGENICO DEL TRIGO Y SU EFECTO SOBRE EL RENDIMIENTO.

3.5.1. ETAPA VEGETATIVA

3.5.1.1. SIEMBRA-EMERGENCIA

La germinación se produce entre 4 y 37 °C, con un óptimo ubicado entre los 20 y 25 °C, el contenido de humedad mínimo para que se cumpla es de 35-45% del peso seco del grano, siendo más rápida a medida que la humedad se incrementa por encima de este nivel. La luz no cumple un papel muy importante en el control del proceso germinativo. La germinación puede ocurrir con una humedad relativa de 97,7%, valor que está por debajo del punto de marchites permanente para la planta en crecimiento, mientras que a medida que la plántula se desarrolla se vuelve más susceptible a la deficiencia de agua. Constituye una práctica normal incrementar la profundidad de siembra para superar el problema de la germinación prematura que ocurre luego de una lluvia liviana, pero esto, a su vez, reduce el vigor de la plántula (Evans, 1975). Cuanto menos profundo se siembre más pronto emergerán las plántulas y podrán comenzar las actividades fotosintéticas y, por lo tanto, más temprano comenzará el macollaje. La profundidad de siembra adecuada es aquella que coloca la semilla donde pueda absorber agua para la germinación y no desecarse posteriormente. Si hay problemas con pájaros, entonces a menudo hay que sembrar más profundo. Si bien las plántulas de algunas variedades pueden emerger desde 5 cm de profundidad, esto puede ser demasiado profundo para algunos genotipos modernos que tienen mesocótilo cortos. Las plantas en la fotografía (Foto 9) fueron sembradas en el mismo día a diferentes profundidades, donde se muestra que plántulas de la misma edad procedentes de semillas sembradas más superficialmente son más grandes que aquellas que emergen desde una mayor profundidad, tienen más hojas (15 vs. 5) siendo estas más cortas y más anchas, tienen más hojas en el tallo principal (5 vs. 3) y más macollos (4 vs. 1). Así la siembra poco profunda acelera el crecimiento de la plántula y aumenta el macollaje. A largo plazo, estas diferencias se reflejarán en el número de espigas y en el rendimiento (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).



Foto 9. Plantas sembradas a tres profundidades distintas, mostrando diferentes cantidades de macollo (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

Cumplida la germinación, las raíces seminales se extienden en el suelo mientras que el coleoptilo se dirige a la superficie. A continuación aparece en el nivel del suelo el punto de crecimiento gracias a la expansión del rizoma, entrenudo ubicado por encima del coleoptilo. La tasa de emergencia del trigo presenta variación genética y está positivamente correlacionada con la longitud del coleoptilo y la altura de la planta (Evans, 1975). Por ejemplo, los cultivares semienanos, que frecuentemente han sido de mayor rendimiento potencial, han mostrado menor alargamiento del coleoptilo, y podrían eventualmente presentar problemas de emergencia en condiciones adversas en las que sean relevantes estas diferencias en longitud potencial (Slafer *et al.*, 2004). La selección por coleoptilos largos fue sólo parcialmente efectiva para mejorar la emergencia (Evans, 1975).

Desde el comienzo de la germinación hasta la exposición de la primera hoja verde a la luz (emergencia), el crecimiento depende de las reservas de carbohidratos existentes en el endosperma, las raíces seminales utilizan más de la mitad de las mismas. Cuanto más grande es la semilla, mayores son las reservas acumuladas y más rápida es la instalación de la plántula (Evans, 1975).

El período de aparición de hojas (virtualmente todo el ciclo en preantesis, desde emergencia de las plántulas hasta la aparición de la hoja bandera), está caracterizado por tres etapas diferentes. La primera etapa es la de premacollaje (Slafer *et al.*, 2004).

3.5.1.2. PREMACOLLAJE

El ritmo de formación de las hojas en el meristema apical, emergencia y apertura, así como tamaño y la forma de la lámina madura, dependen de la temperatura, intensidad de la luz, longitud del día y nivel nutritivo en que crece la planta (Evans, 1975).

Desde la aparición de la primera hoja a través del coleóptile, las restantes aparecen más o menos regularmente, a un intervalo (filocrono) de cerca de 100 °Cd ($T_b = 0$ °C). La tasa de aparición de hojas es normalmente menor que la de iniciación, lo que determina, junto con el hecho de que el embrión ya tiene iniciadas en la semilla alrededor de 3-4 primordios foliares, que las hojas sigan apareciendo aún mucho después que han dejado de diferenciarse (garantizando de este modo una duración del período reproductivo variable). La longitud de la vaina aumenta con el número de hoja correspondiente, llevando cada hoja a una posición progresivamente superior.

Durante esta etapa que se extiende desde la emergencia hasta la aparición de aproximadamente la cuarta hoja, cada hoja emerge desde un «falso tallo» formado por las vainas de las hojas ya aparecidas, el pseudotallo, y en cada planta del cultivo sólo se observa la aparición y crecimiento de las hojas (Slafer *et al.*, 2004).

Luego tenemos una segunda etapa conocida como macollaje.

3.5.1.3. ETAPA DE MACOLLAJE

Las hojas siguen apareciendo del falso tallo formado por vainas de las hojas ya aparecidas, pero se caracteriza por la presencia de macollos desde el interior de las vainas de las hojas (macollos intravaginales), habiendo un alto grado de sincronía entre la aparición de hojas y de macollos (Slafer *et al.*, 2004).

El macollo durante su crecimiento inicial, se encuentra encerrado por las vainas de las hojas de cuya yema axilar proviene y depende totalmente del vástago vegetativo en el suministro de carbohidratos y nutrientes. Los macollos no se vuelven independientes de sus tallos parentales hasta que logran desarrollar unas tres hojas maduras, momento en que suelen formarse las raíces adventicias en su base. El macollaje se ve favorecido por altas intensidades de luz y nutrientes. La máxima tasa de macollaje se produce a 25 °C; pero se ha encontrado una mayor cantidad de macollos a temperaturas más bajas, ya que la mayor duración del período de macollaje compensa con creces el ritmo más lento (Evans, 1975).

La producción de macollos se prolonga por un tiempo más o menos largo dependiendo de la disponibilidad de recursos (por ejemplo, está muy afectada por la densidad del cultivo). La emergencia del macollo de la primera hoja coincide aproximadamente con la aparición de la punta de la hoja 4 (es decir, 3 filocronos luego de la aparición de la primer hoja).

Los subsiguientes macollos primarios emergen a intervalos regulares de un filocrono; esta regla es válida también para los macollos secundarios. La producción de macollos si no

hubiera restricciones en la disponibilidad de recursos (por competencia intra y/o inter-plantas) crecería exponencialmente, ya que en las yemas axilares de las hojas verdaderas, y a veces la del coleoptilo, se desarrollan los macollos primarios, y estos vástagos pueden producir macollos secundarios y estos luego terciarios y así sucesivamente, morfológicamente similares a los primarios y al tallo principal. El final del macollaje generalmente coincide con el inicio de la encañazón, probablemente porque el consumo de recursos envuelto en la elongación de los tallos restringe la disponibilidad de los mismos para generar macollos nuevos. Además, a partir de esta etapa muchos de los macollos formados (los más tardíos y pequeños) mueren produciendo una continua caída en el número de macollos en función del tiempo (Slafer *et al.*, 2004).

Los macollos que no logran alcanzar la madurez pueden considerarse como una pérdida de capital. Pero, resulta claro que aunque los macollos adquieren independencia, siguen manteniendo la capacidad de realizar una actividad integrada, de modo que tanto los nutrientes como los carbohidratos pueden ser inducidos a trasladarse entre vástagos adyacentes cuando se presentan condiciones adversas, de manera que los macollos tardíos, aunque no lleguen a completar su desarrollo, pueden resultar valiosos para asegurar un suministro continuado de nutrientes a los tallos que tienen espigas durante los últimos estadios de desarrollo. Además, es importante destacar que el macollaje confiere flexibilidad frente a condiciones adversas, tales como escasa germinación y daños por helada o granizo, así como para aprovechar las condiciones favorables que se pueden presentar al avanzar la estación de crecimiento (Evans, 1975).

Lo normal es que un 30 a 50% de los macollos sea poco productivo, o improductivo; esto ocurre principalmente en los macollos de formación más tardía, los cuales, por quedar relegados bajo la vegetación producen espigas pequeñas; éstas en muchos casos no completan su madurez. Para condiciones de alta tecnología debe privilegiarse el uso de cultivares que produzcan un bajo número de macollos por planta, lo que permitirá maximizar la cantidad de macollos productivos, y con ello la eficiencia de las plantas. En definitiva, bajo buenas condiciones de cultivo, lo normal es que cada planta logre entre uno y dos macollos productivos (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

La tercera etapa del período de aparición de hojas es la llamada encañazón.

3.5.1.4. ETAPA DE ENCAÑAZÓN

Se caracteriza por la elongación de los entrenudos (con excepción de los correspondientes a las hojas inferiores que no se elongan). Este fenómeno da origen al “tallo verdadero” de la planta, extendiéndose hasta que los tallos finalizan su alargamiento alrededor de la floración (Foto 10). La etapa obviamente incluye la elongación del último entrenudo, el pedúnculo, que es el encargado de producir la emergencia de la espiga y por lo

tanto, incluye la aparición de las últimas hojas pero también el período inmediatamente posterior. El tallo principal comienza a alargarse, determinando el comienzo de encañazón, tomando la planta un porte erecto. A partir del primer entrenudo que se alarga, que se hace visible cerca de la base del tallo, cada entrenudo siguiente se alarga más que el anterior, modificando sustancialmente la arquitectura del canopeo (Slafer *et al.*, 2004).

Los entrenudos se alargan sólo cuando las hojas insertadas por encima de ellos finalizan su expansión. La vaina foliar que rodea al tallo ayuda a que éste se mantenga derecho mientras aún no es rígido. Los entrenudos se tornan progresivamente más largos desde la base hasta la parte superior del tallo de modo que el de más arriba puede ser responsable de hasta la mitad de la altura total del tallo (Evans, 1975).

El despliegue de la lámina de la hoja bandera coincide con el estado de vaina engrosada (estado del cual la espiga está encerrada en la vaina de la hoja bandera; foto 11), y con la meiosis de los granos de polen, en donde IAF llega a su máximo. Este proceso es muy sensible a estrés hídrico y a altas temperaturas, además de las heladas.

La última parte de la encañazón transcurre desde la aparición de la hoja bandera hasta la floración, durante la cual ocurre la emergencia de la espiga (*espigazón*), estado inmediatamente anterior a la floración (Fotos 12 y 13), como primer síntoma externo fenológico que la planta es reproductiva (aunque, obviamente, la espiga fue diferenciada y la planta estaba en estado reproductivo con anterioridad a la espigazón); (Slafer *et al.*, 2004).

Así, se puede decir que el crecimiento del tallo ocurre en forma concomitante con el de las hojas, raíces y espiga; el crecimiento rápido de esta última coincide con el que se produce en el entrenudo ubicado por debajo de la hoja bandera. En forma similar, el crecimiento inicial del grano puede coincidir con el del pedúnculo, en consecuencia, el crecimiento del tallo puede competir con el de la espiga cuando las condiciones son limitantes. El acortamiento de los entrenudos superiores puede dejar a disposición compuestos orgánicos para una diferenciación adicional de flores o para el llenado de los granos, o también para incrementar el macollaje, sin embargo, con respecto a esto último, la ventaja conseguida puede ser muy escasa.



Foto 10. Planta en etapa avanzada de encañado mostrando sus nudos prominentes. Las hojas fueron removidas para observar la presencia de la espiga en la parte apical del tallo principal y los nudos y entrenudos (Geocities, 2009).



Foto 11. Estado de vaina engrosada (Geocities, 2009).

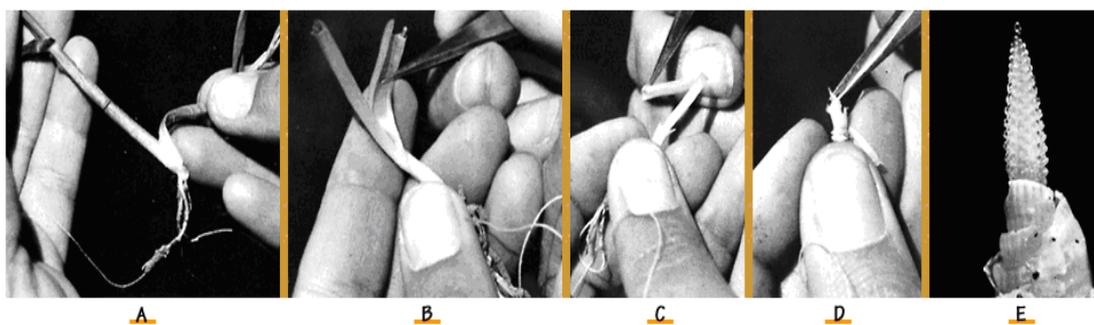


Foto 12. La remoción del tejido foliar en una planta recién encañada, permite apreciar la espiga en un estado inicial de desarrollo. En la foto E de la secuencia, se presenta la espiga observada a través de un lente de aumento (Geocities, 2009).



Foto 13. Acercamiento de una espiga que se está desarrollando en la parte apical de un tallo (Geocities, 2009).

El almacenamiento de carbohidratos en el tallo se torna más activo en el momento de la antesis, antes de que comience el crecimiento del grano, cuando el área foliar es máxima y el tallo y raíz presentan un crecimiento mínimo. El análisis de los cambios del peso seco sugiere que ciertos carbohidratos del grano provienen de los compuestos producidos por la fotosíntesis antes de la antesis y almacenados transitoriamente en el tallo, fenómeno que se confirmó mediante el uso de compuestos marcados con C-14. Sin embargo, estas reservas proporcionan menos del 10% del rendimiento de grano final, excepto cuando se producen sequías u otros inconvenientes (Evans, 1975).

Daño por heladas.

El concepto de helada puede considerarse desde dos puntos de vista.

1- Meteorológico: se considera que ha helado cuando la temperatura del aire dentro de la casilla meteorológica ubicada a 1,50 m de altura, ha descendido por debajo de 0 °C.

2- Agrometeorológico: se considera que ha helado cuando la temperatura del aire ha descendido a tal punto que ha producido daño en los órganos vegetales. Hay casos en que a temperaturas inferiores a cero grado no ha helado y otros en que ha helado a pesar de que las temperaturas fueron superiores a ese valor. Esto se debe a que en la producción vegetal, en la ocurrencia de una helada intervienen dos elementos, uno meteorológico o físico y otro biológico (Coma, 2004).

Las heladas provocan una migración del agua desde las células hacia los espacios intercelulares, donde se congela y trasforma en cristales. Por lo tanto, se produce una deshidratación de las células que pueden producir una coagulación que sea irreversible, es decir mortal. Por consiguiente los daños de las heladas serán tanto menores cuanto mayor sea la concentración de células y más unida esté el agua al protoplasma.



Foto 14. Helada en un cultivo (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

La resistencia al frío varía con la edad de la planta, en germinación la resistencia alcanza su valor mínimo, y en ella una temperatura inferior a 0 °C lleva consigo la destrucción del grano. Desde el nacimiento de la plántula hasta el desarrollo de la quinta hoja, la resistencia al frío es bastante grande, pasando por un valor máximo cuando la planta posee 3-4 hojas. En macollaje el cultivo también es muy resistente a las heladas, soportando hasta -12 °C, con endurecimiento paulatino hasta -28 °C. A partir de espiga de 1 cm comienza a disminuir la tolerancia a heladas, con temperaturas de -5 °C registradas en la casilla meteorológica a 1,5 m del suelo, son lo suficientemente bajas como para producir daños, ya que equivalen a -8 °C sobre la superficie del cultivo, produciendo mal formación y abortos

de espiguillas. En la etapa de floración se producen daños a temperaturas de 0 °C, los meristemas son más sensibles por mayor contenido de agua (Figura 34); (Clement-Grandcourt y Prats, 1969).

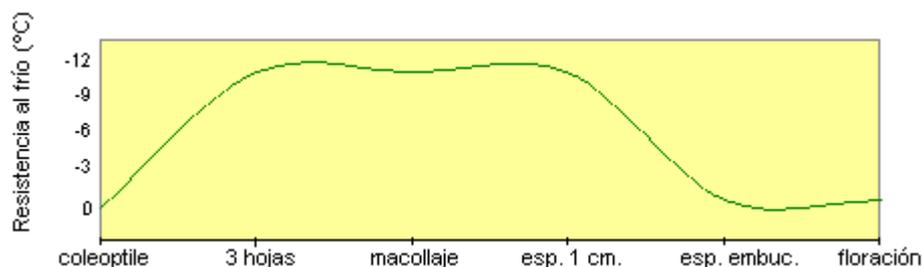


Figura 34. Resistencia a bajas temperaturas según estados fenológicos (Ferrero, 2008).

Comprendiendo el efecto de las heladas con respecto a la tolerancia del cultivo en las diferentes etapas del ciclo ontogénico, podemos decir que, una o más heladas consecutivas (dependiendo de la intensidad y duración de la helada) durante el período que va desde la emergencia de las espigas, comienzo de espigazón (Z5.1), momento en el cual la espiga queda expuesta por fuera de la vaina de la hoja bandera, hasta el inicio del llenado del grano, grano lechoso (Z7.1), pueden tener consecuencias graves sobre el rendimiento.

Una sola noche con helada durante este período puede no ser decisiva para la planta porque puede que sólo mueran los tejidos nuevos que están expuestos al aire; por ejemplo, como en las espigas con bandas de espiguillas muertas (Foto 15). Después de su exposición al aire todos los tejidos se vuelven más resistentes.

Los síntomas más frecuentes del daño por heladas son: en *estado vegetativo*, una franja de color más claro a lo ancho de las hojas en crecimiento, es un síntoma de heladas suaves y desaparecerá cuando envejezcan las hojas. Por otro lado, la fotosíntesis de la planta disminuye y el crecimiento se puede detener por uno o dos días después de las heladas. En *estado reproductivo*, desde la emergencia de las espigas hasta el llenado del grano, podemos observar como síntoma varias bandas en la espiga, donde cada pequeña banda es causada por una helada (Foto 15). Otro síntoma es cuando tenemos espigas de color oscuro, incluso negras y sin granos, esto puede ser debido a varios días consecutivos con temperaturas bajas durante la antesis o durante el llenado inicial del grano. En floración puede ocurrir que las flores se encuentren abiertas con las anteras arrugadas, este es otro síntoma de heladas. (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

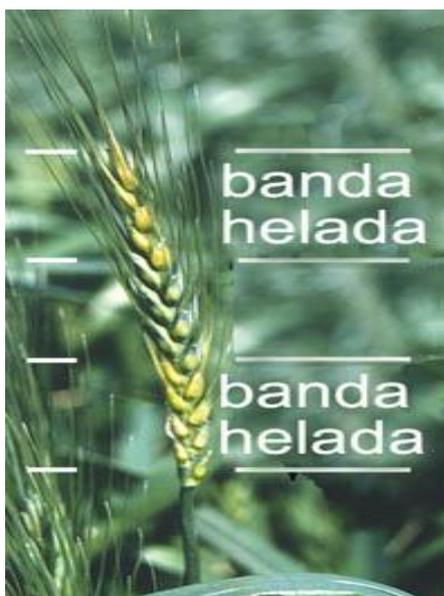


Foto 15. Bandas de espiguillas heladas (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

La fertilización tiene una influencia manifiesta sobre la resistencia al frío, al aumentar la concentración del jugo celular, elevando su presión osmótica, lo cual retarda las migraciones del agua fuera de las células (Clement-Grandcourt y Prats, 1969).

La única forma económica de enfrentarse a las heladas es asegurándose que el cultivo esté en una fase no sensible a las mismas en el momento en que es probable que las heladas ocurran. Las heladas que mayor daño causan a las plantas no son las que se producen durante el período normal de ocurrencia del fenómeno, sino las que ocurren fuera de éste. Es la falta de regularidad cronológica la que da a las heladas un carácter de riesgo (Coma, 2004).

3.5.2. ETAPA REPRODUCTIVA

La regulación del ciclo reproductivo del trigo constituye un factor de gran incidencia para determinar el rendimiento. Si el desarrollo de la inflorescencia comienza demasiado pronto, la espiga joven puede sufrir daños considerables por efecto de las heladas. Por otra parte, si el mismo se efectúa en forma tardía o demasiado lento puede interrumpirse el llenado del grano por incidencia de altas temperaturas y deficiencia de agua, o es posible que aparezcan problemas de cosecha.

3.5.2.1. ESPIGAZÓN-FLORACIÓN

En la espigazón se produce la emergencia de la espiga, o sea, comienza a aparecer a través de la vaina de la hoja bandera u hoja superior; esta etapa se denomina comúnmente desembuchado de la espiga (Foto 16).



Foto 16. Espiga asomada a través de la vaina de la hoja bandera (Geocities, 2009).

Una vez que la espiga está completamente expresada en el extremo del tallo, se considera finalizada la etapa de espigazón. Sólo a partir de ese momento y en forma relativamente rápida, comienza la floración, fase que dura entre 1 y 2 semanas como promedio (Foto 17). La etapa de floración se considera terminada cuando todos los estambres de una espiga se hacen visibles asomándose a través de las espiguillas (Clement-Grandcourt y Prats, 1969).



