

Relación densidad-rendimiento en el cultivo girasol: el papel de las señales lumínicas y el genotipo

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Mónica López Pereira
Ingeniera Agrónoma - UBA -1991
Msc. Producción Vegetal-UBA

Lugar de trabajo: Facultad de Agronomía-UBA.



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Antonio Juan Hall

Ingeniero Agrónomo-UBA.

PhD, Macquarie University

Co-director

Jorge Casal

Ingeniero Agrónomo-UBA.

Phd, Leicester University

Consejero de Estudios

Victor Sadras

Ingeniero Agrónomo-UBA.

Msc. Producción Vegetal-UBA

PhD, University of Melbourne

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Antonio Juan Hall

Ingeniero Agrónomo-UBA.

PhD, Macquarie University

JURADO

Lucas Borrás

Ingeniero Agrónomo-UBA.

Dr. en Ciencias Agropecuarias-UBA.

JURADO

Pablo Calviño

Ingeniero Agrónomo-UBA.

Msc. en Producción Vegetal-UNMdP.

Dr. en Ciencias Agropecuarias-UNMdP.

JURADO

Guillermo Anibal Adrian Dosio

Ingeniero Agrónomo- UNMdP.

Msc. en Producción Vegetal-UNMdP.

Docteur en Biologie Intégrative, Université Montpellier.

Fecha de defensa de la tesis: 27 de febrero del 2015

*A mis padres
Manuel y Dosinda*

AGRADECIMIENTOS

- A Antonio Hall le quiero agradecer su paciencia, generosidad y compromiso que posibilitaron la realización de esta Tesis. Sus aportes y comentarios certeros fueron un permanente acicate para mejorar mi capacidad de observación y metodología de trabajo.
- A Jorge Casal por ampliar mi visión y formación académica.
- A Victor Sadras por su generosidad y sus valiosos aportes que permitieron que pudiera abordar y desarrollar el tema de autoorganización en esta Tesis.
- Agradezco los invaluable aportes que han realizado a esta Tesis David Connor, Nóra Trápani, Abelardo de la Vega, Susana Perelman, William Batista y Gervasio Piñeiro.
- A la Agencia de Promoción Científica y Tecnológica, a la Universidad de Buenos Aires, a la Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria y a la Asociación Argentina de Girasol que han permitido la realización de esta Tesis.
- A la Asociación Argentina de Girasol por fomentar el intercambio de ideas entre los investigadores y profesionales que trabajan en el cultivo de girasol.
- A la Facultad de Agronomía de la UBA por haberme dado la posibilidad de compatibilizar mi trabajo con la realización de esta tesis.
- A Francisco Salvatelli y Jose Michelou quienes trabajaron con gran entusiasmo y empuje como técnicos en la realización de los experimentos de campo.
- A los técnicos Roberto Tornese, Marisol López, Andrea Tornese, Walter Nicolo y Carlos Villalba por su asistencia en la instalación y conducción de los experimentos.
- A todos mis compañeros de la Cátedra de Cultivos Industriales por su afecto y apoyo durante la realización de este trabajo.
- A mis compañeros de la Cátedra de Cereales por la cooperación y amistad de todos estos años.
- A mis compañeras y amigas Pilar Vilariño y Elba de la Fuente por haberme escuchado y enseñado que, no existe ningún problema ó inconveniente que nos habilite a perder la alegría de disfrutar de la vida.
- Un agradecimiento muy especial a mi familia que me proporcionaron la fuerza y el entusiasmo para realizar esta tesis.

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Mónica López Pereira

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO 1 INTRODUCCIÓN

<i>1.1 PLANTEO DEL PROBLEMA</i>	2
<i>1.2 REVISION DE ANTECEDENTES</i>	5
<i>1.3 OBJETIVOS</i>	11
<i>OBJETIVO GENERAL</i>	11
<i>OBJETIVOS PARTICULARES</i>	11
<i>1.4 HIPOTESIS</i>	12
<i>1.5 ESTRUCTURA DE TESIS</i>	13

CAPÍTULO 2 RESPUESTA DEL RENDIMIENTO A LA ESTRUCTURA DEL CANOPEO Y A LA DENSIDAD

<i>2.1. INTRODUCCIÓN</i>	16
<i>2.2. MATERIALES Y MÉTODOS</i>	19
<i>EXPERIMENTOS: SITIO Y CONDICIONES DE CRECIMIENTO</i>	19
<i>DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS</i>	19
<i>VARIABLES DE RESPUESTA</i>	20
<i>Fenología</i>	20
<i>Área foliar por planta</i>	20
<i>Número de flores por capítulo</i>	20
<i>Biomasa área y rendimiento en aceite</i>	22
<i>ANÁLISIS DE DATOS</i>	22
<i>Estimación de AP y densidad del cultivo</i>	22
<i>Estimación de los valores de biomasa e IC corregidas por el costo de síntesis</i>	23
<i>Contribución relativa de los componentes de rendimiento a la respuesta de Rac_{PL} a AP</i>	24
<i>Estimación de la plasticidad fenotípica</i>	24
<i>Estimación de valores de IAF, biomasa y rendimiento por unidad de superficie de cultivo</i>	24
<i>Ajuste de funciones a las relaciones entre variables</i>	25
<i>ANÁLISIS ESTADÍSTICO</i>	25
<i>2.3. RESULTADOS</i>	26
<i>CONDICIONES DE CRECIMIENTO</i>	26
<i>RESPUESTAS A NIVEL DE PLANTA INDIVIDUAL</i>	27

<i>Plasticidad vegetativa y reproductiva, análisis conjunto de las tres estructuras del cultivo</i>	27
<i>Plasticidad vegetativa y reproductiva, análisis desagregado por estructura de cultivo</i>	27
<i>Sensibilidad relativa de los componentes del rendimiento a nivel de planta individual en mayor detalle: componentes del rendimiento</i>	30
<i>Peso relativo de los componentes de rendimiento en la formación de Rac_{PL}</i>	34
<i>Producción de biomasa a cosecha e índice de cosecha: su asociación con el rendimiento</i>	35
<i>RESPUESTAS A NIVEL DE CULTIVO</i>	37
<i>Índice de área foliar a antesis</i>	37
<i>Rendimiento en aceite del cultivo: Biomasa aérea e Índice de cosecha corregidos por el costo de su producción</i>	38
2.4. DISCUSIÓN	40

CAPÍTULO 3

DETERMINANTES FISIOLÓGICOS DEL RENDIMIENTO EN DOS ARREGLOS DE CANOPEO CONTRASTANTES: RADIACIÓN INTERCEPTADA Y EFICIENCIA EN EL USO DE LA RADIACIÓN.

3.1. INTRODUCCIÓN	44
3. 2. MATERIALES Y MÉTODOS	47
<i>EXPERIMENTOS</i>	47
<i>Sitio y condiciones de crecimiento</i>	47
<i>Diseño experimental y tratamientos</i>	47
<i>Mediciones, observaciones y cálculos</i>	47
<i>Fenología</i>	47
<i>Dinámica del Índice de área foliar</i>	48
<i>Medición de radiación fotosintética activa interceptada por el cultivo y radiación incidente sobre las caras laterales de los setos</i>	48
<i>Dinámica de la biomasa aérea corregida por el valor de su producción y rendimiento en aceite</i>	50
<i>El modelo</i>	51
<i>Validación del modelo de setos para el cultivo de girasol: Caracterización de la dinámica de la geometría del canopeo</i>	51
<i>Cálculo de la eficiencia en el uso de la radiación interceptada</i>	52
<i>ANÁLISIS ESTADÍSTICO</i>	53
3.3. RESULTADOS	54
<i>CONDICIONES DE CRECIMIENTO</i>	54
<i>EVOLUCIÓN DEL ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR</i>	55
<i>DINÁMICA DE LA PROPORCIÓN DE RADIACIÓN INTERCEPTADA</i>	56

<i>DINÁMICA DE LA RADIACIÓN INCIDENTE SOBRE LAS CARAS LATERALES DE LOS SETOS.....</i>	58
<i>DINÁMICA DE ACUMULACIÓN DE BIOMASA Y RENDIMIENTO EN ACEITE</i>	60
<i>VALIDACIÓN DEL MODELO DE CONNOR PARA SETOS DE GIRASOL</i>	63
3.4. DISCUSION.....	69
CAPÍTULO 4	
<i>INCLINACIÓN DE TALLOS: CONTROLES Y EFECTOS DEL PROCESO DE AUTOORGANIZACIÓN DEL CULTIVO</i>	
4.1. INTRODUCCIÓN	73
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS	77
<i>EXPERIMENTOS</i>	77
<i>EFFECTOS DE LA DENSIDAD Y DISTANCIA ENTRE SURCOS SOBRE LA INCLINACIÓN DE TALLOS: SU ASOCIACIÓN CON EL RENDIMIENTO</i>	77
<i>Sitio y condiciones de crecimiento.....</i>	77
<i>Diseño experimental y tratamientos</i>	77
<i>Mediciones, observaciones y cálculos</i>	78
<i>Fenología.....</i>	78
<i>Dinámica de inclinación de tallos</i>	78
<i>Biomasa a antesis</i>	79
<i>Rendimiento y componentes</i>	79
<i>Análisis estadístico</i>	80
<i>DINÁMICA DE INCLINACIÓN DE TALLOS CON MAYOR GRADO DE DETALLE.....</i>	80
<i>LAS SEÑALES LUMÍNICAS Y EL CONTROL DEL PROCESO DE INCLINACIÓN DE TALLOS</i>	81
<i>CÉLULAS AUTÓMATAS</i>	81
4.3. RESULTADOS	83
<i>DESCRIPCIÓN DEL PATRÓN DE INCLINACIÓN DE TALLOS: SU ASOCIACIÓN CON LA DENSIDAD DE SIEMBRA Y LA ORIENTACIÓN DE SURCOS</i>	83
<i>DINÁMICA DEL PROCESO DE INCLINACIÓN ALTERNA DE TALLOS CON MAYOR GRADO DE DETALLE.....</i>	85
<i>CONTROLES DEL PROCESO DE INCLINACIÓN DE TALLOS.....</i>	88
<i>EFFECTO DE LA INCLINACIÓN DE TALLOS SOBRE EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES.....</i>	90
<i>Condiciones de crecimiento.....</i>	90
<i>Biomasa a antesis y rendimiento y sus componentes</i>	91
<i>Células autómatas</i>	92
4.4. DISCUSIÓN.....	94

CAPITULO V

BASES FISIOLÓGICAS Y ATRIBUTOS FENOTÍPICOS QUE AFECTAN LA TOLERANCIA A ALTA DENSIDAD: VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA

5.1 INTRODUCCIÓN.....	99
5.2 MATERIALES Y METODOS	102
<i>CAMBIOS MORFOLÓGICOS Y FISIOLÓGICOS DE PLANTAS DE GIRASOL EN RESPUESTA A LA DENSIDAD: VARIABILIDAD INTRAESPECÍFICA.....</i>	102
<i>Sitio y condiciones de crecimiento.....</i>	102
<i>Diseño experimental y tratamientos</i>	102
<i>Mediciones, observaciones y cálculos</i>	103
<i>Fenología.....</i>	103
<i>Altura a estrella visible y antesis y evolución del crecimiento de los entrenudos durante el periodo de emergencia a estrella visible.....</i>	103
<i>Partición de biomasa entre las estructuras vegetativas y reproductivas desde la emergencia del cultivo hasta estrella visible.....</i>	104
<i>Inclinación de tallos</i>	104
<i>Rendimiento y sus componentes</i>	104
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	105
5.3 RESULTADOS	106
<i>EXPERIMENTO I. CAMBIOS MORFOLÓGICOS Y FISIOLÓGICOS A NIVEL DE PLANTA EN RESPUESTA A LA DENSIDAD: SU ASOCIACIÓN CON EL NÚMERO DE FLORES.</i>	106
<i>Fenología.....</i>	106
<i>Altura y evolución del crecimiento de los entrenudos durante el periodo de emergencia a estrella visible.</i>	106
<i>Partición de biomasa hacia las hojas y los tallos desde la emergencia hasta estrella visible.....</i>	107
<i>Condiciones de crecimiento durante los experimentos</i>	112
<i>Altura a estrella visible y longitud del cuarto entrenudo: su asociación con el número de flores por planta</i>	113
<i>Indicadores morfológicos de la variación del número de flores a la densidad: Longitud del cuarto entrenudo y altura de las plantas a estrella visible</i>	116
<i>Rendimiento en aceite por planta y por unidad de superficie</i>	116
5.4 DISCUSIÓN.....	122

CAPÍTULO 6

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

6.1 DISCUSION GENERAL	127
6.2. CONCLUSIONES GENERALES	133

<i>BIBLIOGRAFÍA</i>	136
<i>ANEXO 1</i>	146
<i>A.1. INTRODUCCIÓN</i>	147
<i>A.2. MATERIALES Y METODOS</i>	147
<i>A.3 RESULTADOS</i>	148
<i>ANEXO 2</i>	152
<i>ANEXO 3</i>	157

INDICE DE TABLAS

Tabla 2.1: Tratamientos, distancia entre surcos, área por planta de la planta objetivo y de la planta de la bordura, densidad, número de plantas objetivo y plantas bordura por unidad de superficie y descripción de la estructura de cultivo de Exp. 1, 2, 3 y 4. 21

Tabla 2.2: Datos meteorológicos promedio y duración de las fases de Siembra-Antesis (S-A), Antesis (A) y Antesis-Madurez Fisiológica (A-MF) La fase de desarrollo de antesis (A) representa un intervalo de 15 días centrado alrededor de R5.5 (antesis media según la escala de Schneiter y Miller, 1981). Fotoperíodo (Fotop.), temperatura mínima media (Tmín.), temperatura máxima media (Tmáx.), radiación incidente diaria (R.). 26

Tabla 2.3: Área foliar a antesis y rendimiento en aceite de plantas de girasol sembradas a 28/28 (densidad estándar (control) de 5.1 pl m⁻², área por planta: 0.196m² pl⁻¹) durante las cuatro estaciones de crecimiento. Medias error estándar (n=3) para los Experimentos 1, 2, 3 y 4.27

Tabla 2.4. Valores F, niveles de significancia en el ANOVA de los parámetros y el coeficiente (R²) de la regresión múltiple entre el rendimiento en aceite por planta (g m⁻²) y el número de granos llenos (pl⁻¹), el peso (mg grano⁻¹) y concentración de aceite (%) en el grano para el conjunto de las tres estructuras (EU_{0.70}, EU_{1.40} y ENU_{0.70}) y en forma individual (uniformes con surcos a 0.7m, EU_{0.70}; uniformes con surcos a 0.7m, ENU_{0.70} y uniformes con surcos a 1.4m, EU_{1.40}). Los valores entre paréntesis próximos al valor F indican la proporción de la varianza no-error que es explicado por cada parámetro de la regresión. Datos de los Exps. 2 y 3. 34

Tabla 2.5. Valores F, niveles de significancia en el ANOVA de los parámetros y el coeficiente (R²) de la regresión múltiple entre el número de granos llenos (pl⁻¹) y el número de flores (pl⁻¹) y la fertilidad para el conjunto de las tres estructuras (EU_{0.70}, EU_{1.40} y ENU_{0.70}) y en forma individual (uniformes con surcos a 0.7m, EU_{0.70}; uniformes con surcos a 0.7m, ENU_{0.70} y uniformes con surcos a 1.4m, EU_{1.40}). Los valores entre paréntesis próximos al valor F indican la proporción de la varianza no-error que es explicado por los factores fijos o por su interacción. Datos de los Exps. 2 y 3. 35

Tabla 3.1: Datos meteorológicos promedios diarios y duración de las fases de Siembra-Antesis (S-A) y Antesis-Madurez Fisiológica (A-MF). La fase de desarrollo de Antesis (A) representa un intervalo de 15 días centrado alrededor de R5.5 (antesis media según la escala de Schneiter y Miller, 1981). Fotoperíodo (Fotop.), temperatura mínima media (Tmín.), temperatura máxima media (Tmáx.), radiación incidente diaria (R.). 54

Tabla 3.2. Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los tres experimentos y dos estructuras de canopeo, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la estructura, del año y su interacción, para el índice de área foliar a antesis media (IAF_{AM}), la tasa de crecimiento del IAF entre E-AM, las tasas lenta y rápida de senescencia del canopeo, y el momento de transición entre ambas tasas de senescencia. Los datos (medias [n=3] y error estándar) del IAF_{AM} y la tasa de crecimiento del IAF se presentan para las dos estructuras (Estructuras, EU_{0.7} y EU_{1.4}) en los tres experimentos (Experimentos, (Exps. 1, 2 y 3) mientras que los datos correspondientes a la tasa de crecimiento rápida y lenta de senescencia y el momento de transición entre ambas tasas para ambas estructuras se presentan sólo para los Exps. 1 y 3. Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas (p<0.05) entre los elementos de la sección. 56

Tabla 3.3. Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los tres experimentos y dos estructuras de canopeo, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la

estructura, del año y su interacción, para la tasa de aumento de la proporción de radiación interceptada diaria calculada (Q_{dcalc}), la proporción de radiación diaria calculada máxima, el momento en el que se alcanzó la proporción de radiación interceptada diaria calculada máxima. Los datos (medias [$n=3$] y error estándar) se presentan para las dos estructuras (Estructuras, EU_{0.7} y EU_{1.4}) en los tres experimentos (Experimentos, (Exps. 1, 2 y 3)). Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre los elementos de la sección..... 58

Tabla 3.4 Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los tres experimentos y dos estructuras de canopeo, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la estructura, del año y su interacción, de la tasa de crecimiento durante la fase de establecimiento (TCEST) y de rápido crecimiento (TCRCREC), momento de transición entre TCEST y TCRCREC, tasa de crecimiento durante postantesis (TCPOST), biomasa a antesis, biomasa corregida a madurez fisiológica y el rendimiento en aceite. Los datos (medias [$n=3$] y error estándar) de la TCRCREC, la biomasa a antesis, la biomasa corregida a madurez fisiológica y el rendimiento en aceite se presentan para las dos estructuras (Estructuras, EU_{0.7} y EU_{1.4}) en los tres experimentos (Experimentos, (Exps. 1, 2 y 3)) mientras que los valores de la TCEST y de la TCPOST se presentan para ambas estructuras sólo para los Exps. 2 y 3 y 1 y 3, respectivamente. Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre los elementos de la sección..... 62

Tabla 3.5. Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los tres experimentos y dos estructuras de canopeo, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la estructura, del año y su interacción, la eficiencia en el uso de la radiación calculada de las fases de establecimiento ($e_{est-calc}$), rápido crecimiento ($e_{rc-calc}$) y durante el periodo de llenado de grano ($e_{post-calc}$) y transición entre $e_{est-calc}$ y $e_{rc-calc}$. Los valores (medias [$n=3$] y error estándar) de la $e_{rc-calc}$ se presentan para las dos estructuras (Estructuras, EU_{0.7} y EU_{1.4}) en los tres experimentos (Experimentos, (Exps. 1, 2 y 3)) mientras que los valores de la $e_{est-calc}$ y la transición entre la $e_{est-calc}$ y $e_{rc-calc}$ se presentan sólo para los Exps. 2 y 3. El valor de la $e_{est-calc}$ no se pudo estimar en el Exp. 1 debido a que el muestreo de la biomasa aérea no incluyó la etapa de lento crecimiento de la biomasa. Los valores de la $e_{post-calc}$ para las EU_{0.7} y las EU_{1.4} se presentan para los Exps. 1 y 3. Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre los elementos de la sección..... 64

