

LOS COMPONENTES FISIOLÓGICOS DEL RENDIMIENTO DE LOS CULTIVOS

A. J. Hall (1)

INTRODUCCION

El material cosechado al término del ciclo de un cultivo es la resultante final de las interacciones, producidas en forma continua a través de dicho ciclo, entre genotipo, condiciones ambientales y manejo cultural. Cualquier intento de identificar las bases fisiológicas del rendimiento deberá partir, necesariamente, del reconocimiento de la complejidad de estas interacciones y del hecho que las mismas se producen a medida que se cumple el desarrollo del cultivo, es decir, siguiendo una secuencia temporal definida.

Resulta útil, en primera aproximación, analizar el rendimiento en términos del peso seco de los órganos cosechados por unidad de superficie del cultivo, dejando de lado el tema, sin duda importante, de la calidad del producto cosechado. Dentro de este contexto se puede considerar el cultivo como un sistema que capta carbono de la atmósfera y acumula una parte del carbono asimilado en los órganos de cosecha o continentes de rendimiento. La identificación de las características del cultivo que determinan el ritmo con que fija carbono y de los facto-

res internos y externos que controlan la partición de los fotoasimilados resultantes, entre los órganos de cosecha y el resto de la planta, es otro de los pre-requisitos para una adecuada comprensión de la fisiología del rendimiento.

Esta presentación considera algunos aspectos importantes de la ontogenia y de la economía del carbono de los cultivos extensivos, particularmente aquéllos en que se cosechan órganos reproductivos, creciendo bajo condiciones en que no se presentan situaciones de "stress" intenso.

LA ONTOGENIA DEL CULTIVO Y EL RENDIMIENTO

Durante el ciclo de muchos cultivos resulta posible distinguir cinco etapas ontogénicas importantes en la determinación del rendimiento. Durante estas etapas se dan los siguientes procesos:

- 1) La formación de órganos responsables de la fijación de CO₂ y la absorción de agua y nutrientes.

(1) *Cátedra de Fisiología Vegetal, Facultad de Agronomía, UBA. Avda. San Martín 4453. 1417 - Buenos Aires.*

- 2) La formación de órganos potenciales de cosecha.
- 3) La determinación de la densidad efectiva de órganos de cosecha (cuajado).
- 4) El llenado de los órganos de cosecha.
- 5) La pérdida de funcionalidad de hojas y raíces.

Las etapas indicadas se desarrollan sucesivamente con un grado de superposición mutua que varía con la especie, el cultivar y las condiciones ambientales bajo cuya influencia se desarrolla el cultivo (Fig. 1).

La densidad de raíces y el índice de área foliar del cultivo aumentan a partir de la germinación hasta un momento cercano a la iniciación efectiva del llenado de los órganos de cosecha. En el trigo, el aumento de área foliar cesa 2 a 3 semanas antes del comienzo del llenado del grano (5); en papa continúa hasta promediar la etapa de llenado del tubérculo (36). La magnitud del área foliar alcanzada por el cultivo al término de esta etapa fija el límite superior del tamaño del aparato asimilador del cultivo. Además, algo más de la mitad del nitrógeno, fósforo y potasio absorbidos por un cultivo a través de su ciclo se hallan incorporados en el mismo al final de esta etapa (por ej. 26, 29, 51).

La densidad de siembra, el nivel de nutrientes en el suelo, la irradiancia, la temperatura y las condiciones hídricas son factores importantes que determinan la magnitud final del canopeo y la del sistema radical alcanzado por el cultivo. En algunas especies o cultivares, la necesidad de cumplir una etapa juvenil o la existencia de requerimientos de vernalización o fotoperiódicos para la floración pueden -en interacción con las condiciones ambientales imperantes- influenciar la duración de esta etapa (15), y por ende, el tamaño del canopeo o sistema radical alcanzado.

La generación de órganos potenciales de cosecha, en cultivos en que se cosechan órganos reproductivos, comienza mientras se está formando el canopeo y el sistema radical y continúa hasta un momento cercano a la antesis. La densidad de órganos potenciales de cosecha generados se halla influenciado por los niveles de irradiancia (20), potencial agua (38, 22), nutrientes (6, 30, 42) y por la duración de esta etapa. Tanto la temperatura como el fotoperíodo (en especies o cultivares en que la diferenciación floral es sensible al fotoperíodo) pueden afectar la duración de esta etapa. Cuanto más favorable el fotoperíodo y más alta la temperatura, tiende a ser menor la duración de

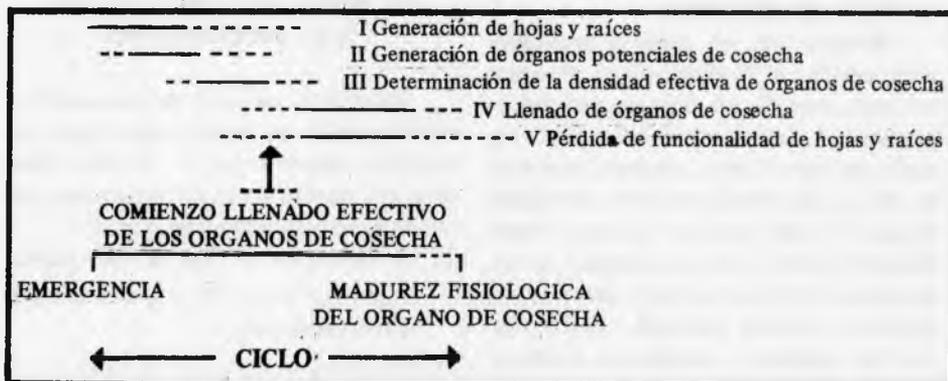


Figura 1: Secuencia de etapas ontogénicas importantes en la determinación del rendimiento de un cultivo anual (Esquemático). Las secciones punteadas indican variaciones interespecíficas.

la etapa y la densidad de órganos potenciales formados (43).