Foto 17. Espigas en floración (Geocities, 2009).

Aquí se produce la autofecundación (cleistógama) y luego aparecen las anteras (Foto 18). La floración se identifica con la antesis, emergencia de los estambres fuera de las espiguillas con posterioridad a la fecundación y comienza la formación de las cubiertas del grano. El período de espigazón-antesis, como se dijo anteriormente, resulta crítico para la ocurrencia de una helada, y es principalmente en función de ésto que se determinan las fechas de siembra en las distintas zonas del área pampeana (Slafer *et al.*, 2004).

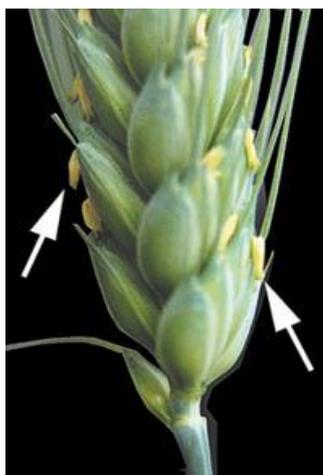


Foto 18. Anteras amarillas visibles en la espiga (Rawson y Gómez Macpherson, 2001).

No todas las flores que llegan a la antesis producen granos y por lo tanto es importante considerar los factores que reducen el cuajado de los granos por debajo de su nivel potencial. Las altas temperaturas existentes en el momento de la antesis suelen causar esterilidad; según Hoshikawa (1959) (citado por Evans, 1975), la temperatura óptima para la fecundación se ubica entre 18 y 24 °C, siendo la mínima 10 °C y la máxima 32 °C. El cuaje de la semilla es promovido por la incidencia de altas intensidades de luz durante la fecundación y es muy susceptible a la deficiencia de agua pero en menor grado que en la meiosis.

Cuanto más alta es la intensidad de luz, se forma mayor cantidad de espiguillas, de manera que las elevadas densidades de siembra pueden reducir el número, como también es posible que suceda con poblaciones de plantas muy macolladoras o luego de una defoliación parcial. Las dosis altas de nitrógeno incrementan el número de espiguillas pero sólo si se aplican antes de la iniciación de la inflorescencia (Evans, 1975).

3.5.2.2. ETAPA DE LLENADO DE GRANO

Esta etapa se produce entre la floración (antesis) y la madurez del cultivo, donde se acelera progresivamente la senescencia foliar. Al llegar a madurez fisiológica, los granos alcanzan su máximo tamaño y el cultivo generalmente no tiene más tejidos verdes (todas las hojas han senescido y los tallos y espigas han amarillado). De allí en adelante lo único que

ocurre hasta la cosecha es la pérdida de agua de los granos, hasta que se decida la oportunidad de la cosecha. El período entre antesis y madurez fisiológica (duración del proceso de llenado de granos, medida en tiempo térmico) es más o menos constante para un rango amplio de condiciones (excluyendo estrés hídricos marcados que claramente reducen el tiempo térmico a madurez) y la variabilidad genotípica es mucho más reducida que la existente para la duración de otras etapas de desarrollo (Slafer *et al.*, 2004).

El crecimiento del grano es lento inmediatamente luego de la antesis, cuando suele haber diferencias claras en el tamaño del ovario según las posiciones de las flores y según los distintos cultivares. Después de la fecundación se forma el núcleo endospermico, a un ritmo que depende de la temperatura. Luego de la formación de la pared celular ocurre un rápido incremento en la cantidad de células que componen el endosperma y, a continuación, en el tamaño de las mismas a medida que comienza el almacenamiento de almidón entre 1 y 2 semanas después de la antesis. De inmediato sigue un período de 2 a 4 semanas, según la temperatura y la incidencia del déficit de agua, en que el grano incrementa su peso en forma casi lineal, seguido por una aproximación asintótica al peso del grano maduro (Evans, 1975).

Entonces durante este período se pueden reconocer dos etapas diferentes: (1) la "fase lag" o cuajado del grano, donde hay un bajo crecimiento activo del grano, caracterizada por un activo desarrollo del que depende la formación de las células del endosperma (se produce una activa división celular en el endosperma), y (2) la etapa de llenado efectivo de los granos, es donde el grano incrementa su peso en forma casi lineal y se acumula materia seca (Figura 35); también en esta etapa se diferencian todas las estructuras vegetativas mínimas del embrión, que maximizan las probabilidades de que la próxima generación produzca plántulas que garanticen un buen establecimiento. En esta etapa se reconocen a su vez diferentes estados de los granos en crecimiento, (a) grano lechoso, cuando al presionar el grano se observa un líquido blanquecino, las envolturas del grano están formadas y el tamaño potencial del mismo determinado (mayormente durante la "fase lag"), (b) grano pastoso, cuando el grano comienza a perder su tonalidad verdosa y comienza a amarinarse, adquiere más consistencia de modo tal que bajo presión libera una sustancia pastosa, (c) grano duro, que cuando es presionado fuertemente con la uña del pulgar no se puede romper ya más, aunque aún se marca fácilmente la uña en el pericarpio, y (d) grano maduro, que presenta un color amarillento y no se aplasta bajo la presión de los dedos (Foto 19); (Slafer *et al.*, 2004).

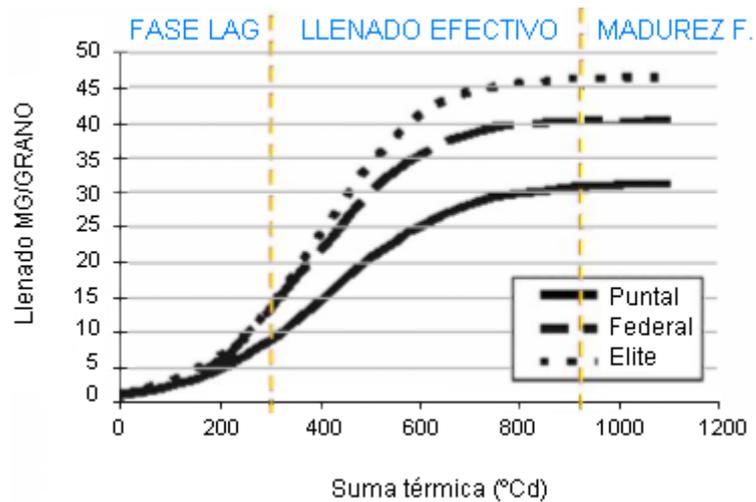


Figura 35. Crecimiento de granos, de diferentes variedades de trigo, detallando las distintas etapas del llenado de grano (Ferrero, 2008).



Foto 19. Secuencia de la etapa de llenado de granos: a) Un cuarto de grano (estado acuoso). b) Medio grano (estado acuoso). c) Grano verde (estado de grano lechoso). d) Grano verde limón (estado de grano pastoso). e) Grano verde amarillo (estado de grano duro). f) Grano amarillo en madurez fisiológica (estado de grano maduro); (Geocities, 2009).

En esta última etapa de llenado efectivo, desciende el contenido de agua, al principio lentamente y luego, una vez que llega alrededor de un 40%, en forma súbita hasta alcanzar un 5-14% (Evans, 1975).

Entre el estado de grano lechoso y el pastoso, el contenido de agua del grano se hace constante (la cantidad de agua que entra compensa la que se pierde). Este período es denominado "plateau hídrico" y constituye una fase crítica del llenado de grano (otra es la de la fase que va desde fecundación hasta inicio del llenado efectivo -cuaje- cuando se define el número de células endospermáticas y el tamaño potencial de cada grano). Una ruptura en el abastecimiento hídrico en esta etapa, en la que se produce la máxima tasa de crecimiento del grano (producto de una demanda ambiental elevada), perturba el "plateau hídrico" y

disminuye la migración de asimilados hacia el grano afectando el peso final de los mismos. La *temperatura* y la *disponibilidad hídrica* durante el período de llenado son dos de los factores de mayor incidencia, de las variaciones en peso de los granos. Aumentos en la temperatura media durante el período de llenado determinarán un incremento en la tasa de acumulación de materia seca en el grano, acompañada de una reducción más que proporcional en la duración del período de llenado disminuyendo, en consecuencia, el peso final de los granos (Figura 36). Con relación a la disponibilidad hídrica, una baja disponibilidad de agua durante el período de llenado disminuye el tiempo de acumulación de materia seca, con la consiguiente reducción en el peso del grano (Figura 36); (Slafer *et al.*, 2004).

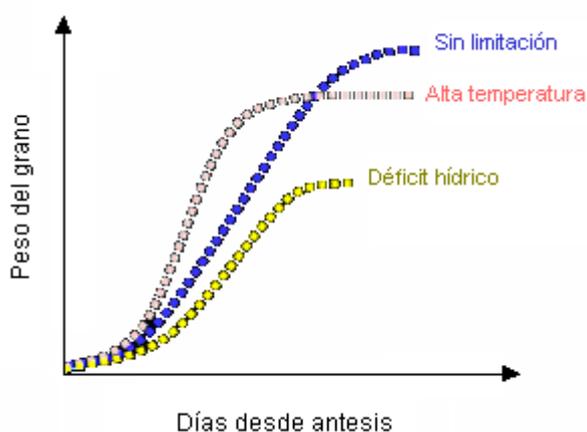


Figura 36. Evolución del peso seco de los granos para diferentes condiciones ambientales (Slafer *et al.*, 2004).

3.5.3. VERNALIZACIÓN Y FOTOPERÍODO

El control del *ciclo reproductivo* se hace efectivo, principalmente, por las respuestas varietales a la vernalización y días largos antes de iniciarse la inflorescencia (Evans, 1975).

3.5.3.1. VERNALIZACIÓN

Empíricamente consiste en la necesidad de exponer a las plantas a un período determinado de bajas temperaturas para poder progresar normalmente en su desarrollo. La respuesta a la vernalización puede entenderse como el aumento de la tasa de desarrollo luego de la exposición por un período de tiempo a baja temperatura a partir de la imbibición de la semilla (Slafer *et al.*, 2004).

Se cree que la respuesta a la vernalización tiene lugar en el ápice vegetativo del trigo, aun en aquellos extirpados. Por consiguiente, pueden vernalizarse tanto las semillas embebidas que están en el suelo como las plantas verdes jóvenes. En efecto, incluso los granos en desarrollo en la espiga, expuestos a temperaturas bajas, pueden satisfacer sus

necesidades de vernalización. La efectividad de la vernalización disminuye con la edad de la planta, perdiéndose por completo el efecto después de 3 meses de ser implantado el cultivo (Evans, 1975).

El principal efecto de la vernalización es reducir la duración de la fase vegetativa adelantando el momento de iniciación floral y, por ende, cultivares sensibles a este factor sembrados tempranamente sufren un sensible retraso en su desarrollo (requieren mayor tiempo térmico a iniciación floral). De este modo, se evita que un cultivar sembrado muy tempranamente (que puede ser utilizado como "doble propósito" para pastoreo y cosecha; o es capaz de aprovechar una mejor época del año por la certidumbre de humedad del suelo para el establecimiento del cultivo, o permite lograr un período más prolongado de cobertura del suelo en sistemas de labranzas convencionales), por ejemplo a principios de otoño, cuando los fotoperíodos son largos y las temperaturas altas, no induzcan a floración muy rápidamente.

No todas las bajas temperaturas poseen el mismo efecto sobre el proceso de vernalización. Existe un rango o una temperatura óptima para que la vernalización se produzca, temperaturas por encima y por debajo del óptimo que tienen cada vez menos efecto, y una temperatura mínima y otra máxima a partir de las cuales el efecto se hace nulo. Bajo temperaturas óptimas, se requieren menos días de exposición para lograr saturar la respuesta a la vernalización, es decir, alcanzar el mínimo tiempo entre emergencia y floración. A medida que la temperatura se aleja del óptimo se requieren más días de exposición para lograr el mismo efecto. Existe cierta controversia respecto a los valores de estas temperaturas posiblemente reflejando algún grado de variabilidad genotípica. A pesar de esta gran variación en las temperaturas vernalizantes se suele asumir que seis a ocho semanas de exposición a temperaturas por debajo de 5 °C son suficientes para saturar la respuesta a la vernalización de la mayoría de los genotipos de trigo con alto requerimiento de frío. Los trigos de invierno (ciclo largo) suelen responder más marcadamente y requerir tiempos de exposición más prolongados que los de primavera (ciclo corto) para alcanzar la máxima tasa de desarrollo hacia la iniciación floral. Los trigos primaverales son insensibles o poco sensibles, estos últimos suelen saturar su respuesta con un tiempo de exposición bastante menor a los trigos invernales, alrededor de dos a tres semanas. Los trigos comúnmente utilizados en la Argentina son los primaverales y muestran gran variación en la respuesta a la vernalización, sin embargo, dicha variación no suele observarse en las fechas de siembra normales puesto que en ellas se cubren ampliamente sus requerimientos de vernalización, frecuentemente bajos.

Un grado de complejidad adicional de la respuesta a la vernalización es que el efecto de las bajas temperaturas puede revertirse total o parcialmente si el período de exposición a las mismas es interrumpido por altas temperaturas. Este proceso se llama *devernalización*. El

modelo de simulación CERES-wheat considera que hay devernalización si el período de exposición a bajas temperaturas es menor a 10 días y la temperatura máxima supera los 30 °C. Recientemente, se ha encontrado que puede haber devernalización en trigo con temperaturas más bajas, alrededor de 18-20 °C, con períodos previos de vernalización de 13 días, lo que puede tener implicancias prácticas, por la mayor probabilidad de ocurrencia de temperaturas de ese rango de valores en el invierno en algunas áreas de la región triguera (Slafer *et al.*, 2004).

Se ha encontrado que los trigos de invierno cultivados en Israel poseen mayor cantidad de espiguillas y rendimiento de grano que los cultivares de primavera. El fundamento de esta respuesta parece residir principalmente en la acumulación de más primordios potenciales de espiguillas en el ápice de las plantas, a causa de que se posterga la iniciación de la inflorescencia por no quedar satisfechos los requerimientos de vernalización. Por consiguiente, la selección encaminada a aumentar el potencial de rendimiento puede resultar, sin que se lo plantee concientemente, en la conservación de una respuesta a la vernalización. Una vez que comenzó la iniciación floral, existe poca diferencia entre las plantas vernalizadas y las no vernalizadas en la tasa de desarrollo de la inflorescencia.

Vernalización por días cortos: como en muchas plantas de días largos, existe cierta interacción entre la respuesta a la vernalización y la longitud del día; el efecto vernalizante reduce la necesidad subsiguiente de días largos. Por otra parte, la exposición de plantas no vernalizadas a días cortos durante las primeras etapas de crecimiento puede acelerar la iniciación de la inflorescencia en las plantas que a continuación se someten a días largos. Esta "vernalización por días cortos" puede sustituir la necesidad de las temperaturas bajas vernalizantes; así, se ha encontrado que los días cortos son tan efectivos como los días fríos para acelerar la floración de diferentes trigos. Otros autores sugieren que los días cortos sustituyen al frío sólo en aquellos cultivares en que inhiben el crecimiento, en los cultivares que no se vuelven inactivos en días cortos, como la mayoría de los cultivados en latitudes bajas, los mismos no pueden sustituir a las temperaturas inferiores (Evans, 1975).

3.5.3.2. FOTOPERIODO (Duración del día)

El trigo es una planta de días largos, por lo cual su tasa de desarrollo se acelera con fotoperíodos más largos que un umbral específico. El rango de sensibilidad al fotoperíodo varía ampliamente en distintos cultivares, existiendo cultivares virtualmente insensibles, hasta cultivares con respuestas cualitativas, pasando por respuestas cuantitativas de diferente magnitud, que son las más frecuentes en la mayoría de los cultivares (Slafer *et al.*, 2004).

Cuanto mayor es la longitud del día, más pronto florecen, pero no presentan una longitud mínima por debajo de la cual no iniciarán de ninguna manera la inflorescencia. Los cultivares difieren principalmente en el grado en que los días cortos postergan sus

respectivas floraciones, así como en el grado en que la respuesta a la longitud del día se ve modificada por la temperatura (Evans, 1975).

El estímulo fotoperiódico es censado por las hojas, por lo tanto las respuestas se darán sólo luego de la emergencia del cultivo. Durante la fase de iniciación foliar el fotoperíodo afecta su duración y concomitantemente el número de hojas que puede diferenciarse en la misma, ya que la tasa de iniciación de primordios foliares no parece ser afectada (al menos no de modo marcado) por el fotoperíodo. Es decir, a menor duración de la etapa, por fotoperíodos más largos, menor será el número final de hojas. La tasa de iniciación de espiguillas parece ser afectada más significativamente por el fotoperíodo, que la tasa de iniciación de primordios de hojas. No obstante, la duración de la etapa es afectada en mayor medida. Entonces, a menor duración de la etapa por fotoperíodos más largos, habrá menor número de espiguillas, aunque generadas a una tasa mayor (la variación en número de espiguillas por espiga es menos que proporcional a aquella en duración del período de iniciación de espiguillas).

También se han comprobado efectos directos del fotoperíodo sobre la duración de la fase de iniciación de flores. Una mayor duración de la fase, por exposición a fotoperíodos cortos (independientemente del fotoperíodo de las fases anteriores), dio como resultado un mayor número de flores fértiles, generadas a una tasa menor (Slafer *et al.*, 2004).

El ritmo de desarrollo de la inflorescencia, es más rápido a medida que la intensidad lumínica es mayor, con el aumento de la longitud del día, y cuando la temperatura es más alta. Ciertos cultivares son más exigentes en días largos para el desarrollo de las inflorescencias que para su iniciación, de modo que los días cortos pueden llegar a impedir un desarrollo completo de la espiga o causar una diferenciación anormal.

La exposición a días largos adicionales más allá de la cantidad requerida para una inducción floral temprana reduce, en forma progresiva, el número de espiguillas, la cantidad de granos y el rendimiento por espiga de manera proporcional. En efecto, existe una relación inversa entre la longitud del día y el número de espiguillas (Evans, 1975).

Cómo el desarrollo de las flores y el crecimiento de la espiga son afectados por el fotoperíodo durante la elongación del tallo en el trigo

La producción potencial de trigo es determinada durante la última parte de la etapa de elongación del tallo antes de la antesis, cuando se establece el número de flores fértiles, y por lo tanto, el número de granos potenciales (Fischer, 1975, 1985; citados por González *et al.*, 2003). En general, son iniciados entre 6 y 12 primordios florales por espiguilla, dependiendo de la posición de la espiguilla dentro de la espiga (Langer y Hanif, 1973; Sibony y Pinthus, 1988; Youssefian *et al.*, 1992; citados por González *et al.*, 2003). Sin embargo, normalmente, menos de 4 a 5 primordios florales sobreviven y alcanzan el estado fértil en la antesis

(Langer y Hanif, 1973; Kirby, 1988; citados por González *et al.*, 2003). La muerte o degeneración de las flores coincide con el período de máxima tasa de crecimiento de la espiga y del tallo (Kirby, 1988; citado por González *et al.*, 2003), lo que permite la especulación de que la muerte de primordios florales es debida a la competencia entre espiga y tallo por los asimilados limitantes (Brooking y Kirby, 1981; Kirby, 1988; Miralles *et al.*, 1998; citados por González *et al.*, 2003).

Una duración más larga de la etapa de elongación del tallo (desde la iniciación de la espiguilla terminal hasta la antesis) resultaría en un rendimiento potencial de trigo más alto como consecuencia del aumento tanto del peso seco de la espiga como del número de flores fértiles a la antesis.

La dinámica del desarrollo de flores junto con el crecimiento de la espiga y el tallo, en las plantas de trigo cultivadas a campo, expuestas a diversos períodos de vernalización y a diferentes fotoperíodos durante la etapa de elongación del tallo, es reportada en este presente paper.

En el campo experimental del departamento de producción vegetal, Universidad de Buenos Aires, durante la estación de crecimiento 2000, se realizó un ensayo donde se usaron dos cultivares de trigo (Buck Manantial (BM) y Eureka Ferrocarril Sur (EFS)) que fueron sometidos a diversos períodos de vernalización (V15 y V50, plantas vernalizadas por 15 y 50 días respectivamente) y expuestos a diferentes fotoperíodos (NP + 0 y NP + 6, duración natural del día y 6 h de extensión de fotoperíodo respectivamente) solamente durante la etapa de elongación del tallo.

La respuesta del crecimiento de la espiga al fotoperíodo en EFS vernalizado por 50 días se parece a BM (el cual es insensible a la vernalización), el período de crecimiento de la espiga aumentó bajo NP + 0 (dicho periodo comenzó antes) y la tasa de crecimiento máxima de la espiga no fue modificada, pero bajo NP + 6 el periodo es más corto ya que el mismo comenzó mas tarde.

Los efectos del fotoperíodo y la vernalización sobre la tasa y duración del período de crecimiento del tallo no fueron claros, aunque se observó alguna tendencia en ambos cultivares. En contraste, el comienzo de la tasa de crecimiento máxima del tallo estuvo más retrasada en BM bajo NP + 0. Un resultado similar fue evidente en EFS vernalizado por 50 días.