Tabla 4.1: Datos meteorológicos promedio para las diferentes fases de desarrollo de los Exp_{REND1} y Exp_{REND2} . La fase de desarrollo de antesis (A) representa un intervalo de 15 días centrado alrededor de R5.5 (según la escala de Schneiter y Miller, 1981). Valores medias diarias para fotoperíodo (Fotop.), temperatura mínima ($T_{mín.}$), temperatura máxima ($T_{máx.}$) y radiación incidente (R.)..... 90

Tabla 4.2. Tabla resumen de los resultados de análisis REML para los dos Exp_{REND} . Los factores fijos fueron densidad, inclinación v. tutorado y la interacción densidad x inclinación de tallos y el aleatorio, año. Los valores en las celdas son valores F, niveles de significancia y (entre paréntesis) el % de la varianza no-error explicado por cada factor fijo o por la interacción entre factores fijos. Ba, biomasa a antesis; Rac, rendimiento en aceite; NFI, número de flores; NG, número de granos llenos; Pg, peso de grano; C_{aceite} , concentración de aceite. 91

Tabla 4.3. Media \pm el error estándar de los factores fijos (densidad e inclinación) del análisis REML para los dos Exp_{REND} . para la biomasa a antesis (Ba); rendimiento en aceite (Rac.), número de flores (NFI); número de granos llenos (NG) y peso de grano (Pg) y concentración de aceite (C_{aceite}). Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada sección de “Densidad” y “Inclinación” indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre los elementos de la sección..... 92

Tabla 5.1. Duración en días de la fase de antesis-madurez Fisiológica (A-MF) en respuesta a la densidad. 106

Tabla 5.2. Efectos de la densidad de siembra sobre los coeficientes de partición de biomasa aérea entre hoja y tallo estimados como las pendientes (\pm el error estándar) de las regresiones entre la biomasa del órgano y la biomasa aérea total desde emergencia hasta estrella visible. Datos del Experimento 1, híbrido Paraíso 20. 110

Tabla 5.3: Datos meteorológicos promedios diarios de las fases de Siembra-Estado Floral 1.3 (S- EF_{1.3}), Estado Floral 1.3 –Estado floral 1.8 (EF_{1.3}-EF_{1.8}), Estado floral 1.8-Antesis (EF_{1.8}-Antesis) y Antesis-Madurez Fisiológica (A-MF). La fase de desarrollo de Antesis (A) representa un intervalo de 15 días centrado en R5.5 (antesis media según la escala de Schneiter y Miller, 1981). Fotoperíodo (Fotop.), temperatura mínima media (Tmín.), temperatura máxima media (Tmáx.), radiación incidente diaria (R). 112

Tabla 5.4. Valores F y niveles de significancia para los factores cultivar, densidad e interacción cultivar por densidad, planteados como factores fijos en el análisis REML para la altura de las plantas a estrella visible, la longitud del cuarto entrenudo, la inclinación de tallos, el número de flores por planta. Los valores entre paréntesis próximos al valor F indican la proporción de la varianza no-error que es explicado por los factores fijos o por su interacción. Datos de los Exps. 2 y 3. 113

Tabla 5.5. Valores F y niveles de significancia para el cultivar, la densidad y la interacción entre cultivar y la densidad, planteados como factores fijos en el análisis REML para el rendimiento en aceite por planta y por unidad de superficie. Los valores entre paréntesis próximos al valor F indican la proporción de la varianza no-error que es explicado por los factores fijos o por su interacción. Datos de los Exps. 2 y 3. 118

Tabla 5.6. Valores F y niveles de significancia para el cultivar, la relación R/RL y la interacción entre el cultivar y la relación R/RL de los ANOVAs para la longitud del primer entrenudo y para la inclinación de tallos. Los valores entre paréntesis próximos al valor F indican la proporción de la varianza no-error que es explicado por los dos factores y por su interacción. Datos del Exp_{RL}. 119

Tabla A1.1. Niveles de significancia del ANOVA de los coeficientes de la regresión lineal con variables auxiliares dummy (ENU, EU_{0.7} y las EU_{1.40}) del rendimiento en aceite por planta (g m^{-2}), el índice de área foliar a antesis, la biomasa y el índice de cosecha ambos corregidos por el costo de síntesis de aceite en respuesta a la densidad (3.83-7.65 pl.m^{-2} en las ENU_{0.7}; 2.6-5.1 pl.m^{-2} en las EU_{0.7} y 2.6-7.11 en las EU_{1.40}). Datos de los Exps. 2 y 3. 148

Tabla A1.2. Niveles de significancia del ANOVA de los coeficientes de la regresión lineal con variables Dummy (EU_{0.7} y las EU_{1.4}) entre el rendimiento en aceite por planta (g m^{-2}), el índice de área foliar a antesis, la biomasa y el índice de cosecha ambos corregidos por el costo de síntesis de aceite en respuesta a la densidad (0.7-6.8 y 1.04-7.11 pl.m^{-2} en las EU_{0.7} y las EU_{1.40} respectivamente). Datos de los Exps. 1, 2, 3 y 4. 149

Tabla A1.3. Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los experimentos 2, 3 y 4 de las estructuras uniformes con surcos a 0.70m, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la densidad, del año y su interacción, el rendimiento en aceite (g m^{-2}), el índice de área foliar (IAF, adimensional), la biomasa aérea corregida (Bcvp, g m^{-2}) y el índice de cosecha corregido por el valor de su producción (Icvp, adimensional). Los valores (medias [$n=3$] y error estándar) se presentan para cada valor de densidad en los tres experimentos (Experimentos, (Exps. 2, 3 y 4)) mientras que los valores de la Bcvp y del Icvp se presentan sólo para los Exps. 2 y 4. Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de

las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los elementos de la sección. 150

Tabla A1.4 Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los experimentos 2, 3 y 4 de las estructuras uniformes con surcos a 0.70m, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la densidad, del año y su interacción, el rendimiento en aceite (g m^{-2}), el índice de área foliar (IAF, adimensional), la biomasa aérea corregida (Bcvp , g m^{-2}) y el índice de cosecha corregido por el valor de su producción (Icvp , adimensional). Los valores (medias [$n=3$] y error estándar) se presentan para cada valor de densidad en los tres experimentos (Experimentos, (Exps. 2, 3 y 4)) mientras que los valores de la Bcvp y del Icvp se presentan sólo para los Exps. 2 y 4. Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los elementos de la sección. 151

Tabla A2. 1: Funciones lineares (desde emergencia a antesis [$\text{IAF}_{\text{E-AM}}$]) y bilineares (antesis media a madurez fisiológica [$\text{IAF}_{\text{AM-MF}}$]) ajustadas a las relaciones entre el índice de área foliar y el tiempo para los datos correspondientes a la dos estructuras ($\text{EU}_{0.7}$ y $\text{EU}_{1.4}$) en cada uno de los Experimentos 1, 2 y 3. 153

Tabla A2.2: Funciones bilineales ajustadas a las relaciones entre proporción de radiación interceptada diaria calculada (Qd_{calc}) / tiempo (en días desde la emergencia, dde) en los Experimentos 1, 2 y 3. 154

Tabla A2. 3: Funciones ajustadas para las regresiones de la biomasa corregida por el valor de su producción durante el periodo de establecimiento ($\text{Bcvp}_{\text{ESTAB}}$), rápido crecimiento ($\text{Bcvp}_{\text{R.crec}}$) durante el periodo de llenado de grano ($\text{Bcvp}_{\text{POST}}$) de los Experimentos 1, 2 y 3. 155

Tabla A2.4: Funciones ajustadas para las regresiones de la biomasa corregida por el valor de su producción (Bcvp) vs. la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RI_{ACUM} , $\text{Mj m}^{-2}\text{día}^{-1}$) por el cultivo durante el periodo de establecimiento ($\text{Bcvp}_{\text{ESTAB}}$), rápido crecimiento ($\text{Bcvp}_{\text{R.crec}}$) y llenado de grano ($\text{Bcvp}_{\text{POST}}$) de los Experimentos 1, 2 y 3. 156

INDICE DE FIGURAS

Figura 2.1 Distribución de plantas en un arreglo uniforme con una distancia entre surcos a 1.40 a) y a 0.70m b) y no niforme con surcos distanciados a 0.70m c). Las plantas objetivo y las plantas mas cercanas a la planta de referencia se representan con círculos verdes y rojos respectivamente. Las líneas punteadas grises son los segmentos que unen la distancia que hay entre la planta objetivo y las plantas más cercanas a la planta de referencia. La superficie celeste y rosa corresponde a las áreas de la planta objetivo y de la bordura respectivamente..... 23

Figura 2.1 Área foliar por planta a antesis (a) y rendimiento en aceite por planta (c) en función del área de suelo por planta para los Exps. 1(cuadrados), 2(triángulos), 3(triángulos invertidos) y 4 (círculos llenos). Biomasa por planta a antesis (b) en función del área por planta para los Exps 1 y 2 (Los cultivos fueron conducidos en parcelas de tres surcos que diferían en la estructura de cultivo: EU_{0.7} (símbolos llenos negros), EU_{1.40} (símbolos negros vacíos) y ENU_{0.7} (símbolos llenos grises). Las barras son \pm un error estándar de la media, n=3. Líneas de regresión: Área foliar por planta: $1.39+0.44\ln(x)$, $R^2= 0.75$; Biomasa a antesis: $343.87+97.97\ln(x)$, $R^2= 0.85$. Rendimiento en aceite por planta: $80.3+22.9\ln(X)$, $R^2=0.70$. En el Exp. 4(círculos) no se evaluó la Biomasa a floración. 28

Figura 2.2 Relación entre el área foliar (a, b, c), la biomasa a antesis (d, e y f) y el rendimiento en aceite por planta (g, h, i) en función del área por planta en EU_{0.7} (a, d y g; símbolos negros llenos) y ENU_{0.7} (b, e y h; símbolos grises llenos) y EU_{1.40}(c, f, i; símbolos vacíos) para el Experimento 1(cuadrados), 2(triángulos) 3(triángulos invertidos) y 4 (círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, n=3. La flecha indica el área por planta correspondiente a $0.196\text{m}^2\text{pl}^{-1}$ (5.1pl.m^{-2}). En las EU_{0.7} el valor del área foliar y el rendimiento en aceite por planta correspondiente al AP de $1.4\text{m}^2.\text{pl}^{-1}$ no se incluyo al ajustar las funciones de respuesta indicadas. La línea punteada en a) y g) sugiere la existencia de un “plateau” para la relación entre ambas variables a partir de un área por planta de 0.48m^2 29

Figura 2.3 Relación entre el número de flores (a, b y c), fertilidad (d, e y f) y granos llenos (g, h y i) y el área de suelo por planta en EU_{0.7} (a, d y g, símbolos negros llenos), ENU_{0.7} (b, e y h, símbolos grises llenos) y EU_{1.40} (c, f, i; símbolos vacíos) para el Experimento 1(cuadrados.), 2(triángulos) 3(triángulos invertidos) y 4 (círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, n=3. La flecha indica el área por planta correspondiente a $0.196\text{m}^2\text{pl}^{-1}$ (5.1pl.m^{-2}). En las EU_{0.7} el valor del número de flores, en la fertilidad y el número de granos llenos correspondiente al AP de $1.4\text{m}^2.\text{pl}^{-1}$ no se incluyo al ajustar las funciones de respuesta indicadas. La línea punteada en a) y g) sugiere la existencia de un “plateau” para la relación ambas variables a partir de un área por planta de 0.48m^2 31

Figura 2.4 Relación del peso de grano (a, b y c), concentración de aceite (d, e y f) y contenido de aceite (g, h y i) y el área por planta en EU_{0.7} (Figuras a, d y g; símbolos llenos negros), ENU_{0.7} (Figuras b, e y h; símbolos llenos grises) y EU_{1.40} (Figuras c, f, i; símbolos vacíos) para el Experimento 1(cuadrados.), 2 (triángulos) 3(triángulos invertidos) y 4 (círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, n=3. La flecha indica el área por planta correspondiente a $0.196\text{m}^2\text{pl}^{-1}$ (5.1pl m^{-2}). En las EU_{0.7} el valor del peso, concentración de aceite y contenido de aceite en el grano correspondiente al AP de $1.4\text{m}^2.\text{pl}^{-1}$ no se incluyó en los ajustes entre las variables involucradas..... 33

Figura 2.5 Relación entre la biomasa a madurez fisiológica corregida por el costo de producción (figuras a, b y c) y el índice de cosecha corregida por el costo de su producción (figuras d, e y f) y el área por planta en EU_{0.7} (Figuras a y d; símbolos llenos), ENU_{0.7} (Figuras b y e; símbolos llenos grises) y EU_{1.40} (Figuras c y f; símbolos vacíos) para el Experimento 1(cuadrados.), 2(triángulos) y 4 (círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, n=3.

La flecha indica el área por planta correspondiente a $0.196 \text{ m}^2 \text{ pl}^{-1}$ (5.1 pl.m^{-2}). La línea punteada en el gráfico a) sugiere la existencia de un “plateau” para la relación ambas variables a partir de un área por planta de 0.49 m^2 36

Figura 2. 6 Relación entre el rendimiento (Figuras, a, c y e) y el índice de cosecha (Figuras d, e y f) con la biomasa a cosecha corregido por el costo de su producción de $EU_{0.7}$ (Figuras a y b ; símbolos llenos negros) y $ENU_{0.7}$ (Figuras b y e símbolos llenos grises) y $EU_{1.40}$ (Figuras c y f ; símbolos vacíos) para el Experimento 1(cuadrados), 2(triángulos) y 4 (círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, $n=3$ 36

Figura 2.7 Índice de área foliar a antesis en función de la densidad de plantas para el conjunto de las tres estructuras (a) y para las estructuras uniformes (b) de los Experimentos 1 (cuadrados), 2 (triángulos), 3 (triángulos invertidos) y 4 (círculos) en las $EU_{0.7}$ (símbolos llenos negros), $EU_{1.40}$ (símbolos negros vacíos) y $ENU_{0.7}$ (símbolos llenos grises). Las barras en los símbolos son \pm un error Standard de la media, $n=3$. Línea de regresión: Índice de área foliar a antesis de las $EU_{0.7}$, $EU_{1.40}$ y $ENU_{0.7}=1.53+1.09\ln(x)$, $R^2=0.66$ y en las $EU_{0.7}=1.43+1.18\ln(X)$, $R^2=0.66$ 37

Figura 2.8(a) Rendimiento en aceite en función de la densidad en las $EU_{0.7}$ (símbolos llenos negros), $EU_{1.40}$ (símbolos negros vacíos) y $ENU_{0.7}$ (símbolos llenos grises) para los Exps 1 (cuadrados), 2 (triángulos), 3 (triángulos invertidos) y 4 (círculos). Línea de regresión: Rendimiento en aceite (g m^{-2}) de las tres estructuras $=83.44 + 80.071\ln(X, \text{plantas m}^{-2})$; $R^2=0.64$, $p<0.001$ y (b) Rendimiento en aceite en función de la densidad en las $EU_{0.7}$ (símbolos llenos negros, desde $2-14.3 \text{ pl.m}^{-2}$), para los Exps. 1 (cuadrados), 2 (triángulos), 3 (triángulos invertidos) y 4 (círculos llenos). Línea de regresión: Rendimiento en aceite (g m^{-2}) $=136.92+12.80 X$; $R^2=0.59$, $p<0.001$. Las barras son \pm un error standard de la media, $n=3$. La línea punteada indica la respuesta esperada en cultivos comerciales con $EU_{0.7}$. La línea punteada en la figura a) representa la respuesta del rendimiento en aceite a la densidad generalmente observada en cultivos comerciales de girasol..... 39

Figura 2.9 Relación entre la biomasa a cosecha (g m^{-2} ; figura a) y el índice de cosecha (adimensional; figura b) corregidos por el costo de síntesis de aceite, en función de la densidad (pl.m^{-2}) en $EU_{0.7}$ (símbolos llenos negros), $EU_{1.40}$ (símbolos negros vacíos) y $ENU_{0.7}$ (símbolos llenos grises) para el Experimento 1(cuadrados), 2(triángulos) y 4(círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, $n=3$. Línea de regresión: Biomasa a cosecha de las $EU_{0.7}$, $EU_{1.40}$ y $ENU_{0.7}=768.94 +767.81\ln(x)$, $R^2=0.62$ 39

Figura 3.1: Sección transversal de un seto de girasol indicando la forma en se ubicó el sensor lineal en el entresurco y sobre las caras laterales de setos con orientación N-S para medir a) la radiación incidente y transmitida al suelo; b) la radiación incidente sobre las caras iluminadas y sombreadas del seto respectivamente; y c) distancia entre dos mediciones sucesivas (i.e. 0.10m). El sensor esta representado en la figura por cuerpos prismáticos alargados de color verde claro. La trayectoria del sol fue de Este a Oeste. Adaptado de Connor, (2006)... 49

Figura 3.2. Dinámica de la proporción de radiación interceptada diaria calculada ($Q_{d\text{calc}}$, adimensional) a partir de la medición de la radiación incidente y la transmitida al suelo en cultivos de girasol sembrados a 0.70m (símbolos llenos) y 1.40m (símbolos vacíos) de distancia entre surcos de los Experimentos 1 (triángulos), 2 (cuadrados), 3 (círculos). Cada símbolo corresponde a la media de tres repeticiones. Las barras de error representan \pm el error estándar de las medias, y solamente se muestran cuando su valor excede el tamaño de los símbolos. Las flechas sobre el eje x indican antesis media para los Exps 1 (A1), 2 (A2) y 3(A3). Las líneas corresponden a la función de ajuste de los valores promedio de los tres experimentos: $Q_{d\text{calc}} = (0,98)/(1+\exp(-(d-20,27)/5,43))$ para $d<16$; $R^2=0.93$, $n=25$, en las estructuras con surcos a 0.70m . $Q_{d\text{calc}} = (0,93)/(1+\exp(-(d-25,53)/7,62))$ para $d<16$; $R^2=0.93$, $n=25$ en las estructuras con surcos a 1.40m 57

Figura 3.3. Radiación incidente sobre el lado iluminado (símbolos llenos) y sombreado (símbolos vacíos) de setos de girasol a las 7, 10 y 12 hora solar en función de la profundidad del estrato (cero= límite superior del seto, la escala de este eje no es la misma entre las fechas de medición debido al crecimiento en altura del seto) en cinco fechas de medición en cultivos sembrados a 0,70m (símbolos negros) y 1,40m (símbolos grises) correspondientes al Exp. 3. Cada símbolo corresponde a la media de tres repeticiones. Las barras de error representan \pm el error estándar de las medias, y solamente se muestran cuando su valor excede el tamaño de los símbolos. 59

Figura 3.4. Dinámica de biomasa aérea corregida por el valor de producción (Bc_{vp}, g m⁻²) en cultivos de girasol sembrados a 0.70m (símbolos llenos) y 1.40m (símbolos vacíos) de distancia entre surcos de los Experimentos 1 (a), 2 (b), y 3 (c). Los símbolos corresponden a la media de las tres repeticiones. Las barras de error representan \pm el error estándar de las medias, y solamente se muestran cuando su valor excede el tamaño de los símbolos. Las líneas en los gráficos corresponden a las funciones ajustadas de la Bc_{vp}/dde en las EU_{0.7} (línea llena) y las EU_{1.40} (línea punteada), las flechas indican antesis media. Funciones ajustadas: Exp.1: Bc_{vp0.70m} = $(-6.22 + 1117.83) / (1 + \exp(-(dde - 47.72)/8.72))$ R²=0.95, n=27; Bc_{vp1.40m} = $(-21.09 + 1228.14) / (1 + \exp(-(dde - 50.88)/9.96))$ R²=0.95, n=27; Exp.2: Bc_{vp0.70m} = $(-10.43 + 966.46) / (1 + \exp(-(dde - 37.75)/6))$ R²=0.95, n=39. Bc_{vp1.40m} = $(-26.05 + 1119.12) / (1 + \exp(-(dde - 40.31)/7.31))$ R²=0.95, n=39; Exp. 3: Bc_{vp0.70m} = $(-148.29 + 1583.79) / (1 + \exp(-(dde - 48.93)/12.96))$ R²=0.95, n=45. Bc_{vp1.40m} = $(-4 + 1382.08) / (1 + \exp(-(dde - 49.64)/8.22))$ R²=0.95, n=45. 61