No todos los órganos potenciales de cosecha por unidad de superficie del cultivo llegan a iniciar el llenado efectivo. La proporción que lo hace se establece en un período que va desde la antesis hasta la iniciación del crecimiento efectivo del órgano de cosecha. El período cercano a la floración ha sido reconocido como particularmente sensible al "stress" ambiental, pero es importante tener en cuenta que la pérdida de órganos potenciales de cosecha puede ser importante aún bajo condiciones exentas de "stress". Resulta difícil generalizar en cuanto a la proporción de las fallas atribuibles a dificultades en la fecundación y a la cesación del crecimiento de óvulos fecundados. No obstante, hay evidencias que sugieren que la cesación del crecimiento puede ser un factor importante en la disminución del cuajado en maíz (53) y soja (48) pudiendo perderse entre el 40 y el 80 % de los óvulos fecundados en esta última especie. Una comparación entre dos cultivares de trigo demostró que entre el 26 y el 36 % de las espiguillas diferenciadas en la caña principal y entre el 46 y el 70% de las flores de las espiguillas centrales se perdieron (3). Durante esta etapa en trigo y en maíz, el óvulo fecundado aumenta muy poco de peso (aunque pueda aumentar de volumen y tienen lugar durante la misma, procesos tales como la multiplicación de células endospermáticas (4)- que influyen el crecimiento posterior del grano). Este comportamiento contrasta con el rápido crecimiento que se produce durante la etapa del llenado. La duración de la etapa de cuajado guarda, en trigo, una relación directa con el éxito de ese proceso (15), y la eliminación de los óvulos que en condiciones normales son los primeros en iniciar el crecimiento, aumenta el rendimiento por espiga (16). Esto parece su-

gerir que la velocidad con que los primeros frutos llegan al momento de iniciar su llenado tiene importancia en cuanto a la proporción de las más tardías que lo logran. Con relación a la proporción de los órganos de cosecha que completan su desarrollo, la etapa de cuajado resulta mucho más sensible que la de llenado a situaciones de "stress". En maíz donde la fecundación de los óvulos está completa a los 5-6 días de la antesis (52) y la etapa de cuajado dura unos 15-18 días después de la antesis (15, 52), la remoción de la totalidad de las hojas dentro de los 20 días posteriores a la antesis produjo pérdidas mucho más importantes en número de granos que el mismo tratamiento aplicado durante la etapa de llenado (Fig. 2) (12,54).

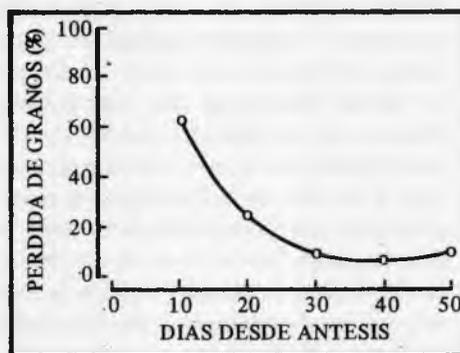


Figura 2: Influencia del momento de defoliación total sobre la pérdida de granos en el maíz. (Datos de ref. 12).

Llama la atención la sensibilidad de los procesos de generación y cuajado de los órganos de cosecha a condiciones que pueden alterar la economía del carbono de las plantas, tales como niveles de irradiación o de CO₂ atmosférico (20, 15). Esta sensibilidad plantea el interrogante acerca de la eventual influencia que puede tener la senescencia foliar, en aquellas especies en que este proceso se inicia cerca del momento de antesis, sobre la generación y cuajado de órganos de cosecha.

Una vez que comienza a aumentar sensiblemente el peso seco del órgano de cosecha este proceso se cumple en forma rápida y sostenida hasta un momento cercano al de la madurez fisiológica, la que coincide, aproximadamente, con el peso máximo de dicho órgano. En los cereales, el crecimiento durante esta etapa es esencialmente lineal con respecto al tiempo (15), y la evidencia disponible sugiere que también puede serlo en otras especies (27, 13). La determinación de la madurez fisiológica se ha simplificado mucho en maíz (44) y sorgo (10) desde que se ha demostrado en estas especies que esta condición coincide con la deposición de una capa oscura en la base del embrión. El hallazgo de una correlación similar entre madurez fisiológica en trigo y la deposición de lípidos en la lista pigmentada que separa el hacecillo vascular del endoperma (50) puede representar un avance de similar importancia para este cultivo. Disponer de un indicador sencillo de madurez fisiológica tiene mucha importancia para el estudio de la fisiología del rendimiento ya que la duración de la etapa de llenado, junto con el ritmo de crecimiento del órgano de cosecha durante la misma, son los determinantes fundamentales del peso final del mismo y, por extensión, del rendimiento.

La pérdida de funcionalidad del canopeo comienza cerca del momento de la iniciación del llenado y sigue un diseño temporal que varía considerablemente entre especies. En el trigo, comienza antes de la anthesis y se produce en forma acelerada (5, 15); en la papa comienza recién al promediar el llenado del tubérculo y también es rápida (2); en el maíz el área foliar permanece relativamente constante hasta que se acerca el momento de madurez fisiológica del grano (*). La inhibición o el cese total de crecimiento del sistema radical que se produce cuando comienza

el llenado efectivo del órgano de cosecha afecta la capacidad de este órgano de absorber agua (47) y, presumiblemente, nutrientes. Se dispone de muy poca información acerca de la naturaleza de los eventuales cambios en la capacidad de absorción de agua o nutrientes por unidad de superficie radical, durante la última parte del ciclo de los cultivos.