Los tratamientos de fotoperíodo modificaron la competencia de asimilados entre espiga y tallo, al menos en BM y EFS completamente vernalizados (V50), debido a que el inicio de la tasa de crecimiento máxima del tallo fue afectada, pero la de la espiga no. Por ejemplo, en BM expuesto a NP + 6, el total del periodo de crecimiento de la espiga coincidió con la tasa de crecimiento máxima del tallo, pero en BM expuesto a NP + 0, la mayoría del crecimiento de la espiga ocurrió durante el período de tasa de crecimiento mínima del tallo.

Esta competencia de asimilados reducida bajo NP + 0 permitió a la espiga alcanzar un peso seco relativo más alto al comienzo de la tasa de crecimiento máxima del tallo y, por lo tanto, se alcanzó un aumento en la distribución de materia seca en la antesis. Sin embargo no fue claramente entendido, cuáles procesos estuvieron involucrados en el aumento del peso seco de la espiga en la antesis y si esto causó el aumento en el número de flores fértiles cuando la etapa de elongación del tallo fue alargada bajo un fotoperíodo corto.

Así cuando la etapa de elongación del tallo fue expuesta a un corto fotoperíodo (i) la duración del crecimiento de la espiga aumentó sin ningún cambio en su tasa de crecimiento y la etapa de elongación del tallo se alargó; (ii) la mayor parte del crecimiento de la espiga ocurrió con la tasa mínima de crecimiento del tallo y el comienzo de la tasa máxima de crecimiento del tallo se retrasó. En EFS, cultivar sensible a la vernalización, los intentos (i) y (ii) fueron ciertos solamente cuando los requerimientos de vernalización fueron satisfechos.

Para ambos cultivares aunque el número de primordios florales iniciados no fueron afectados por la vernalización y el fotoperíodo en cualquiera de las espiguillas, apical, central o basal, la supervivencia de aquellos primordios florales fue mayor bajo NP + 0 versus NP + 6, independientemente de los tratamientos de vernalización, en ambos cultivares, obteniendo un mayor número de flores fértiles en la antesis, cuando la etapa de elongación del tallo se alarga.

En el presente trabajo, algunos avances fueron hechos posibles, identificando los efectos directos del fotoperíodo sobre el desarrollo de las flores. Algunas evidencias emergieron bajo el fotoperíodo extendido, cuando el destino de los primordios florales fue fijado antes del inicio del crecimiento de la espiga. Por otro lado, cuando la etapa de elongación del tallo estuvo sujeta al fotoperíodo corto, el destino de los primordios florales pareció ser fijado al inicio del crecimiento de la espiga (esto quiere decir que se tuvo más tiempo para la fijación de los primordios florales obteniendo mayor cantidad y por ende más flores). Así, pareció que tanto los efectos directos del fotoperíodo y la partición de asimilados a la espiga influyeron en el número de flores que pueden sobrevivir y ser fértiles en la antesis, cuando la longitud de la etapa de elongación del tallo es modificada por un fotoperíodo corto, alargando la misma (González *et al.*, 2003).

3.5.4. CRONOTRIGO: Un modelo simple para predecir la fenología en trigo

En un estudio realizado por el departamento de producción vegetal de la universidad de Bs. As. en conjunto con el CONICET se evaluaron diferentes cultivares comerciales y experimentales (pre-comerciales) de trigo argentinos clasificados como ciclos cortos y largos. Estos fueron sembrados en las localidades de Buenos Aires (FA UBA), Tandil, Miramar y Marcos Juárez (Córdoba) durante los años 2004 y 2005. Las fechas de siembra fueron entre Mayo y Septiembre con el objetivo de establecer como la duración de las diferentes fases

fenológicas durante pre y post floración son afectadas en los cultivares por las distintas condiciones de temperatura y fotoperíodo. Las diferencias en la duración de las distintas etapas entre emergencia y floración entre los materiales de ciclos cortos y largos fueron debidas a cambios en la sensibilidad al fotoperíodo. A modo de ejemplo en la localidad de Buenos Aires la sensibilidad al fotoperíodo fue de 74 y 165 °Cd h⁻¹ para los cultivares de ciclo corto y largo, respectivamente. No se observaron variaciones significativas en el umbral fotoperiódico (13,4 hs) así como tampoco en la precocidad intrínseca (duración de una determinada fase cuando se alcanza la máxima tasa de desarrollo) entre ambos ciclos, que en promedio fue de 829 y 907 °Cd para los ciclos cortos y largos, respectivamente. Es importante remarcar que la tendencia fue una mayor precocidad intrínseca en los ciclos largos respecto de los cortos. Este patrón se repitió en la localidad de Miramar aunque se evidenció una mayor diferencia en la precocidad intrínseca entre ambos ciclos. Debido a que una proporción menor de cultivares mostraron requerimientos de vernalización este atributo no parece haber sido atractivo para ser incorporado por el mejoramiento para producir cambios en las etapas ontogénicas. La duración de la fase post anthesis (llenado de granos) mostró una menor variabilidad tanto entre materiales como entre fechas de siembra. Finalmente fue incorporado al modelo una rutina que permite predecir la velocidad de secado de los granos desde el momento de floración hasta madurez comercial (14% humedad).

El ciclo ontogénico de los cereales (como ya se vio anteriormente) está determinado por una secuencia de eventos ontogénicos controlados por factores ambientales, principalmente temperatura (incluida la vernalización) y el fotoperíodo. Aunque evidencias previas demostraron que el fotoperíodo afecta la tasa de desarrollo principalmente durante la etapa vegetativa, otros trabajos (Miralles and Richards, 2000, Whitechurch and Slafer, 2002; citados por Miralles *et al.*, 2006) confirmaron que también dicho efecto podía ser importante no solo en etapas reproductivas tempranas, sino también en etapas cercanas a la floración, es decir cuando se produce el período rápido de crecimiento de las espigas, en la etapa crítica para el cultivo desde el punto de vista de la generación del número de granos.

De este modo, cultivares con diferente sensibilidad fotoperiódica o de vernalización durante las distintas etapas ontogénicas del cultivo pueden reducir o prolongar la duración de estas fases, exponiendo el período crítico para la generación de rendimiento a diferentes condiciones ambientales alterando en consecuencia los diferentes componentes del rendimiento que están siendo generados en cada una de las fases particulares del desarrollo. En el mismo sentido, prácticas de manejo como por ejemplo cambios en la fecha de siembra podrían exponer las fases vegetativas y reproductivas a distintas condiciones ambientales, promoviendo o penalizando el rendimiento. En este contexto es claro que la duración y las condiciones ambientales imperantes durante las distintas etapas del desarrollo del cultivo

tendrían una incidencia significativa sobre el rendimiento y sus componentes. Por ello, es necesario comprender la interacción genotipo x ambiente a los efectos de conocer cómo cambia la duración de las distintas etapas, en un amplio rango de cultivares de trigo, cuando estos son expuestos a distintos ambientes al aplicar distintas prácticas de manejo como por ejemplo fechas de siembra. Comprender como y en qué medida tanto el genotipo como el ambiente afectan la ocurrencia de las etapas fenológicas por las que pasa el cultivo es de gran relevancia para calcular el riesgo de condiciones climáticas adversas (daño por heladas en pasto o en floración), y organizar las distintas prácticas de manejo del cultivo (fertilización durante el macollaje). En el mercado nacional los semilleros ofrecen más de 30 variedades de trigo comerciales (tanto ciclos cortos como largos), sin embargo, es escasa la información que se brinda al técnico o productor sobre la predicción de las distintas etapas fenológicas por las que pasa el cultivo.

Este estudio fue diseñado para establecer como la duración de las etapas de pre y post floración son afectadas, de una amplia variedad de trigos argentinos cuando estos son expuestos a distintos ambientes que comprenden un amplio rango de temperaturas y fotoperíodos. Los datos obtenidos permitieron la construcción de un modelo simple para predecir fenología (CRONOTRIGO) el cual está basado en las respuestas termofotoperiódicas de los distintos cultivares.

Conclusión: los resultados de este estudio demostraron que las diferencias en la duración del período emergencia-floración, medida en tiempo térmico, entre ciclos cortos y largos, fueron principalmente asociadas con cambios en la sensibilidad fotoperiódica, más que con variaciones en el fotoperíodo óptimo y/o diferencias en la precocidad intrínseca. Solo una proporción menor de cultivares evidenció requerimientos de vernalización por lo que este atributo no parecería ser de gran importancia en términos del mejoramiento genético para ser usado como atributo para cambiar la longitud de las etapas.

Slafer and Rawson (1996), citados por Miralles *et al.*, 2006, analizando distintos ciclos de trigo mostraron que la sensibilidad fotoperiódica fue mayor en los trigos invernales respecto de los trigos primaverales. Así es posible que los trigos de ciclo largo argentinos cuenten con uno o más genes de sensibilidad fotoperiódica en los fondos génicos, y de esta manera cuenten con una mayor sensibilidad fotoperiódica respecto de aquellos clasificados como ciclos cortos. Este aspecto es de sumo interés para ser analizado debido a que diferentes alelos (Ppd) podrían afectar diferencialmente las duraciones de las distintas etapas prefloración afectando los componentes del rendimiento.

A diferencia de los datos encontrados en otros estudios, en los que el fotoperíodo óptimo para la etapa emergencia-floración varió entre cultivares en un rango de entre 15 y 21 hs para los distintos cultivares utilizados, en este estudio el valor de fotoperíodo óptimo fue poco variable. Los valores de fotoperíodo óptimo encontrados fueron similares a los

observados en maíz por Kiniry *et al.*, (1984), citado por Miralles *et al.*, 2006, donde el rango fue de entre 12 a 13 hs. Si bien, distintas evidencias en la literatura mostraron variaciones en los valores del filocrono cuando se sembraron en distintas fechas de siembra los resultados de este estudio no mostraron cambios relevantes en el filocrono cuando los materiales fueron sembrados en un amplio rango de fechas de siembra.

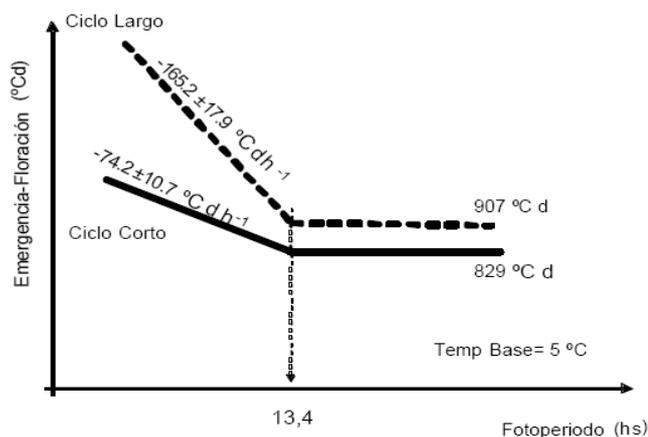


Figura 37. Esquema de la respuesta termo-fotoperiódica en cultivares de ciclo corto y largo indicando la sensibilidad fotoperiódica, el fotoperíodo óptimo y la precocidad intrínseca (Miralles *et al.*, 2006).

Teniendo en cuenta los parámetros del modelo termo-fotoperiódico es posible construir un modelo general de respuesta termo-fotoperiódica, el cual está representado en la figura 37. En términos generales, cambios en la duración de las distintas etapas en los ciclos cortos y largos estarían dados principalmente por cambios en la sensibilidad fotoperiódica, sin que se evidencien variaciones en el umbral fotoperiódico. Por otro lado ante fechas de siembra tardías, es decir ante fotoperíodos largos, cercanos al umbral óptimo, las diferencias entre ciclos largos y cortos estarían dadas por cambios en la precocidad intrínseca donde los ciclos largos mostrarían valores mayores respecto de los ciclos cortos. Sin embargo, es importante remarcar que las diferencias en la precocidad intrínseca entre ambos ciclos fue de menor magnitud que la observada en la sensibilidad fotoperiódica. De esta manera, las diferencias entre cultivares de distinto ciclo (largos y cortos) serían más marcadas en siembras tempranas e intermedias respecto de siembras tardías donde el único atributo que determinaría las diferencias entre cultivares sería la precocidad intrínseca. Esta especulación es válida en aquellos materiales que no muestren requerimientos de vernalización (Miralles *et al.*, 2006).

3.5.5. RESPUESTA GENERAL DEL CULTIVO

Bajo condiciones de campo, los tres factores ambientales (temperatura, vernalización y fotoperíodo) actúan conjuntamente dando como resultado un determinado patrón de desarrollo que depende de la sensibilidad del genotipo a cada factor. De esta forma, modificaciones en la duración de las etapas de desarrollo se deben a distinta respuesta a la vernalización y/o fotoperíodo según el genotipo y/o el ambiente. En algunos genotipos, la respuesta a estos factores puede ser muy simple. Por ejemplo, un genotipo puede ser insensible a la vernalización pero sensible al fotoperíodo o, contrariamente, ser sensible a la vernalización pero no al fotoperíodo. También puede darse el caso que sea sensible a los dos factores, sin interacción o con interacción entre ellos. En este último caso, la interacción más común es una mayor respuesta al fotoperíodo cuando parte o la totalidad de los requerimientos de vernalización fueron satisfechos.

Bajo condiciones normales de siembra en la Región Pampeana gran parte de esta complejidad de respuestas no se observa, debido posiblemente a que los bajos requerimientos de vernalización de los trigos primaverales se cubren ampliamente con la exposición temprana a períodos caracterizados por bajas temperaturas permitiendo, aun en el caso que hubiera una compleja interacción entre fotoperíodo y vernalización, que en apariencia sólo habría respuesta al fotoperíodo. Resulta importante también tener en cuenta que la denominación de «ciclo largo» y «ciclo corto» de cultivares comerciales, es en función a una determinada fecha de siembra y lugar geográfico, lo cual define el fotoperíodo y las temperaturas vernalizantes a las cuales estará expuesto el cultivar. En condiciones diferentes a éstas, la duración de los ciclos podría verse modificada en respuesta al fotoperíodo o vernalización. Que un cultivar sea más largo que otro en un ambiente particular no implica que lo sea también en otras condiciones (Slafer *et al.*, 2004).

3.5.6. AGUA Y NUTRIENTES EN EL CULTIVO DE TRIGO

3.5.6.1. EL AGUA

El balance de agua de un suelo donde crece un cultivo resulta de las diferencias entre los *ingresos* y los *egresos* o *pérdidas* de agua al sistema. El agua que ingresa puede provenir de las precipitaciones (**Pp**), el riego (**R**), la napa freática (**Nf**) y, por escorrentía superficial (**Esc**) desde áreas más elevadas. Los egresos se producen por la evaporación del agua desde la superficie del suelo (**E**), la transpiración del cultivo (**T**), la Esc hacia áreas más bajas y el drenaje (**D**) por debajo de la zona explorada por las raíces. Si los ingresos superan a los egresos, toda o parte del agua excedente puede acumularse en el perfil de suelo explorado por el cultivo, generando una variación de almacenaje (ΔAlm) positiva. En caso contrario, la ΔAlm será negativa.

La transpiración es el término del balance de agua que está directamente ligado con la fotosíntesis, y por consiguiente, con el crecimiento del cultivo, y puede calcularse como:

$$T = Pp + R + Nf \pm Esc \pm \Delta Alm - E - D \quad (\text{ecuación 6})$$

La transpiración implica un flujo de agua desde la fuente, representada por el agua potencialmente extraíble almacenada en el suelo, hasta el destino, representado por la atmósfera. El movimiento entre ambos compartimentos es directamente proporcional a la diferencia de potencial hídrico ($\Delta\psi$), entre la matriz del suelo (potencial más alto) y la atmósfera (potencial más bajo), e inversamente proporcional a las resistencias al flujo de agua (r) ofrecidas por los distintos componentes del sistema suelo-planta-atmósfera (Figura 38).

Las resistencias en la planta son en general variables y muchas de ellas normalmente aumentan en la medida que el potencial hídrico disminuye, en tanto que la resistencia en el suelo aumenta a medida que éste se seca. La ecuación 7, análoga a la ley de Ohm, resume la relación entre el flujo de agua (J), la diferencia de potencial hídrico ($\Delta\psi$) y la resistencia (r) entre dos puntos del sistema.

$$J = \frac{\Delta\psi}{r} \quad (\text{ecuación 7})$$

El flujo transpiratorio provee el vehículo para el transporte de nutrientes y hormonas desde la raíz a los órganos aéreos.

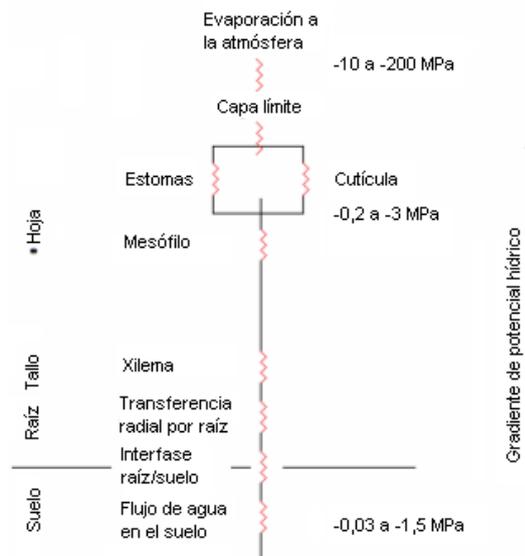


Figura 38. Resistencia al flujo de agua en el sistema suelo-planta-atmósfera (Dardanelli *et al.*, 2004).

El flujo transpiratorio está directamente relacionado con la fijación de CO₂ ya que: (1) la radiación solar es la fuente de energía para ambos procesos y (2) los flujos de ambos gases (O₂ y CO₂) tienen resistencias en común, estomas y capa límite (Figura 38). Por consiguiente, bajo condiciones favorables para la absorción de agua, cuanto más energía absorbe un canopeo, más agua puede transpirar y más CO₂ puede fijar.

El rendimiento en granos está estrechamente asociado con la transpiración y fijación del CO₂. Entonces es importante que el cultivo pueda (1) capturar la mayor parte posible del recurso agua, (2) utilizar el recurso capturado lo más eficientemente posible al intercambiarlo a nivel de estomas por el CO₂ destinado a producir fotoasimilados y (3) convertir la mayor parte posible de los asimilados a órganos de cosecha, granos. De modo análogo a la conversión de radiación solar en biomasa y rendimiento, estos factores se resumen en la ecuación 8:

$$G = T *EUA* IC \quad \text{(ecuación 8)}$$

donde **G** es el rendimiento en grano, **T** la cantidad de agua transpirada, **EUA** la eficiencia en el uso del agua (la biomasa aérea producida por unidad de agua transpirada), e **IC** el índice de cosecha (relación entre el rendimiento en grano y la biomasa aérea). El rendimiento podrá aumentarse incrementando uno o más de los componentes de esta ecuación (Dardanelli *et al.*, 2004).

Los términos de esta ecuación no son independientes, el aumento de la EUA puede provenir de una disminución paralela del total de agua transpirada por el cultivo (T), por lo que el rendimiento puede verse inalterado o aún perjudicado. Por otra parte, un aumento del uso total de agua por el cultivo puede conducir a aumentos en el rendimiento, a pesar de la concomitante disminución de EUA. Sin embargo, en ambientes hídricamente muy pobres, una mayor EUA podría ser una estrategia conveniente. Por ejemplo, variedades de trigo harinero desarrolladas en Australia, seleccionadas por una alta EUA muestran adaptación a un ambiente donde no se producen lluvias luego de la siembra. Por lo tanto el crecimiento se sustenta por el agua acumulada en el suelo con anterioridad (Tambussi, 2004).

3.5.6.1.1. Consumo de agua en el trigo.

Las limitantes al consumo de agua son el principal factor responsable de las pérdidas de rendimiento de los cultivos de secano. Este consumo, cuando el contenido de agua disponible en el suelo se encuentra por encima de un umbral crítico, está determinado por una tasa de transpiración cercana a la que establece la demanda atmosférica y el mismo queda representado por la evapotranspiración del cultivo. Cuando el contenido de agua

disponible está por debajo de dicho umbral, la tasa de transpiración depende de la capacidad del cultivo para absorber el agua del suelo (Dardanelli *et al.*, 2004).

La siguiente figura nos muestra el consumo acumulado de agua durante el ciclo del cultivo sin limitaciones de la misma.

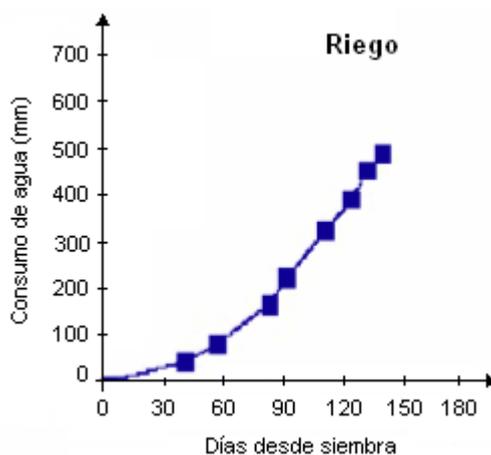


Figura 39. Consumo de agua en trigo (Ferrero, 2008).

Dinámica del consumo de agua del trigo en siembra directa.