Figura 3.5. Evolución de la altura (a y c) y ancho (b y d) de los setos entre emergencia y antesis en cultivos de girasol sembrados a 0,70m (símbolos llenos) y 1,40m (símbolos vacíos) de distancia entre surcos en los Experimentos 2 (a y b) y 3 (c y d). Las mediciones de ancho del seto en EU_{0.7} cesaron cuando las hojas cubrieron todo el ancho del entresurco. Los símbolos corresponden a medias de tres repeticiones, las líneas en los gráficos corresponden a las funciones ajustadas de las EU_{0.7} (línea llena) y las EU_{1.40} (línea punteada). Las barras de error son errores estándar de la media y solamente se muestran cuando su valor excede el tamaño de los símbolos. La flecha indica la fecha de antesis media 65

Figura 3.6. Relación entre la proporción de radiación interceptada diaria estimada con el modelo de Connor y la calculada en función de mediciones e interpolaciones efectuadas en los cultivo en cultivos de girasol sembrados a 0,70m (símbolos llenos) y 1,40m (símbolos vacíos) de distancia entre surcos de los Experimentos 2 (desde 16 días después de la emergencia del cultivo (dde) hasta antesis media, Figura a) y 3 (desde 20 dde hasta mediados de periodo de llenado de grano, Figura b). La línea punteada corresponde a la relación 1:1 entre ambas variables. 66

Figura 3.7. Radiación incidente estimada con el modelo de Connor (2006) sobre el lado iluminado (símbolos llenos) y sombreado (símbolos vacíos) de setos de girasol a las 7, 10 y 12 hora solar en función de la profundidad del estrato (cero= límite superior del seto, la escala de este eje no es la misma entre las fechas de medición debido al crecimiento en altura del seto) en cinco fechas que corresponden con las fechas de medición en cultivos sembrados a 0,70m (símbolos negros) y 1,40m (símbolos grises) para el Exp. 3. Cada símbolo corresponde al valor de la radiación incidente estimada para esa profundidad del seto. A partir de la medición correspondiente al día 28 dde se muestra solamente los perfiles de radiación correspondientes a los cultivos sembrados a 1.40m ya que a partir de esta fecha que las caras laterales de los cultivos a 0.70m están totalmente sombreadas. Las barras de error representan \pm el error estándar de las medias, y solamente se muestran cuando su valor excede el tamaño de los símbolos. 67

Figura 3.8. Relación entre la eficiencia en el uso de la radiación estimada (EURE) en función de mediciones de biomasa y valores de radiación interceptada obtenidas con el modelo de Connor

y la calculada (EURc) en función de mediciones de biomasa e intercepción de radiación (ver texto) en cultivos de girasol sembrados a 0,70m (símbolos llenos) y 1,40m (símbolos vacíos) de distancia entre surcos de los Experimentos 2 (símbolos negros) y 3 (símbolos grises). Los cuadrados, círculos y triángulos invertidos corresponden a la EUR de la fase de establecimiento, la fase de rápido de crecimiento y durante el llenado de grano respectivamente. La línea punteada corresponde a la relación 1:1 entre ambas variables. 68

Figura 4.1 Vista lateral de un surco de siembra en un cultivo de girasol sembrado a 14 pl m^{-2} próximo a cosecha, mostrando la organización del conjunto de plantas que exhiben inclinación alternada de sus tallos a), y una representación esquemática de la inclinación de tallos hacia ambos lados del surco de siembra a los 40d de b). Cultivos sembrados a 14 pl m^{-2} ($n=38$ plantas) del Exp. 4 del Capítulo 2. En el esquema b) los círculos negros y grises indican la posición del ápice de las planta con respecto al surco de siembra (línea punteada) La no coincidencia entre el surco de siembra y la posición del ápice indica que el tallo de esa planta esta inclinada. 74

Figura 4.2. Vista de cultivos de girasol con sus tallos naturalmente inclinados hacia los entresurcos a), y con la inclinación de los tallos inhibida por hilos que funcionan como espaldera b), de cultivos de girasol sembrados a 14 pl m^{-2} . Las flechas en b) muestran la ubicación de los hilos que se colocaron a distintas distancias desde el suelo para conformar la espaldera utilizada en los $\text{Exp}_{\text{REND1}}$ y $\text{Exp}_{\text{REND2}}$ 78

Figura 4.3: Proporción de plantas no inclinadas e inclinadas hacia ambos lados del entresurco (i.e. E y O) en función de la densidad poblacional del cultivo a), y dinámica de la inclinación de tallos entre el día 27 después de la emergencia del cultivo hasta botón floral (a los 49 días de la emergencia) en cultivos sembrados a 14 pl m^{-2} b). Datos del Exp_{DENS} . En la Figuras a y b) las barras representan la proporción de plantas no inclinadas (blancas), inclinadas hacia el oeste (puntos negros gruesos) e inclinadas hacia el este (puntos negros finos). En la Fig. 4.3a los valores graficados corresponden al estadio de botón floral. La línea negra paralela al eje de las X en la Figura b) representa el periodo durante el cual se produjo la diferenciación de primordios florales. Las líneas verticales asociadas a los límites de las secciones de las barras representan \pm un error estándar ($n=35$ plantas). 83

Figura 4.4: Frecuencia relativa del número de contactos alternos medidos (barras blancas) de cultivos de girasol sembrados a 10 y 14 pl m^{-2} del Exp_{DENS} y los estimados mediante el uso de permutaciones asumiendo aleatoriedad del proceso (barras punteadas). Los valores de p asociados a cada par de barras indican la probabilidad de que valores observados y simulados sean estadísticamente indistinguibles. 84

Figura 4.5. Dinámica temporo-espacial de la inclinación de tallos en un cultivo de girasol sembrado a 20 pl m^{-2} en surcos orientados E-O desde el día ocho hasta el día 23 después de la emergencia del cultivo del $\text{Exp}_{\text{TIME LAPSE}}$. Las letras indican el sentido de la orientación de los tallos, N (norte), S (sur) y 0 (sin inclinación). Las áreas de convergencia sincrónica (i.e. la dirección de inclinación de las dos plantas vecinas, a la planta ubicada en el centro de la convergencia, es la misma) y asincronía (i.e. la dirección de las dos plantas vecinas, a la planta ubicada en el centro de la convergencia, es opuesta) de la ola de inclinación se resaltan en color naranja y verde respectivamente. 85

Figura 4.6 Detalle temporal de la dinámica de la posición del ápice (círculo vacío) y de la integral de sombreado diaria (triángulo cerrado) de las plantas 10, 11, 12, 13, 14 y 15 desde el día 18 dde (i.e. cuatro hojas verdaderas aparecidas, hora cero en los gráficos) hasta el día 32 dde (i.e. 336 horas en los gráficos) de plantas cultivadas a 20 pl m^{-2} en el $\text{Exp}_{\text{TIME LAPSE}}$ ($=18$). Estas plantas son ejemplos ilustrativos de plantas respondedores tempranos (plantas 10 y 13), respondedores tardíos (plantas 11 y 12) o no respondedores (planta 15). La línea punteada horizontal indica el surco de siembra. Los valores negativos y positivos indican la distancia a la línea del surco del ápice hacia el N (valores positivos) o hacia el S (valores negativos) en cinco

momentos del día, y la integral de sombreado diario (como proporción de área foliar total de la planta objetivo) por las plantas vecinas. Las flechas sobre el eje x indican el momento a partir del cual se consideró que la planta se había inclinado (distancia promedio del ápice al surco de un día ≥ 2 cm). La duración del registro de sombreado fue menor al del movimiento de ápice ya que la estimación del área de sombreado se hizo muy difícil y imprecisa después de las 280 horas..... 87

Figura 4.7 Efecto sobre ángulo de inclinación de tallos de girasol de filtros que impusieron baja radiación de radiación R/RL (cuantificar), baja radiación azul (cuantificar) o radiación sin alteración de su composición espectral sobre hojas superiores de plantas objetivo sembradas a 5.1 pl.m^{-2} en el $\text{Exp}_{\text{SEÑAL}}$. Los valores porcentuales que se indican en cada columna corresponden a la proporción de plantas inclinadas ($n=10$) en cada tratamiento. Las líneas verticales sobre las barras indican \pm un error estándar, $n=10$. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.001$) entre los tratamientos de calidad de luz..... 88

Figura 4.8 La inclinación de una planta genera la señal inductora de inclinación de la planta contigua de cultivos de girasol sembrados a 20 pl m^{-2} del $\text{Exp}_{\text{TIME LAPSE}}$. Cuando una planta se inclina hacia el S (barras blancas) genera una alta relación R/RL hacia el N y una baja relación R/RL hacia el S. Cuando una planta se inclina hacia el N (barras grises) genera una alta relación R/RL hacia el S y una baja relación R/RL hacia el N. El sensor fue posicionado verticalmente sobre el surco, a la altura del ápice de las plantas, mirando hacia el N o hacia el S, según se indica. Las líneas verticales sobre las barras indican \pm un error estándar ($n=10$). Las líneas verticales sobre las barras indican \pm un error estándar ($n=10$). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.01$) entre los flujos radiación. 89

Figura 4.9 Dinámica espacio – temporal de la inclinación tallos simulada con el modelo de células autómatas del Juego de la Vida (GOL) de Conway (1970) con distintas proporciones inicial de plantas inclinadas ($p_r=0.05$ y 0.1). La distinta proporción inicial de plantas inclinadas buscan ilustrar las consecuencias de dos densidades sobre el inicio de este fenómeno [$p_r=0.05$ (menor densidad) y 0.1 (mayor densidad) a) y b) respectivamente]. Al tiempo $t=0$ los tallos de todas las plantas están verticales (estado 0, símbolos negros) y la población alcanza un estado crítico. En el tiempo $t=1$, una proporción de p_r plantas en la población se desplaza de la vertical; estas plantas se inclinan al azar hacia la derecha (estado 1, azul) o a la izquierda (estado -1, rojo). Al $t \geq 2$, las plantas cambian de estado dependiendo del estado de sus dos vecinas. Las reglas para este cambio son: i) un planta cambia a -1 si uno de sus vecinos es cero y el otro 1, o ambos vecinos son 1; (ii) una planta cambia a 1 si uno de los vecinos es cero y el otro es -1 o ambos vecinos son -1; (iii) una planta cambia a 1 si un vecino es 0 y si el otro es -1 o ambos vecinos son -1; (iii) una planta cambia al azar si un vecino es -1 y el otro es 1. Los puntos de inconsistencia (1,1,-1 o -1,-1,1) se indican en verde..... 93

Figura 5.1 Relación entre la altura de la planta a estrella visible (curva inferior) y a antesis (curva superior) en respuesta a la densidad con surcos distanciados a 0.70m del Experimento 1, híbrido Paraíso 20. Las barras sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, $n=3$. Diferentes letras sobre los símbolos indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre densidades para el mismo estadio ontogénico. Líneas de regresión: Altura estrella visible: $0.43+0.08x +(-0.002)x^2$, $R^2= 0.80$; Altura a antesis media: $1.47+0.05x +(-0.0014)x^2$, $R^2= 0.67$ 107

Figura 5.2 Efecto de la densidad sobre la longitud del tercer a), cuarto c) y quinto e) entrenudo y del peso del tercer b), cuarto d) y quinto f) entrenudo a fin de diferenciación de primordios florales en cultivos -40dde del cultivo- con surcos distanciados a 0.70m en el Experimento 1, híbrido Paraíso 20. Las barras sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, $n=3$. Diferentes letras sobre los símbolos indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre densidades. Líneas de regresión: Longitud del tercer entrenudo: $0.049+0.0075x$, $R^2=0.88$, Longitud del cuarto entrenudo: $0.048+0.016+(-0.0006)x^2$, $R^2= 0.81$. Longitud del quinto entrenudo: $0.138-0.0397/\ln x$, $R^2=0.14$, Biomasa del tercer entrenudo: $0.052+0.0064x+(0.000075)x^2$, $R^2=0.88$,

Biomasa del cuarto entrenado: $0.072+0.41x+(-0.018)x^2$, $R^2=0.80$. Biomasa del quinto entrenado: $0.24+0.51/\ln x$, $R^2=0.60$ 108

Figura 5.3 Evolución del crecimiento en longitud del tercer a), cuarto b) y quinto c) entrenado de plantas de girasol en respuesta a la densidad de estructuras uniformes con surcos a 0,70m del Experimento 1, híbrido Paraíso 20. Los símbolos identifican los distintos tratamientos de densidad: estrella (0.7pl.m^{-2}), triángulos invertidos (5.1pl.m^{-2}), rombos (10pl.m^{-2}) y asteriscos (14pl.m^{-2}). Las barras son \pm un error estándar de la media, $n=3$. Las funciones ajustadas son bilinear (a y b) ó lineal (c). La línea sobre el eje x indica el periodo de diferenciación de flores y la flecha indica el momento en el que los cultivos alcanzaron el estadio de estrella visible. 109

Figura 5.4 Efectos de la densidad sobre el número de flores por planta en cultivos con surcos distanciados a 0.70m en el Experimento 1, híbrido Paraíso 20. Las barras sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, $n=3$. Diferentes letras sobre los símbolos indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre densidades. Líneas de regresión del número de flores por planta: $2288-103.7x+3.28x^2$, $R^2=0.81$ 111

Figura 5.5 Relación entre el número de flores (pl^{-1}) y el peso del cuarto entrenado (g pl^{-1}) de plantas de girasol en repuesta a la densidad con surcos distanciados a 0.70m del Experimento 1. Las barras verticales y horizontales sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, Línea de regresión: $2513+(-417.7) X$, $R^2=0.83$, $n=15$ 111

Figura 5.6. Respuesta de la altura de la planta a estrella visible (a), longitud del cuarto entrenado (b) y el número de flores (c) a tres densidades de siembra (5, 10 y 14 pl m^{-2}) de híbridos de girasol en los Exptos. 2 y 3. Las barras blancas, grises y negras representan los valores de las variables a 5, 10 y 14 pl m^{-2} respectivamente. Cada barra es la media de cada híbrido de los dos experimentos obtenida mediante el análisis REML. Las líneas verticales sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, $n=6$. Diferentes letras sobre los símbolos indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre densidades e híbridos. 114

Figura 5.7. Respuesta de la proporción de plantas inclinadas a tres densidades de siembra (5, 10 y 14 pl.m^{-2}) de siembra en cuatro cultivares de girasol. Cada barra es la media de la proporción de plantas inclinadas de cada híbrido de los Experimentos 2 y 3 obtenida mediante el análisis REML. Las líneas verticales sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, $n=6$. Las barras blancas, grises y negras corresponden a la densidad de 5, 10 y 14 pl.m^{-2} respectivamente. Diferentes letras sobre los símbolos indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre densidades e híbridos. 116

Figura 5.9. Respuesta del rendimiento en aceite por planta a) y por metro cuadrado b) a tres densidades de siembra (5, 10 y 14 pl.m^{-2}) de híbridos de girasol. Las barras blancas, grises y negras representan los valores de las variables a 5, 10 y 14 pl.m^{-2} respectivamente de los Exptos. 2 y 3. Cada barra es la media de cada híbrido de los dos experimentos obtenida mediante el análisis REML. Las líneas verticales sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre densidades e híbridos. 119

Figura 5 10. Longitud del primer entrenado (Fig. a, c, e y g) y del ángulo de inclinación de los tallos (Fig. b, d, f y h) de plantas de cultivares de girasol cultivadas bajo luz natural y suplementadas lateralmente con diferentes proporciones de rojo lejano. Los símbolos vacíos identifican a los tratamientos suplementados con RL y los llenos a los tratamientos control del Exp_{RL}. Las líneas verticales sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, $n=6$).121

Figura A 3.1 Detalle temporal de la dinámica de la posición del ápice (círculo vacío) y de la integral de sombreado diaria (triángulo cerrado) de las plantas 1, 2, 3, 4, 5 y 6 desde el día 18 dde (i.e. cuatro hojas verdaderas aparecidas, hora cero en los gráficos) hasta el día 32 dde (i.e. 336 horas en los gráficos) de plantas cultivadas a 20 pl m⁻² en el Exp_{TIME LAPSE} (=18). Estas plantas son ejemplos ilustrativos de respondedores tempranos (plantas 2 y 3), respondedores tardíos (planta 5) y no respondedores (plantas 1, 4 y 6). La línea punteada horizontal indica el surco de siembra. Los valores negativos y positivos indican la distancia a la línea del surco del ápice (círculo vacío) hacia el N (valores positivos) o hacia el S (valores negativos) en cinco momentos del día, y la integral de sombreado diario (como proporción de área foliar total de la planta objetivo) por las plantas vecinas (triángulo cerrado). Las flechas sobre el eje x indican el momento a partir del cual se consideró que a planta se había inclinado (distancia promedio del ápice al surco de un día \geq 2cm). La duración del registro de sombreado fue menor al del movimiento de ápice ya que la estimación del área de sombreado se hizo muy difícil y imprecisa después de las 280 horas..... 158

Figura A 3.2. Detalle temporal de la dinámica de la posición del ápice (círculo vacío) y de la integral de sombreado diaria (triángulo cerrado) de las plantas 7, 8, 9, 10, 11 y 12 desde el día 18 dde (i.e. cuatro hojas verdaderas aparecidas, hora cero en los gráficos) hasta el día 32 dde (i.e. 336 horas en los gráficos) de plantas cultivadas a 20 pl m⁻² en el Exp_{TIME LAPSE} (=18). Estas plantas son ejemplos ilustrativos de respondedores tempranos (plantas 7, 8 y 10), respondedores tardíos (planta 9, 11 y 12). La línea punteada horizontal indica el surco de siembra. Los valores negativos y positivos indican la distancia a la línea del surco del ápice (círculo vacío) hacia el N (valores positivos) o hacia el S (valores negativos) en cinco momentos del día, y la integral de sombreado diario (como proporción de área foliar total de la planta objetivo) por las plantas vecinas (triángulo cerrado). Las flechas sobre el eje x indican el momento a partir del cual se consideró que la planta se había inclinado (distancia promedio del ápice al surco de un día \geq 2cm). La duración del registro de sombreado fue menor al del movimiento de ápice ya que la estimación del área de sombreado se hizo muy difícil y imprecisa después de las 280 horas. 159

Figura A3.3 Detalle temporal de la dinámica de la posición del ápice (círculo vacío) y de la integral de sombreado diaria (triángulo cerrado) de las plantas 13, 14, 15, 16, 17 y 18 desde el día 18 dde (i.e. cuatro hojas verdaderas aparecidas, hora cero en los gráficos) hasta el día 32 dde (i.e. 336 horas en los gráficos) de plantas cultivadas a 20 pl m⁻² en el Exp_{TIME LAPSE} (=18). Estas plantas son ejemplos ilustrativos de respondedores tempranos (plantas 13, 14, 17 y 18), respondedores tardíos (planta 15 y 16). La línea punteada horizontal indica el surco de siembra. Los valores negativos y positivos indican la distancia a la línea del surco del ápice (círculo vacío) hacia el N (valores positivos) o hacia el S (valores negativos) en cinco momentos del día, y la integral de sombreado diario (como proporción de área foliar total de la planta objetivo) por las plantas vecinas (triángulo cerrado). Las flechas sobre el eje x indican el momento a partir del cual se consideró que la planta se había inclinado (distancia promedio del ápice al surco de un día \geq 2cm). La duración del registro de sombreado fue menor al del movimiento de ápice ya que la estimación del área de sombreado se hizo muy difícil y imprecisa después de las 280 horas. 160

ABREVIATURAS

- AF_{AM} = área foliar a antesis media.
- AM= antesis media.
- AP= área por planta.
- Ba= biomasa a antesis por unidad de superficie.
- B_{CVP} = biomasa a cosecha corregida por el costo de síntesis de aceite por unidad de superficie.
- $B_{cvp_{pl}}$ = Biomasa corregida por el costo de síntesis de aceite por planta.
- BF= botón floral.
- C_{aceite} = concentración de aceite en el grano.
- dde= días después de la emergencia.
- E=emergencia.
- $EU_{0.7}$ = estructuras uniformes con surcos distanciados a 0.70m entre surcos.
- $EU_{1.40}$ = estructuras uniformes con surcos distanciados a 1.40m entre surcos.
- e_{estab} = eficiencia en el uso de la radiación durante el periodo de establecimiento.
- $e_{estab-calc}$ = eficiencia en el uso de la radiación durante el periodo de establecimiento calculada.
- $ENU_{0.7}$ = estructuras no uniformes con surcos distanciados a 0.70m entre surcos.
- e_{post} = eficiencia en el uso de la radiación en postantesis.
- $e_{post-calc}$ = eficiencia en el uso de la radiación durante el periodo de postantesis calculada.
- $e_{r.crec}$ = eficiencia en el uso de la radiación durante el periodo de rápido crecimiento de la biomasa.
- $e_{r.crec-calc}$ = eficiencia en el uso de la radiación durante el periodo de rápido crecimiento calculada.
- EUR_{cal} = eficiencia en el uso de la radiación calculada.
- EUR_{est} = eficiencia en el uso de la radiación estimada.
- Fert.= fertilidad.
- Fotop.= fotoperíodo.
- I= radiación transmitida al suelo,
- IAF= índice de área foliar a antesis, adimensional.
- IAF_{AM} = índice de área foliar a antesis media, adimensional.
- IC_{CVP} = índice de cosecha corregido por el valor de su producción.
- $I_{cvp_{pl}}$ = índice de cosecha corregido por el valor de su producción por planta.