LA ECONOMIA DEL CARBONO DEL CULTIVO Y EL RENDIMIENTO

Los rendimientos en biomasa total y en órganos cosechables al término del ciclo de un cultivo son las integrales con respecto al tiempo de los ritmos de crecimiento durante el ciclo y de los órganos cosechables durante la etapa de llenado. Los diseños temporales de las curvas de crecimiento de cultivo y del órgano cosechable, y por lo tanto de las relaciones entre las integrales correspondientes, pueden variar con la especie, el cultivar y las condiciones culturales (Fig. 3). En todos los casos se cosecha solamente una parte de la biomasa total, y la etapa de llenado corresponde a una porción, a veces muy reducida, del ciclo total. El hecho de que el crecimiento del órgano de cosecha ocurra a ritmo mayor o se prolongue durante más tiempo que aquél del cultivo total puede deberse a dos factores. Primero, el ritmo de crecimiento del cultivo es la integral de los ritmos de crecimiento de todos sus componentes, y puede darse simultáneamente la ganancia de peso de uno de los componentes y la pérdida por parte de otros. Segundo, es común que haya transferencia de carbono desde ciertos órganos al órgano cosechable en el último tramo de la etapa de llenado, transferencia que, por otra parte, tiene un cos-

(*) Datos no publicados, Hall, Lemcoff, Trápiani y Soriano.

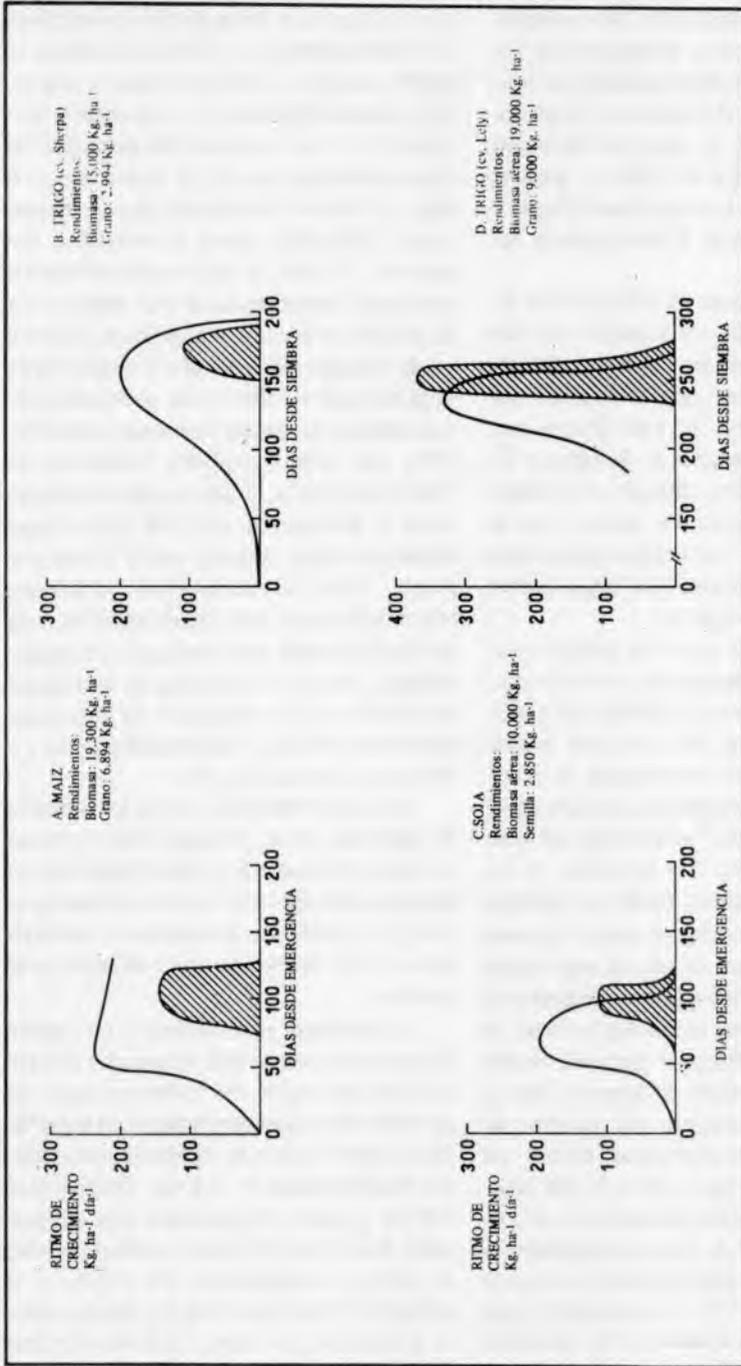


Figura 3: Marchas de los ritmos de crecimiento del cultivo (total o parte aérea) y del órgano cosechable para cuatro cultivos. Valores estimados a partir de los análisis de crecimiento correspondientes, sólo se grafican los valores positivos. Las relaciones graficadas no reflejan las fluctuaciones a corto plazo en las condiciones ambientales (cf. ref. 2). Las curvas que limitan las zonas rayadas oblicuamente corresponden a los ritmos de crecimiento del órgano de cosecha y las áreas rayadas los rendimientos en órganos cosechables. Fuentes: A) Hall, Lemcoff, Trapani y Soriano, datos no publicados. B) ref. 5, C) ref. 28, D) ref. 51.

to en materia seca respirada. De cualquier manera, el crecimiento del órgano de cosecha no puede exceder en mucho ni prolongarse mucho en el tiempo con respecto al del cultivo total, ya que esta situación significaría una falta de carbono para el mantenimiento de las estructuras (hojas y raíces) que sostienen el crecimiento del órgano cosechable.

Se puede examinar el rendimiento de órganos cosechables en relación con las limitantes impuestas por el ritmo de crecimiento del cultivo total, la duración del ciclo, la proporción de este último que corresponde a la etapa de llenado, y la partición de carbono durante esta etapa. Aún la muestra reducida incluida en la Fig. 3 sugiere que los cuatro parámetros pueden mostrar variaciones importantes entre y dentro de especies.