Las prácticas de manejo del suelo y del cultivo modifican el aprovechamiento de los recursos disponibles para el crecimiento de las plantas. El consumo de agua es uno de los más afectados por las decisiones culturales y también es el condicionante principal de los rendimientos.

Para hacer un uso racional de este recurso es necesario el conocimiento de aspectos básicos que hacen a su aprovechamiento, entre otros la profundidad de exploración de las raíces, la eficiencia de uso del agua almacenada, etc, y cómo éstos son afectados por las decisiones de manejo.

El objetivo del presente trabajo fue determinar el consumo de agua del suelo por el cultivo de trigo en siembra directa para dos estrategias de siembra: temprana con un cultivar de ciclo largo y tardía con uno semiprecoz, cada una con y sin riego suplementario.

La tasa de consumo de agua de los tratamientos con y sin riego fue similar hasta 78 días luego de la siembra, a partir del cual se manifestó una reducción en condiciones de secano. Ese momento coincidió con la caída de los niveles de agua útil del suelo por debajo del 50% de la máxima posible a profundidad de raíz. Sólo se presenta la información para los tratamientos de la primera época de siembra por ser el comportamiento similar en ambas labranzas (Figura 40).

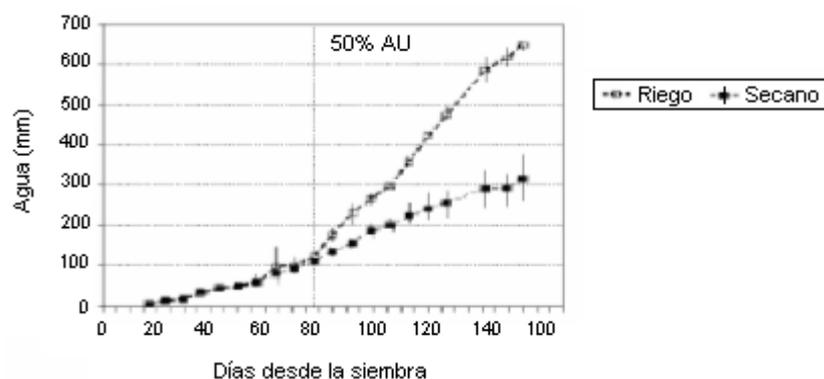


Figura 40. Consumo acumulado de agua para siembra temprana con y sin riego (Villar, 2000 a).

En secano las plantas consumieron 313 y 265 mm, para la 1° y 2° época, respectivamente, 20-30% de la cual fue obtenida del agua inicialmente almacenada y el resto provista por la lluvia, en los tratamientos regados el consumo fue de 647 y 458 mm en la 1° y 2° época, respectivamente, prácticamente toda el agua fue provista por las lluvias y los riegos (Figura 40).

El agua útil disponible para el trigo se midió al menos a 2 m de profundidad en secano y 1,45 m con riego. Las mediciones de hasta 1,5 m en secano proporcionaron un buen estimador del total (el 90% del agua extraída del suelo fue la que estaba almacenada entre los 55 y 165 cm de profundidad). Se confirma el valor de 50% de agua útil a la profundidad de extracción del cultivo como crítico, dado que contenidos inferiores limitaron la tasa de consumo, independientemente del sistema de producción.

Se observó un patrón de extracción del agua claramente diferencial por la incorporación del riego y una menor capacidad de profundizar la extracción en la siembra tardía, aunque desde el punto de vista práctico, el aporte principal del agua del suelo fueron los primeros 1,45 m, independientemente de la estrategia de producción (Villar, 2000 a).

3.5.6.1.2. Estrés hídrico y crecimiento del cultivo.

En condiciones de campo, el trigo puede manifestar deficiencias hídricas, en especial a las horas de máxima demanda atmosférica, cuando la absorción de agua por las raíces es insuficiente para compensar las pérdidas por transpiración. Si este desbalance es muy pronunciado y/o se prolonga en el tiempo, genera en el cultivo una situación de *estrés hídrico* que afecta su normal funcionamiento. De persistir el estrés, especialmente durante los estadios definidos como *críticos* para la determinación del rendimiento, este último se reduce, principalmente por una disminución del IC (Dardanelli *et al.*, 2004).

Desde el punto de vista de la generación del rendimiento se puede dividir el ciclo del cultivo en tres períodos: (1) el de expansión del área foliar, (2) el de crecimiento de las espigas (**PCE**), y (3) el de llenado de los granos.

Expansión del área foliar: comienza con la emergencia, abarcando hasta mediados de encañazón. Si bien el área foliar suele aumentar hasta 10-15 días antes de antesis, es deseable que al comienzo del PCE el cultivo posea un índice de área foliar (IAF) superior al crítico que permita interceptar toda (> 90%) la radiación solar disponible. Un estrés hídrico que reduzca el IAF durante el primer período puede afectar el rendimiento al reducir la interceptación durante el segundo período (crecimiento de las espigas). Sin embargo, si luego de una etapa de deficiencia la buena disponibilidad hídrica se restablece y el cultivo alcanza el IAF crítico antes del inicio del PCE, no hay razones para suponer que el rendimiento se verá afectado.

Crecimiento de las espigas: durante el segundo período, las espigas (sin incluir el peso de los granos) ganan la mayor parte del peso seco por m², que se alcanza una semana después de antesis cuando queda definido el número de granos m² (NG). El peso seco de las espigas m² al final del período (PSE) es una medida de la cantidad de asimilados que el cultivo destina para la formación de los granos. En nuestras condiciones ambientales el PCE comienza 20-25 días antes de antesis. Con un estrés hídrico moderado la fecha de antesis se adelantaría y con un estrés más severo se retrasaría, pudiendo modificarse el día en que finaliza el PCE. Sin embargo, no se ha encontrado que la duración del PCE se afecte de manera importante por sequía (diferencia entre -2 y 1 día).

El estrés hídrico durante el PCE puede reducir el PSE, a través de un menor crecimiento del cultivo, por pérdida del IAF debido a acartuchamiento y marchitamiento de hojas, y por disminución de la eficiencia de uso de la radiación.

Ya que el estrés hídrico tiene poco efecto en la duración del PCE, y la partición de fotoasimilados a la espiga no es capaz de compensar la pérdida de crecimiento del cultivo, esta última se transmite directamente al PSE.

Con buena disponibilidad de agua, el PSE guarda una estrecha relación positiva con el NG. Un estrés hídrico durante el PCE, podría reducir el NG, (1) afectándolo indirectamente a través del crecimiento del cultivo, o (2) afectando directamente la fertilidad de las flores. Un estrés anterior al PCE podría reducir el NG sólo a través de la vía indirecta.

Llenado de los granos: en trigo la mayor parte de los asimilados que se almacenan en los granos se generan durante su llenado. El peso por grano (PG) resulta del balance entre la fuente producida por el cultivo y la capacidad de sus destinos para almacenarla. Al estudiar el efecto de la sequía sobre el PG en Balcarce (Bs. As.) y Río IV (Cba.), se encontró que el NG resultó igual o más afectado que el PG, incluso en dos experimentos en los que la sequía se prolongó artificialmente hasta madurez.

Las caídas en rendimiento (rango: 22-49%) se asociaron más con las caídas en el NG (rango: 14-50%) que con las caídas en el PG (rango: -6 a 26%). Estos resultados ponen en evidencia la importancia crítica del PCE en la determinación del rendimiento cuando el agua

es limitante, ya que es en este período cuando el cultivo es más sensible a la sequía (Figura 41); (Abbate y Cantarero, 2007).

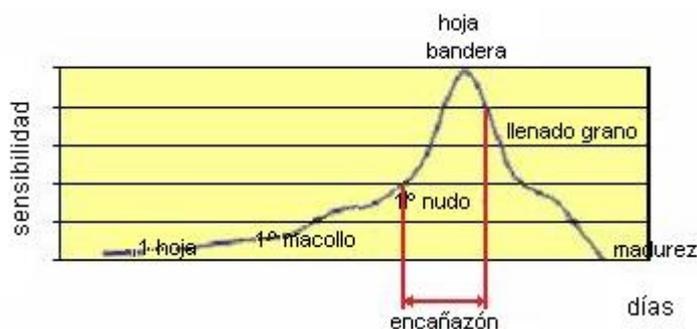


Figura 41. Evolución de la sensibilidad a sequía (Ferrero, 2008).

Estrategias frente al estrés hídrico.

Continuando con lo comentado anteriormente, dada la alta sensibilidad del PCE, la estrategia más obvia es evitar que esa etapa coincida con momentos de alto déficit de agua (escape). En la región Pampeana las lluvias suelen aumentar desde invierno hacia verano pese a ello, en Balcarce el déficit hídrico aumenta hacia el verano. En tal circunstancia el compromiso entre, bajo riesgo de sequía y bajo riesgo de daños por heladas en floración, determina la fecha de anthesis óptima que debería ocurrir el 10-nov (frecuencia de daños por heladas = 10% de los años), en esta fecha se permite maximizar el rendimiento potencial. Por el contrario, en Río IV, teniendo en cuenta las heladas (fecha de últimas heladas), la floración podría ocurrir el 10-oct; sin embargo, el déficit de agua se reduce hacia fines de primavera, incluso en este caso, la ventaja de retrasar la floración es dudosa, ya que es de esperar que se reduzca la duración del PCE y del llenado de los granos, el peso potencial de los granos, la eficiencia de uso del agua y probablemente la eficiencia de uso de la radiación. De las variables climáticas que afectan al cultivo, la lluvia es la más variable; si el pronóstico nos dice que vamos a tener buena disponibilidad de agua y esto no se cumple, el cultivo se encontrará en clara desventaja. Establecida la fecha de floración más adecuada, en función de ella y del ciclo del cultivar se puede definir la fecha de siembra óptima (Abbate y Cantarero, 2007).

Para disminuir la intensidad del estrés hídrico durante los períodos críticos, las prácticas de manejo deberán orientarse a obtener un balance de agua más favorable para el cultivo durante esos estadios. Esto puede lograrse incrementando los ingresos y/o disminuyendo los egresos en la ecuación 6. Una de las vías para conseguir este propósito es aplicar prácticas que mantengan los residuos de cosecha en superficie, como la siembra directa o la labranza reducida, lo cual disminuye la escorrentía (Esc), reduce la evaporación desde el suelo (E) e incrementa el agua disponible para transpiración (T). Otra vía es la elección de la fecha de siembra y el ciclo del cultivo para que los estadios críticos coincidan

con períodos en los cuales el balance de agua sea más favorable por un mayor aporte de precipitaciones, por una menor demanda transpiratoria o por ambos fenómenos a la vez (Dardanelli *et al.*, 2004).

Entre los rasgos morfofisiológicos que pueden proporcionar una mayor capacidad de extracción de agua por parte del cultivo podemos citar la presencia de un sistema radicular más profundo y la capacidad de ajuste osmótico. Podría ser particularmente importante el desarrollo de una mayor biomasa (y mayor índice de área foliar) en etapas tempranas del cultivo (es decir, vigor inicial), ya que una mayor cobertura del suelo al inicio del cultivo disminuye la pérdida evaporativa en forma directa del suelo. Por estas razones, la EUA del cultivo aumenta (Tambussi, 2004).

Puede incrementarse la resistencia a la sequía (estrés hídrico) de un cultivo permitiendo que los granos absorban agua hasta cerca de un 30% de su peso seco por 24 horas, secándolos luego al aire y repitiendo esta secuencia varias veces. Después de este tratamiento de "aumento de la resistencia", el descenso en el contenido relativo de agua en la hoja durante un estrés se produce en forma más lenta. Si esto determina o no un mayor rendimiento de grano depende del estado particular del ciclo de vida en que ocurre dicho déficit (Evans, 1975).

Respuestas de la planta al estrés hídrico.

Diversos y numerosos procesos de la planta pueden ser alterados por el estrés hídrico. El estrés puede considerarse como un síndrome complejo, integrado por una numerosa serie de procesos, algunos de los cuales son deletéreos y otros son adaptativos. A continuación se enumeran y describen brevemente tres de las respuestas más importantes que sufre el cultivo.

Inhibición del crecimiento: uno de los primeros efectos del déficit hídrico sobre los vegetales es la inhibición de la elongación celular y por ende, del crecimiento. Es bastante conocido que el crecimiento de la raíz es menos sensible que el crecimiento de la parte aérea, lo que conduce a una disminución de la relación parte aérea/raíz. La variación del área foliar es una de las respuestas macroscópicas más tempranas en plantas sufriendo déficit hídrico.

Cierre estomático: es uno de los efectos del estrés hídrico más ampliamente conocido. El fenómeno está vinculado al aumento en los niveles xilemáticos del ácido abscísico (ABA), aunque la intensidad de la respuesta puede ser modulada por otros factores tales como el gradiente de presión parcial de vapor de agua (VPD).

El resultado del cierre estomático es la disminución de la tasa transpiratoria y por ende, del agua consumida por la planta.

Ajuste osmótico: la acumulación de osmolitos en las células vegetales resulta en una disminución del potencial osmótico, permitiendo el mantenimiento de la absorción de agua y de la presión de turgencia. En condiciones de estrés hídrico esto puede contribuir al

mantenimiento de diversos procesos fisiológicos tales como la apertura estomática, la fotosíntesis y la expansión celular. Esta respuesta al déficit hídrico es conocida como ajuste osmótico (AO) u osmoregulación. El impacto del AO en la producción agronómica ha sido puesto en duda recientemente, ya que en general, la correlación entre grado de AO y rendimiento se da en condiciones de estrés extremo (o sea en situaciones de muy bajo rendimiento). Sin embargo su papel en la fisiología de la planta frente al estrés ha sido reportado en numerosos estudios. Debe señalarse que el verdadero ajuste osmótico ocurre cuando hay un aumento en el número total de moléculas osmóticamente activas, no considerándose como tal al aumento pasivo de solutos que se produce en la deshidratación de los tejidos. Por lo tanto, para la correcta evaluación del AO debe medirse el potencial osmótico a turgencia máxima. Existen diversos métodos para el análisis del AO, siendo de amplia utilización las técnicas psicrométricas (por determinación del punto de rocío) en tejidos previamente hidratados (Tambussi, 2004).

3.5.6.1.3. Economía del agua.

El rendimiento en granos depende de la cantidad de agua que el cultivo pueda transpirar, la eficiencia con que usa esa agua para producir materia seca y la proporción de la materia seca que finalmente es destinada a la formación del grano (ecuación 8); (Dardanelli *et al.*, 2004).

El agua disponible es el factor primario que determina la productividad de cualquier cultivo. En el área centro de Santa Fe, las lluvias de invierno son en promedio deficitarias para lograr rendimientos rentables de trigo, lo que determina que el productor deba asumir un alto riesgo empresarial cada año al decidir la siembra.

Con el objetivo de aportar información que permita reducir la incertidumbre al tomar las decisiones de siembra del trigo, se presentan los resultados de un ensayo que se condujo en la EEA Rafaela durante 1996, 97 y 98 con distintas rotaciones agrícolas alternadas con ciclos de pasturas perennes.

Las rotaciones evaluadas incluyeron cuatro secuencias agrícola-ganaderas, de las cuales resultan cuatro tratamientos con trigo, dos que tienen como antecesor a la soja (luego de uno y dos años de trigo/soja), el tercero sobre girasol luego de un año de trigo/soja y el cuarto luego de cuatro años de una pastura perenne.

Las campañas agrícolas de trigo se caracterizaron por lluvias muy inferiores a la serie histórica, y las ocurridas entre la siembra y la cosecha del cultivo (128 mm, 146 mm y 108 mm para 1996, 1997 y 1998, respectivamente), se asociaron inversamente con los rendimientos medios de grano (Cuadro 6). Sin embargo, se detectó en dos de ellas (1996 y 98) un efecto diferencial consecuencia del cultivo antecesor.

Cuadro 6. Rendimientos de grano de trigo y agua útil inicial según cultivo antecesor (Villar, 2000 b).

Factor	Rendimiento de grano (Kg ha ⁻¹)	Agua útil almacenada (mm)
Año		
1996	937	55
1997	694	37
1998	2638	132
Antecesor		
Pastura	1600	95
Girasol	1512	79
Trigo/soja	1250	65
Trigo/soja x 2	1330	59
Año x antecesor		
	1996	
Pastura	1393	102
Girasol	969	60
Trigo/soja	671	34
Trigo/soja x 2	717	24
	1997	
Pastura	701	38
Girasol	735	31
Trigo/soja	659	41
Trigo/soja x 2	680	37
	1998	
Pastura	2705	146
Girasol	2832	146
Trigo/soja	2420	119
Trigo/soja x 2	2594	116
Promedio	1423	74,5

La variación de los rendimientos de grano, ya sea por efecto año o por el tratamiento dentro de los mismos, se la puede asociar al agua útil almacenada en el suelo. En 1997 todos los antecesores permitieron la misma reserva y rendimientos similares debido a que las lluvias de otoño fueron muy escasas. Queda en evidencia que, en inviernos con lluvias inferiores al promedio de la serie histórica, el agua edáfica al iniciar el cultivo condiciona la oferta total y por ende el consumo, que es en definitiva responsable de las variaciones en los rendimientos.

Las lluvias en el período de encañazón, sumando las ocurridas previamente durante el macollaje no tuvieron ningún impacto sobre el consumo en la etapa crítica, pero el agua inicialmente almacenada en el perfil fue fundamental, ya que explicó el 72% de las variaciones del consumo en encañazón y el 93% de las variaciones en los rendimientos (Figura 42). Se pone en evidencia que, en años de lluvias invernales escasas, la humedad inicial almacenada puede aumentar la oferta de agua en encañazón y por ende determinar un mayor consumo, mejorando los rendimientos de grano.

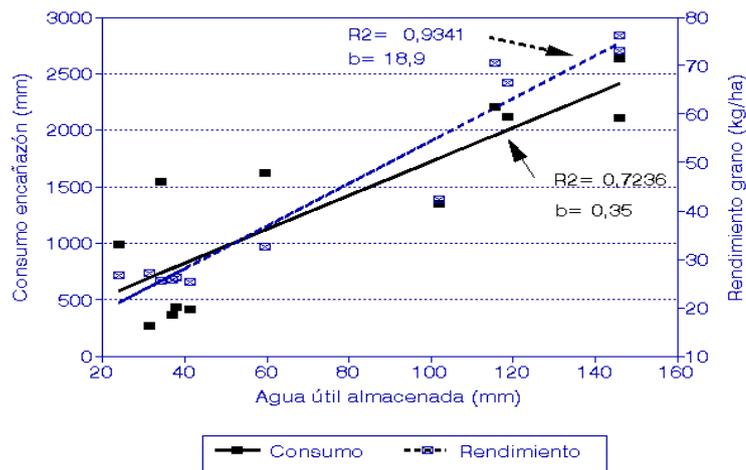


Figura 42. Relación entre el agua útil almacenada y el consumo en el período de encañazón, y el rendimiento de grano de trigo. Cada punto corresponde al promedio de tres observaciones (Villar, 2000 b).

Si bien cantidades crecientes de agua almacenada permitieron mejorar los rendimientos, éstos fueron bajos cuando no se registró un consumo diferencial en encañazón. Ello ocurrió en 1996, en que el mayor registro logrado (102 mm con la antecesor pastura) escasamente alcanzó para aumentar la oferta en la etapa de macollaje y a partir del inicio de encañazón, todos los tratamientos tuvieron la misma disponibilidad hídrica y por lo tanto el mismo consumo, llegando a rendir tan sólo 1.393 kg ha^{-1} de grano.

Por ello, se debe disponer de la información que oriente sobre la cantidad de agua útil inicial necesaria para tener un impacto positivo sobre el consumo en encañazón y a partir de éste, lograr un determinado nivel de rendimiento de grano (piso) que asegure el resultado económico.

Para ello, se determinó la asociación entre los rendimientos de grano y el consumo de agua entre la emergencia del cultivo y la espigazón (Figura 43). Así se incluyen los requerimientos en macollaje (aunque de escasa importancia condiciona el agua remanente para la etapa siguiente) sumada a consumos variables en encañazón. Sobre esta base se llega a que, rendimientos mínimos de 2000 kg ha^{-1} se lograrían con 150 mm de agua almacenada al inicio del cultivo, y que con 170 mm y 180 mm se podría aspirar a obtener 2500 y 2600 kg ha^{-1} respectivamente, y si se registran lluvias en la etapa, contribuirán a mejorar los rendimientos. Cabe consignar que éstos son valores orientativos y calculados para Rafaela, con un cultivar de ciclo largo, en un suelo clase II y con labranza mínima; la aplicación de prácticas que tiendan a mejorar la economía del agua (ej. cobertura de suelo) o con suelos de mejor aptitud, probablemente genere una ecuación más favorable.