- I_o pared = radiación incidente sobre la pared lateral.
- I_o = radiación incidente.
- I_{teja} = radiación transmitida a cada tejuela.
- MF = madurez fisiológica.
- Nfl = número de flores por planta
- NFl = número de flores por unidad de superficie.
- Ng = número de granos llenos por planta.
- NG = número de granos llenos por unidad de superficie.
- Pg = peso de un grano.
- $Q_{d_{calc}}$ = proporción de radiación interceptada diaria calculada.
- $Q_{d_{est}}$ = proporción de radiación interceptada diaria estimada.
- Q_{med} = proporción de PAR interceptado en cada medición.
- R/RL = relación rojo/rojo lejano
- R = rojo
- Rac = rendimiento en aceite por unidad de superficie.
- $R_{ac_{pl}}$ = rendimiento en aceite por planta.
- Rad = radiación incidente diaria.
- R_{CVP} = rendimiento corregido por el costo de síntesis de aceite por unidad de superficie.
- $R_{cvp_{pl}}$ = rendimiento corregido por el costo de síntesis de aceite por planta.
- REML = residual maximum likelihood.
- $R_{gr_{pl}}$ = rendimiento en grano por planta.
- R_{INCi} = radiación incidente sobre las cara lateral iluminada.
- R_{INCcs} = radiación incidente sobre las cara lateral sombreada.
- T.max. = temperatura máxima media.
- T.min. = temperatura mínima media.
- TC_{ESTAB} = tasa de crecimiento de la biomasa durante el periodo de establecimiento.
- TC_{POST} = tasa de crecimiento de la biomasa durante el periodo de postantesis.
- $TC_{R.CREC}$ = tasa de crecimiento de la biomasa durante el periodo de rápido crecimiento de la biomasa.

RESUMEN

La densidad de siembra del cultivo de girasol en Argentina no ha sufrido modificaciones relevantes en los últimos 40 años. En esta Tesis se demostró que el rendimiento potencial en aceite (Rac) del girasol aumentó hasta una densidad poblacional de 14.3 pl.m^{-2} , alcanzando valores cercanos a 300 g m^{-2} un 45% mayor que el logrado a la densidad comúnmente utilizada (i.e. 5.1 pl.m^{-2}). Variaciones de hasta el 70% en el número de flores por planta (Nfl) y, en menor medida el cuaje, explicaron la variación del número de granos llenos por planta, el componente de rendimiento que más se asoció con el Rac. El Nfl se asoció significativa y negativamente con la biomasa del cuarto entrenudo, el que más creció durante el periodo de diferenciación floral en respuesta a la densidad. La respuesta del Rac potencial en dos estructuras de canopeo con distancias entre surcos de 0.7 y 1.4m, arrojó un resultado no esperado, ya que el Rac fue similar entre ambas estructuras a pesar de que la cobertura del entresurco fue insuficiente en los cultivos sembrados a 1.40m. Un análisis detallado de la cantidad de radiación interceptada [PAR_i] y de la eficiencia en el uso de la radiación [EUR], (mediciones y modelado) demostró que en los cultivo sembrados a 1.40m entre surcos el aumento de la EUR compensó la caída en PAR_i . A cosecha y a las densidades mayores a 5.1 pl.m^{-2} los tallos de las plantas se inclinaron hacia el entresurco de forma alternada. El análisis detallado de este fenómeno no descrito demostró que el sombreado anisotrópico de una planta sobre su vecina causa la inclinación de esta en la dirección opuesta. Como consecuencia de esta inclinación se genera un sombreado anisotrópico de dirección opuesta al primero sobre una tercera planta del surco y la onda de inclinación se propaga. Experimentos con filtros selectivos indicaron que la señal anisotrópica de sombreado fue una baja relación de rojo/rojo lejano (R/RL). Cultivos con inclinación natural y plantas tutoradas para evitar su inclinación demostraron que la inclinación alterna de tallos alivio la competencia por la luz durante los periodos de cuaje y llenado del grano, mejorando el Rac. La demostración de la existencia de variabilidad intraespecífica para la longitud del cuarto entrenudo y la inclinación de tallos, y el mantenimiento de estas diferencias cuando los híbridos fueron expuestos a cantidades crecientes de RL, consolidó la noción de que la relación R/RL juega un papel importante en la regulación de estos procesos y en el establecimiento de las diferencias entre los híbridos para el Nfl.

Palabras claves: *Helianthus annuus*, densidad poblacional, estructura de canopeo, eficiencia en el uso de la radiación, longitud de cuarto entrenudo, inclinación alterna de tallos, variabilidad intraespecífica, relación R/RL, tolerancia a la densidad, rendimiento, número de flores, cuaje.

ABSTRACT

Sunflower crop population density has not changed markedly in Argentina over the last 40 years. This Thesis shows that oil yield potential (R_{ac}) increased up to 300 g m^{-2} , about 45% more than the value achieved at the usual crop density (i.e. 5.1 pl.m^{-2}). Variations of up to 70% in the number of flowers per plant (N_{fl}) and, to a lesser extent, in grain set explained the variations in the number of filled grains per plant, the yield component most strongly associated with R_{ac} . N_{fl} significantly and negatively associated with biomass of the fourth internode, which grew the most during the floral differentiation phase, in response to density. The response of R_{ac} to crop density between two canopy arrangements with an inter row spacing of 0.7 and 1.4m produced an unexpected result: R_{ac} values were the same for both arrangements in spite of the fact that the coverage of inter-row space was not enough in the 1.40m arrangement. A detailed analysis (i.e. measures and modeling) of the quantity of intercepted radiation [PAR_i] and radiation use efficiency [RUE] in crops of both arrangements with a density of 5.1 pl.m^{-2} showed that in the crop with an 1.4 m inter-row spacing, the increase of RUE was compensated by the fall in PAR_i . At harvest and at crop, in population densities greater than those normally used, plant stems inclined consistently towards the inter-row space, in an alternate way. A detailed analysis of these phenomena, previously undescribed, showed that the anisotropic shading of a plant over its neighbor produces the inclination of that plant in the opposite direction. Due to the inclination of this plant an anisotropic shading is generated over a third plant in the opposite direction of the first plant, and the wave is thus spread. Experiments with selective filters showed that the anisotropic signal is a low red/far red (R/RL). Crops with natural alternate inclination patterns or those tutored to inhibit inclination showed that alternate inclination reduced interplant competition for light during grain setting and filling, thus improving R_{ac} . The demonstration of the existence of intra-specific variation in the length of the fourth internode and stem tendency toward alternate inclination, and the maintenance of these differences when hybrids were exposed to increasing RL, strengthens the notion that R/RL plays an important role in the control of these processes and in the establishment of differences between hybrids in N_{fl} .

Key words: *Helianthus annuus*, crop population density, canopy structure, radiation use efficiency, length of the fourth internode, alternate stem inclination pattern, intra-specific variability, red/far red ratio, tolerance to high population density, yield, number of flowers, grain set.

CAPÍTULO 1

Introducción

1.1 PLANTEO DEL PROBLEMA

En la Argentina, productores y técnicos perciben que el girasol se encuentra detrás de otros cultivos en la carrera de incremento del rendimiento promedio en grano y que, además, presenta una fuerte variación estacional de los rendimientos, lo que lo convierte en un cultivo impredecible. Esta percepción generalizada ha sido uno de los contribuyentes a la disminución de la superficie sembrada con girasol en las últimas campañas. En la evolución del rendimiento en grano promedio a escala nacional se distinguen claramente tres etapas. La primera abarca el periodo 1930-1970 donde el rendimiento promedio en grano se mantuvo estable (ca. 750 kg ha⁻¹). Una segunda etapa donde el rendimiento aumentó a una tasa constante de 49 kg ha⁻¹ año⁻¹ desde 1970 hasta 1995 aproximadamente (López Pereira et al., 1999a). A partir de ese año, el rendimiento en grano no sufrió modificaciones relevantes hasta la actualidad.

Las estrategias para aumentar el rendimiento promedio en grano se restringen a aumentar el rendimiento potencial y/o a disminuir la diferencia entre ambos rendimientos. El rendimiento potencial, es aquel que se obtiene con la mejor tecnología y el conocimiento disponible, es comúnmente restringido por el clima y los atributos fisiológicos y morfológicos de las plantas. Por esta razón en la práctica el rendimiento potencial es validado comparándolo con los rendimientos récord (i.e. los rendimientos más altos observados en lotes de producción) sirviendo como estándar (Loomis y Connor, 1996). Recientemente, se cuantificó la brecha entre el rendimiento potencial (i.e. ensayos comparativos de rendimiento) y el rendimiento promedio de lotes producción en las principales zonas de producción en Argentina. La diferencia entre ambos rendimientos (i.e. 0.37 a 1.18 t ha⁻¹) fue significativa en toda las regiones evaluadas, dando como resultado una diferencia promedio a nivel nacional de 0.75 t ha⁻¹ equivalente al 41% del rendimiento en grano a nivel nacional (i.e. 14.85 t ha⁻¹; Hall et al., 2012). Si bien la brecha entre ambos rendimientos justifica la realización de futuras investigaciones destinadas a identificar y subsanar, total o parcialmente, las limitaciones (i.e. de manejo, económicas y sociológicas) que originan estas diferencias, el aumento del rendimiento potencial es otra vía alternativa que puede ser utilizada para aumentar el rendimiento promedio a nivel nacional. Si bien no se conoce la relación causal, existen ejemplos en el ámbito mundial en los cuales un aumento del rendimiento potencial se trasladó a un mayor rendimiento a nivel de lote. En maíz y soja las diferencias entre el rendimiento promedio y los más altos rendimientos al nivel de productor se mantuvieron para el periodo 1940-1985 en Iowa. A pesar de ello el rendimiento en ambas especies se duplicó (Evans, 1993). Una de las posibles razones de esta asociación positiva se debe a que el rango de situaciones ambientales que van desde situaciones cercanas a “no estrés” a moderado estrés la selección por rendimiento no sólo garantiza mayor potencial de rendimiento sino también una mayor tolerancia a estrés abiótico (Slafer y Araus, 1999).

López Pereira et al. (1999a, 1999b y 2000) y de la Vega et al., (2007a y b) cuantificaron la ganancia genética para rendimiento potencial en grano y aceite del cultivo de girasol en Argentina. En el primer estudio el rendimiento potencial en grano y aceite aumentó desde el año 1930 hasta 1995. Sin embargo, este aumento se produjo en forma discontinua, con un salto significativo alrededor de 1970, cuando los primeros híbridos se liberaron. Antes ó después de ese momento el rendimiento potencial no sufrió modificaciones relevantes (López Pereira et al., 1999a, 1999b y 2000). Sin embargo, estos resultados no son coincidentes con los obtenidos por de la Vega et al.

(2007a). En este estudio el rendimiento potencial en grano durante el periodo 1983 y 2005 siguió la misma tendencia que el rendimiento nacional promedio, con una clara discontinuidad recién, a partir del año 1995. En contraposición, la ganancia genética para rendimiento en aceite aumentó durante todo el periodo de mejora evaluado por estos autores. Los motivos por los cuales los resultados obtenidos en ambos trabajos difieren están probablemente asociados a la metodología utilizada. En el primer estudio, la ganancia genética se estimó a partir de 12 cultivares de distinto momento de liberación al mercado, con adecuadas condiciones hídricas y nutricionales y prácticas de manejo similares para todos los híbridos (López Pereira et al., 1999a, 1999b y 2000). En el segundo caso y mediante el uso de predictores lineales no sesgados (BLUP) se estimó el comportamiento relativo de 49 híbridos comerciales liberados entre 1983 y 2005 en los ambientes para los cuales fueron seleccionados. Para ello se utilizó una base de datos compuesta por 122 ensayos conducidos en 32 localidades de la región central de producción en Argentina durante el periodo 1990/91-2004/2005. La primera aproximación, a diferencia de la segunda, no tiene en cuenta que: i) Las prácticas agronómicas y la incidencia de pestes y enfermedades cambian con el tiempo. Debido a ello el comportamiento de los híbridos más viejos bajo las condiciones actuales de crecimiento puede ser diferente a las existentes durante su pico de popularidad de uso. ii) Las condiciones ambientales durante el periodo de estimación experimental podrían no ser representativos de los ambientes para los cuáles los híbridos fueron seleccionados, de forma tal que los componentes de la interacción genotipo por ambiente (GxA) no son tenidos en cuenta en este estudio.

En síntesis, el mejoramiento genético en el cultivo de girasol aumentó el rendimiento potencial en grano y aceite por la incorporación de los híbridos al mercado y mantuvo, durante los últimos 20 años, la ganancia genética anual para rendimiento en aceite (i.e. $11.9 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). No sucedió lo mismo, en los últimos diez años, con el rendimiento potencial en grano. Una mayor concentración de aceite en el grano fue condición suficiente y única para que el rendimiento potencial en aceite aumente durante este periodo. Es evidente que la eficiencia de los programas de mejoramiento de girasol en Argentina, al menos hasta el presente, ha sido alta. La tasa de ganancia genética para el rendimiento potencial en aceite de los últimos 20 años es similar o incluso superior, si tenemos en cuenta los costos energéticos de síntesis del aceite, a la obtenida en otros cultivos de grano. Así por ejemplo, la ganancia genética para rendimiento en grano de soja durante el periodo 1982-2000 fue de $14,3 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Santos et al., 2006). El aumento del rendimiento potencial de los últimos 20 años permitió mantener el rendimiento de grano a nivel de lote, contrarrestando la declinación de la “calidad” del ambiente (i.e. desplazamiento del área de siembra, menor asignación de recursos a nivel de establecimiento) que se le asignó al cultivo de girasol en las últimas campañas (De la Vega, et al., 2007a).

Si bien las perspectivas de aumento futuro del rendimiento potencial en aceite en girasol son alentadoras, no se esperan aumentos en el rendimiento potencial en grano. De la Vega et al. (2007b) argumentan que el rendimiento potencial en aceite aumentará en forma sostenida al menos durante los próximos cinco años y que el rendimiento en grano aumentará levemente debido al desplazamiento del mercado de los híbridos con bajo rendimiento. Sin embargo, el rendimiento potencial en grano estimado para los próximos cinco años no será mayor que el rendimiento de los híbridos recientemente liberados al mercado. El rendimiento potencial en grano puede aumentarse siguiendo

dos aproximaciones distintas: i) incrementar la capacidad fisiológica de las plantas para producir rendimiento. ii) disminuir las consecuencias negativas de estrés abiótico (Sinclair et al., 2004). Hay pocos ejemplos a escala mundial donde la investigación fisiológica, conjuntamente con la selección genotípica, ha permitido el desarrollo de cultivares que presenten una productividad incrementada debido a su mayor tolerancia a estrés abiótico (Sinclair et al. 2004 y Cooper et al. 2014). Estos cultivares presentan a un estrés abiótico (agua, luz y nutrientes) en particular, el identificado como el más limitante y/o el estrés ocasionado por distintas situaciones en el cultivo (i.e. densidad, distancia entre surcos, infestación de malezas) donde el estrés, es producido por una combinación de recursos limitantes (agua, luz y nutrientes). En este contexto, una mayor tolerancia a este tipo de estrés es otra vía alternativa para aumentar la productividad de los cultivos (Tollenaar y Wu, 1999).

En cultivos de cualquier especie, la competencia intraespecífica promueve un mayor crecimiento de las estructuras vegetativas, en relación a la planta aislada, a expensas de la producción de granos (Zhang et al., 1999). Consecuentemente, se podría incrementar el rendimiento potencial en cultivos anuales a través del desarrollo de un "ideotipo comunal", que minimice el crecimiento excesivo de órganos vegetativos en respuesta a la competencia en favor de mantener la partición a órganos cosechables (Donald, 1968; Donald y Hamblin, 1983). En trigo, por ejemplo, Reynolds et al. (1994) demostraron una relación inversa entre la sensibilidad a la competencia intraespecífica y el potencial de rendimiento, que es coherente con el ideotipo del "competidor débil" propuesto por Donald (1968). Lo mismo sucede en girasol donde la respuesta a la competencia en cultivares liberados en distintas épocas explica una porción importante de la variabilidad para rendimiento potencial (Sadras et al., 2000). El aumento del rendimiento en el cultivo de maíz en Estados Unidos de 1tn/ha en 1930 al actual de 7tn/ha son resultado, al menos en parte, del aumento de la interacción genotipo - manejo agronómico, entendiendo a este último como la mayor tolerancia a altas densidades de los cultivares modernos (Tollenaar y Lee, 2002). La situación en girasol es substancialmente diferente debido a que no se produjeron modificaciones relevantes en el rango de densidades utilizados en este cultivo a escala comercial. Sin embargo, Libenson et al., (2002) sugieren la existencia de cierta variabilidad intraespecífica en este cultivo para tolerancia a alta densidad poblacional asociada a una partición diferencial de biomasa hacia el grano. Comprender y explotar la variabilidad derivada ó asociada con estas fuentes podría constituir una vía para lograr cultivares de girasol intrínsecamente superiores en términos de rendimiento potencial en cultivos a alta densidad. Esta vía ha sido explotada con éxito por los mejoradores de maíz durante los últimos 20 años (Tollenaar y Wu, 1999, Tollenaar y Lee, 2002) pero no hay antecedentes de intentos sistemáticos en este sentido en el cultivo de girasol.