La duración del ciclo en plantas monocárpicas está determinada por la senescencia de las mismas; la pérdida de capacidad fotosintética del canopeo como consecuencia de esta senescencia es la determinante más poderosa de la caída en el ritmo de crecimiento de los cultivos que puede observarse en los ejemplos de la Fig. 3. La senescencia foliar en plantas monocárpicas depende de varios factores y se está aún lejos de una comprensión adecuada de la fisiología de este proceso. En algunas especies, como maíz y soja, la pérdida de área foliar se acentúa recién hacia fines del período de llenado. Dos de las posibles explicaciones del proceso de senescencia tienen particular interés en este caso. Se sabe que el llenado del órgano de cosecha se halla acompañado por la acumulación en él de algunos nutrientes a un ritmo superior al de absorción por parte de las raíces (26, 51). Se ha sugerido que la transferencia de nutrientes de las hojas al órgano cosechable determina la senescencia de aquéllas, sugerencia que es coherente con el retraso en la senescencia

que se logra con altos niveles de fertilización nitrogenada (51). Otra explicación es que la semilla o fruto da origen a una señal, presumiblemente de naturaleza hormonal, que es la responsable principal del desencadenamiento de la senescencia, si bien el nivel de nutrientes puede ejercer cierta influencia sobre la velocidad del proceso. Nooden y colaboradores han demostrado la existencia de esta señal en soja, donde se produce hacia fines de la etapa de llenado (33), siendo la respuesta de la planta poco influenciada por tratamientos capaces de alterar su balance nutritivo (39). Así, con cantidades crecientes de frutos por planta, el tiempo que transcurre hasta la senescencia del 50% de las hojas alcanza su valor mínimo con 5 frutos por planta. Este comportamiento contrasta con el efecto de este tratamiento sobre la demanda interna por nitrógeno y fotoasimilados, ya que la cantidad de nitrógeno contenido en las semillas y su peso seco aumentan en forma continua hasta los 12 frutos por planta (Fig. 4).

En otras especies, como los cereales de invierno, la senescencia foliar comienza antes de la antesis y tiene lugar aún en plantas androestériles que no forman grano (31). Queda por demostrar si existe alguna señal del grano que refuerza este proceso.

La biomasa acumulada por un cultivo durante su ciclo refleja la marcha del ritmo de crecimiento del cultivo durante ese período. En cualquier instante, el valor de dicho ritmo depende, fundamentalmente, del balance entre el carbono fijado por el cultivo y aquel desprendido por respiración. Existe una relación curvilínea entre el ritmo de crecimiento del cultivo y el índice de área foliar (Fig. 5). En la primera porción de la curva, el índice de área foliar es la determinante más poderosa del ritmo de crecimiento, pero a medida que dicho índice se acerca a su valor óptimo,

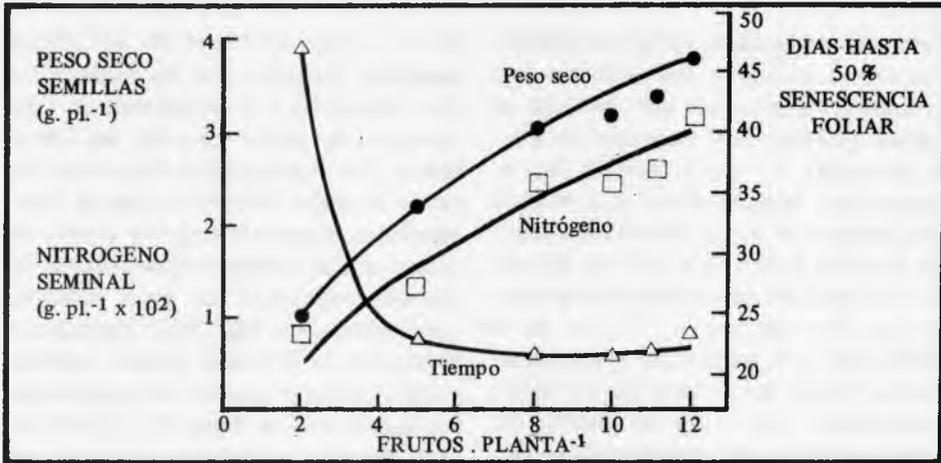


Figura 4: Influencia del número de frutos por planta de soja sobre el tiempo hasta el 50% de la senescencia foliar, el peso seco de las semillas y el nitrógeno contenido en las últimas semillas (adaptado de (39)).

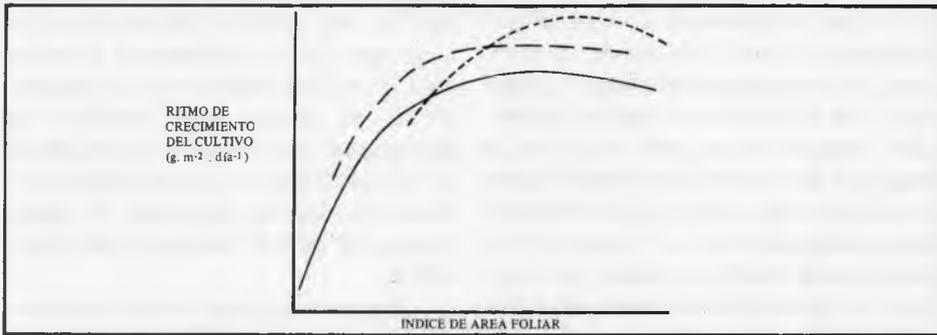


Figura 5: Relación generalizada entre el ritmo de crecimiento del cultivo e índice de área foliar (—), con indicación de los efectos sobre la misma de variaciones en la capacidad fotosintética de las hojas (---) y en la estructura del canopeo (- - -).

otros factores tales como la capacidad fotosintética de las hojas, la estructura del canopeo, y la carga respiratoria de órganos no fotosintetizantes adquieren una importancia creciente (34,7).