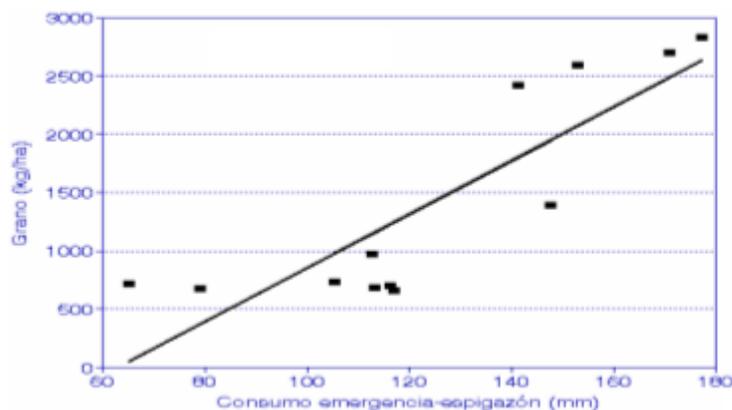


Figura 43. Asociación entre el consumo de agua emergencia-espigazón y los rendimientos de grano de trigo. Cada punto corresponde al promedio de tres observaciones (Villar, 2000 b).

Como conclusión se puede mencionar que:

a) El agua útil almacenada en el suelo estuvo directamente asociada con los rendimientos de trigo en inviernos con lluvias inferiores a las de la serie histórica.

b) Cantidades insuficientes de agua útil inicial en el perfil del suelo, que impidan un consumo de agua diferencial en la etapa de encañazón, pone en riesgo las expectativas de alcanzar altos rendimientos.

c) El conocimiento del nivel inicial de agua útil en el suelo asociado al consumo de agua del cultivo en macollaje y encañazón, permite establecer pisos de rendimiento probables (Villar, 2000 b).

Evaluación a campo de limitaciones en el rendimiento de trigo en el sureste de la región Pampeana

El objetivo de este estudio fue identificar limitaciones ambientales en el rendimiento (**Rto.**) de trigo en la zona triguera del sureste de la región Pampeana, utilizando datos de cultivos manejados por agricultores en sus establecimientos. Se le dio importancia a los mecanismos fisiológicos conocidos en cultivos comerciales.

En el sureste de la región Pampeana, el reciente mejoramiento en el Rto. ha sido importante, con tasas de incremento entre 84 y 114 kg ha⁻¹ año⁻¹ para los productores líderes. Sin embargo, una amplia brecha de al menos 3 t ha⁻¹ permanece entre el Rto. real y potencial, estimado como una función del número y peso de los granos potenciales (Abbate *et al.*, 1997; citado por Calviño y Sadras, 2002). También hay una gran brecha entre el Rto. actual (real) y alcanzable, este último es estimado del Rto. máximo alcanzado por agricultores usando las mejores prácticas disponibles. Por lo tanto, existen oportunidades para incrementar el Rto. real del trigo, identificando las principales restricciones que afectan el crecimiento del cultivo y el Rto.

El enfoque involucró tres pasos. *Primero*, se utilizaron datos de 103 campos administrados por grandes productores (>20 ha) en dos lugares, Tandil y Azul provincia de Bs. As. (lluvia anual: 990 mm), para desarrollar un modelo parsimonioso basado en el conocimiento del sistema, es decir un modelo que usa el mínimo número de variables y parámetros sin perder el poder predictivo. *Segundo*, el modelo fue probado con datos independientes de 49 cultivos en dos lugares más secos, Coronel Suárez y Cascallares provincia de Bs. As. (lluvia anual: 790 mm). Y *tercero*, el Rto. de cultivos crecidos bajo un rango de profundidades del suelo y condiciones de manejo (por ejemplo, variando la proporción de fertilizantes) se comparó con el Rto. predicho por el modelo.

Rendimientos reales, alcanzables y potencial fueron también estimados y analizados a la luz de limitaciones ambientales y de manejo.

Para un período que incluye seis estaciones de crecimiento, el Rto. potencial osciló entre 7,5 a 8,1 t ha⁻¹, el Rto. alcanzable de 4,6 a 6,6 t ha⁻¹ y el Rto. real promedio de 3,5 a 5,2 t ha⁻¹. El déficit hídrico en el período de 30 días antes a 10 días después de la floración explicó el 65% de la variación en el rendimiento. El Rto. real estuvo también asociado inversamente con la temperatura del aire durante el llenado del grano, las altas temperaturas durante este período redujeron el Rto. a una tasa promedio de 169 kg ha⁻¹ °C⁻¹ entre 15,9 y 18,9 °C; esta disminución se correspondió con una caída en el peso de los granos de 1,2 mg/°C. La tasa fue mayor en suelos pocos profundos, probablemente reflejando los efectos combinados de las altas temperaturas y déficit hídrico. La antesis más temprana (aproximadamente 20 días) conduce a una temperatura menor durante el llenado de granos e incrementaría el Rto., esto puede lograrse con una fecha de siembra más temprana, es una de las prácticas de manejo que puede ser utilizada para aumentar los Rtos. en esta zona.

Un modelo empírico utilizando precipitaciones y temperatura de llenado de grano como variables independientes explicó el 55-65% de la variación en el Rto. en un conjunto de datos independientes.

En Tandil y azul entre los años 1994 a 1999 el Rto. alcanzable fue entre el 74 y el 82% del Rto. potencial estimado. La proporción cayó a 60% en 1995, el año con la estación seca más temprana. El Rto. real promediado para 480 cultivos, estuvo entre 53 y 64% del Rto. potencial, excepto para 1995, cuando la proporción fue 46%.

La comparación del Rto. medido en suelos profundos y poco profundos destacó la interacción entre la lluvia y profundidad del suelo, esto refleja el riesgo económico asociado con el uso de insumos costosos tales como fungicidas en suelos poco profundos con severas restricciones de profundidad de enraizamiento y una alta probabilidad de déficit de agua, por lo tanto, hubo un doble efecto en el Rto. del trigo en este sistema de cultivo. En primer lugar, al restringir procesos fisiológicos críticos (expansión de las hojas, fijado y llenado de granos), imponiendo así límites biológicos al Rto. del cultivo. En segundo lugar, al aumentar el riesgo

económico conduce a reducir el uso de insumo, imponiendo nuevas limitaciones agronómicas para el Rto. del cultivo.

La cuantificación de diferencias entre el Rto. potencial, alcanzable y real son importantes para mejorar la productividad de los sistemas de cultivos. La diferencia entre el Rto. alcanzable y potencial oscilaron de 40% (1995) a 22% (1994, 1996, 1999). Muchas de estas diferencias fueron relacionadas a la disponibilidad de agua, según lo indicado por la alta frecuencia de la sequía a finales de la temporada.

El modelo que utiliza precipitaciones y temperatura de llenado de grano junto con los registros de precipitaciones a largo plazo indicaron que para acortar la brecha entre el Rto. alcanzable y potencial se requiere de un manejo mejorado para atenuar el déficit hídrico, particularmente a finales de la temporada.

Las sequías tempranas impusieron restricciones en el Rto. que no fueron compensadas por el suministro adecuado de agua a finales de la temporada; por tal motivo y dada la baja frecuencia (10%) de este tipo de restricción de Rto. esfuerzos para aliviar el efecto de sequías tempranas sería poco conveniente. Un buen control de malezas durante el barbecho en un sistema de producción mayormente no labrado, junto con una baja demanda evaporativa y una alta probabilidad de recargar del perfil, contribuye a la baja frecuencia de déficit hídrico temprano en la temporada (Lazaro, 1996; citado por Calviño y Sadras, 2002).

Estrategias para hacer frente a la sequía a fines de la temporada son particularmente importantes en estos campos donde el efecto perjudicial de las bajas precipitaciones es agravado por el suelo poco profundo (Calviño y Sadras, 2002).

3.5.6.2. LOS NUTRIENTES

La disponibilidad de nutrientes durante el ciclo del cultivo, principalmente de nitrógeno, fósforo, y potasio, afecta los procesos que regulan el crecimiento, la generación del rendimiento y la calidad del trigo.

El rendimiento de los cultivos esta estrecha y positivamente asociado a la biomasa total producida durante el ciclo. Ha sido reconocido anteriormente que los recursos (luz, agua y nutrientes) capturados por los cultivos son usados para la producción de biomasa, existiendo una relación lineal entre estas variables sobre un amplio rango de magnitud del recurso absorbido. Por ello, los nutrientes afectan directamente la generación de biomasa, con un efecto relativamente menos significativo sobre el índice de cosecha (Dreccer *et al.*, 2004).

3.5.6.2.1. Requerimientos nutricionales

Los requerimientos de nutrientes del trigo varían a lo largo del ciclo, determinados por la tasa de crecimiento del cultivo y la composición nutricional de sus nuevos tejidos. Bajo

condiciones de producción a campo, tanto la tasa de crecimiento como la composición de los tejidos, varían con el abastecimiento de nutrientes y agua, con la competencia entre plantas y con otros factores del ambiente que regulan las condiciones de crecimiento del cultivo. Es esperable que, cuando la tasa de crecimiento se aproxime al potencial genético del cultivo bajo condiciones no limitantes para la fotosíntesis, los requerimientos se aproximen al máximo. De allí que la dinámica de absorción y los requerimientos nutricionales varían marcadamente a lo largo del ciclo del trigo. A lo largo del desarrollo del cultivo se producen cambios en la demanda de nutrientes, que en caso de no ser satisfecha, puede resultar determinante en la definición del rendimiento al reducir el ritmo de crecimiento del trigo, particularmente en sus etapas críticas. El análisis del patrón general de absorción y acumulación de nutrientes, muestra que los requerimientos son bajos en las primeras etapas del ciclo, asociado a la reducida cantidad de órganos diferenciados y bajo ritmo de crecimiento. Sin embargo, la tasa de acumulación de nutrientes aumenta marcadamente cuando los cultivos aumentan su área foliar (y la cantidad de nutrientes en los órganos fotosintéticos), debido a los altos ritmos de crecimiento que alcanzan en esos momentos (Figura 44). Una gran proporción del requerimiento total, es frecuentemente absorbida en un lapso relativamente breve de su ciclo, en el que las tasas de desarrollo y crecimiento suelen ser elevadas, esto es en el período prefloración (Figura 44).

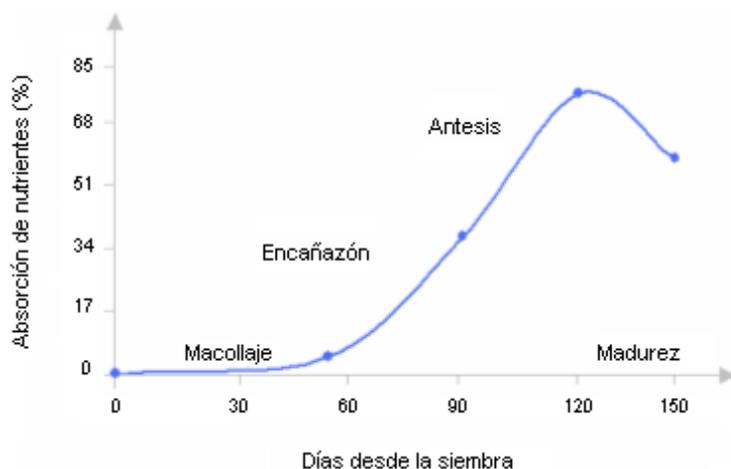


Figura 44. Absorción de nutrientes durante el ciclo del cultivo (Ferrero, 2008).

Los nutrientes muy móviles en la planta, tales como el nitrógeno, describen un patrón característico. Hacia el final de este período de elevado ritmo de crecimiento (floración), la acumulación de nitrógeno en el cultivo alcanza aproximadamente el 80% del total absorbido hasta madurez; luego hay una reducción en los niveles de absorción en postfloración (Figura 44), en coincidencia con una marcada redistribución del nitrógeno dentro de la planta. Los granos en crecimiento constituyen a partir de la etapa indicada el principal destino del

nitrógeno. Sus requerimientos no son satisfechos totalmente por la absorción postfloración y gran parte del nitrógeno acumulado en varios órganos, pero preferentemente foliar es redistribuido (absorbido en prefloración). Prácticamente el 70% del nitrógeno absorbido durante todo el ciclo se encuentra en los granos al momento de madurez fisiológica.

En cultivos creciendo bajo condiciones normales, es común la reducción de la absorción de nutrientes durante las últimas etapas del ciclo, debido a que (1) la disponibilidad del nutriente se hace escasa a partir de floración/inicio de llenado y (2) la habilidad del cultivo para mantener o aumentar la captura del nutriente se reduce, fundamentalmente por la reducción de la tasa de crecimiento y expansión de las raíces.

En el caso de los nutrientes menos móviles en la planta, tales como el potasio, la diferencia fundamental en la dinámica de absorción y partición aparece ligada a la menor removilización del nutriente, desde los restantes órganos hacia los granos (Dreccer *et al.*, 2004).

El *rendimiento potencial* de trigo en la Región Pampeana está condicionado principalmente por las variaciones climáticas, específicamente por las precipitaciones y la radiación incidente y temperatura media durante el período previo a la floración. Esta es la razón por la cual, en Argentina, se obtienen rendimientos potenciales de 5000-6000 kg ha⁻¹ en la zona norte y de 7000-8000 kg ha⁻¹ en la zona sur. Para alcanzar estos niveles potenciales de producción deben optimizarse tanto el manejo de los nutrientes, como el manejo del agua y el control de plagas, malezas y enfermedades. La adecuada nutrición del cultivo permite maximizar la eficiencia de uso de todos los factores de producción (suelo, agua, insumos).

Uno de los métodos de diagnóstico más empleados es el de **balance**, el cual implica conocer los requerimientos nutricionales para alcanzar un rendimiento objetivo (demanda) y la capacidad del suelo para proveer esos nutrientes en la cantidad y el momento adecuado (oferta).

Debido a que la relación entre requerimiento y producción es lineal se han podido establecer tablas de requerimientos nutricionales. Los valores sugeridos para los macronutrientes nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K) según distintos niveles de producción se indican en el cuadro 7. El índice de cosecha (extraído/absorbido) de N y P es elevado, del 65-75%, mientras que para K es mucho menor, 25%. En términos de fertilizante, con rendimientos de 5000 kg ha⁻¹ se exportan del sistema el equivalente a 180 kg ha⁻¹ de urea, 94 kg ha⁻¹ de fosfato diamónico y 46 kg ha⁻¹ de cloruro de potasio. Los requerimientos de nutrientes secundarios (azufre, calcio y magnesio) y micronutrientes (cobre, manganeso, zinc, boro, hierro) se indican en el cuadro 8.

Cuadro 7. Requerimientos y extracción en grano de nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K) para distintos rendimientos de trigo (García, 2010).

Rendimiento	Absorción en planta			Extracción en grano		
	N	P	K	N	P	K
--- kg ha ⁻¹ ---	----- kg ha ⁻¹ -----			----- kg ha ⁻¹ -----		
3000	90	15	57	60	11	14
5000	150	25	95	100	19	23
7000	210	35	133	140	26	32

Cuadro 8. Requerimientos de nutrientes secundarios y micronutrientes del cultivo de trigo para producir una tonelada de grano (García, 2010).

Azufre	Calcio	Magnesio	Cobre	Manganeso	Zinc	Boro	Hierro
----- kg/ton -----			----- g/ton -----				
4.4	3	3	10	70	52	25	137

El análisis de suelo es la herramienta básica y fundamental para determinar los niveles de fertilidad de cada lote. Es importante conocer las características climáticas de la zona, del suelo y su manejo, como así también el manejo del cultivo para definir el plan de fertilización. Para nutrientes específicos y en distintos estados fenológicos del cultivo, los análisis vegetales son herramientas de gran utilidad en el diagnóstico de la fertilización (García, 2010).

3.5.6.2.2. Fertilización y Rendimiento

Cuando se fertiliza un cultivo el objetivo es obtener suficiente producción extra para obtener un beneficio económico por la práctica. En realidad se trata de cubrir supuestas limitantes nutricionales, con la expectativa de que el cultivo pueda expresar todo su potencial genético.

Por lo tanto la estrategia de fertilización puede buscar alguno de estos objetivos:

- Criterio económico: obtener el máximo beneficio económico de la práctica. Es el razonamiento habitual de un arrendatario de corto plazo y lo mide como \$ retornado/\$ invertido.
- Criterio de reposición: reponer los nutrientes que extrae el cultivo. Aquí se debería terminar la campaña con el mismo nivel de nutrición química en el suelo que había antes de realizar el cultivo.
- Criterio de recuperación: restablecer un determinado nivel de algún nutriente en el suelo, buscando corregir deficiencias genéticas del suelo o malos manejos anteriores.

Además es conveniente fertilizar la rotación, buscando una estrategia de fertilización multianual, que contemple la extracción de nutrientes por los cultivos, reponiendo estos en aquellas especies que mejor respondan a la práctica.

Por otro lado, se debe tener en cuenta que el fertilizante que se aplica al suelo debe primero pasar a una forma que esté disponible para el cultivo, no todo el fertilizante utilizado estará disponible ya que puede volatilizarse, lixiviarse a capas fuera del alcance de las raíces, precipitar con algún compuesto del suelo, fijarse fuertemente a los coloides, ser absorbido por microorganismos del suelo, etc. Además debe estar disponible en el momento en que el cultivo necesita absorberlo.

Del total de nutrientes que están disponibles para el cultivo no todos son absorbidos ya que pueden no ser interceptados por las raíces, o alguna restricción a la transpiración puede limitar la absorción de los nutrientes que ingresan a la planta por flujo masal (Miguez, 2004).

Relación entre el rendimiento y la aplicación de fertilizante.

La figura 45 representa la relación entre el rendimiento de grano y la dosis aplicada. Esta figura es la representación gráfica más común de los resultados de experimentos de fertilización, y aunque no permite determinar las causas involucradas en las respuestas al agregado de un fertilizante, brinda herramientas para un análisis económico de la práctica.

A partir de esta relación puede establecerse la eficiencia agronómica o de respuesta del cultivo a la fertilización. La misma representa para cada dosis la relación entre el incremento en la biomasa producida respecto al testigo y la dosis de nutriente aplicado (Figura 45).

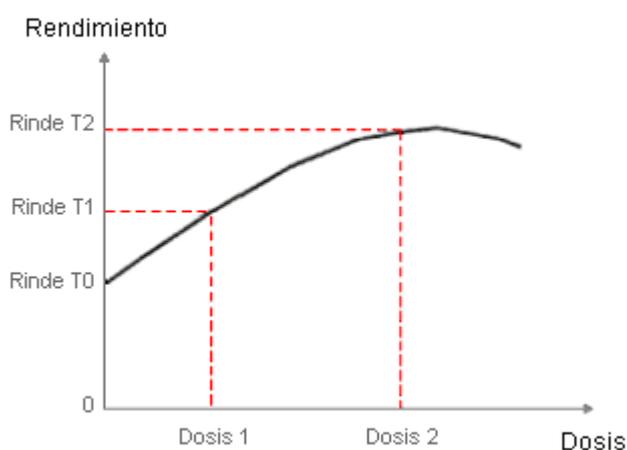


Figura 45. Relación hipotética para el cultivo, entre el rendimiento de grano y la dosis de fertilizante aplicada. Las líneas indican el nivel de rendimiento alcanzado para dos dosis de fertilizante. (Maddoni *et al.*, 2004).

Debido a que la respuesta del rendimiento al agregado de un insumo puede ser descrita mediante la ley de rendimientos decrecientes, la eficiencia de respuesta disminuye con el incremento de la dosis (comparar las variaciones de rendimiento respecto al testigo producidas por el agregado de la dosis 1 y 2).

Finalmente, como se mencionara anteriormente, este tipo de función permite realizar una aproximación económica a la práctica de la fertilización, ya que conociendo los precios de los insumos (fertilizante, costos variables asociados a esta práctica) y productos (precio del grano, bonificación por calidad) podría establecerse la dosis óptima económica.

Lamentablemente las funciones aquí descritas presentan una gran variabilidad asociada al clima y al sitio. Por lo tanto, cobran mayor importancia como herramientas de análisis post-campaña que como instrumento con el cual decidir la aplicación de un fertilizante (Maddonna *et al.*, 2004).

La disponibilidad de nutrientes, principalmente nitrógeno y fósforo, afecta la producción de biomasa y rendimiento del cultivo a través de, (1) alteraciones del crecimiento de las hojas y la duración del área foliar, es decir, el tamaño y actividad de las *fuentes* de fotoasimilados; (2) cambios en la cantidad y tamaño de órganos vegetativos y reproductivos; es decir, del tamaño y cantidad de *destino* de los fotoasimilados (Dreccer *et al.*, 2004).

En la región triguera argentina, los nutrientes generalmente deficientes son el N y el P. A continuación se describirán estos dos nutrientes por su mayor importancia en la definición del rendimiento en trigo.

Nitrógeno (N): cuando es deficiente se ve afectado el ritmo de crecimiento del cultivo, pudiendo generar un menor IAF, si el área foliar no llega a interceptar el 95% de la radiación incidente durante el crecimiento de las espigas, el número de granos/m² disminuirá por menor disponibilidad de fotoasimilados para las espigas (disminuye la tasa fotosintética). Una deficiencia de nitrógeno puede reducir el rendimiento, a través de una menor eficiencia de conversión de la radiación interceptada en materia seca, y ante igualdad de peso de espigas una planta deficitaria en N fijará menos granos que una que satisface sus requerimientos, afectándose así el factor de fertilidad (granos g⁻¹ PSE). Las carencias de N desencadenan, entonces, mecanismos que reducen el n° de granos y una menor provisión de fotoasimilados a las espigas.