1.2 REVISION DE ANTECEDENTES

La densidad poblacional y el arreglo espacial de las plantas determinan la estructura del cultivo. Esta puede describirse como el tamaño del área fotosintetizante (índice de área foliar) y su distribución espacial (i.e. ángulo de inserción foliar, altura de inserción de hojas etc). Esta estructura heterogénea influye sobre la captación de recursos del ambiente aéreo y subterráneo y modula varios factores del sistema a través del micro clima dentro del canopeo que genera (Maddoni y de la Fuente, 2003). La densidad y el arreglo espacial son prácticas de manejo que permiten ajustar la demanda de recursos del cultivo a la oferta ambiental, en especial durante los periodos críticos para la definición del rendimiento.

La respuesta a la competencia de cultivares de girasol liberados al mercado argentino en el pasado explica una porción importante de la variabilidad para rendimiento potencial de este cultivo (Sadras et al., 2000). A pesar de ello la densidad de siembra utilizada en cultivos comerciales de girasol en Argentina no ha sufrido modificaciones relevantes en los últimos 40 años (AACREA, 1987 y 2010). Es probable que el aumento en la incidencia de enfermedades de origen fúngico (Sadras et al., 2000) y en la cantidad de plantas con vuelco de raíz (Sposaro et al., 2008) y/o quebrado de tallos a cosecha (Hall et al., 2010) hayan desalentado en el pasado cualquier intento de aumentar la densidad de siembra en este cultivo. En la actualidad, el aumento de la tolerancia a enfermedades (de la Vega et al., 2007 a y b) y la identificación de variabilidad intraespecifica para el vuelco de raíces (Sposaro et al., 2008) y quebrado de tallos (Hall et al., 2010) ofrece un panorama alentador para incrementar el rendimiento potencial del girasol mediado por una mayor tolerancia a alta densidad poblacional. Sin embargo, se desconoce cual es la respuesta del rendimiento potencial de los cultivares actuales de girasol a densidades superiores a las utilizadas comercialmente en la actualidad (5.1. pl.m⁻²). En este contexto, evaluar y comprender la naturaleza de la respuesta del cultivo en un amplio rango de densidades es un paso indispensable en el camino hacia la obtención de cultivares de girasol intrínsecamente superiores en términos de potencial de rendimiento de los cultivos con mayor densidad.

La acumulación y la partición de biomasa hacia las estructuras reproductivas afectan la respuesta del rendimiento a los cambios en la estructura (i.e. densidad y arreglo espacial) del cultivo y ambos atributos están fuertemente condicionados por la plasticidad vegetativa y reproductiva. Villalobos et al., (1994) demostraron que la respuesta del rendimiento potencial a la densidad (0.5-10 pl.m⁻²) en tres híbridos de girasol se asoció a su plasticidad reproductiva y a la duración de su ciclo de cultivo. El número de flores por planta fue mas alto a baja densidad (a 0.5 pl.m⁻²) y disminuyó en respuesta al aumento de la densidad (0.5-10 pl.m⁻²) en dos de los tres híbridos evaluados por estos autores mientras que, en el tercer híbrido el número de flores no varió en todo el rango de densidades explorado. Debido a la respuesta del número de flores y del porcentaje de cuaje a la densidad el rendimiento potencial de los dos primeros híbridos, de mayor duración de ciclo que el tercer híbrido, se obtuvo a una densidad más baja (i.e. 3 pl.m⁻²) que en el tercer híbrido (i.e. 5 pl.m⁻²). Sin embargo, el rendimiento potencial máximo fue similar en los tres híbridos debido a que la biomasa a cosecha no varió a partir de las 5.1 pl.m⁻². Un aumento en la producción de biomasa y el mantenimiento del índice de cosecha en los tres híbridos evaluados podría generar un

aumento sostenido del rendimiento a densidades mayores a 5 pl.m^{-2} . Sin embargo, la utilización de híbridos con una baja ó nula plasticidad reproductiva en el girasol podría repercutir negativamente sobre el rendimiento potencial en arreglos desuniformes. Wade et al. (1988) demostraron que la desuniformidad (i.e. medida como el coeficiente de la distancia media entre plantas en el surco de siembra) espacial afecta el rendimiento del girasol en respuesta al aumento de la densidad en ambientes de bajo potencial de rendimiento y sugieren que, la distribución de plantas en el stand del cultivo afecta la plasticidad vegetativa y/o reproductiva repercutiendo negativamente sobre el rendimiento del cultivo. El estudio de las bases fisiológicas de la respuesta del rendimiento potencial a la densidad poblacional ($2 - 14.3 \text{ pl m}^{-2}$) en diferentes estructuras de canopeo [uniformes con surcos a 0.70 (EU_{0.7}) y a 1.40 m (EU_{1.40}) y no uniformes con surcos a 0.70m (combinaciones de distancias variables entre plantas en el surco objetivo y entre plantas en los surcos vecinos; ENU_{0.7})] permitirá identificar si los atributos que le conferirían a un híbrido de girasol una mayor tolerancia del rendimiento a la alta densidad comprometen su capacidad para compensar las pérdidas del rendimiento que se producen en los lotes con desuniformidad espacial. En el contexto de esta investigación resolver este interrogante adquiere particular importancia si se tiene en cuenta que en los lotes de producción de girasol una distribución no homogénea de plantas es una característica común, aún en aquellos lotes donde el manejo a sido el adecuado (AACREA, 1998 y 2010).

A pesar de lo anteriormente expuesto el estudio de las bases fisiológicas de la respuesta del rendimiento a la densidad es insuficiente cuando se quieren determinar cuáles son los caracteres fisiológicos que determinan la respuesta del rendimiento a la densidad ó la variación genética que determina su habilidad competitiva, debido a que este tipo de aproximación tiene en cuenta exclusiva y únicamente los supuestos de los modelos de competencia basados en la captura de la luz y la eficiencia de utilización de la misma (Ballaré, 1994). Sin embargo, los cambios que se producen en la morfología y en la funcionalidad de las plantas en respuesta a la densidad están asociados a distintos factores que no sólo incluyen a aquellos que tienen que ver con la oferta de recursos (luz, agua y nutrientes) del ambiente, sino también a la capacidad que tienen las plantas de obtener información (i.e. proximidad de vecinos, presencia de predadores y patógenos sobre el ambiente del cultivo (Ballaré, 1999). En esta segunda aproximación el flujo de recursos está modulado por el flujo de información a través de sistemas específicos de adquisición de la misma. La habilidad de las plantas para adquirir información de su ambiente biótico y abiótico es quizás el determinante más importante de la habilidad competitiva (Aphalo y Ballaré, 1995).

Las plantas pueden detectar la proximidad de sus vecinos a través de fotorreceptores específicos que promueven programas de desarrollo alternativos. Las plantas poseen al menos cuatro tipos de fotorreceptores involucrados en percibir los cambios entre la luz plena y el sombreado: los fitocromos (Quail et al., 1995), los cryptocromos (Cashmore, 1997; Cashmore et al., 1999), las fototropinas (Christie et al., 1998) y el UV RESISTANCE LOCUS 8 (UVR8) (Heijde y Ulm, 2012). Los primeros absorben en las regiones del espectro correspondientes al rojo(R) y del rojo lejano (RL), los cryptocromos y la fototropinas son receptores de la luz azul/ UV-A (315-400nm) y el UVR8, un receptor de UV-B. La mayor parte de las respuestas morfológicas y fisiológicas que se producen debido a cambios en la densidad y en el arreglo espacial de las plantas son ocasionadas por los fitocromos y en menor medida

por los cryptocromos (Casal, 2013); estas respuestas en su conjunto son denominadas como el síndrome de escape al sombreado.

El fitocromo existe en dos formas relativamente estables, el Pr y Pfr, las cuales tienen sus máximos picos de absorción en la región del espectro de luz correspondiente al rojo (660 nm) y del rojo lejano (730 nm) respectivamente. Cada forma es convertida en la otra por la absorción de la luz generando distintas proporciones de ambas moléculas. En las angiospermas hay tres tipos principales de fitocromos: phyA, phyB y phyC los cuales son codificados por una pequeña familia de genes que involucran tres principales clados *PHYA*, *PHYB* y *PHYC*. En algunas especies el linaje del *PHYB* incluye diferentes miembros (*PHYB*, *PHYD*, y *PHYE* en *Arabidopsis*, *PHYB*, *PHYB2*, Y *PHYE* en tomate etc.). El fitocromo B (phyB) es el fotorreceptor más importante en la mayoría de las respuestas al síndrome del escape al sombreado y algunos casos es redundante con otros miembros de este clado. La contribución del phyA a las respuestas al síndrome del escape al sombreado es evidente sólo cuando se compara la respuesta de plantas de tomate mutantes al *phyA phyB1 phyB2* con mutantes *phyB1 phyB2*. En presencia de phyB su contribución se oscurece debido a los efectos del phyA sobre la señalización del phyB (Cerdán et al., 1999). En *Arabidopsis* se han aislado y caracterizado los genes para los fotorreceptores específicos de luz azul; *CRY1* (Ahmad y Cashmore, 1993) y *CRY2* (Hoffman et al., 1996; Lin et al., 1996) y más recientemente dos fototropinas *PHOT1* y *PHOT2* (Kinoshita, 2001). El *CRY2* en *Arabidopsis* juega un rol clave en la percepción de la duración del día y contribuye a las respuestas al sombreado. Mientras que las fototropinas juegan un rol clave en la percepción de gradientes de luz dentro de tejidos de planta (Casal, 2013).

Las características de la luz que perciben los fitocromos están asociadas a su variación en intensidad y calidad. La luz visible o blanca, que emite el sol, esta formada por distintas bandas del espectro de radiación. Las plantas reflejan una proporción mayor de luz verde y absorben fuertemente el resto de la luz visible. Si bien la luz del sol tiene un poco más de rojo que de rojo lejano, las hojas reflejan y transmiten fuertemente el rojo lejano y absorben buena parte del rojo. A medida que la luz penetra en el canopeo se va empobreciendo de rojo y enriqueciendo de rojo lejano. La variación en la relación R/RL es función de la cantidad de área foliar existente por encima del punto considerado y está altamente correlacionada con la reducción en el PAR (Holmes y Smith, 1977). Los cambios en la relación R/RL debajo del canopeo están dentro del rango donde una variación de R/RL origina cambios relevantes en el fitocromo (Smith y Holmes, 1977). Estos cambios en la calidad de la luz están cuantitativamente asociados a la densidad, arreglo espacial y a la proximidad de la vegetación circundante (Ballaré et al., 1989). En ambientes controlados, con variaciones en la relación R/RL comparables a las que se producen en canopeos densos, las plantas responden con una serie de respuestas: mayor elongación de entrenudos (Holmes y Smith, 1977; Morgan y Smith, 1978, 1979, 1981; Casal et al., 1986), orientación espacial temprana de hojas (Ballaré et al., 1988, Maddonni et al., 2002), aumento de la dominancia apical (Borgorad y McIlrath, 1960; Deregibus et al., 1983), mayor senescencia de hojas (Rousseaux et al., 1999) etc.

Los fisiólogos de plantas, durante la última década han sostenido que el impacto de alterar la fotofisiología de las plantas en especies cultivadas podría incrementar su rendimiento. En este sentido, Boccacandro et al., (2003) lograron demostrar la capacidad

de detección de plantas vecinas y su conexión con el rendimiento y el índice de cosecha en plantas transgénicas de papa (*Solanum tuberosum*) que expresan mayor actividad nivel del fitocromo *phyB* debido a la sobre expresión ectópica del transgen *PHYB* de *Arabidopsis*. En plantas de girasol que crecen bajo luz solar y con una reducción localizada de la relación R/RL a nivel del tallo, la longitud de entrenudos y la biomasa de tallo aumenta, mientras que, el número de granos por planta disminuye (Libenson et al., 2002). La variación en el número de granos por planta, no fue la misma entre los cultivares analizados (Libenson et al., 2002). La formación de las flores en el cultivo de girasol se produce en las primeras etapas de desarrollo del cultivo (\cong 20-30 días después de la emergencia), en forma simultánea con el crecimiento de los entrenudos, hojas y raíces, y depende fuertemente de la provisión de fotoasimilados (Cantagallo et al., 2004). Es probable que, en un canopeo de girasol un aumento en la densidad pudiera modificar la proporción de biomasa invertida en tallo (i.e. entrenudos de mayor longitud y peso) a expensas de otros órganos de la planta (i.e. número de flores, biomasa de raíces). Si existiese variabilidad entre cultivares para longitud de entrenudos, y si la misma fuera la resultante de una sensibilidad diferencial a los cambios en el ambiente lumínico, es probable que exista también variabilidad para el rendimiento por planta en respuesta a la densidad.

Cambios en otros atributos morfológicos ó fisiológicos, algunos de ellos propios del cambio de escala (planta vs. canopeo), pueden ocasionar un aumento en la producción de biomasa. Bajo este contexto, el crecimiento de los tallos y el de otras estructuras de la planta (i.e. número de flores) pueden no ser alternativos en un sentido económico. Un aumento en la tasa de crecimiento del tallo en plantas cultivadas en cultivo puede: i) modificar la estructura del canopeo y generar una mayor penetración de la luz en los estratos más bajos ó ii) aumentar la tasa de fotosíntesis por unidad de área de hoja debido a un incremento en la actividad de los destinos (Ballare et al., 1991). Otros atributos propios de la especie pueden ocasionar también, un aumento en la producción de biomasa. Así por ejemplo, el movimiento de las hojas de girasol en respuesta a la posición del sol (i.e. movimientos diafotróficos) (Shell y Lang, 1976; Lang y Begg, 1979) produjo un aumento del 20% en la fotosíntesis de estas hojas en comparación con hojas distribuidas esféricamente en un canopeo fijo (Shell y Lang, 1976). Esta característica varía con el genotipo y disminuye con la ontogenia y su principal ventaja radicaría en una mayor intercepción de radiación en las primeras etapas del cultivo, cuando el sombreado mutuo es casi nulo (Connor y Sadras, 1992). La evidencia citada precedentemente nos alerta sobre la necesidad de evaluar con qué intensidad los cambios en la morfología y fisiología de plantas detectados por Libenson et al., (2002) se expresan en canopeos de girasol.

En las observaciones derivadas de la respuesta del rendimiento potencial en aceite del Cap. II de estas tesis se detectó un fenómeno no descrito en la bibliografía hasta el presente. A densidades superiores a la densidad comercial (5pl.m^{-2}) en los cultivos próximos a cosecha se detectó que los tallos de las plantas estaban inclinadas hacia los entresurcos siguiendo un arreglo aproximadamente alterno. Debido a que este fenómeno podría modificar ciertos atributos del canopeo y su productividad neutralizando así, los posibles efectos negativos de una mayor elongación de entrenudos se decidió estudiar las bases fisiológicas de la inclinación alterna de tallos. Si bien no se sabe cuando comienzan las plantas a inclinarse y cuáles son los controles que producen el comienzo de la inclinación de tallos, es probable que este proceso se inicie en las

primeras etapas de desarrollo del cultivo en respuesta a cambios en el ambiente lumínico. Así por ejemplo, las hojas de plantas de maíz cultivadas en arreglos rectangulares (i.e. mayor distancia en el surco de siembra que en los entresurcos) orientan su crecimiento hacia los entresurcos en respuesta a una relación R/RL más alta en el entresurco de siembra que en la línea de implantación (Maddonni et al., 2002). Los efectos de la inclinación de tallos sobre la productividad del canopeo variarán en función del momento del ciclo en el cual comienza este fenómeno y de su dinámica (i.e. proporción de plantas inclinadas, ángulo de inclinación, duración del proceso de inclinación etc.); todos elementos sobre los cuales no hay información. De confirmarse que el proceso se define en las primeras etapas del ciclo, la inclinación de tallos podría ocasionar un aumento en la cantidad de radiación interceptada y estimular el crecimiento total del cultivo disminuyendo los eventuales efectos negativos de una mayor longitud de entrenudos sobre el número de flores diferenciadas.

En los ensayos efectuados en el Cap. II de esta tesis la similar respuesta del rendimiento del aceite a la densidad en las EU_{0.7} y EU_{1.40} produjo otro resultado inesperado que impuso la necesidad de entender las bases fisiológicas de esta observación. El hallazgo que, en girasol, al menos una variante de canopeo incompleto (i.e. el generado con distancias entre surcos de 1.40 m) no afecta el rendimiento en aceite y la biomasa contradice fuertemente el principio ecofisiológico que sostiene que es necesario alcanzar altas coberturas alrededor del periodo crítico para lograr máximos rendimientos. En los canopeos de desarrollo continuo, la acumulación de biomasa y la cantidad de radiación interceptada responden de manera similar ante variaciones en la densidad de plantas, confirmando la estrecha relación entre estas variables (Vega y Andrade, 2000). En contraposición en canopeos de desarrollo discontinuo ó en setos (i.e. cultivos que crecen en surcos o hileras y su follaje esta confinado a una superficie menor a la disponible, por ej. en árboles frutales), es deseable optimizar la interceptación de radiación solar en conjunción con una apropiada distribución de la radiación en el canopeo (Jackson, 1980; Rom, 1991; Lauri et al., 2009). Esto permite maximizar la EUR para fotosíntesis, diferenciación y crecimiento de flores y calidad de frutos en estas especies (Cherbiy-Hoffman et al., 2012). Es probable que en girasol, en los arreglos que generan canopeos incompletos, un aumento en la EUR compense la menor cantidad de radiación interceptada en estas estructuras comparado con los canopeos de desarrollo horizontal. Sin embargo, no se debería descartar que la producción similar de biomasa y rendimiento entre las EU_{0.7} y las EU_{1.40} pueda tener su origen, al menos en parte, en una mayor efectividad a la esperada para interceptar luz en las EU_{1.40} debido a que las paredes laterales de los setos están iluminadas por el sol durante las primeras y las últimas horas del día”

Ballaré (1994) sostiene que gran parte de los mecanismos de detección de los vecinos podrían haber sido dejados de lado en especies mejoradas debido a que le conferían ventajas competitivas bajo condiciones muy diferentes de las que hoy se encaran en un cultivo. En este sentido, el mejoramiento genético vegetal en girasol aumentó la tolerancia a la densidad de los cultivares modernos (Sadras et al., 2000). Sin embargo, la evidencia citada en esta introducción sugiere que algunos de los cambios morfológicos (i.e. elongación de entrenudos e inclinación de tallos) en respuesta a la densidad podrían estar potencialmente asociados a mecanismos de detección de los vecinos. Entonces, y en función de la variabilidad intraespecífica existente para los caracteres de potencial interés, habría una oportunidad de manipular el comportamiento

fotomorfogenético en esta especie. El estudio de las respuestas morfológicas y fisiológicas a la variación en el espacio por planta y la identificación de variabilidad intraespecífica para los caracteres de potencial interés, constituye un método adecuado para individualizar cuáles son los componentes fisiológicos que debería reunir un híbrido de girasol en la “comunidad de cultivo” para maximizar su rendimiento. El desarrollo posterior de técnicas de selección y la identificación de los genes involucrados en las respuestas halladas en este estudio permitirá finalmente obtener nuevos híbridos que presenten una mayor productividad a alta densidad o en arreglos espaciales que puedan ser utilizados en monoculturas o en policulturas.

1.3 OBJETIVOS

Objetivo general

- Definir la función de respuesta del rendimiento de girasol a la densidad poblacional del cultivo en un amplio rango (2 -14.3 pl m⁻²) de densidades en tres estructuras de canopeo.
- Explorar la variabilidad intraespecífica existente para los caracteres morfológicos potencialmente asociados con la tolerancia a la alta densidad.