La proporción de la biomasa total del cultivo, medida al término del ciclo, que corresponde al órgano de cosecha depende de la proporción del ciclo dedicado al llenado del órgano de cosecha y de las relaciones entre el crecimiento del cultivo y el de éste órgano, durante la etapa de llenado.

La mayor duración de la etapa de

llenado del tubérculo, con respecto al ciclo total, es uno de los factores más importantes entre los que determinan el mayor rendimiento en peso seco de cultivos de papa en relación a los cereales (55). Es probable que existan diferencias análogas entre cultivares de una misma especie, pero resulta difícil documentar satisfactoriamente dichas diferencias.

Las relaciones entre los ritmos de crecimiento del cultivo y de los órganos de cosecha durante el llenado y pueden variar considerablemente dentro y entre cultivos (Fig. 3). El control de la economía del

carbono y la partición de los fotoasimilados dentro de cada eje (tallos, hojas, raíces y órganos de cosecha) que componen el cultivo constituyen el tema central de este problema. La Fig. 6 muestra un esquema muy simplificado de la economía del carbono de un eje dentro del cultivo en la que se ponen de manifiesto algunas de las relaciones de interés para el presente caso. Este modelo (7, 17), que no es reflejo fiel de la realidad en todos sus aspectos, asume que el nivel interno de fotoasimilados disponibles es función del balance entre la cantidad de carbono fijado y la utilizada para respiración y generación de nuevas estructuras. El funcionamiento de la válvula que regula el pasaje de carbono de la atmósfera al eje está modulado por el área foliar del eje, la ontogenia, las condiciones del cultivo, el genotipo y los factores meso y micro ambientales. Durante buena parte del ciclo, la magnitud del área foliar del cultivo tiene mucha influencia sobre el microambiente aéreo, particularmente en lo atinente a la estructura del factor luz dentro del canopeo. La primera prioridad en el uso de los fotoasimilados disponibles la tiene la respiración de mantenimiento, es decir, aquella parte de la respiración total que se dedica al mantenimiento de las estructuras existentes (33). Una parte de los fotoasimilados disponibles pueden pasar a formar parte de los órganos de la planta, reducidos en el esquema a los compartimientos raíz, tallo, hoja y órgano de cosecha. La ontogenia, genotipo y condiciones culturales y ambientales modulan las prioridades y los ritmos de utilización de estos fotoasimilados. La incorporación de materia seca a los órganos en crecimiento implican un costo energético representado por la respiración de crecimiento (35), cuya magnitud es función de los ritmos de incorporación de carbono y la naturaleza de material depositado (41). Los ór-

ganos capaces de crecer en un mismo momento compiten por los fotoasimilados disponibles y la intensidad de esta competencia puede aumentar en forma inversa a la disponibilidad. Bajo condiciones de muy alta demanda interna de fotoasimilados durante la etapa de llenado es común que se produzca removilización de material depositado en otros órganos, principalmente el tallo (56). Variaciones bruscas en la demanda interna también pueden producir cambios en la capacidad fotosintética de las hojas (37, 21). El primero de estos fenómenos es común en muchas situaciones de cultivo, en tanto que la importancia del segundo, en situaciones corrientes en cultivos extensivos, aún no está aclarada. Desconocemos la naturaleza de los mecanismos de retrocontrol que intervienen en estas respuestas de las plantas, pero debido a las asociaciones entre ellas y el nivel interno de fotoasimilados, este modelo asume que dichos mecanismos dependen de alguna manera del nivel de fotoasimilados disponibles.

El diseño de partición de materia seca durante la etapa de llenado puede variar considerablemente entre y dentro de especies, y entre años y sitios para un mismo cultivar. La literatura registra casos en que todos los órganos de la planta ganan en peso hasta la madurez fisiológica del órgano de cosecha (25, 40, 22), y otros en que algunos órganos—sobre todo el tallo— pierden peso en el último tramo de la etapa de llenado (27, 19, 51, 13). Una parte de esta pérdida puede corresponder a carbono transferido al órgano de cosecha.

Durante la etapa de llenado, los órganos de mayor capacidad de crecimiento son los de cosecha. La economía del carbono de los restantes órganos resulta muy sensible a cambios en la utilización de carbono por el órgano de cosecha; por otra