Falta de N hacia finales del macollaje no producen caídas en el rendimiento, si pasado el período de estrés el cultivo supera el IAF crítico al principio del período de encañazón y puede mantener un alto ritmo de crecimiento durante la formación de las espigas.

Dado que durante la encañazón la tasa de absorción de N, P, K y S es superior a la tasa de crecimiento del cultivo, es decir que se produce una concentración de estos nutrientes, principalmente en hojas, vainas y tallo, los que luego serán traslocados al grano durante el

llenado; nuestra estrategia de fertilización nitrogenada debe apuntar a que la disponibilidad de N sea máxima en este período.

En el caso de tener una mayor disponibilidad de nitrógeno en estado vegetativo del trigo, tendríamos un aumento en el área foliar por vástago, aumento en el número y supervivencia de macollos dando más espigas m^{-2} , una mayor duración del área foliar debido a un retraso en la senescencia de las hojas, como así también incremento en la relación tallo/raíz, ya que aumenta más la biomasa aérea que la radical.

Así una elevada disponibilidad de N al principio del ciclo del cultivo puede llegar inclusive a deprimir el rendimiento, en zonas semiáridas y en años secos, por promover un mayor consumo de agua del suelo durante el macollaje, llegando al período crítico con menor disponibilidad hídrica.

A fin de macollaje, el trigo ha diferenciado las espiguillas por espigas, estas tiene un tamaño reducido, y hasta este estadio la necesidad de N es baja, pero a partir del momento en que el cultivo comienza a encañar (encañazón) y por ende aumenta significativamente el crecimiento y comienza la diferenciación de las flores dentro de las espiguillas, se inicia una competencia por N entre la espiga que se está formando (y determinando su producción potencial de granos) y la caña que se está alargando, en consecuencia el ritmo de absorción de N se hace exponencial (aumenta la demanda de N) y el nutriente debe estar disponible en la solución del suelo para no limitar el rendimiento; habiéndose acumulado el 80% del nitrógeno absorbido hacia floración (Figura 46). El rendimiento potencial se logrará si el cultivo intercepta toda la radiación incidente a principio de encañazón (comienzo del período crítico) y no hay deficiencias hídricas ni nutricionales durante el período de crecimiento de las espigas.

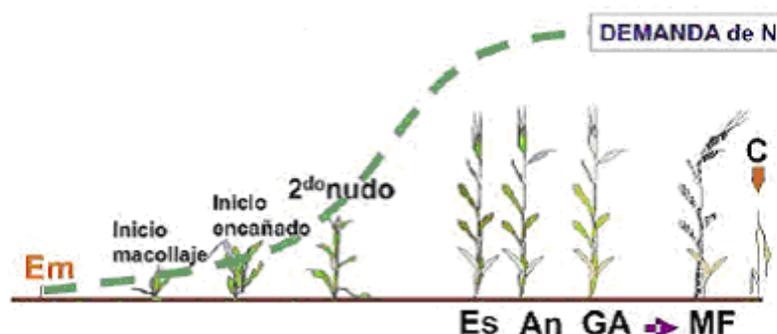


Figura 46. Etapas ontogénicas en relación a la curva de demanda de N del trigo (Em = emergencia, Es = espigazón, An = anthesis o floración, GA = grano acuoso, MF = madurez fisiológica, C=cosecha); (García Lamothe, 2009).

Teniendo en cuenta, que el nitrógeno debe estar disponible en el período de encañazón, una de las estrategias usadas para tal fin es la fertilización fraccionada, colocando parte de la

dosis en el momento de siembra, por lo general con 20 a 30 kg de N ha⁻¹ basta para asegurar que el nutriente no afecte la implantación del cultivo y no debería aplicarse más de 60 kg de N ha⁻¹ en etapas tempranas del cultivo y la otra parte completando la dosis hacia fines de macollaje (Ferraris, 2009).

Sin embargo la falta de agua en el suelo, si no se pronostica lluvia en el corto plazo, es una limitante para esta práctica, y por otro lado, si a mediados del macollaje (Z2.5) hay pocos macollos (menos de 120/metro lineal) con 3 hojas o más formadas, conviene adelantar la fertilización para fomentar la aparición de nuevos macollos y asegurar buen número de espigas. El N a fin del macollaje aumenta la supervivencia de los macollos, ya que si hay escasez del mismo morirán más macollos de lo habitual sin producir espigas. Dependiendo de las condiciones del año y el cultivar, hasta Z3.2 (dos nudos visibles) el N es usado rápidamente en trigo. Pasado ese estado cae el impacto de la fertilización sobre el rendimiento en grano y es mayor su efecto sobre el % de proteína del grano. Condiciones de clima fresco y húmedo pueden prolongar la absorción de N más allá de floración pero no es lo usual.

Concluida la floración (Z7.0) empieza el llenado del grano y disminuye la absorción de N (Figura 46); (García Lamothe, 2009).

También se debe tener en cuenta el tiempo de liberación de los nutrientes por parte del fertilizante utilizado, el nitrato de amonio genera una disponibilidad inmediata aún en condiciones limitantes de humedad edáfica, la urea debe primero hidrolizarse en el suelo y ser transformada en nitrato para ser absorbida por el cultivo, proceso que con baja temperatura y humedad, puede tardar más de 30 días, pudiendo limitar la disponibilidad de N para el trigo si aplicamos urea al macollaje, existe la opción de reemplazar la urea por fertilizantes nitrogenados foliares, con muy buenos resultados ya que se pueden aplicar hacia fines de macollaje, son absorbidos directamente por las hojas en forma amoniacal y se integran rápidamente a las cadenas carbonadas para formar aminoácidos por lo que tienen una eficiencia 5 a 6 veces mayor por unidad de N que los fertilizantes aplicados al suelo.

Como se mencionó anteriormente, es frecuente realizar las recomendaciones de fertilización utilizando el balance de nitrógeno del cultivo. En función del rendimiento objetivo se determina la demanda de N disponible que debería tener el cultivo y se deben medir los kg ha⁻¹ de N contenido en los nitratos en los primeros 60 cm de suelo (análisis de suelo). Así se deberán agregar los kg de N necesarios para llegar a una oferta cercana a los 120 kg de N ha⁻¹ para un rendimiento objetivo de 40 qq ha⁻¹.

Los modelos de simulación de crecimiento y desarrollo de cultivos como el CERES wheat (DSSAT) agregan el factor climático y en función a la probabilidad de ocurrencia de varios escenarios, el modelo simula fotosíntesis y predice la probabilidad de respuesta a la fertilización nitrogenada.

Por otra parte, la disponibilidad de N afecta su concentración en el grano, interviniendo así en la determinación del contenido proteico, principal determinante de la calidad industrial del grano cosechado (Miguez, 2004).

La incidencia del N sobre rendimiento y contenido de proteína en el grano (calidad), hacen que su manejo sea estratégico según el objetivo de producción del cultivo. Por otra parte, ambos factores suelen comportarse como antagonicos. Así, la obtención de rendimientos elevados trae como consecuencia bajos contenidos proteicos. Esto puede paliarse al menos en parte con un manejo planificado de la fertilización nitrogenada, destinado a ajustar dosis de aplicación que aporten N en cantidad suficiente para cubrir los requerimientos de rendimiento y contenido de proteína. Otra estrategia apropiada puede ser la aplicación particionada del nutriente, en los momentos más oportunos para aumentar los rendimientos (aplicaciones tempranas) e incrementar su concentración en el grano (mediante aplicaciones más cercanas al período reproductivo; Cuadro 9); (Ferraris, 2009).

Cuadro 9. Algunas estrategias de fertilización nitrogenada (García, 2010).

Momento	Fracción	Producto	Aplicación	Objetivos agronómicos
Siembra	1°	Sólido	En línea	Implantación y rendimiento
Macollaje	2°	Sólido	Al voleo	Rendimiento y calidad
		Líquido	Chorreado	
		Líquido	Pulverizado	
H. Bandera Pos Antesis	3°	Líquido	Foliar	Calidad y rendimiento

Fósforo (P): participa en la división y el crecimiento celular, desarrollo radicular, maduración y calidad de los granos. Interviene en procesos vitales para las plantas como la fotosíntesis, la glucólisis, la respiración y la síntesis de ácidos grasos. Constituye partes relevantes de los ácidos nucleicos, fosfolípidos, coenzimas NAD y NADP y es componente esencial del ATP. Contribuye a la absorción y al aumento de la disponibilidad de otros nutrientes macro, meso y micro que también poseen funciones específicas que permiten maximizar los rendimientos de los cultivos.

Al principio de la vida vegetativa del trigo, el fósforo favorece mucho el desarrollo de las hojas, y beneficia también notablemente el desarrollo radicular; también es un correctivo del nitrógeno en el sentido de que da más rigidez a la planta; el cultivo resiste más las heladas; así como el nitrógeno retrasa la maduración, el fósforo la anticipa.

El trigo deficiente en fósforo es más sensible al estrés y a las enfermedades. Las plantas deficientes tienden a mostrar un verde más oscuro; el macollaje se reduce, el

crecimiento y la maduración del cultivo se demora. Cuando la deficiencia es severa se puede observar marchitamiento en las puntas de las hojas y coloración rojiza en hojas basales (González Anta, 2005).

El diagnóstico de la fertilización fosfatada, se basa en el análisis de muestras de suelo del horizonte superficial utilizando un extractante adaptado al pH de los suelos del área en evaluación. En la Región Pampeana, en general debido al pH neutro (o cercano) de los Molisoles, el extractante utilizado es Bray 1, ajustando la calibración correspondiente para diagnosticar la fertilización fosfatada de trigo en distintas áreas de la región. Habitualmente, el diagnóstico se basa en el establecimiento de un valor crítico de P extractable en ppm según el método de Bray 1. La dosis recomendada depende del nivel de P extractable, del rendimiento esperado, de la relación de precios (grano-fertilizante) y del criterio de recomendación. Respecto de este último hay dos alternativas: el de suficiencia y el de reconstrucción y mantenimiento. El criterio de suficiencia pretende satisfacer los requerimientos del cultivo a implantar, mientras que el de reconstrucción y mantenimiento, también incluye aportes para mejorar el nivel de P disponible en el suelo, como se mencionó anteriormente (Maddonni *et al.*, 2004). Según muchos ensayos podemos tomar un umbral medio de respuesta de 18 ppm, medidos en los primeros 20 cm de suelo (según zonas y rendimiento esperado, puede variar entre 12 y 20 ppm), cuanto menor provisión de P tenga el suelo la respuesta a una misma dosis de fertilizante será mayor y la probabilidad de respuesta económica también lo será. En el cuadro 6 figuran los requerimientos y extracción de P para diferentes rendimientos (Miguez, 2004).

Bajo una perspectiva económica, al elaborar un árbol de decisiones, se deben incluir al menos 3 ramas: dos, de fácil elección, cuando el nivel es muy bajo, menos de 12 ppm de Bray 1, o muy alto, más de 18-20 ppm de Bray 1. El primer caso indica que no podremos obviar la fertilización con fósforo, ya que se arriesga de poner en juego la rentabilidad futura. El camino del medio es el que genera más incertidumbres al decidir una fertilización. Si no se aplica nada y había una deficiencia, el conflicto es perder rendimiento, y por ende dinero. Si se aplica y no hay respuesta se afecta aumentando el costo de producción, si bien, no se pierde debido a su baja movilidad en el suelo (efecto residual) quedando para el cultivo siguiente (ej: soja) se demora el recupero del gasto.

El P debe ser aplicado al momento de la siembra y la forma más eficiente es hacerlo en la línea de siembra, preferentemente con máquinas que dispongan el fertilizante al costado de la línea de semillas (Melgar, 2009).

En conclusión la fertilización busca neutralizar posibles deficiencias nutricionales del cultivo para no limitar la expresión de su potencial genético, pero el rendimiento final es el resultado de la interacción de muchos factores lo que determina que siempre exista un cierto grado de incertidumbre respecto del resultado (Miguez, 2004).

3.5.6.2.3. Efecto de la Fertilización sobre el Consumo de agua

En la región triguera semiárida, gran parte del ciclo del cultivo, incluyendo el período crítico de crecimiento de las espigas, depende principalmente del agua almacenada al momento de la siembra. En estas condiciones, las variedades y prácticas de manejo de cultivo que mejoren el aprovechamiento del agua almacenada en el perfil del suelo, mejorarán la producción de granos.

El cociente entre la producción, en materia seca ó rendimiento en grano, y la evapotranspiración del cultivo se denomina eficiencia de uso del agua (EUA). El consumo ó necesidad de agua real es el valor de evapotranspiración del cultivo (ETc) acumulada a lo largo de su ciclo de crecimiento y desarrollo en las condiciones ambientales imperantes.

La EUA de los cultivos es modificada por diversas prácticas de manejo tales como la rotación, el sistema de labranza, el riego, la fertilización, las variedades o híbridos, la fecha de siembra y otras prácticas.

En general, la fertilización del cultivo presenta un impacto positivo sobre la EUA atribuido a una mejora en el crecimiento y en el rendimiento a causa de la mayor eficiencia fotosintética, como así también por incrementar la transpiración y disminuir la evaporación directa desde el suelo.

Teniendo en cuenta la importancia de hacer un uso eficiente del agua, la cual es el recurso más escaso para la producción de los cultivos en la región de Río Cuarto, es factible suponer que la fertilización modifica el aprovechamiento del agua por el cultivo de trigo. De esta manera, resulta necesario evaluar y cuantificar los efectos de la fertilización sobre la producción, el consumo y la eficiencia de uso del agua del cultivo de trigo.

Los resultados encontrados indican que durante el crecimiento de las espigas, el cultivo dispuso de una buena disponibilidad de agua en el suelo, lo cual explica los altos rendimientos obtenidos. El contenido edáfico de agua, desde etapas tempranas del desarrollo, fue menor para la condición con fertilización, lo cual se explicaría por el mayor consumo del cultivo. Por ello, el consumo de agua se incrementó levemente por efectos de la fertilización, lo cual se debería al aumento de la producción de materia seca. Este incremento del consumo de agua explica, en parte, el mayor rendimiento del cultivo.

La proporción de la ETc representada por la evaporación directa del suelo disminuyó y la representada por la transpiración del cultivo aumentó a causa de la fertilización, lo cual explicaría en mayor medida el incremento de rendimiento.

El mayor crecimiento y rendimiento del cultivo, a causa del aumento de la transpiración y de la eficiencia fotosintética, y el bajo incremento del consumo de agua, probablemente es lo que explica la mayor EUA del cultivo con fertilización (Figura 47); (Pergolini *et al.*, 2004).

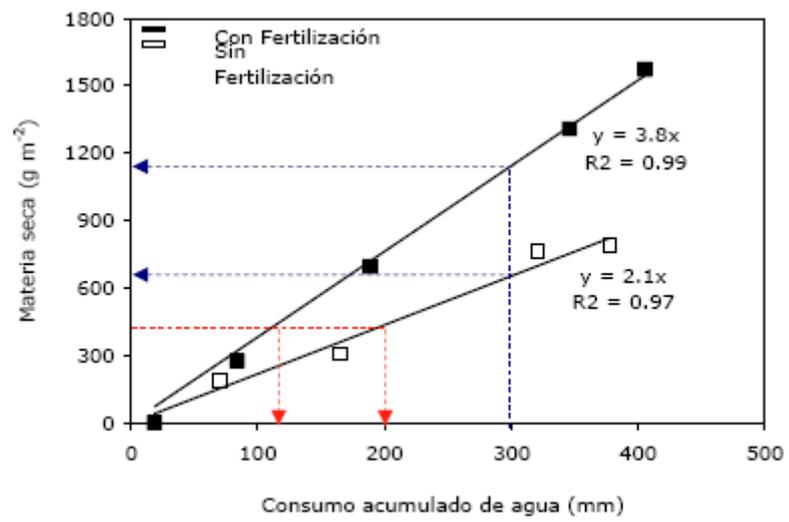


Figura 47. Consumo acumulado de agua (ETc) y producción de materia seca aérea del cultivo de trigo (Pergolini *et al.*, 2004).

3.6. CALIDAD DEL GRANO DE TRIGO

Los requerimientos de los granos de un lote particular de trigo estarán determinados por el mercado y el producto final que la industria desee obtener. El concepto de calidad es variable, ya que depende del criterio especificado con relación al mercado y la industria que utilice dichos granos y, además es dinámico, ya que se modifica en el tiempo con los distintos usos y necesidades de cada región o país, que puede cambiar de acuerdo a nuevos conocimientos o criterios de la evaluación (Savin y Sorlino, 2004).

Para definir calidad es necesario ubicarnos en algún eslabón de la cadena agroalimentaria del trigo. Desde esta perspectiva, la calidad es la capacidad que tiene el producto de satisfacer las necesidades de los consumidores o usuarios del mismo. Para el productor agropecuario (eslabón primario de la cadena), un trigo de calidad será aquel que le permita alcanzar altos rendimientos y mayores márgenes de ganancia. Para la industria molinera, las propiedades evaluadas serán por ejemplo, rendimiento en la molienda, peso de 1000 granos, cenizas en grano entero, etc. Desde el punto de vista de la calidad industrial o panadera, los atributos más importantes a tener en cuenta son el contenido de proteínas del trigo, gluten húmedo, propiedades reológicas de las masas medidas por alveógrafo, farinógrafo y ensayo de panificación (es en esta calidad que haremos hincapié); (Equipo del Proyecto Fertilizar, 2010).

La *interacción* entre los distintos componentes que conforman los granos (proteínas, carbohidratos y lípidos), es lo que determina finalmente la calidad para el uso final que se le quiere dar a los granos.

La curva de crecimiento de un grano de trigo, como se vio anteriormente, tiene típicamente forma sigmoideal (Figura 48).

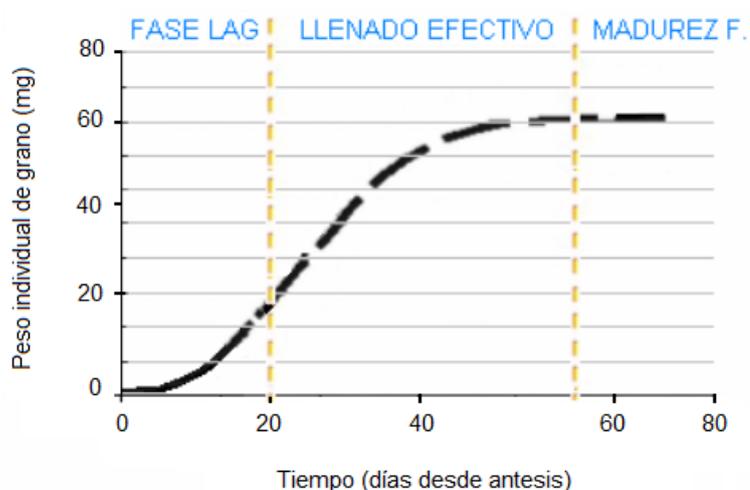


Figura 48. Crecimiento de granos, detallando las distintas etapas del llenado de grano (Ferrero, 2008).

Durante la primera fase (lag) se crean los sitios donde se acumulara almidón y proteínas. Este período se completa aproximadamente en 10 a 20 días (aunque este valor, al igual que otros, depende de las condiciones ambientales, principalmente de la temperatura). Es un período de actividad mitótica, durante el cual el crecimiento en volumen del grano resulta en especial por el influjo del agua y la principal actividad (desde el punto de vista del posterior llenado del grano) es la multiplicación de células endospermáticas. Esta etapa es relativamente importante ya que el número de células endospermáticas que aquí se producen, luego se encuentra estrechamente relacionado con el peso final de los granos.

La segunda fase, es el período de llenado efectivo de los granos, que al comienzo (10-15 días después de la floración) se superpone con la primera fase y se extiende por unos 25-35 días. En este período se sintetiza y acumula la mayor cantidad de almidón y los distintos tipos de proteínas.

Por último, la tercera fase comienza con la madurez fisiológica y se extiende por un tiempo variable en función del porcentaje de humedad con el que se pretende cosechar (que depende fundamentalmente del balance entre costo de secado y riesgos de pérdida de cosecha). Normalmente, en madurez fisiológica los granos de trigo poseen alrededor del 37% de agua.

Acumulación de proteínas: conocer el patrón de acumulación de los distintos tipos de proteínas, implicaría beneficios tangibles para tratar de manipular el valor nutricional de los granos o los usos finales de los mismos (Figura 49). La acumulación de proteínas en los granos tiene también un patrón sigmoideal, dependiendo del genotipo, disponibilidad de nitrógeno y la temperatura. Consecuentemente, es difícil saber cuanta proteína, debe contener un grano típico de trigo, pero generalmente se encuentra entre 3 y 7 mg.

Las proteínas metabólicas son las primeras en acumularse, albúminas y globulinas comprenden alrededor del 90% del total de las proteínas en los primeros 10 días después de antesis; a madurez fisiológica sólo representan aproximadamente 20-30% del total de las proteínas. Esto ocurre porque aumenta la síntesis de las proteínas de reserva, que en madurez representan el 70-80% del total de las proteínas. Con relación a la determinación de la calidad panadera es importante destacar que los distintos tipos de proteínas de reserva se depositan en distintos momentos durante el llenado de los granos, por ejemplo, las gliadinas son las primeras proteínas de reserva en depositarse y aparecen en pequeña proporción alrededor de los 5 a 10 días después de la floración, ya que representarían el 10% de la cantidad total en madurez fisiológica. Las gluteninas son detectables alrededor de 20 días después de la floración (Slafer *et al.*, 2004).