Objetivos particulares

- Examinar la plasticidad vegetativa y reproductiva frente a la variación espacio por planta en tres estructuras de canopeo contrastantes.
- Cuantificar el efecto del arreglo (i.e. estructuras de canopeo con surcos a 0.7 vs 1.40m a 5.1 pl.m⁻²) de las plantas en el cultivo sobre los determinantes fisiológicos (i.e. cantidad de radiación interceptada y la eficiencia en el uso de la radiación) de la producción de biomasa y su asociación con el rendimiento.
- Estudiar las respuestas a la densidad de algunos atributos morfológicos como la longitud y peso de entrenudos y la inclinación de tallos, dado su potencial interés para la tolerancia a la alta densidad poblacional en el cultivo de girasol.
- Fortalecer la comprensión de las conexiones entre los cambios en la morfología y la producción de biomasa y su partición entre las distintas estructuras de la planta, particularmente hacia la inflorescencia.
- Estudiar la dinámica del proceso de la orientación alterna e identificar las señales (gradiente de R/RL y azul) involucradas que desencadenan el proceso de inclinación de tallos.
- Evaluar los efectos de la inclinación de tallos sobre el rendimiento y sus componentes.

1.4 HIPOTESIS

-Hipótesis 1: La capacidad fisiológica del rendimiento en el cultivo de girasol (es decir, aquella que se alcanza utilizando los cultivares actualmente disponibles en cultivos protegidos contra vuelco/quebrado y contra enfermedades) a alta densidad (>5 pl m⁻²) es superior a la que se obtiene a las densidades actualmente consideradas óptimas (5 pl m⁻²)

-Hipótesis 2: La distribución de plantas en el stand del cultivo afecta la plasticidad vegetativa y reproductiva de las plantas repercutiendo sobre la respuesta del rendimiento a la densidad de cultivos.

-Hipótesis 3: Un aumento en la eficiencia en el uso de radiación compensa la caída en la proporción de radiación interceptada en canopeos incompletos de forma tal que la producción de biomasa y el rendimiento en aceite en estas estructuras es similar al logrado en los canopeos de desarrollo completo a igual valor de densidad.

-Hipótesis 4: El proceso de inclinación alternada de los tallos ocurre durante un lapso de varios días, en etapas tempranas de desarrollo (i.e. emergencia-fin de diferenciación de primordios florales) del cultivo en respuesta a cambios denso-dependientes en el ambiente lumínico (R/RL y Luz B).

-Hipótesis 5: La inclinación de tallos ocasiona un aumento en la cantidad de radiación interceptada y estimula el crecimiento total del cultivo en las primeras etapas de desarrollo (i.e. emergencia-fin de diferenciación de primordios florales), disminuyendo los eventuales efectos negativos de una mayor inversión de biomasa en entrenudos sobre el número de flores diferenciadas.

-Hipótesis 6: Existe variabilidad intraespecífica en girasol para respuestas a la densidad (i.e. altura de las plantas a estrella visible, la longitud de los entrenudos basales y la inclinación de tallos).

-Hipótesis 7: De existir variabilidad intraespecífica para las respuestas a la densidad poblacional de la longitud de entrenudos, las diferencias entre los híbridos estarían asociadas a una sensibilidad diferencial al ambiente lumínico percibido por las plantas en etapas tempranas de desarrollo (i.e. emergencia- fin de diferenciación de primordios florales) del cultivo.

-Hipótesis 8: En los cultivares con menor sensibilidad a los cambios en la partición biomasa entre la inflorescencia y los entrenudos basales la reducción del rendimiento potencial por planta en respuesta a la densidad será menor que en los cultivares con mayor sensibilidad.

1.5 ESTRUCTURA DE TESIS

Esta Tesis consta de siete Capítulos de los cuales los Capítulos 1 y 6 corresponden a la Introducción y a las Conclusiones, respectivamente; los resultados de los estudios experimentales se presentan en los cuatro capítulos restantes. A continuación se realiza una breve síntesis de los temas abordados en los capítulos de resultados (Capítulos 2 a 5) y se detalla el estado de avance de cada uno de ellos.

El Capítulo 2 informa los resultados de estudios de la respuesta del rendimiento a la densidad poblacional en un amplio rango ($2 - 14.3 \text{ pl m}^{-2}$) de densidades en tres estructuras de canopeo uniformes con surcos a 0.70 [EU_{0.7}] y a 1.40 m [EU_{1.40}] y no uniformes con surcos a 0.70m (combinaciones de distancias variables entre plantas en el surco objetivo y entre plantas en los surcos vecinos; [ENU_{0.7}]). Mediante el uso de indicadores de la plasticidad vegetativa (i.e. índice de área foliar y biomasa) y reproductiva (i.e. rendimiento en aceite y sus componentes) a nivel de planta y de cultivo se identificaron los atributos del cultivo que pueden ser útiles para aumentar el rendimiento del cultivo a alta densidad. La comparación de diferentes estructuras de canopeo se realizó bajo el concepto de que ciertos atributos que pueden ser de interés para cumplir con el objetivo anteriormente enunciado, podrían comprometer ciertos caracteres del cultivo que serían importantes en otras estructuras de cultivo (i.e. cultivos no uniformes).

El Capítulo 3 es una secuela del Capítulo anterior. La comparación de la respuesta del rendimiento a la densidad poblacional en las estructuras de canopeo uniformes con surcos a 1.40 m arrojaron un resultado no esperado en relación a uno de los principios largamente probados en la ecofisiología de cultivos (i.e. es necesario alcanzar altas coberturas alrededor del periodo crítico para lograr máximos rendimientos). A la luz de este hallazgo, en los experimentos informados en el Capítulo 3 se evaluaron los determinantes fisiológicos (i.e. radiación interceptada y eficiencia en el uso de la radiación) del rendimiento de dos estructuras de canopeo con diferente distancia entre surcos (0.7 y 1.40 m) a una densidad de 5.1 pl.m^{-2} .

En el *Capítulo 4* se informan los resultados de estudios sobre el proceso de inclinación de tallos (i.e. los tallos forman un ángulo agudo, de proporciones variables, entre su posición final y una línea vertical imaginaria perpendicular al centro del surco), fenómeno que se detectó por primera vez en los experimentos descritos en el Cap. II. La inclinación de tallos podría ser un carácter morfológico adicional, a los tradicionalmente descritos en la bibliografía (i.e. longitud de entrenudos, diámetro del tallo, etc), asociado a la tolerancia a la densidad. En este capítulo se da cuenta de experimentos que permitieron una exhaustiva descripción del proceso de inclinación de tallos, la identificación de la naturaleza de la señal que dispara dicho proceso, y la evaluación del efecto de la inclinación de tallos sobre el rendimiento de las plantas en el stand del cultivo.

En el *Capítulo 5* y teniendo como marco conceptual que el flujo de recursos del ambiente hacia las plantas está modulado por el flujo de información a través de los sistemas de adquisición de información que tienen las plantas, se informan los resultados de experimentos en los que se estudiaron: i) los cambios en la morfología de los tallos (longitud y peso de entrenudos, diámetro de tallos e inclinación de tallos), ii)

la conexión entre los cambios morfológicos y la producción de biomasa y partición entre las distintas estructuras de la planta, particularmente hacia la inflorescencia y iii) la variabilidad intraespecífica para los caracteres identificados en el punto i) y su posible asociación a una sensibilidad diferencial a la calidad de la luz (R/RL).

En el *Capítulo 6* se integraron los conocimientos generados en los experimentos de los capítulos anteriores y se discuten cuáles serían las investigaciones futuras que contestarían los interrogantes que surgen a partir de esta investigación

CAPÍTULO 2

Respuesta del rendimiento a la estructura del canopeo y a la densidad

2.1. INTRODUCCIÓN

La densidad de siembra utilizada en cultivos comerciales de girasol no ha sufrido modificaciones relevantes en los últimos 40 años (AACREA, 1987 y 2010). Factores que han limitado cualquier evolución hacia una mayor densidad de siembra, aún en ambientes razonablemente provistos de agua, incluyen el hecho que la incidencia de enfermedades de origen fúngico (*Verticillium dahliae* Kleb. y *Sclerotinia sclerotiorum*, Sadras et al., 2000), vuelco de raíces (Sposaro et al., 2008) y quebrado de tallos (Hall et al., 2010) aumentan con la densidad de siembra. En estudios recientes de la Vega et al. (2007a y b) demostraron que el mejoramiento genético aumentó la tolerancia a las enfermedades de origen fúngico, en ambientes con baja y alta incidencia de inóculo que sugerirían una menor interacción genotipo por ambiente (i.e. GxA) para enfermedades. Por otra parte, Sposaro et al. (2006) y Hall et al. (2010) han identificado variabilidad intraespecífica para el vuelco de raíz y de tallo en los cultivares comerciales de girasol. Una mayor tolerancia a enfermedades y la existencia de variabilidad intraespecífica para el vuelco de raíces y quebrado de tallos ofrece un panorama alentador para un eventual incremento del rendimiento potencial del girasol mediado por una mayor tolerancia a alta densidad poblacional. Sin embargo, y probablemente debido a las limitaciones bióticas y abióticas anteriormente enunciadas, se desconoce cuál es la respuesta del rendimiento en girasol a densidades superiores a las actualmente consideradas como óptimas (3-5 pl.m⁻²). Evaluar y comprender las bases fisiológicas de esta respuesta constituye una herramienta útil para identificar ciertos atributos de potencial interés que luego puedan ser incorporados en planes de mejoramiento para incrementar el rendimiento potencial a densidades más altas que las utilizadas actualmente en lotes de producción.

La acumulación y la partición de biomasa hacia las estructuras reproductivas determinan la respuesta del rendimiento a los cambios en la estructura del cultivo. Ambos atributos están fuertemente condicionados por la plasticidad vegetativa y reproductiva. Así por ejemplo, los híbridos modernos de maíz exhiben una mayor tolerancia a altas densidades que los cultivares más antiguos (Tollenaar y Lee, 2002) debido a una mayor estabilidad en el índice de cosecha frente a la mayor densidad. Este aumento en la estabilidad del índice de cosecha está ligado a una mayor plasticidad reproductiva y a un menor valor umbral de biomasa para producir rendimiento (Echarte y Andrade 2003).

La plasticidad fenotípica se define como la expresión cuantitativa de ciertos atributos de un genotipo que son modificados por el ambiente (i.e. localidades, fechas de siembra, densidades etc.). Un método común para cuantificar la plasticidad fenotípica involucra el análisis de las relaciones entre variables fenotípicas y una variable ambiental (i.e. agua, radiación nutrientes, índice ambiental, densidad, etc.), donde los parámetros de la función ajustada a esa relación son tomados como una medida de la plasticidad (Peltonen-Sainio et al., 2011). Esta aproximación ha sido utilizada para evaluar las relaciones entre distintos atributos de los cultivos y el ambiente (e.g., fenología, rendimiento, tasa de crecimiento, fenología, o partición de materia seca vs la disponibilidad de recursos, Finlay y Wilkinson, 1963; Greenberg et al., 1992, Sadras et al., 2009). El girasol presenta una alta plasticidad vegetativa, pudiendo su área foliar duplicarse en respuesta a un aumento en la oferta de recursos (Connor y Jones, 1985; Giménez et al., 1994) y al área por planta (Sadras et al., 1989). Sin embargo, su plasticidad reproductiva es menor que la plasticidad vegetativa. En este

sentido, Vega et al. (2000) determinaron que la plasticidad reproductiva del girasol en canopeos uniformes es intermedia entre la de soja y maíz, debido a que presenta una fuerte dominancia apical y una nula capacidad para generar yemas axilares reproductivas. Una reducción del índice de cosecha por planta a altas y bajas densidades limita la plasticidad reproductiva del girasol. Un techo al número de primordios florales diferenciados por planta y la presencia de plantas estériles a baja y alta densidad, respectivamente, fueron los motivos que ocasionaron estas caídas en el índice de cosecha (Vega et al., 2001).

La capacidad que tienen los cultivos de compensar los efectos de una distribución no homogénea de plantas sobre el rendimiento se asocian también a su plasticidad vegetativa y reproductiva. Así por ejemplo, en cultivos de maíz la desuniformidad disminuye el rendimiento promedio, pero no en soja (Andrade y Abbate, 2005). En maíz, el aumento en el coeficiente de variación de la biomasa por planta afecta el rendimiento promedio por planta, pero no ocurre lo mismo en soja debido a que la soja tiene una alta capacidad de desarrollar ramificaciones que le permiten aumentar el número de destinos y lograr altas coberturas en los periodos críticos, compensando así los efectos de la desuniformidad. Por contraste, el maíz presenta una limitada capacidad para ajustar sus destinos a una mayor disponibilidad de recursos. Se desconoce cual es la respuesta del rendimiento del cultivo de girasol en lotes desuniformes y, más aún, cuales son los atributos fisiológicos que están involucrados en dicha respuesta. En el contexto de este trabajo el estudio de la respuesta del rendimiento del cultivo de girasol en lotes no uniformes es de crucial importancia debido a que ciertos atributos que podrían ser útiles para aumentar el rendimiento del cultivo a alta densidad en stands homogéneos podrían comprometer la plasticidad vegetativa y/o reproductiva del girasol en cultivos no uniformes comprometiendo la capacidad de compensación del cultivo en stands desuniformes. Así por ejemplo, una mayor tolerancia a la densidad podría estar asociada a una menor variación del rendimiento por planta en respuesta al área por planta, atributo que podría restringir la plasticidad reproductiva del girasol a altos valores de área por planta. Esta disyuntiva adquiere particular relevancia si se considera que en los lotes de producción de girasol una distribución no homogénea de plantas es una característica común, aún en aquellos lotes donde el manejo ha sido el adecuado (AACREA, 1998).

El objetivo de las investigaciones presentadas en este capítulo fue estudiar la respuesta del rendimiento de girasol a la densidad poblacional en un amplio rango de densidades ($2 - 14.3 \text{ pl.m}^{-2}$) y en tres estructuras de canopeo contrastantes (i.e. cultivos uniformes con surcos a 0.70 y a 1.40m, y cultivos no uniformes [combinaciones de distancias variables entre plantas en el surco objetivo y entre plantas en los surcos vecinos]) para: i) cuantificar la respuesta del rendimiento potencial (es decir, aquel que se alcanza utilizando los cultivares actualmente disponibles en cultivos protegidos contra vuelco/quebrado y contra enfermedades) a la densidad y evaluar los efectos de la estructura de canopeo sobre esta variable; ii) examinar la plasticidad vegetativa frente a la variación espacio por planta, asignando al área de suelo por planta el papel de indicador de recursos (especialmente radiación) disponibles para la planta, y las respuestas del área foliar y la biomasa a antesis los papeles de indicadores de plasticidad vegetativa; y iii) examinar la plasticidad reproductiva frente a la variación en área de suelo por planta, usando las respuestas del rendimiento y sus componentes por planta como indicadores de plasticidad reproductiva.

En el contexto expuesto en el párrafo anterior se hipotetizó: i) que el potencial de rendimiento en el cultivo de girasol a alta densidad ($>5 \text{ pl.m}^{-2}$) es superior al que se obtiene a las densidades actualmente consideradas óptimas (5 pl.m^{-2}), y que ii) La distribución de plantas en el stand del cultivo afecta la plasticidad vegetativa y reproductiva de la plantas repercutiendo sobre la respuesta del rendimiento a la densidad de cultivos.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Experimentos: sitio y condiciones de crecimiento

Se realizaron cuatro experimentos en la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires durante 1998-99 (Exp. 1), 1999-2000 (Exp. 2), 2002-2003 (Exp.3), y 2003-04 (Exp.4). En los Exps. 1, 2 y 3 se utilizó el híbrido Contiflor 9 y en el Exp. 4 el híbrido Paraíso 20. El suelo fue arcillo limoso (Argiudol vértico; Taxonomía de suelos USA). Las parcelas recibieron un total de 60 kg N ha⁻¹ como nitrato de calcio aplicado en dos dosis iguales a la siembra y 20 días posteriores a la emergencia. El contenido de agua en el suelo se mantuvo cerca de capacidad de campo mediante el uso de riego por goteo durante todo el ciclo de cultivo. Se controlaron las enfermedades e insectos mediante el uso de fungicidas (i.e. Rovral y Cercobin cuyos principios activos son Iprodione y tiofanato metil respectivamente) e insecticidas (i.e. Karate, cuyo principio activo es lambdacialotrina).

Diseño experimental y tratamientos

Se utilizó un diseño en parcelas divididas (Exp. 1, 2 y 3) y un diseño en bloques completos aleatorizados (Exp. 4) con tres repeticiones. Las hileras de los cultivos estuvieron orientadas N-S. Los experimentos se sembraron el 23/11(Exp.1), 6/12 (Exp.2), 28/11 (Exp.3) y el 4/11(Exp.4). Los cultivos fueron sobresembrados a mano y la densidad objetivo se logro mediante la remoción de las plantas excedentes cuando estan tenían dos hojas verdaderas. En la Tabla 2.1 se muestran los tratamientos realizados en cada uno de los experimentos, el área de suelo por planta, la densidad y el tipo de estructura.

Se evaluó un amplio rango de áreas de suelo por planta (i.e. 0.07-0.96 m² por planta) en tres estructuras de cultivo: a) no uniformes (i.e. 0.07-0.47m² por planta, ENU) con surcos distanciados a 0.70m, b) uniformes (i.e. 0.07-0.49m² por planta, EU_{0.7}) con surcos a 0.70m; y c) uniformes (i.e. 0.14-0.96m² por planta, EU_{1.4}) con surcos a 1.40m. Las estructuras no uniformes se obtuvieron mediante distintas combinaciones de distancias entre plantas entre el surco objetivo (i.e. el surco central de las tres filas de la parcela) y en los dos surcos vecinos. Las EU_{1.4} se incluyeron como una variante adicional de desuniformidad que se produce en stands de cultivos cuando hay fallas de siembra producidos por bloqueos transitorios en uno o más tubos de siembra. En el Exp.1, 2 y 3 las estructuras de canopeo se asignaron a las parcelas principales: i) uniformes con surcos a 0.70m, ii) uniformes con surcos a 1.40m y iii) no uniformes con surcos a 0.70m; y los tratamientos de área por planta a las sub-parcelas. El tamaño de las sub-parcelas fue de 6 (2.10 m de ancho y 3 m de largo), 10 (2.10m de ancho y 5 m de largo), y 22 (2.10m de ancho y 11 m de largo) m² en los stands densos, normalmente espaciados y ampliamente espaciados de las EU_{0.7} y las ENU. En las EU_{1.4} el tamaño de las subparcelas fue de 22 (4.2m de ancho y 5 m de largo) y de 40 (4.2m de ancho y 10 m de largo) m² en los stands densos y espaciados de las EU_{1.4}. En el Exp.4 el tamaño de las parcelas fue 21 m² (seis surcos de 5m de largo) para todos los tratamientos. En el Exp. 1 se utilizaron diez tratamientos de área por planta mientras que en los Exp. 2, 3 y 4 el número de tratamientos fue de 21 (Exp. 2), 11 (Exp. 3) y 4 (Exp. 4), (Tabla 2.1). Sólo la porción central del surco objetivo en los Exp.1, 2 y 3 fue utilizada para realizar las mediciones. Los cultivos fueron sobresembrados a mano, las estructuras de canopeo

y las densidades se lograron mediante la remoción de las plantas excedentes cuando estas tenían dos hojas verdaderas.