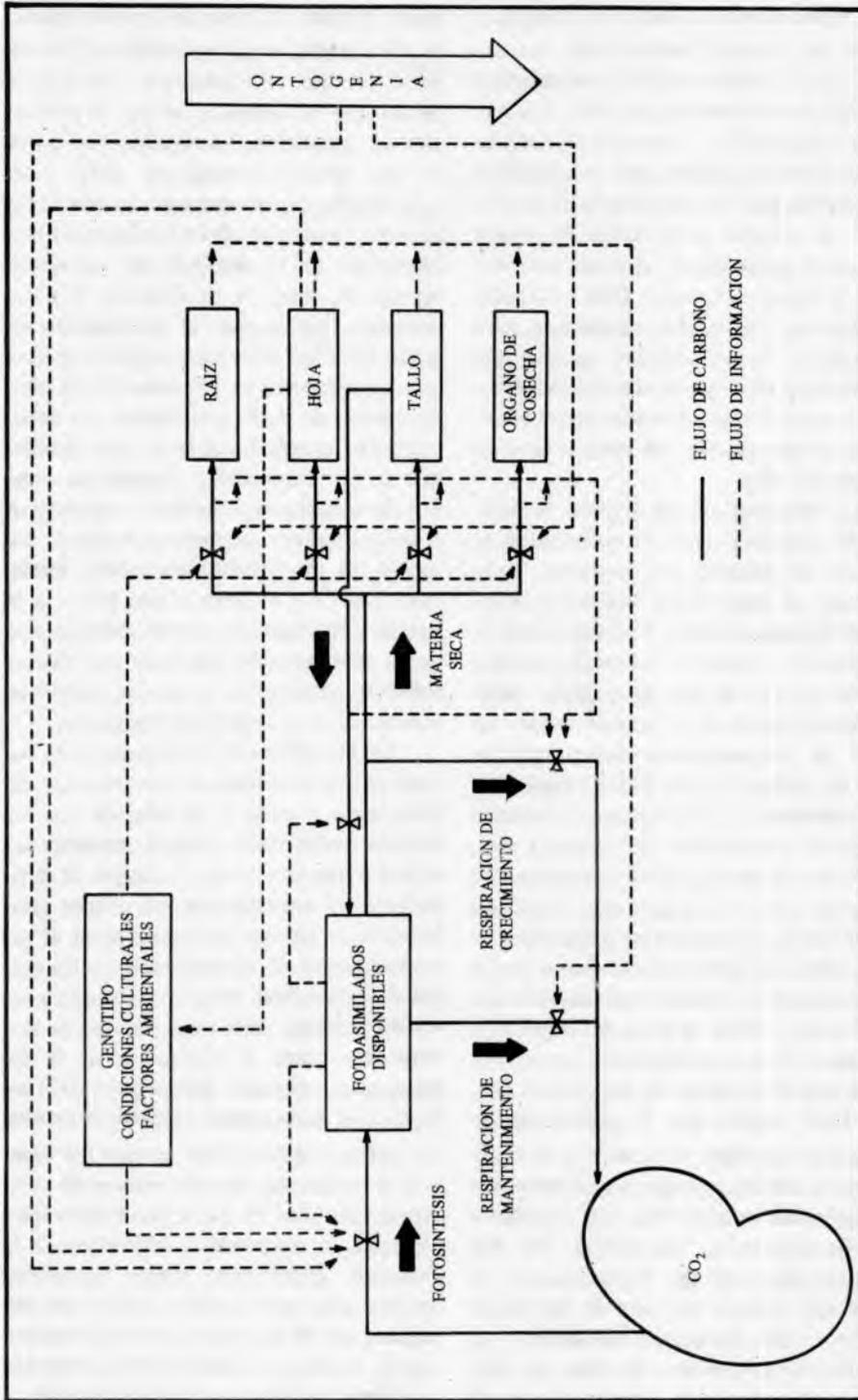


Figura 6: Esquema de un modelo de la economía del carbono de un eje dentro de un cultivo, mostrando algunas de las relaciones importantes entre las variables indicadas.

parte, condiciones que reducen la disponibilidad de fotoasimilados tienen un impacto mucho menor sobre el crecimiento del órgano de cosecha que sobre los restantes órganos (15). Tomados en conjunto, estos hechos indican que la capacidad competitiva por fotoasimilados de los órganos de cosecha es el factor de mayor peso en la partición de materia seca durante la etapa de llenado. Esta inferencia es coherente con la observación que, para un cultivar, la variabilidad relativa del rendimiento en órganos cosechables entre años y condiciones frecuentemente resulta mayor que aquella del rendimiento en biomasa (3, 45).

La capacidad de los órganos de cosecha de competir por fotoasimilados es función, en primera aproximación, de la densidad de órganos de cosecha que inician el llenado efectivo y su capacidad de crecimiento. Conviene recordar que estas características no son totalmente independientes entre sí, y puede existir un grado de compensación mutua variable entre las mismas (1, 24, 18). La capacidad de crecimiento de cada órgano de cosecha (ritmo de crecimiento del mismo) está, por lo menos en trigo (49) correlacionado con el peso final del grano. Bajo condiciones de stress, tales como las impuestas por la densidad de ejes en el cultivo, o frente a variaciones en condiciones ambientales entre años y sitios, el peso del órgano de cosecha es una característica más conservativa que la densidad de los mismos (23, 19). Esto sugiere que la generación de órganos potenciales de cosecha y su cuaje son los procesos cruciales que determinan su capacidad competitiva con relación a los fotoasimilados disponibles. En una comparación realizada recientemente, el éxito del cuajado fue una de las causas fundamentales del mayor rendimiento de un cultivar semi-enano de trigo en relación a otro de altura normal (3). En el

maíz, el éxito del cuajado también resulta fundamental para el rendimiento. Esta especie produce normalmente más óvulos de los que se llenan, y se puede perder, aún en condiciones normales, una parte de los óvulos fecundados (53). Además, se sabe que en esta especie una de las barreras fundamentales a los mayores rendimientos es la sensibilidad del rendimiento en grano a la densidad (9). La densidad óptima para el rendimiento en grano tiene un valor menor que la óptima para rendimiento en biomasa (9). Si bien las causas de esta sensibilidad no están aclaradas satisfactoriamente, los problemas en la generación y cuajado de órganos de cosecha seguramente contribuyen a determinar este comportamiento. El aumento de rendimiento en cebada fertilizada con CO₂ durante el mes previo a la antesis (20) también puede interpretarse como una respuesta mediada por efectos sobre la generación, y menos plausiblemente, sobre el cuajado de los granos.

La identificación y el estudio de los controles que actúan en los procesos de generación y cuaje y su relación con los factores ambientales debería constituir un objetivo importante en el campo de la fisiología del rendimiento. Un primer paso importante en esta dirección sería el reconocimiento de la existencia de las etapas de generación, cuajado y llenado y de sus diferencias, tanto en el planteo de tratamientos como la naturaleza de la información registrada. Buena parte de la información actualmente disponible resulta de difícil interpretación porque los ensayos se realizaron usando marcos de referencia ontogénicos poco apropiados (por ejemplo, es frecuente la utilización de la fenofase identificada como espigazón-maduración, que incluye, total o parcialmente, tres de las etapas que se distinguen aquí), o porque la información obtenida se refiere únicamente a la cosecha final.