Figura 49. Destinos del trigo según contenido en proteínas (Equipo del Proyecto Fertilizar, 2010).

3.6.1 CALIDAD INDUSTRIAL.

La particularidad que presentan las proteínas de reserva en trigo, es formar el gluten, que es esencial para establecer su calidad panadera. El gluten se encuentra conformado principalmente por las gliadinas y las gluteninas. Las *gliadinas* son de menor peso molecular y son las responsables de conferir extensibilidad a las masas, su consistencia es similar a la de la miel. En contraste, las *gluteninas* son de mayor peso molecular, confieren la fuerza a la masa y su consistencia es similar a goma dura. El balance entre ambos componentes determina también, junto con el porcentaje total de proteínas, que la masa tenga las propiedades ideales para la panificación. Cuando el balance, entre fuerza y elasticidad es óptimo, la masa resultante de la mezcla no requiere excesiva energía de mezclado, pero es lo suficientemente fuerte para atrapar las burbujas de gas, que se expandirán durante el cocido del pan y podrán mantenerse separadas para dar, como resultado, un volumen de pan alto. Si la relación gliadinas/gluteninas es baja, la masa es excesivamente fuerte y relativamente poco extensible. El resultado es una masa que requiere mucha energía para mezclar y por lo tanto, mayor costo. Las masas que provienen de harinas con una relación alta de gliadinas/gluteninas requieren energía de mezclado muy baja, resultando una masa débil. Además de resultar una masa pegajosa y de difícil manejo.

Por otra parte es importante establecer que la composición de las proteínas se encuentra fundamentalmente determinadas por el genotipo. De hecho, la composición de las proteínas del gluten se utilizan para identificar los cultivares, de un modo similar que las huellas digitales se utilizan para identificar a los humanos.

La panificación experimental es el análisis más representativo de la calidad industrial de un trigo ya que es una prueba directa, en pequeña escala, donde se evalúa la aptitud de las harinas para formar un pan de buenas características (Savin y Sorlino, 2004).

3.6.2 FACTORES QUE AFECTAN LA CALIDAD.

El mejoramiento de la calidad en trigo puede ser una estrategia interesante para acceder a nichos de mercado con sobrepuestos que mejoren la rentabilidad del cultivo (Equipo del Proyecto Fertilizar, 2010).

Genotipo: la elección del genotipo a sembrar determina en gran medida el uso final del producto y el mercado en el que el producto podrá ser comercializado. Por ejemplo, la textura o tipo de endosperma, que permite clasificar a los trigos en blandos o duros, se encuentra fuertemente gobernada por el genotipo. Generalmente, los trigos duros tienen mayor rendimiento de harina y mayor porcentaje de proteínas que los trigos blandos. Las harinas provenientes de los trigos blandos son preferidas para galletitas y tortas, mientras que las provenientes de trigos duros son utilizadas para pan.

Cuando se comparan diferentes genotipos de un mismo grupo de calidad (por ejemplo trigos duros) habitualmente se encuentra una relación negativa entre el rendimiento y porcentaje de proteínas. De hecho, no resulta infrecuente encontrar en la literatura evidencias de que los cultivares más modernos de mayor rendimiento potencial (y real) tenga menor porcentaje de proteína (Savin y Sorlino, 2004).

Como se dijo anteriormente el genotipo influye de gran manera sobre la cantidad y sobre todo la calidad de las proteínas que posee el grano. Se marcan diferencias en la capacidad potencial para acumular nitrógeno (N) dentro del grano y en las estrategias de acumulación y removilización del N en la planta. Los genotipos pueden presentar variaciones en las proporciones relativas de proteínas gliadinas/gluteninas, lo que está directamente relacionado con la cantidad de gluten a formarse y con las características viscoelásticas del mismo. Estas diferencias dan lugar a la clasificación de las variedades en grupos de calidad (Seghezzo, 2007).

Factores ambientales: dos de los factores ambientales que pueden alterar la cantidad y la composición de las proteínas de modo más notorio son la *disponibilidad de nitrógeno* (N) y las *altas temperaturas* durante el llenado de los granos (Savin y Sorlino, 2004).

Dentro del manejo de la fertilización nitrogenada, es muy importante tener en cuenta las interacciones entre N disponible en el suelo y rendimiento. Es posible describir tres fases en esa relación (Figura 50).

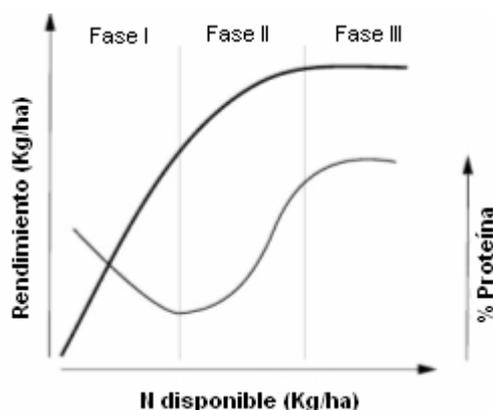


Figura 50. Relación entre rendimiento y porcentaje de proteínas según disponibilidad de N en el suelo (Equipo del Proyecto Fertilizar, 2010).

Con una reducida oferta de N disponible en el suelo, incrementos en la disponibilidad de N (fertilización) producen aumentos en el rendimiento y caídas en el porcentaje de proteínas de los granos, comúnmente denominado *efecto de dilución*. Luego, en una segunda fase, aumentos en los niveles de N en el suelo producen incrementos tanto en el rinde como en el porcentaje de proteína en grano. Sin embargo, los incrementos logrados por unidad extra de nutriente agregado, son decrecientes; y el N aplicado “excedente”, si no se pierde del sistema, puede ser absorbido por el cultivo y es el que va a aumentar la cantidad de proteínas en el grano. En la última fase, de estabilización, las variaciones en el rendimiento y el contenido de proteínas del grano fluctúan escasamente ante cambios en la oferta edáfica de N (Equipo del Proyecto Fertilizar, 2010).

La aplicación tardía de N (durante el encañazón) es una de las estrategias de manejo más certera para mejorar el porcentaje de proteínas de un cultivo de trigo. Se modifica claramente la disponibilidad de N por la fuente (hay más N absorbido o disponible en el suelo para ser absorbido), y aumenta proporcionalmente la disponibilidad de N que puede ser incorporado como proteínas en los granos. Además, este aumento de proteína hace que se incremente la fuerza de la masa (Savin y Sorlino, 2004).

Generalmente esta aplicación tardía de N se da en aquellos sistemas de altos niveles tecnológicos, en donde es posible agregar N a través del riego (fertirrigación).

También, además del N, se debe tener en cuenta que el agregado de azufre (S) a través de la fertilización permite mejorar el contenido de éste elemento en las proteínas estructurales del grano de trigo. El S actúa estabilizando la estructura de las proteínas, característica que está relacionada positivamente con el volumen de la masa panificable. Existe una relación lineal y positiva entre el contenido porcentual de S en el grano y la fertilización azufrada.

Antes de pensar en fertilizar para calidad del grano es necesario evaluar con certeza la posibilidad concreta de comercializar trigos diferenciados con sobrepuestos que generen un mejor resultado económico de la actividad (Equipo del Proyecto Fertilizar, 2010).

El otro factor ambiental que altera la cantidad y la composición de las proteínas en el grano del trigo, es la ocurrencia de altas temperaturas durante el llenado de los granos, cuando estas ocurren frecuentemente reducen el rendimiento, esto se da principalmente porque la acumulación de almidón se reduce con aumentos de la temperatura y la acumulación de proteínas también se reduce pero con menor sensibilidad que el almidón, por lo tanto, aumentos en la temperatura durante el llenado de los granos se traducen en incrementos del porcentaje de proteínas. Esto significa un aumento en la calidad de los granos en términos de la fuerza de la masa en el caso del trigo para producir pan. Sin embargo, cuando los eventos de altas temperaturas en el llenado de granos alcanzan valores elevados entre 33 y 40 °C de máxima diaria aun por pocos días, la relación positiva entre porcentaje de proteína y fuerza de la masa no funciona y puede llegar a ser negativa. En muchos genotipos el aumento de la temperatura de este tipo provoca aumento en la relación gliadinas/gluteninas, ya que las síntesis de gliadinas se afecta en menor proporción que la de gluteninas (Savin y Sorlino, 2004).

También existen numerosos estudios sobre el efecto del déficit hídrico y las altas temperaturas sobre la deposición de almidón y proteínas durante el llenado de los granos; Conxita, (1998) observó que cuando las temperaturas exceden los 30 °C, o cuando se produce un déficit hídrico durante el llenado de los granos, se afecta más la deposición de almidón que la de proteínas; ello sería a consecuencia de que la deposición de proteínas es más rápida y corta que la del almidón, y que las altas temperaturas y el déficit hídrico al reducir el número de días de la etapa de llenado de granos, afecta más la deposición de almidón que la de proteína. Estos resultados explicarían porque en España durante 1995, el año más seco del siglo, los trigos tuvieron un contenido excepcionalmente alto de proteínas (Conxita, 1998).

Si bien resulta bastante difícil obtener un mayor precio por trigo de calidad, vender el trigo discriminado por calidad es una importante asignatura pendiente, como dijéramos anteriormente, podemos tener una modificación en el tenor de proteína en el grano esperable como efecto de una fertilización nitrogenada tardía en el cultivo (encañazón), esta práctica resulta levemente rentable, en especial para corregir deficiencias de proteínas en cultivos donde se esperan altos rendimientos. La ecuación económica puede cambiar drásticamente si logramos un sobreprecio razonable por trigo de mayor calidad (Miguez, 2004).

4. DISCUSIÓN

Los conocimientos que actualmente se tienen sobre la ecofisiología del trigo no son completos, existen temas tales como: I) la función de los macollos tardíos, II) la competencia por recursos durante las fases de encañazón-espigazón, III) las diferencias en la duración de las etapas entre emergencia-floración de cultivares de ciclos cortos y largos, y IV) la duración del área foliar verde en el período de llenado de granos, que todavía no han sido muy bien clarificados necesitándose de un mayor estudio y que son motivo de discusión.

I) En el caso de la función de los macollos de formación tardía durante la etapa final del macollaje e inicio de encañazon, Rawson y Gómez Macpherson (2001) indican que lo normal es que un 30 a 50% de los macollos tardíos sean poco productivos, o improductivos, los cuales por quedar relegados bajo la vegetación, producen espigas pequeñas y en muchos casos no completan su madurez. Mientras que Evans (1975) indica que estos macollos siguen manteniendo la capacidad de realizar una actividad integrada, de modo que tanto los nutrientes como los carbohidratos pueden ser inducidos a trasladarse entre vástagos adyacentes cuando se presentan condiciones adversas. De esta manera los macollos tardíos, aunque no lleguen a completar su desarrollo, pueden resultar valiosos para asegurar un suministro continuado de nutrientes a los tallos que tienen espigas durante los últimos estadios de desarrollo.

Si bien es cierto que una gran cantidad de estos macollos tardíos mueren y los que sobreviven prácticamente no producen granos, el aporte de carbohidratos y nutrientes que brindan a los vástagos con espigas desarrolladas completamente, es de suma importancia ante la presencia de un estrés y de manera indirecta están contribuyendo en gran medida al rendimiento.

II) También es importante comprender apropiadamente, la competencia por recursos que se genera en la última parte de la encañazón y principio de espigazón (primeros 20 días del período crítico) entre el tallo y la espiga, ya que ambos órganos crecen en forma coetánea. Según Miralles (2004), esta competencia es un aspecto crucial para el crecimiento de la espiga, debido a que es el órgano de mayor importancia en términos de rendimiento y una mayor partición de asimilados hacia las espigas, se traducirá en un mayor número de granos al momento de la cosecha; Evans (1975) señala que el crecimiento del tallo puede competir con el de la espiga cuando las condiciones son limitantes.

La competencia citada en el párrafo anterior, comienza cuando ambos órganos empiezan a crecer juntos, y si las condiciones para el crecimiento y desarrollo del cultivo son limitantes la competencia entre estos será mayor, destinando la planta menores asimilados a la espiga reduciendo así el número de granos y por ende el rendimiento.

III) En cuanto a las diferencias en la duración de las distintas etapas entre emergencia y floración de los materiales de ciclos cortos y largos, según Miralles *et al.* (2006) fueron debidas a cambios en la sensibilidad al fotoperíodo, siendo ésta mayor en los trigos de ciclos largos. Resulta importante también tener en cuenta lo citado por Slafer *et al.* (2004) donde la denominación de ciclo largo y ciclo corto de cultivares comerciales, es en función a una determinada fecha de siembra y lugar geográfico, lo cual define el fotoperíodo y las temperaturas vernalizantes a las que estará expuesto el cultivar. En condiciones diferentes a éstas, la duración de los ciclos podría verse modificada en respuesta al fotoperíodo o vernalización, y que un cultivar sea más largo que otro en un ambiente particular no implica que lo sea también en otras condiciones.

Por lo tanto la utilización de cultivares con mayor o menor sensibilidad al fotoperíodo es una herramienta a tener en cuenta para evitar que el período crítico coincida con condiciones ambientales desfavorables y el rendimiento no se vea afectado, por ejemplo la utilización de cultivares con mayor sensibilidad al fotoperíodo (ciclo largo) para evitar heladas tardías en la etapa de floración, donde el trigo va a necesitar de días más largos para poder florecer con respecto a la duración de los días donde es probable que se den heladas; pero para que esto ocurra se deben respetar las fechas de siembra y lugar geográfico del cultivar, de tal manera que la respuesta al fotoperíodo sea la adecuada y la floración se dé en el momento más apropiado, es decir que el cultivar de ciclo largo se comporte como tal.

IV) Respecto del rol de la duración del área foliar verde durante el período de llenado de granos, se conoce que en condiciones normales la fotosíntesis de las hojas entre floración y madurez fisiológica es la principal fuente de asimilados para el llenado de los granos, pero en el trigo es posible que los fotoasimilados de reserva que se encuentran en el tallo sean removilizados a los granos, según Slafer *et al.* (2003) hasta un 30% del peso de los granos puede ser aportado por la removilización y es poco probable que limitaciones en la capacidad fotosintética puedan afectar de manera importante al peso de los granos. Por el contrario, Evans (1975) señala que estas reservas proporcionan menos del 10% del rendimiento de grano final. Ambos autores coinciden que la removilización de reservas puede incrementarse en la medida que la fotosíntesis se vea limitada por sequías u otros inconvenientes.

Así, se puede interpretar que la importancia de la duración del área foliar verde durante el período de llenado de granos depende en gran medida de las condiciones del cultivo previas a dicha etapa y si éste fue capaz de acumular las suficientes reservas como para poder destinarlas al grano ante un estrés que limite la fotosíntesis, en caso contrario la duración de las hojas verdes serían relevantes en la producción de fotoasimilados para el llenado de los granos.

Continuando con este tema, según Gutiérrez-Rodríguez *et al.* (2005) se ha considerado con frecuencia la posibilidad de incrementar el rendimiento de grano en trigo, con un aumento en la tasa de fotosíntesis de la hoja bandera, pues tiene un papel primordial en el rendimiento de grano ya que es una de las principales fuente de fotoasimilados durante la etapa de llenado de grano. La variabilidad genética entre genotipos de trigo en la tasa de fotosíntesis de la hoja bandera es de gran interés para los fisiólogos y fitomejoradores, porque puede ser un indicador fisiológico de alta productividad, y es un parámetro altamente heredable en generaciones posteriores. Por otro lado, para poder encontrar altas tasas de fotosíntesis y hallar una relación directa positiva con el rendimiento, uno de los factores de mayor influencia son los altos niveles de radiación, permitiendo que los genotipos expresen su máxima capacidad en fotosíntesis, mientras no haya restricción de agua y nutrientes.

Dichas condiciones son difíciles de alcanzar en la mayoría de las regiones argentinas en las cuales se cultiva el trigo en invierno, donde el clima no es completamente soleado ocasionando tasas de fotosíntesis más bajas. Pero sin lugar a duda es una alternativa fehaciente para ser mejorada siendo uno de los campos de investigación para aumentar los rendimientos, principalmente por la variabilidad genética en la tasa de fotosíntesis entre genotipos de trigo y su alta heredabilidad de una generación a otra.

Siembra de trigo en la región de Río Cuarto.

La zona de Río Cuarto (33°06´ S y 64°20´ O, 435 m.s.n.m.) se caracteriza por tener un clima templado semiárido, donde la pérdida de agua del suelo, demandada por la atmósfera (evapotranspiración) muchas veces es superior al agua aportada por las lluvias de primavera-verano, manifestándose esto con mayor magnitud en los meses de Invierno, coincidiendo en gran parte con el ciclo del cultivo de trigo.

Si bien esta zona no es netamente triguera por historia, al cultivo se lo ha realizado por una cuestión económica, ya que brinda recursos monetarios entre los meses de diciembre a marzo, período del calendario donde el agricultor tiene menos entrada de dinero. Últimamente a este aspecto económico se le ha ligado otro aspecto muy importante que es el conservacionista. El trigo es un cultivo importante en la sustentabilidad del sistema agrícola a través de la siembra directa en rotación trigo-soja, por la cantidad y calidad de la cobertura de rastrojo que aporta al suelo y por tener una raíz en forma de cabellera que deja al suelo más poroso para una buena implantación de soja y que además aprovecha de manera eficiente los nutrientes más móviles en el suelo, como ser el nitrógeno que es fijado por la soja.

Para que el cultivo de trigo sea rentable y brinde esas cualidades conservacionistas en la zona de Río Cuarto, su cultivo debe ser acompañado por técnicas de producción apropiadas y basadas en los criterios arriba expuestos.

Elección del lote: en la zona de Río Cuarto, donde las precipitaciones son escasas durante el invierno, es importante retener la mayor cantidad de agua posible en el perfil del suelo antes de la siembra, ya que el cultivo deberá afrontar un período invernal seco durante las etapas de macollaje y gran parte del encañado.

Para lograr este objetivo, es necesario que el cultivo antecesor al trigo libere el terreno lo antes posible, para permitir realizar un barbecho prolongado y acumular la mayor cantidad de agua durante las lluvias otoñales. La acumulación de agua en el suelo depende de su capacidad de retención hídrica y de la velocidad de infiltración de la misma. Esta cualidad la adquieren los lotes que vienen de varios años de agricultura en sistema de siembra directa, donde ya se encuentran estabilizados en su estructura, con buena cobertura de material orgánico en superficie.

Es imprescindible determinar la cantidad de mm de agua acumulados en el perfil hasta 2 metros de profundidad del suelo días antes de la siembra, para ello se puede utilizar un calador hidráulico y si el agua acumulada es inferior a 150 mm, no se debe destinar ese lote para la siembra de trigo. Este cereal produce entre 10 y 13 kilos de grano por hectárea por cada milímetro de agua que utiliza. Si se realiza una siembra con 150 mm de agua acumulada en el perfil, en lotes con capacidad de retención de agua y buena cobertura de rastrojos en superficie, se asegura un rendimiento entre 1500 y 1900 kg ha⁻¹ más allá de alguna posible lluvia durante el ciclo del cultivo. Sobre esta base se llega a que, rendimientos mínimos de 2000 kg ha⁻¹ se lograrían con 150 mm de agua almacenada al inicio del cultivo y que con 170 a 180 mm se podría aspirar a obtener de 2500 a 2600 kg ha⁻¹ respectivamente.

Época de siembra: en esta zona debido a que las lluvias se cortan a partir de los meses de Abril y Mayo son recomendables las siembras tempranas (segunda quincena de Mayo y Junio) con variedades de ciclo largo o intermedia, de esta forma se aprovecha la humedad disponible en el perfil del suelo para lograr una buena germinación y un buen macollaje, que son dos pilares importantes que definen los rendimientos. Existen también determinadas situaciones donde se puede recomendar las siembras tardías. También es importante combinar la fecha de siembra con el ciclo de la variedad, de tal manera, que el período crítico del trigo (20 días previos a la floración y 10 días posterior a esta) no coincida con las heladas tardías y las altas temperaturas de fines de Octubre - Noviembre, de esta forma el cultivo pasa el período seco en estado vegetativo donde el agua que consume no es muy elevada y cuando comienza a consumir mayor cantidad de agua (encañazón) debemos hacerlo coincidir con las precipitaciones primaverales, y con las variedades y fechas de siembra acotadas precedentemente esto se puede lograr.

Como se dijo anteriormente y en forma más detallada, hay que evitar que la ocurrencia de heladas tardías, que en Río IV se dan hasta el 12 de Septiembre (fecha media), (Seiler *et al.*, 1995); coincidan con el período que va desde la emergencia de las espigas

(comienzo de espigazón, Z5.1), momento en el cual la espiga queda expuesta por fuera de la vaina de la hoja bandera, hasta el inicio del llenado del grano (grano lechoso, Z7.1), ya que puede tener consecuencias graves sobre el rendimiento. Por esta razón la floración debería ocurrir después del 20 de Septiembre y hasta el 10 de Octubre.