Variables de respuesta

Fenología

Se determinaron los estadios fenológicos de emergencia (E), antesis media [AM, momento en el que el 50% de las plantas alcanzaron $R_{5.5}$ según la escala de Schneiter y Miller (1981)], y madurez fisiológica (MF), estimada -ésta última- como el momento en que los granos alcanzan un peso estable. Con este último objetivo se siguió la dinámica de crecimiento del grano mediante cosechas de cuatro granos de la porción intermedia de tres plantas del surco objetivo de cada parcela elegidas al azar cada 3-4 días. Los granos se secaron en estufa a 70°C durante 48 horas hasta constancia de peso seco. Se utilizó una rutina del TBL curve (Jandel TBL curve, 1992) para ajustar una regresión bilineal con un punto de corte desconocido para la relación entre el peso individual del grano/tiempo para estimar la tasa y duración del periodo de llenado de grano. El modelo condicional (Ploschuk y Hall, 1995) se caracteriza por una primera fase en la que el: $\text{Peso de grano} = a + b * dd_{AM}$ para $dd_{AM} < C$, y una segunda fase en la que el $\text{Peso de grano} = a + bC$, en el cual a y b son la ordenada al origen y la pendiente respectivamente, de la regresión lineal correspondiente al primer estadio, dd_{AM} son los días después de antesis media, y la constante C es el punto de corte que indica el final del periodo de llenado de grano y el momento en el cual se alcanza la MF.

Área foliar por planta

A antesis media se evaluó el área foliar por planta en los Exp. 1, 2, 3 y 4 en tres plantas contiguas y en competencia perfecta, por repetición. El área de cada hoja se estimó a partir del ancho máximo de cada hoja (Pereyra et al., 1982) para luego obtener el área foliar por planta.

Número de flores por capítulo

El número de flores por capítulo se evaluó a antesis en los Exps. 1, 2, 3 y 4. Para ello se cosecharon tres capítulos de plantas en competencia perfecta por repetición. Las flores se contaron en 1/8 de capítulo, los valores obtenidos se multiplicaron por ocho para obtener el dato de número de flores por planta.

Tabla 2.1: Tratamientos, distancia entre surcos, área por planta de la planta objetivo y de la planta de la bordura, densidad, número de plantas objetivo y plantas bordura por unidad de superficie y descripción de la estructura de cultivo de Exp. 1, 2, 3 y 4.

Exp.	Trat ⁽¹⁾	Dist. entre surcos (m)	Área de suelo de la planta objetivo (m ²)	Área de suelo de la planta bordura (m ²)	Densidad (pl.m ²)	Número de plantas objetivo por (m ²)	Número de plantas bordura por (m ²)	Tipo de estructura
1-2-3-4	28/28(*)	0.7	0.196	-----	5.1	2.55	2.55	Homogénea (Control)
3-4	10/10	0.7	0.07	-----	14.3	2.55	2.55	Homogénea
1-2-3-4	14/14	0.7	0.098	-----	10.2	7.14	7.14	Homogénea
3	21/21	0.7	0.147	-----	6.8	5.10	5.10	Homogénea
3-4	40/40	0.7	0.280	-----	3.6	3.40	3.40	Homogénea
1-2	56/56	0.7	0.392	-----	2.6	1.79	1.79	Homogénea
2-3-4	70/70	0.7	0.490	-----	2.0	1.28	1.28	Homogénea
4	200/200	0.7	1.4	-----	0.7	1.02	1.02	Homogénea
2	10/28	0.7	0.071	0.194	9.69	7.14	2.55	Heterogénea
1-2	14/28	0.7	0.099	0.194	7.65	5.10	2.55	Heterogénea
2	40/28	0.7	0.276	0.199	4.34	1.79	2.55	Heterogénea
1-2	56/28	0.7	0.376	0.204	3.83	1.28	2.55	Heterogénea
2	70/28	0.7	0.456	0.209	3.57	1.02	2.55	Heterogénea
1-2	14/56	0.7	0.103	0.376	6.38	5.10	1.28	Heterogénea
2	28/14	0.7	0.194	0.099	7.65	2.55	5.10	Heterogénea
2	28/56	0.7	0.204	0.376	3.83	2.55	1.28	Heterogénea
2	40/14	0.7	0.273	0.100	6.89	1.79	5.10	Heterogénea
2	40/56	0.7	0.287	0.382	3.06	1.79	1.28	Heterogénea
1-2	56/14	0.7	0.376	0.103	6.38	1.28	5.10	Heterogénea
2	70/14	0.7	0.451	0.106	6.12	1.02	5.10	Heterogénea
2	70/56	0.7	0.475	0.404	2.30	1.02	1.28	Heterogénea
3-4	21/21	1.4	0.295	-----	3.4	1.69	1.69	Homogénea
2-3	10/10	1.4	0.141	-----	7.1	3.55	3.55	Homogénea
1-2-3-4	14/14	1.4	0.197	-----	5.1	2.54	2.54	Homogénea
1-2-3	28/28	1.4	0.392	-----	2.6	1.28	1.28	Homogénea
2-3	40/40	1.4	0.558	-----	1.8	0.8	0.8	Homogénea
1	56/56	1.4	0.774	-----	1.3	0.65	0.65	Homogénea
2	70/70	1.4	0.963	-----	1.04	0.52	0.52	Homogénea

(1) El primer número de la etiqueta identificatoria de los tratamientos indica la distancia (cm) entre plantas en el surco objetivo; el segundo número, la distancia (cm) entre plantas en las dos hileras adyacentes. (*) La densidad comercial corresponde a 5.1 pl.m⁻² (tratamiento 28/28 y distancia entre surcos 0.70m.

Biomasa área y rendimiento en aceite

A antesis media y a madurez fisiológica se cosecharon tres plantas en competencia perfecta por repetición en los Exps. 1, 2 y 4 para determinar la biomasa aérea a antesis y a madurez fisiológica por planta respectivamente. Las plantas se cortaron a nivel de la superficie del suelo y se secaron hasta constancia de peso seco (aire forzado a 70 °C). Los capítulos de las plantas que se cosecharon a madurez fisiológica se separaron de las estructuras vegetativas y se secaron en estufa a 70 °C durante 48 horas. Previo a la trilla de los capítulos se contaron los granos totales y vanos en 1/8 del capítulo, y los valores obtenidos se multiplicaron por ocho para obtener el dato de número de granos totales y vanos por planta. Finalmente, se completo la trilla manual de cada capítulo para obtener el dato de rendimiento en grano por planta. Se consideró el peso de los granos llenos por capítulo como el rendimiento en grano por planta. La biomasa a cosecha por planta se calculó como la suma de la biomasa de las estructuras vegetativas y el rendimiento en grano por planta. El peso del grano se determinó en submuestras de 50 granos de la muestra de rendimiento en grano de las plantas cosechadas en cada repetición. La concentración de aceite en el grano se determinó por resonancia nuclear magnética (Oxford 4000, Oxford Analytical Instruments) en submuestras de 10g de la muestra de rendimiento en grano. El rendimiento en aceite por planta se calculó como el producto del rendimiento en grano por planta y la concentración de aceite en el grano.

Análisis de datos

Estimación de AP y densidad del cultivo

El área de suelo por planta se calculó mediante el cálculo de los polígonos de Thiessen (Hühn, 2000). Para ello se utilizó la subrutina de análisis espacial del programa ARC VIEW 3.2. Software. Para crear estos polígonos el software en una primer instancia traza rectas que marcan la distancia entre la planta objetivo y las plantas más próximas a la misma. Luego, y para definir los límites del polígono, calcula la bisectriz de cada una de esas líneas. A partir de la unión de los puntos de las bisectrices de cada segmento queda configurado un polígono, cuya superficie define el área disponible por planta (AP, $m^2 \text{ planta}^{-1}$) (Ver ejemplos en Figura 2.1). En las ENU la distancia entre las plantas objetivo y las plantas más cercanas a la planta de referencia, a largo del surco de siembra no es constante debido a que la distancia entre las plantas no es la misma. Debido a ello, el AP se estimó en un número de plantas (300 a 400 plantas) lo suficientemente alto como para estabilizar el valor del área de suelo por planta. Gracias a ello, el desvío estándar del AP en todos los tratamientos de las ENU fue en promedio un 0.06% del valor promedio de las áreas por planta. La densidad del cultivo (plantas m^{-2}) en las EU_{0.7} y las EU_{1.40} se calculó como la inversa del área ($m^2 \text{ planta}^{-1}$) del polígono de Thiessen. Para el cálculo de la densidad en las ENU se computaron los polígonos de Thiessen de las plantas de cada tratamiento (objetivo+bordura) en una superficie conocida y lo suficientemente grande como para estabilizar el área de suelo promedio para las plantas objetivo y de la bordura. Luego se contó el número de plantas objetivo, bordura y el número de plantas totales. La densidad promedio se calculó como el cociente entre el número total de plantas y el área total de cálculo. Para poder estimar el valor de las variables respuesta por unidad de superficie en las ENU_{0.7} se obtuvo el promedio ponderado del número de plantas objetivo y de

bordura por unidad de superficie como los cocientes entre el número de plantas objetivo y de la bordura y el número total de plantas.

Estimación de los valores de biomasa e IC corregidas por el costo de síntesis.

En un cultivo como el girasol, con una alta concentración de aceite en el grano, los efectos del ambiente y del genotipo pueden confundir la interpretación de los resultados expresados en biomasa. Debido a ello la biomasa a cosecha (B_{cvpl} , $g\ pl^{-1}$) y rendimiento en aceite por planta (R_{cvpl} , $g\ pl^{-1}$) se corrigieron teniendo en cuenta el costo energético del producto elaborado en dicho periodo (Penning de Vries, et al., 1983), mediante el método descrito por Hall et al. (1989). El índice de cosecha corregido por el costo de síntesis de aceite (I_{cvpl} , adimensional) se calculó como el cociente entre el rendimiento en aceite (R_{cvpl} , $g\ pl^{-1}$) y la biomasa a cosecha por planta (B_{cvpl} , $g\ pl^{-1}$) ambos corregidos por los costos de síntesis de aceite.

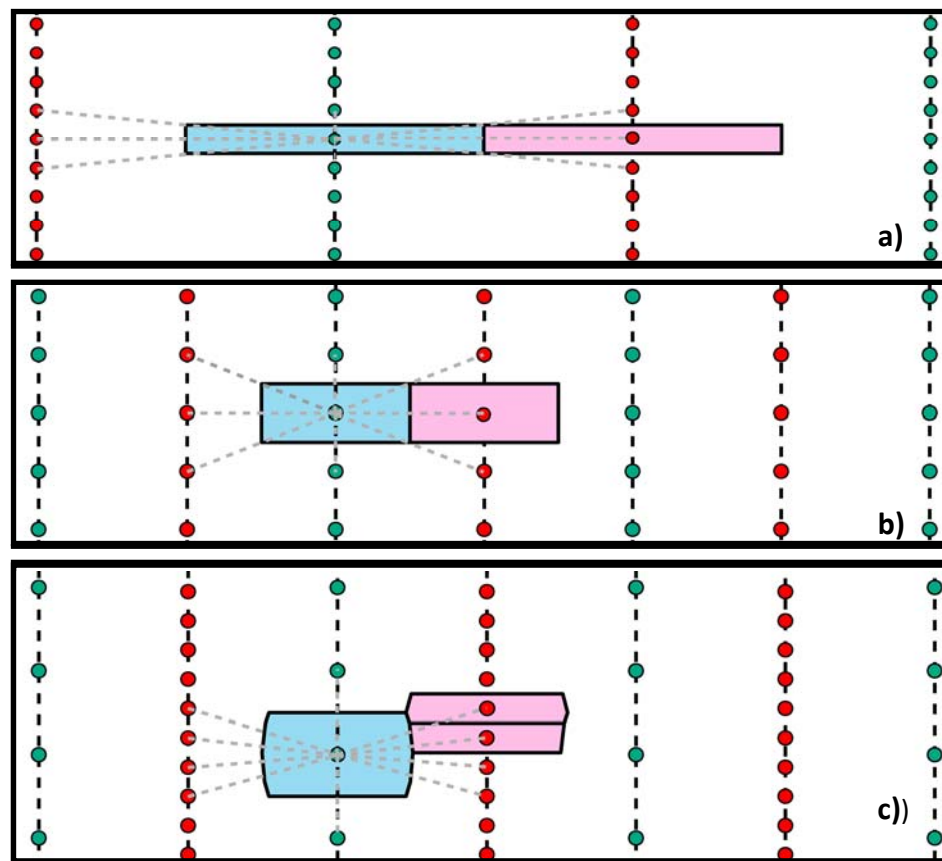


Figura 2.1 Distribución de plantas en un arreglo uniforme con una distancia entre surcos a 1.40 a) y a 0.70m b) y no uniforme con surcos distanciados a 0.70m c). Las plantas objetivo y las plantas más cercanas a la planta de referencia se representan con círculos verdes y rojos respectivamente. Las líneas punteadas grises son los segmentos que unen la distancia que hay entre la planta objetivo y las plantas más cercanas a la planta de referencia. La superficie celeste y rosa corresponde a las áreas de la planta objetivo y de la bordura respectivamente.

Contribución relativa de los componentes de rendimiento a la respuesta de Rac_{PL} a AP.

Para evaluar los efectos del AP sobre los determinantes fisiológicos del rendimiento se utilizaron dos enfoques. En el primero, el Rcv_{pl} se analizó como el producto de la Bcv_{pl} y del Icv_{pl} . En el segundo enfoque se consideró al Rac_{PL} como el producto del número de granos llenos (Ng , pl^{-1}), el peso (P_{grano} , $g\ grano^{-1}$) y la concentración de aceite (C_{aceite} , %) en el grano. El número de flores (Nfl , pl^{-1}) y la fertilidad ($Fert$, adimensional) fueron considerados como subcomponentes del número de granos llenos.

Estimación de la plasticidad fenotípica

Las funciones de respuesta del área foliar (AF_{AM} , $m^2\ pl^{-1}$) y de la biomasa (B_{AMpl} , $g\ pl^{-1}$) a antesis media al área por planta, (asignando al área de suelo por planta el papel de indicador de recursos, especialmente radiación disponible para la planta), se utilizaron como indicadores de la plasticidad vegetativa. Por contraste, la respuesta del rendimiento en aceite al área de suelo por planta se consideró un indicador de plasticidad reproductiva. Para describir las relaciones entre las variables arriba citadas se ajustaron funciones lineares ó bi-lineares de acuerdo a la naturaleza de los datos. Los coeficientes de la plasticidad fenotípica fueron derivados de la pendiente de la función ajustada a la relación entre la variable y el AP. En aquellos casos en que las relaciones entre variables de respuesta y AP exhibieron un patrón ajustable con una función bi-linear, se interpretó que el plateau de dicha relación cómo indicio que la planta, a partir de ciertos valores de AP (valor de inicio del plateau), era incapaz de responder al aumento del AP para valores superiores al inicio del plateau. En estos casos, se tomó la pendiente de la porción inicial de la función como una medida de la plasticidad (i.e. capacidad de repuesta de esa variable al AP).

Estimación de valores de IAF, biomasa y rendimiento por unidad de superficie de cultivo

El índice de área foliar a antesis media (IAF_{AM} , adimensional), el rendimiento en aceite (Rac , $g\ m^{-2}$), la biomasa a cosecha corregida (B_{CVP} , $g\ m^{-2}$) y el rendimiento corregido (R_{CVP} , $g\ m^{-2}$) por el costo de síntesis de aceite por unidad de superficie, en las estructuras uniformes con surcos a 0.70 y 1.40m se calculó como el producto del valor de la variable por planta y la densidad. Las respuestas a nivel de cultivo en las ENU se restringieron a los tratamientos de 14/56, 28/14 y 25/56 cm de distancia entre plantas en el surco objetivo y la bordura respectivamente, debido a que solo en estos tratamientos se contó los valores de las variables respuesta por planta de ambos componentes de la mezcla (i.e. planta objetivo y planta de bordura). En estas estructuras el cálculo por unidad de superficie se efectuó como la sumatoria de los productos entre el promedio ponderado del número de plantas objetivo y bordura en cada tratamiento y el valor de la variable por planta correspondiente a cada uno de los componentes de la mezcla. El índice de cosecha del cultivo corregido por el costo de su producción (IC_{CVP}) en todas las estructuras se calculó como el cociente entre R_{CVP} y B_{CVP} . Para describir las respuestas del Rac , el IAF_{AM} , el B_{CVP} y el IC_{CVP} a la densidad se ajustaron con funciones de distinto tipo (logísticas, polinomial de segundo grado ó lineales) en función de la naturaleza de los datos.

Ajuste de funciones a las relaciones entre variables

Para evaluar los efectos del AP sobre las variables evaluadas en este capítulo se utilizaron regresiones lineares y bilineares en función de la naturaleza de los datos mediante el uso de dos rutinas del TBL curve (Jandel TBL curve, 1992). Las funciones bilineares, a diferencia de las polinomiales, permitieron estimar y comparar en forma simple y efectiva la tasa y rango de respuesta de cada una de estas variables al AP (ver descripción del modelo en Fenología). Para describir la respuesta del Rac , el IAF_{AM} , el B_{CVP} y el IC_{CVP} a la densidad se utilizaron funciones logarítmicas para el conjunto de las tres estructuras, mientras que para describir la respuesta del Rac a la densidad en las $EU_{0.7}$ se utilizó una función lineal.

Análisis estadístico

Se realizaron análisis de variancia para todos los atributos medidos y estimados en este capítulo. Comparaciones múltiples entre las medias fueron realizadas usando el test de Fisher. Para evaluar la importancia relativa de los componentes principales del rendimiento en la respuesta del Rac_{PL} al AP y de los subcomponentes del N_g para las tres estructuras de canopeo en su conjunto y para cada una de ellas se realizaron regresiones múltiples entre el Rac_{PL} (N_g , P_{grano} y C_{aceite}) y el N_g (N_{fl} y F_{ert}). Los análisis de variancia y las regresiones múltiples fueron realizados mediante el uso del paquete estadístico Infostat (Di Rienzo et al., 2013).

2.3. RESULTADOS

Condiciones de crecimiento

La Tabla 2.2 sintetiza el patrón estacional que mostraron las variables ambientales en los cuatro experimentos. Las diferencias de precipitaciones entre años fueron suplementadas con riego por goteo. La duración en días del periodo de siembra-antesis del Exp. 2 fue inferior a la media de los cuatro experimentos debido a que las altas temperaturas aumentaron la tasa de desarrollo y redujeron la duración en días de este periodo. Si bien las altas temperaturas aumentaron también la tasa de crecimiento del cultivo esta no fue condición suficiente para compensar los efectos de la menor duración de periodo vegetativo sobre el área foliar a antesis y el rendimiento por planta (Tabla 2.3).

Tabla 2.2: Datos meteorológicos promedio y duración de las fases de Siembra-Antesis (S-A), Antesis (A) y Antesis-Madurez Fisiológica (A-MF) La fase de desarrollo de antesis (A) representa un intervalo de 15 días centrado alrededor de R5.5 (antesis media según la escala de Schneiter y Miller, 1981). Fotoperíodo (Fotop.), temperatura mínima media (Tmín.), temperatura máxima media (Tmáx.), radiación incidente diaria (R.).