Al evaluar la eventual importancia relativa de las limitantes fisiológicas al rendimiento de una determinada especie o genotipo, es importante reconocer que las características consideradas (duración del ciclo, ritmo de crecimiento del cultivo, proporción del ciclo dedicado al llenado y partición de fotoasimilados durante la etapa de llenado) pueden interaccionar en forma negativa. Interacciones de este tipo pueden determinar que la modificación de un carácter sin una alteración apropiada de las restantes desemboque en una respuesta nula o negativa del sistema total.

CONCLUSION

Nuestra comprensión de las relaciones entre la fisiología de los cultivos y su rendimiento es evidentemente incompleta. El estado de nuestro conocimiento acerca de los nexos entre el funcionamiento del sistema radical y el rendimiento, de los controles que modulan la generación y cuajado de los órganos de cosecha, y del rol de las hormonas en relación con estos controles constituyen sólo tres de los ejemplos que se podrían citar en apoyo de esta aseveración.

Sin embargo, es igualmente evidente que los conocimientos actuales acerca de la fisiología del rendimiento son suficientes como para contribuir en forma sustancial a la identificación y evaluación de muchos de los factores, internos y externos, que limitan el rendimiento. La realización de experiencias y el registro de datos que tengan en cuenta la existencia de etapas ontogénicas con características propias a través de las cuales se va determinando el rendimiento deberían constituir una vía importante para la ampliación de nuestros conocimientos de la fisiología del rendimiento.

Los conocimientos actuales también resultan adecuados para aumentar nuestra

percepción acerca de los procesos y de las características de las plantas que intervienen en la determinación del rendimiento. Esta mayor percepción debería, a su vez, facilitar la identificación más precisa de los orígenes de las variaciones de rendimiento de cada cultivo entre años y sitios, y promover los intentos de aplicar los conocimientos existentes en el proceso de mejoramiento.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- 1) Adams, M. W. y Grafius, J. L. (1971). Yield component compensation- alternative interpretations. *Crop Sci.* **11**, 33-5.
- 2) Biscoe, P. V., Scott, R. K. y Monteith, J. L. (1975). Barley and its environment. III. Carbon budget of the stand. *J. appl. Ecol.* **12**, 269-93.
- 3) Bremner, P. M. y Davidson, J. L. (1978). A study of grain number in two contrasting wheat cultivars. *Aust. J. Agric. Res.* **29**, 431-41.
- 4) Brocklehurst, P. A. (1977). Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* **266**, 348-9.
- 5) Connor, D. J. (1975). Growth, water relations and yield of wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* **2**, 353-66.
- 6) Chandler, R. F. (1968). Plant morphology and stand geometry in relation to nitrogen. En cita (11), pp. 265-85.
- 7) de Wit, C. T., Brouwer, R. y Penning de Vries, F. W. T. (1970). The simulation of photosynthetic systems. En cita (46), pp. 47-70.
- 8) Donald, C. M. y Hamblin, J. (1976). The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Adv. Agron.* **28**, 361-405.
- 9) Duncan, W. G. (1968). Cultural ma-

- nipulation for higher yields. En cita (11), pp. 327-39.
- 10) Eastin, J. D. (1972). En "Sorghum in the seventies" (N. G. P. Rao y L. R. House, eds.) pp. 214-46, IBH y Oxford, Nueva Delhi. Citado en (15).
 - 11) Eastin, J. D., Haskins, F. A., Sullivan, G. Y. y van Bavel, G. H. M. (eds.) (1968). *Physiological Aspects of Crop Yield*. ASA-CSSA, Madison.
 - 12) Egharevba, P. N., Horrocks, R. D. y Zuber, M. S. (1976). Dry matter accumulation in maize in response to defoliation. *Agron. J.* **68**, 40-3.
 - 13) English, B. D., McWilliam, J. R., Smith, R. C. G. y Davidson, J. E. (1979). Photosynthesis and partitioning of dry matter in sunflower. *Aust. J. Plant Physiol.* **6**, 149-64.
 - 14) Evans, L. T. (ed.) (1975). *Crop Physiology*, Cambridge University Press, Londres.
 - 15) Evans, L. T. y Wardlaw, I. F. (1976). Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. *Adv. Agron.* **28**, 301-59.
 - 16) Evans, L. T., Bingham, J. y Roskams, M. A. (1972). The pattern of grain set within ears of wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* **25**, 1-8.
 - 17) Fick, G. W., Loomis, R. S. y Williams, W. A. (1975). Sugar beet. En cita (14) pp. 259-95.
 - 18) Fischer, R. A., Aguilar, I. y Laing, D. R. (1977). Post-anthesis sink size in a high-yielding dwarf wheat: yield response to grain number. *Aust. J. Agric. Res.* **28**, 165-75.
 - 19) Gallagher, J. N., Biscoe, P. V. y Scott, R. K. (1975). Barley and its environment. V. Stability of grain weight. *J. appl. Ecol.* **12**, 319-35.
 - 20) Gifford, R. M., Bremner, P. M. y Jones, D. B. (1973). Assessing photosynthetic limitations to grain yield in a field crop. *Aust. J. Agric. Res.* **24**, 297-307.
 - 21) Hall, A. J. y Milthorpe, F. L. (1978). Assimilate source-sink relationships in *Capsicum annuum* L. III. The effects of fruit excision on photosynthesis and leaf and stem carbohydrates. *Aust. J. Plant Physiol.* **5**, 1-13.
 - 22) Hall, A. J., Lemcoff, J. H., Trápani, N., Carceller, M. S. y Soriano, A. (1978). Influencia de la sequía sobre algunos determinantes del rendimiento en el maíz. Sesiones 7a. Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal.
 - 23) Harper, J. L. (1961). Approaches to the study of plant competition. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **15**, 1-39.
 - 24) Harris, R. E., Moll, R. H. y Stuber, C. W. (1976). Control and inheritance of prolificacy in maize. *Crop Sci.* **16**, 843-50.
 - 25) Hanway, J. J. (1962). Corn growth and composition in relation to soil fertility: I. Growth of different plant parts and relation between leaf weight and grain yield. *Agron. J.* **54**, 145-8.
 - 26) Hanway, J. J. (1962). Corn growth and composition in relation to soil fertility: II. Uptake of N, P, and K and their distribution in different plant parts during the growing season. *Agron. J.* **54**, 217-22.
 - 27) Hanway, J. J. y Weber, C. R. (1971). Dry matter accumulation in eight soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) varieties. *Agron. J.* **63**, 227-30.
 - 28) Hanway, J. J. y Weber, C. R. (1971). Dry matter accumulation in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) plants as influenced by N, P, and K fertilization. *Agron. J.* **63**, 263-6.
 - 29) Hanway, J. J. y Weber, C. R. (1971). Accumulation of N, P, and K/ by soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) plants. *J.* **63**, 406-8.
 - 30) Langer, R. H. M. y Liew, F. K. Y. (1973). Effects of varying nitrogen supply at different stages of the re-