Elección de variedades: teniendo en cuenta que en general se realiza el trigo como antecesor de la siembra directa de soja de segunda, las recomendaciones serían: si el lote viene de muchos años de siembra directa y abundante rastrojo, elegir variedades de ciclo corto tendría la ventaja de dejar un tipo de rastrojo más accesible a las sembradoras de siembra directa de grano grueso, y además al alcanzar la madurez fisiológica antes que las variedades de ciclo más largo liberarían antes los lotes. Como desventaja las variedades de ciclo corto concentran la fase vegetativa en un período muy corto. Además dejan muy poco rastrojo como cobertura para un sistema de siembra directa.

Pero si el lote proviene de un cultivo de soja sin rotaciones anteriores (soja-soja) y con poco rastrojo, se aconseja utilizar variedades de ciclo largo, ya que estas al implantarse más temprano aprovechan mejor las condiciones de humedad, logran mayor cantidad de materia seca y de macollos, lo cual significa mayor cantidad de raíces, como así también mayor profundidad de las mismas. Todo ello induce al mejor aprovechamiento del agua acumulada en el suelo.

Densidad de siembra: por tratarse de un cultivo compacto, se debe lograr un buen número de plantas por m². La densidad de siembra esta en relación a la capacidad de uso del suelo, a la época, al cultivar y al sistema de siembra, variando en un rango aproximado de 250 a 450 plantas por metro cuadrado, siendo las mayores densidades para las siembras tardías. Se debe buscar también que la siembra sea de la menor distancia entre línea (17 cm), para lograr una rápida cobertura del suelo, evitando la pérdida de humedad del suelo y la competencia con las malezas.

Para variedades de ciclo largo que macollan más, se deben lograr 250 plantas por metro cuadrado de superficie.

Para variedades de ciclo corto en seco, se deben lograr más de 350 plantas por metro cuadrado, sembrando de 120 a 130 kilogramos por ha y con riego se deben lograr 450 plantas por metro cuadrado sembrando hasta 150 kilogramos por ha.

Manejos culturales: debido a nuestra necesidad de ser eficientes en la economía del agua acumulada en el perfil del suelo, es de gran importancia el control de malezas para evitar la competencia por el agua, antes y después de la siembra. Cuando nuestro lote proviene de un rastrojo de soja, el barbecho químico debe realizarse con anticipación al crecimiento de la maleza, y no con la posible fecha de siembra del trigo, debido que si la soja es cosechada temprano, las malezas pueden consumir gran cantidad de agua hasta decidir la siembra. Los controles de malezas en posemergencia del cultivo deben realizarse en estado

de plántula de la maleza y teniendo en cuenta la posible residualidad de algunos herbicidas que pueden afectar a los cultivos posteriores.

En cuanto al manejo de la fertilización, teniendo en cuenta que el nitrógeno debe estar disponible en el período de encañazón, una de las estrategias de mayor eficiencia para tal fin es la fertilización fraccionada, colocando parte de la dosis en el momento de siembra, asegurando una adecuada implantación y macollaje del cultivo, y la otra parte completando la dosis hacia fines de macollaje. Pero en la zona de Río Cuarto donde generalmente existe falta de agua en el suelo y no se pronostican lluvias cercanas a fin de macollaje, el diferimiento de la fertilización nitrogenada de la siembra al macollaje suele traer como consecuencia una menor eficiencia del N aplicado para incrementar los rendimientos y se explica por la menor frecuencia e intensidad de precipitaciones en este momento lo cual disminuye las posibilidades de incorporación de los fertilizantes. Una solución a este inconveniente es realizar esta aplicación en forma líquida para que pueda ser absorbido por el cultivo, pero aquí se debe tener en cuenta que esta práctica eleva los costos de producción, donde los márgenes de rentabilidad son muy estrechos. Por tales motivos es aconsejable aplicar todo el N al momento de la siembra, en forma sólida, donde existe suficiente humedad para que se encuentre rápidamente disponible para la planta, además al producirse pocas precipitaciones en la etapa vegetativa, es menos riesgoso que el N se pierda por lixiviación encontrándose disponible para ser utilizado por el trigo a fin de macollaje. Pasado Z3.2 (dos nudos visibles) cae el impacto de la fertilización sobre el rendimiento en grano y es mayor su efecto sobre el porcentaje de proteína del grano, mejorando la calidad de los mismos.

Con respecto al fósforo debe ser aplicado al momento de la siembra, por debajo y al costado de la línea de siembra.

Si bien este escrito no se ocupa de aquellos factores bióticos que afectan el rendimiento del trigo, se considera de importancia nombrar las enfermedades y plagas de mayor relevancia para la zona de Río Cuarto.

Las enfermedades de mayor difusión que afectan al cultivo de trigo son: aquellas transmisibles por semillas como, Carbón volador (*Ustilago tritici*), Carbón hediondo (*Tilletia foetida* y *Tilletia caries*) y Tizón de la plántula (*Fusarium graminearum*); enfermedades foliares como, Roya de la hoja (*Puccinia recondita*), Mancha de la hoja (*Septoria tritici*) y Mancha amarilla (*Drechslera tritici-repentis*); y enfermedades de la espiga como, Carbón volador y hediondo, y Golpe blanco (*Fusarium graminearum*), (INTA, 1997).

Las enfermedades foliares provocan pérdidas en los rendimientos por una disminución en el índice de área foliar verde (a causa de defoliación, muerte de tejidos y órganos) reduciendo la cantidad de radiación interceptada por el cultivo, afectando principalmente el

llenado de los granos. Las enfermedades de la espiga afectan el número de grano y su peso (Carretero *et al.*, 2007).

Dentro de las plagas más importantes se pueden encontrar: Isoca militar verdadera (*Pseudaletia* sp.), Isoca desgranadora (*Faronta albilinea*), Pulgón amarillo (*Metopodophium dirhodum*), Pulgón de la espiga (*Sitobium avenae*) y Pulgón verde de los cereales (*Schizaphis graminun*), (INTA, 1997).

Teniendo presente esta serie de situaciones, si la finalidad de realizar la siembra de trigo, es solo económica, tal vez los riesgos productivos sean muy altos, debido a que el período crítico en la zona de Río Cuarto se debería producir entre el 20 de Septiembre y el 10 de Octubre donde la humedad en el perfil del suelo es muy baja y la ocurrencia de lluvias son casuales, este escenario estaría comprometiendo seriamente los rendimientos para obtener un resultado rentable.

5. CONCLUSIÓN

Conocer la morfología del trigo y con esto las diferentes etapas de desarrollo por los que atraviesa el cultivo durante su ciclo ontogénico, es importante para el entendimiento de los distintos procesos que regulan la tasa de desarrollo del cultivo en cada fase fenológica, y de esta forma predecir su comportamiento agronómico y el rendimiento en una zona agrícola de régimen climático conocido.

6. BIBLIOGRAFÍA CITADA

ABBATE, P.E.; F.H. ANDRADE; J.P. CULOT y P.S. BRINDRABAN. 1997. Grain yield in wheat: Effects of radiation during spike growth period. *Field Crops Res.* 54:245-257.

ABBATE, P.E.; F.H. ANDRADE; L. LAZARO; J.H. BARIFFI; H.G. BERARDOCCO; V.H. INZA y F. MARTURANO. 1998. Grain Yield Increase in Recent Argentine Wheat Cultivars. *Crop Science.* 38:1203-1209.

ABBATE, P.E. 2005. Bases fisiológicas para el manejo del cultivo de trigo. **1º Jornada de trigo de la Región Centro.** Córdoba, Argentina. p: 1-5.

ABBATE, P.E. Y M.G. CANTARERO. 2007. Efectos del estrés hídrico en trigo. En: <http://www.inta.gov.ar/baLcarce/info/documentos/agric/cereales/trigo/sis/abbate4.htm>. Consultado: 15-05-2009.

CALVIÑO, P. y V. SADRAS. 2002. On-farm assessment of constraints to wheat yield in the south-eastern Pampas. *Field Crops Res.* 74:1-11.

CÁRCOVA, J.; L. ABELEDO Y M. LÓPEZ PEREIRA. 2004. Análisis de la generación del rendimiento: crecimiento, partición y componentes. En: SATORRE, E.; R. BENECH ARNOLD; G. SLAFER; E. DE LA FUENTE; D. MIRALLES; M.E. OTEGUI Y R. SAVIN. *Producción de granos.* Facultad de Agronomía-Universidad de Bs. As. Buenos Aires, Argentina. 1ª Edición. Cap.6. p: 75-85.

CARRETERO, R.; R.A. SERRAGO Y D.J. MIRALLES. 2007. Las enfermedades foliares en el cultivo de Trigo: una perspectiva ecofisiológica. **2º Jornada de trigo de la Región Centro.** Rosario. Argentina. p: 17-23.

CLEMENT-GRANDCOURT, M. y J. PRATS. 1969. *Los Cereales.* Ed. Mundi Prensa, Madrid, España. 344 p.

COMA, C. 2004. Heladas en trigo: reconocimiento y consecuencias. En: <http://www.inta.gov.ar/pro/radar/info/documentos/agrometeorologia/articulos/5.pdf>. Consultado: 05-05-2009.

CONXITA, R. 1998. Limitaciones ambientales al cultivo de trigo duro. En: http://www.mapa.es/ministerio/pags/biblioteca/revistas/pdf_vrural/Vrural_1998_70_26_28.pdf. Consultado: 25-02-2010.

DARDANELLI, J.; D. COLLINO; M.E. OTEGUI Y V. SADRAS. 2004. Bases funcionales para el manejo del agua en los sistemas de producción de los cultivos de grano. En: SATORRE, E.; R. BENECH ARNOLD; G. SLAFER; E. DE LA FUENTE; D. MIRALLES; M.E. OTEGUI Y R. SAVIN. *Producción de granos*. Facultad de Agronomía-Universidad de Bs. As. Buenos Aires, Argentina. 1^{ra} Edición. Cap.16. p: 375-381.

DRECCER, M.F.; R. RUIZ; G. MADDONNI Y E. SATORRE. 2004. Bases ecofisiológicas de la nutrición en los cultivos de grano. En: SATORRE, E.; R. BENECH ARNOLD; G. SLAFER; E. DE LA FUENTE; D. MIRALLES; M.E. OTEGUI Y R. SAVIN. *Producción de granos*. Facultad de Agronomía-Universidad de Bs. As. Buenos Aires, Argentina. 1^{ra} Edición. Cap.18. p: 479-486.

EQUIPO DEL PROYECTO FERTILIZAR. Fertilización y Calidad en Trigo. En: <http://www.elsitioagricola.com/articulos/equipofertilizar/Fertilizacion%20y%20Calidad%20en%20Trigo.asp>. Consultado: 04-02-2010.

EVANS, L.T. 1975. *Fisiología de los cultivos*. Crop Physiology.1ed. Ed. Hemisferio Sur S.A., Buenos Aires, Argentina. 402 p.

FAO. 2008. Perspectivas alimentarias: análisis del mercado mundial. En: <http://www.fao.org/docrep/011/ai466s/ai466s03.htm>. Consultado: 15-05-2009.

FERNÁNDEZ LONG, M.E.; I.E. BARNATÁN; L. SPESCHA; R. HURTADO Y G. MURPHY. 2007. Caracterización de las heladas en la región pampeana y su variabilidad en los últimos 10 años. En: http://www.climagro.com.ar/agro/biblioteca/documentos/2_Caracterizacion_heladas.pdf. Consultado: 05-04-2010.

FERRARIS, G.N. 2009. Fertilización nitrogenada de trigo y otros cereales de invierno. En: <http://www.inta.gov.ar/PERGAMINO/info/documentos/ext09/Fertilización%20Trigo%2009.pdf>. Consultado: 05-02-2010.

FERRERO, A.R. 2008. Trigo: ecofisiología. En: http://agr.unne.edu.ar/Materias/Cultivo_I/Trigo_Ecofisiologia.ppt. Consultado: 14-03-2009.

GARCÍA, F.O. 2010. Requerimientos nutricionales y diagnóstico de la fertilización del cultivo de trigo. En: <http://www.elsitioagricola.com/articulos/garcia/Requerimientos%20Nutricionales%20y%20Diagnostico%20de%20la%20Fertilizacion%20del%20Cultivo%20de%20Trigo.asp>. Consultado: 03-02-2010.

GARCÍA, M.O. 2005. Perfil descriptivo de la cadena de trigo. En: <http://www.sagpya.mecon.gov.ar/new/0-0/programas/dma/publicaciones/perspectivas/Perfiles%20descriptivos/Cadena%20de%20trigo.pdf>. Consultado: 10-05-2009.

GARCÍA LAMOTHE, A. 2009. Criterios para la fertilización nitrogenada en cultivos de invierno. En: http://www.produccionanimal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pasturas_fertilizacion/36-cereales.pdf. Consultado: 20-05-2009.

GEOCITIES. 2009. Morfología de los cereales. En: http://www.ar.geocities.com/cereales_2003. Consultado: 02-03-2009.

GIL, R.H. 2005. Introducción a la ecofisiología vegetal. En: <http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/ecofisiologia/>. Consultado: 10-05-2009.

GONZÁLEZ, F.G.; G.A. SLAFER y D.J. MIRALLES. 2003. Floret development and spike growth as affected by photoperiod during stem elongation in wheat. *Field Crops Res.* 81:29-38.

GONZÁLEZ ANTA, G. 2005. Fósforo: caracterización general de la importancia del fósforo del suelo. En: <http://www.rizobacter.com.ar/home/es/productos/fosforo.pdf>. Consultado: 25-05-2009.

GUTIÉRREZ-RODRÍGUEZ, M.; M.P. REYNOLDS; J.A. ESCALANTE ESTRADA Y A. LARQUÉ-SAAVEDRA. 2005. Algunas consideraciones en la relación entre fotosíntesis y el rendimiento de grano en trigo. En: <http://www.redalyc.uaemex.mx/pdf/104/10412206.pdf>. Consultado: 24-03-2009.

INFOAGRO. 2009. El cultivo del Trigo. En: <http://www.infoagro.com/herbaceos/cereales/trigo.asp>. Consultado: 20-03-2009.

INTA. 1997. Guía práctica para el cultivo del Trigo. *Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria*. Buenos Aires, Argentina.

MADDONNI, G.; R. RUIZ; P. VILARIÑO E I. GARCÍA DE SALAMONE. 2004. Fertilización en los cultivos para grano. En: SATORRE, E.; R. BENECH ARNOLD; G. SLAFER; E. DE LA FUENTE; D. MIRALLES; M.E. OTEGUI Y R. SAVIN. *Producción de granos*. Facultad de Agronomía-Universidad de Bs. As. Buenos Aires, Argentina. 1^{ra} Edición. Cap.19. p: 507-519.

MARTINELLI, S. Y M. GODNIC. 2002. Guía metodológica para la preparación de monografías. En: <http://www.nutrinfo.com>. Consultado: 18-09-2007.

MELGAR, R. 2009. Tecnología de fertilización para trigo en 2009. En: <http://www.fertilizando.com/articulos/Tecnologia%20Fertilizacion%20Trigo%202009.asp>. Consultado: 11-02-2010.

MIGUEZ, F. 2004. Estrategias de fertilización en trigo. En: <http://www.elsitioagricola.com/articulos/miguez/Estrategias%20de%20Fertilizacion%20en%20Trigo.asp>. Consultado: 05-02-2010.

MIRALLES, D. 2004. Consideraciones sobre ecofisiología y manejo de trigo. En: Información técnica de trigo. Campaña 2004. Publ. Misc. N° 101. INTA EEA Rafaela. 7 p.

MIRALLES, D.; L. WINDAUER Y N. GÓMEZ. 2004. Factores que regulan el desarrollo de los cultivos de granos. En: SATORRE, E.; R. BENECH ARNOLD; G. SLAFER; E. DE LA FUENTE; D. MIRALLES; M.E. OTEGUI Y R. SAVIN. *Producción de granos*. Facultad de Agronomía-Universidad de Bs. As. Buenos Aires, Argentina. 1^{ra} Edición. Cap.5. p: 61-69.

MIRALLES, D.; MV. SPINEDI; L. ABELEDO; D. de ABELLEIRA; P. GELSO; F. WHITECHURCH; F. GONZÁLEZ y S. ARISNABARRETA. 2006. Cronotigo©: Un modelo simple para predecir la fenología en trigo. **Congreso “A TODO TRIGO”**. Mar del Plata, Argentina. 11p.

MIRALLES, D. y F. GONZÁLEZ. 2010. El trigo en Argentina: Perspectivas ecofisiológicas del pasado, presente y futuro para aumentar el rendimiento. En: http://agro.faua.info/files/miralles_aapresid.pdf. Consultado: 25-02-2010.

PERGOLINI, S.; C. CASTILLO y G. ESPÓSITO. 2004. Efecto de la fertilización sobre el consumo y la eficiencia de uso del agua del cultivo de trigo. En: [http://www.ipni.net/ppiweb/Itams.nsf/87cb8a98bf72572b8525693e0053ea70/fbb6f7765d31ad3403256eb3005846ba/\\$FILE/Fertilizaci%C3%B3n-Consumo%20y%20EUA-Trigo.pdf](http://www.ipni.net/ppiweb/Itams.nsf/87cb8a98bf72572b8525693e0053ea70/fbb6f7765d31ad3403256eb3005846ba/$FILE/Fertilizaci%C3%B3n-Consumo%20y%20EUA-Trigo.pdf). Consultado: 18-02-2010.

RAWSON, H.M. Y H. GÓMEZ MACPHERSON. 2001. Trigo regado. En: <http://www.fao.org/docrep/006/X8234S/x8234s00.HTM>. Consultado: 09-03-2009.

RUIZ MORENO, L. 2009. Breve historia de los comienzos del trigo en la Argentina. En: <http://www.wheatqnet.com.ar/WQN/historia.htm>. Consultado: 21-03-2009.

SAGPYA. 2009. Trigo en Argentina: área sembrada, cosechada, producción y rinde por provincias. En: <http://www.elsitioagricola.com/trigo/articulos/Trigo%20%20Area%20Sembrada%20Produccion%20Rinde%202005-06.asp>. Consultado: 15-05-2009.

SATORRE, E.; R. BENECH ARNOLD; G. SLAFER; E. DE LA FUENTE; D. MIRALLES; M.E. OTEGUI Y R. SAVIN. 2004. *Producción de Granos*. 1^{ra} ed. Ed. Facultad de Agronomía-Universidad de Bs. As., Buenos Aires, Argentina. 783 p.

SAVIN, R. Y D. SORLINO. 2004. Calidad de los granos y estimadores más comunes. En: SATORRE, E.; R. BENECH ARNOLD; G. SLAFER; E. DE LA FUENTE; D. MIRALLES; M.E. OTEGUI Y R. SAVIN. *Producción de granos*. Facultad de Agronomía-Universidad de Bs. As. Buenos Aires, Argentina. 1^{ra} Edición. Cap.3. p: 27-45.

SEGHEZZO, M.L. 2007. ¿Cómo se genera la calidad panadera?. **2º Jornada de trigo de la Región Centro**. Rosario. Argentina. p: 31-33.

SEILER, R.A.; R.A. FABRICIUS; V.H. ROTONDO Y M.G. VINOCUR. 1995. *Agroclimatología de Río Cuarto - 1974/93 -*. Universidad Nacional de Río Cuarto. Volumen I. 68 p.

SIMÓN M.R. 2004. ¿Hacia trigos especializados?. **IV Congreso Nacional de Trigo**. Ed. Universidad Nacional del Sur-Departamento de Agronomía, Bahía Blanca. 402 p.

SLAFER, G.; D. MIRALLES; R. SAVIN; E. WHITECHURCH Y F. GONZÁLEZ. 2004. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad en trigo. En: SATORRE, E.; R. BENECH ARNOLD; G. SLAFER; E. DE LA FUENTE; D.

MIRALLES; M.E. OTEGUI Y R. SAVIN. *Producción de granos*. Facultad de Agronomía-Universidad de Bs. As. Buenos Aires, Argentina. 1^{ra} Edición. Cap.7. p: 101-129.

TAMBUSSI, E.A. 2004. Fotosíntesis, fotoprotección, productividad y estrés abiótico: algunos casos de estudio. En: http://www.tdr.cesca.es/TESIS_UB/AVAILABLE/TDX-0620106111859/01.EAT_Part_1_2_Introducci%F3n_Obj_eticos.pdf. Consultado: 07-04-2009.

VILLAR, J. 2000 a. Dinámica del consumo de agua del trigo en siembra directa. En: Información técnica de trigo. Campaña 2000. Publ. Misc. N°92. INTA EEA Rafaela. 5 p.

VILLAR, J. 2000 b. Economía del agua en el cultivo de trigo en el área centro de Santa Fe. En: Información técnica de trigo. Campaña 1998. Publ. Misc. N°90. INTA EEA Rafaela. 5 p.

YALUNGO, F.Y. 2006. Producción de trigo 2006. En: <http://www.sagpya.mecon.gov.ar/new/0-0/nuevosito/agricultura/cultivos/granos/pdf/Indicadores%20de%20trigo%2005.06%20YY%2016.08.2006.pdf>. Consultado: 15-04-2009.