- productive phase on spikelet and grain production and grain nitrogen in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* **24**, 647-56.
- 31) Laude, H. M. (1972). External factors affecting tiller development. En Youngner, V. B. y McKell, C. M. (eds). *The Biology and Utilization of Grasses*, Academic Press, Nueva York, pp. 146-54.
 - 32) Lemcoff, J. H., Trápani, N. y Hall, A. J. (1978). Influencia de la sequía sobre la fotosíntesis en maíz. Sesiones de la 7a. Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal.
 - 33) Lindoo, S. J. y Nooden, L. D. (1977). Studies on the behavior of the senescence signal in Anoka soybeans. *Plant Physiol.* **59**, 1136-40.
 - 34) Loomis, R. S. y Williams, W. A. (1968). Productivity and the morphology of crop stands: Patterns with leaves. En cita (11) pp. 27-47.
 - 35) McCree, K. J. (1970). An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. En cita (46) pp. 221-9.
 - 36) Moorby, J. y Milthorpe, F. L. (1975). Potato. En cita (46) pp. 221-9.
 - 37) Neales, T. F. y Incoll, L. D. (1968). The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: a review of the hypothesis. *Bot. Rev.* **34**, 107-25.
 - 38) Nicholls, P. B. y May, L. H. (1963). Studies on the growth of the barley apex. I. Interrelationships between primordium formation, apex length and spikelet development. *Aust. J. Biol. Sci.* **16**, 561-71.
 - 39) Nooden, L. D., Rupp, D. C. y Derman, B. D. (1978). Separation of seed development from monocarpic senescence in soybeans. *Nature* **271**, 354-7.
 - 40) Orioli, G. A., Pereyra, V. R., Beltrano, J. y Cardinali, F. (1977). Acumulación de materia seca, nitrógeno, fósforo y uso de energía en un cultivo de girasol. Tercera Reunión Nacional de Girasol, Buenos Aires pp. 37-41.
 - 41) Penning de Vries, F. W. T. (1972). Respiration and growth. En Rees A. R., Cockshull, K. E., Hand, D. W. y Hurd, R. G. (eds.). *Crop Processes in Controlled Environments*, Academic Press, Londres, pp. 327-47.
 - 42) Rahman, M. J. y Wilson, J. H. (1977). Effect of phosphorus applied as superphosphate on rate of development and spikelet number per ear in different cultivars of wheat. *Aust. J. Agric. Res.* **28**, 183-6.
 - 43) Rahman, M. J. y Wilson, J. H. (1978). Determination of spikelet number in wheat. III. Effect of varying temperature on ear development. *Aust. J. Agric. Res.* **29**, 459-67.
 - 44) Rench, W. E. y Shaw, R. H. (1971). Black layer development in corn. *Agron. J.* **63**, 303-5.
 - 45) Ryhiner, A. H. y Matsuda, M. (1978). Effect of plant density and water supply on wheat production. *Neth J. Agric. Sci.* **26**, 200-9.
 - 46) Setlik, I. (ed) (1970). *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Pudoc. Wageningen.
 - 47) Shaw, R. H. (1953). Estimation of soil moisture under corn. *Iowa Sta. Uni. Res. Bull.* **520**.
 - 48) Shibles, R. M., Anderson, I. G. y Gibson, A. H. (1975). Soybean. En cita (14) pp. 151-88.
 - 49) Sofield, I., Evans, L. T., Cook, M. G. y Wardlaw, I. F. (1977). Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. Plant. Physiology* **4**, 785-97.
 - 50) Sofield, I., Wardlaw, I. F., Evans, L. T. y Zee, S. Y. (1977). Nitrogen, phosphorus and water contents during grain development and maturation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* **4**, 799-

- 51) Spiertz, J. H. J. y Ellen, J. (1978). Effects of nitrogen on crop development and grain growth of winter wheat in relation to assimilation and utilization of assimilates and nutrients. *Neth J. Agric. Sci.* **26**, 210-31.
- 52) Tollenaar, M. y Daynard, T. B. (1978). Kernel growth and development at two positions on the ear of maize (*Zea mays*). *Can. J. Plant Sci.* **58**, 189-97.
- 53) Tollenaar, M. y Daynard, T. B. (1978). Dry weight, soluble sugar content, and starch content of maize kernels during the early postsilking period. *Can. J. Plant Sci.* **58**, 199-206.
- 54) Tollenaar, M. y Daynard, T. B. (1978). Effect of defoliation on kernel development in maize. *Can J. Plant Sci.* **58**, 207-12.
- 55) Watson, D. J. (1971). Size, structure and activity of the productive systems of crops. En Wareing, P. F. y Cooper, J. P. (eds). *Potential Crop Production*, Heinemann Educational Books, Londres. pp. 76-88.
- 56) Yoshida, S. (1972). Physiological aspects of grain yield. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **23**, 437-64.
-