	Fases de desarrollo del cultivo	Fotop. (horas)	Tmín (° C)	Tmáx (° C)	Rad (Mj m ⁻²)
Exp. 1 (1998/99)					
Fecha de siembra (23 de noviembre)	S-A (52 días)	15.3	17.1	27.5	23.0
	A	15.0	20.6	30.1	24.2
	A-MF (40 días)	14.0	20.1	29.1	17.0
Exp. 2 (1999/00)					
Fecha de siembra (6 de diciembre)	S-A (45 días)	15.2	17.1	30.9	23.4
	A	14.5	25.8	36.8	25.0
	A-MF (35 días)	14.1	19.8	29.1	19.0
Exp. 3 (2002/03)					
Fecha de siembra (28 de noviembre)	S-A (60 días)	15.3	19.4	29.3	17.2
	A	14.5	22.6	32.8	12.0
	A-MF (35 días)	14.0	18.2	28.4	14.0
Exp. 4 (2003/04)					
Fecha de siembra (4 de noviembre)	S-A (58 días)	15.2	16.9	27.4	20.2
	A	15.3	23.0	37.0	20.5
	A-MF (35 días)	14.5	19.8	29.8	20.0

Tabla 2.3: Área foliar a antesis y rendimiento en aceite de plantas de girasol sembradas a 28/28 (densidad estándar (control) de 5.1 pl m⁻², área por planta: 0.196m² pl⁻¹) durante las cuatro estaciones de crecimiento. Medias error estándar (n=3) para los Experimentos 1, 2, 3 y 4.

Variabes	Exp. 1 Contiflor 9	Exp. 2 Contiflor 9	Exp.3 Contiflor 9	Exp. 4 Paraíso 20
Área foliar antesis (cm ² planta ⁻¹)	6200±60	5333±47	6733±74	6700±17
Rendimiento en aceite (g planta ⁻¹)	41.2±1.14	33.8±5.4	40.8±1.81	43.5±3.89

Respuestas a nivel de planta individual

Plasticidad vegetativa y reproductiva, análisis conjunto de las tres estructuras del cultivo

El AF_{AM}, la B_{AMpl} y el Rac_{PL} del conjunto de los valores correspondientes a las tres estructuras mostraron una respuesta curvilínea al área por planta (AP) para todo el rango de áreas por planta explorado (Fig. 2.1 a, b y c). Contrariamente a las expectativas, la variación relativa del AF_{AM} y la B_{AMpl} (indicadores de plasticidad vegetativa) y el Rac_{PL} (indicador de plasticidad reproductiva) en respuesta al AP fue similar en las tres estructuras ensayadas y en los tres ó cuatro experimentos válidos para cada variable. Las tres variables aumentaron un 200 % en respuesta a una variación del AP (0.07-0.95 m⁻² pl⁻¹) indicando que la plasticidad vegetativa y reproductiva fue similar, al menos dentro del rango de AP común explorado por las tres variables.

Plasticidad vegetativa y reproductiva, análisis desagregado por estructura de cultivo

El análisis desagregado por estructura de canopeo de las relaciones del AF_{AM}, la B_{AMpl} y el Rac_{PL} al AP reveló que la distribución de plantas en el stand del cultivo afectó la plasticidad vegetativa y reproductiva (Figs. 2.2 a, b, c, d, e, f, g, h, i). La estimación y el contraste de los parámetros (i.e. pendiente, punto de corte y valor máximo) de las asociaciones lineales ó bilineales entre el AF_{AM}, la B_{AMpl} y el Rac_{PL}/AP pusieron en evidencia que la intensidad con la que se modificó la plasticidad vegetativa y reproductiva varió de acuerdo a la estructura de canopeo considerada. Las EU_{1,4} (Figs. 2.2. c, f y i) presentaron claramente una mayor plasticidad vegetativa y reproductiva que las ENU_{0,7}, debido a que el valor máximo alcanzado por el AF_{AM}, la B_{AMpl} y el Rac_{PL} fue significativamente mayor (p<0.06) al registrado en las ENU_{0,7} (Figs. 2.2. a, d y g), y a que el punto de corte se produjo a un valor de AP más alto. Las pendientes de la asociación del AF_{AM} y la B_{AMpl}/AP en las EU_{1,4} fueron estadísticamente mayores (p<0.06) a las registradas en las ENU_{0,7}. En contraposición, no se detectaron diferencias significativas entre las pendientes de la relación del Rac_{PL}/AP (p>0.06) entre ambas estructuras de canopeo.

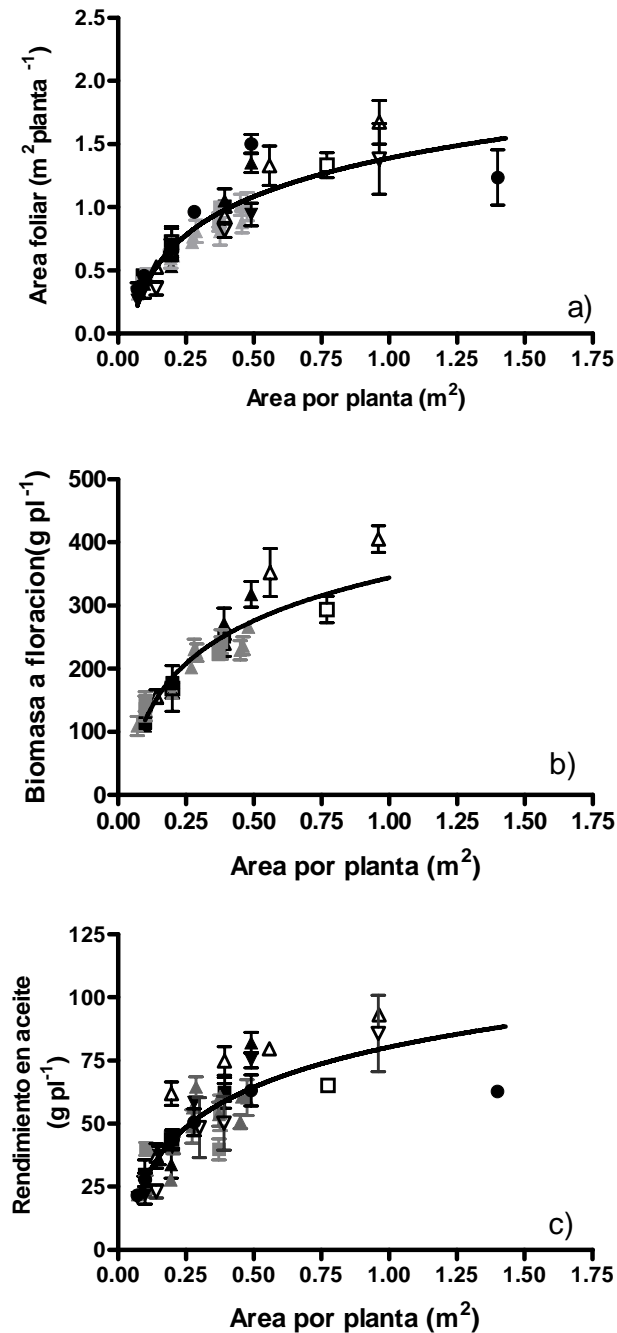


Figura 2.1 Área foliar por planta a antesis (a) y rendimiento en aceite por planta (c) en función del área de suelo por planta para los Exps. 1(cuadrados), 2(triángulos), 3(triángulos invertidos) y 4 (círculos llenos). Biomasa por planta a antesis (b) en función del área por planta para los Exps 1 y 2 (Los cultivos fueron conducidos en parcelas de tres surcos que diferían en la estructura de cultivo: EU_{0.7} (símbolos llenos negros), EU_{1.40} (símbolos negros vacíos) y ENU_{0.7} (símbolos llenos grises). Las barras son \pm un error estándar de la media, n=3. Líneas de regresión: Área foliar por planta: $1.39+0.44\ln(x)$, $R^2=0.75$; Biomasa a antesis: $343.87+97.97\ln(x)$, $R^2=0.85$. Rendimiento en aceite por planta: $80.3+22.9\ln(X)$, $R^2=0.70$. En el Exp. 4(círculos) no se evaluó la Biomasa a floración.

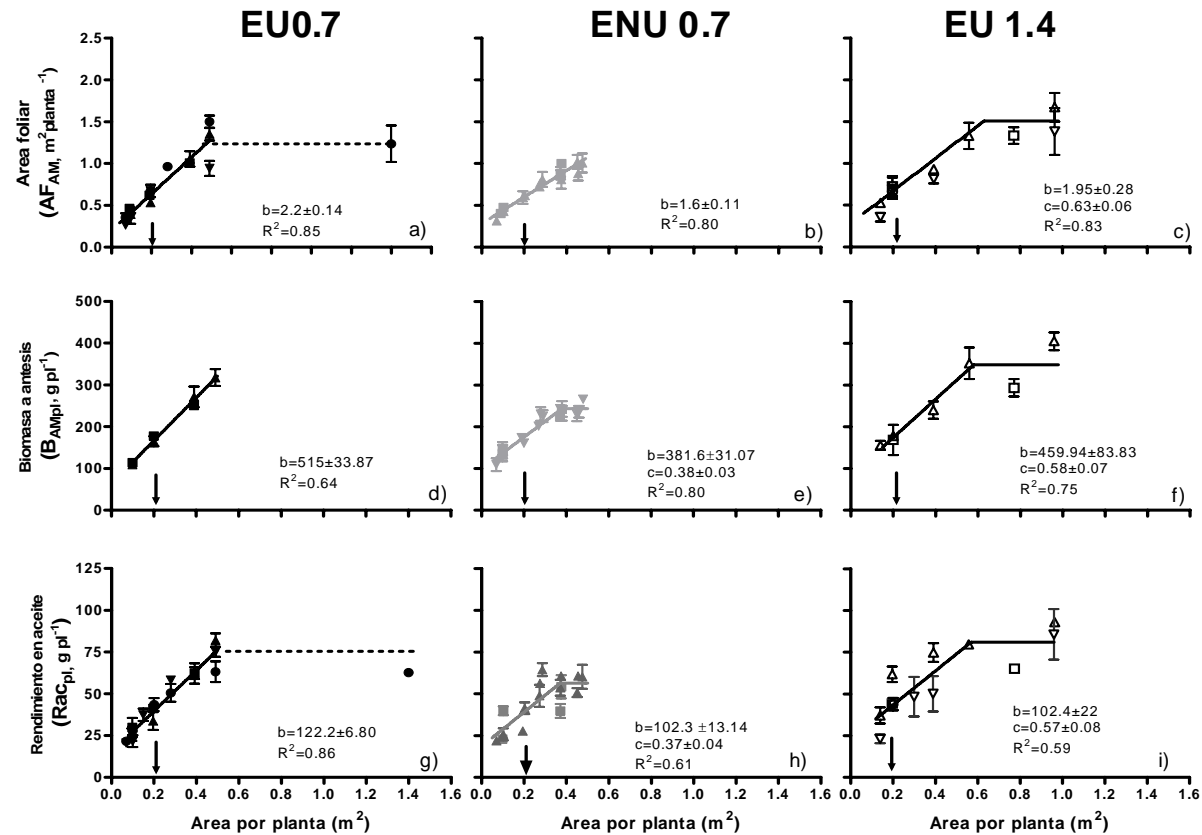


Figura 2.2 Relación entre el área foliar (a, b, c), la biomasa a antesis (d, e y f) y el rendimiento en aceite por planta (g, h, i) en función del área por planta en EU_{0.7} (a, d y g; símbolos negros llenos) y ENU_{0.7} (b, e y h; símbolos grises llenos) y EU_{1.40} (c, f, i; símbolos vacíos) para el Experimento 1 (cuadrados), 2 (triángulos) 3 (triángulos invertidos) y 4 (círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, $n=3$. La flecha indica el área por planta correspondiente a $0.196 \text{ m}^2 \text{ pl}^{-1}$ (5.1 pl.m^{-2}). En las EU_{0.7} el valor del área foliar y el rendimiento en aceite por planta correspondiente al AP de $1.4 \text{ m}^2 \text{ pl}^{-1}$ no se incluyó al ajustar las funciones de respuesta indicadas. La línea punteada en a) y g) sugiere la existencia de un “plateau” para la relación entre ambas variables a partir de un área por planta de 0.48 m^2 .

Las EU_{0.7} presentaron una plasticidad intermedia entre las EU_{1.4} y las ENU_{0.7}. El punto de corte de la relación del AF_{AM} y el Rac_{PL}/AP en las EU_{0.7} (Figs. 2.2. a, d y g), aunque incierto, fue mayor al registrado en las ENU_{0.7} (Figs. 2.2. a, d y g), e inferior al correspondiente a las EU_{1.4} (Figs. 2.2. c, f y i). En las EU_{1.4} y en las ENU_{0.7} se ajustaron funciones bilineares en todo el rango de AP que permitieron calcular el punto de corte para estas dos variables. En las EU_{0.7}, por contraste no se pudieron realizar este tipo de ajustes. Debido a ello, el punto de corte se estimó aprovechando la no variación de los valores registrados para el AF_{AM} y el Rac_{PL} entre valores de AP de 0.49 y 1.4 m² pl⁻¹ (Figs. 2.2 a y g). A pesar de que no se detectaron diferencias significativas entre el valor máximo del AF_{AM}, la B_{AMpl} y el Rac_{PL}/AP de las EU_{0.7} comparado con las otras dos estructuras de canopeo. El valor máximo promedio de los tres indicadores de plasticidad de las EU_{0.7} fue superior al registrado en las ENU_{0.7} e inferior a los valores de las EU_{1.4}.

Sensibilidad relativa de los componentes del rendimiento a nivel de planta individual en mayor detalle: componentes del rendimiento

El análisis de las respuestas al AP de los componentes de rendimiento de plantas individuales en las tres estructuras de cultivo permitió identificar la existencia de diferentes categorías de respuesta y, reveló que la distribución de las plantas en el stand modificó la respuesta de los componentes del rendimiento de manera disímil según el componente del rendimiento considerado (Figs. 2.3 y 2.4). Se identificaron dos jerarquías de respuesta al AP: i) alta ó marcada [número de flores (Figs. 2.3 a, b y c), número de granos llenos (Figs. 2.3 g, h é i) y peso de grano (Figs. 2.4 a, b y c)] y ii) baja ó tenue [i.e. fertilidad, (Figs. 2.3 d, e y f), concentración (Figs. 2.4 d, e y f) y contenido de aceite (Figs. 2.4 g, h é i)] en el grano.

La estimación de los parámetros (i.e. pendiente, punto de corte y valor máximo) del Nfl, el Ng, el Pgrano, la Caceite y el Cont_{aceite}/AP, mediante el ajuste de funciones lineares y bilineares demostró que la intensidad con la que se modificó la plasticidad de los componentes del rendimiento varió de acuerdo a la estructura de canopeo considerada. El valor del AP al que se saturó la respuesta del Nfl/AP en las EU_{0.7} y en las EU_{1.4} (Figs. 2.3 a y c) fue similar, y mayor al registrado en las ENU_{0.7} (Fig.2.3 b). En las EU_{1.4} se ajustaron funciones bilineares en todo el rango de AP que permitieron calcular el punto de corte para el Nfl/AP. Sin embargo, en las EU_{0.7} no se pudieron realizar este tipo de ajustes. Debido a ello, el punto de corte se estimó aprovechando la ausencia de variación, entre valores de AP de 0.49 y 1.4 m² pl⁻¹, en los valores registrados para Nfl/AP. En contraposición, el alor máximo del Nfl fue similar (p>0.10) entre las tres estructuras de canopeo debido a que, la pendiente de la relación del Nfl/AP en las ENU_{0.7} fue significativamente mayor (p<0.06) a la registrada en las EU_{1.4} y en las EU_{0.7}, espectivamente. Los efectos de la estructura de canopeo sobre la Fert se circunscribieron a un aumento de la variabilidad en respuesta al AP en las ENU_{0.7} (Fig.2.3 e) comparada con las EU_{0.7} y las EU_{1.4} (Figs. 2.3 d y f). La Fert promedio de las EU_{1.4} (0.90±0.07) y las EU_{0.7} (0.83±0.12) fueron estadísticamente similares (p>0.05) y significativamente mayores (p<0.05) a la Fert promedio de las ENU_{0.7} (0.70±0.12). Debido a ello, el valor máximo del Ng en las EU_{1.4} y en las EU_{0.7} (Figs. 2.3. i y g) fue similar y significativamente mayor (p<0.06) al registrado en las ENU_{0.7} (Fig. 2.3 h).

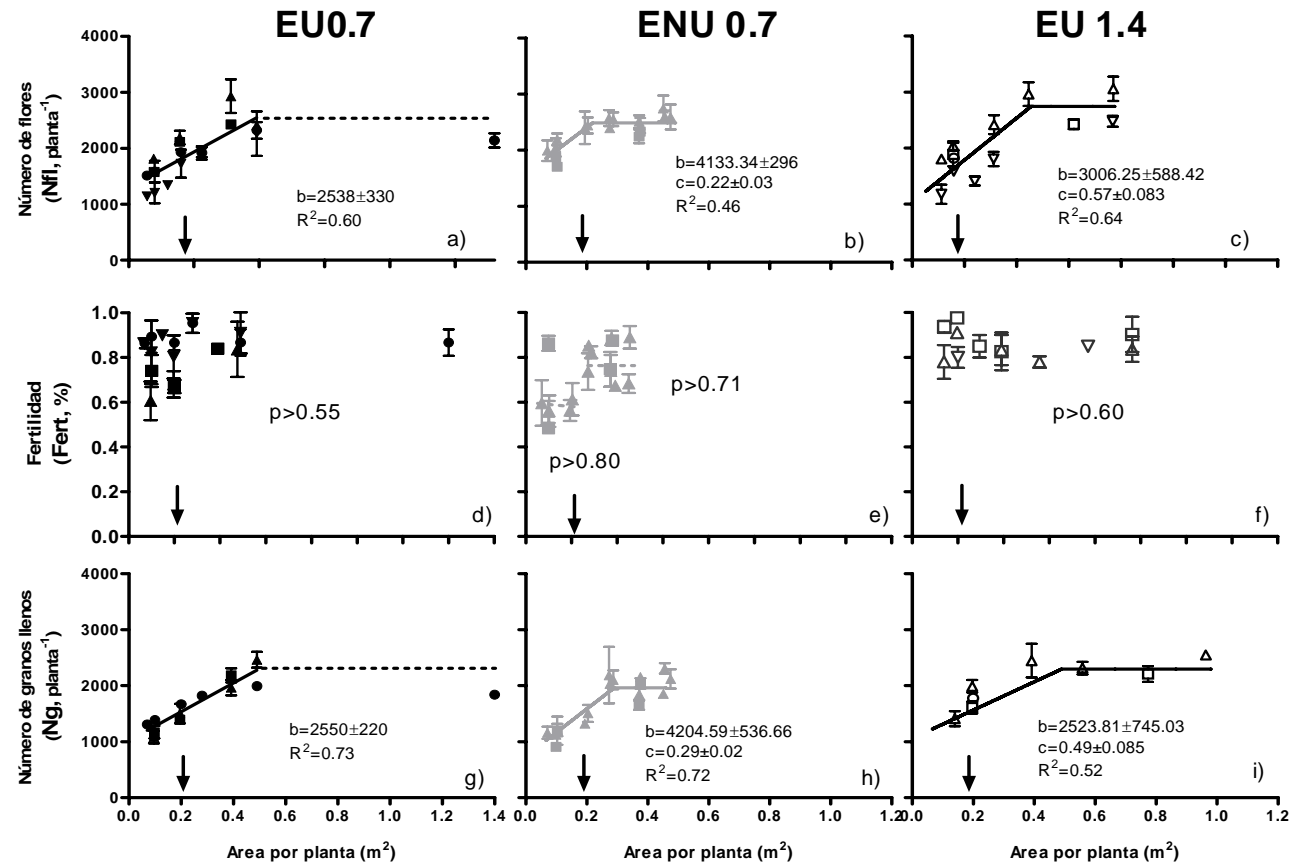


Figura 2.3 Relación entre el número de flores (a, b y c), fertilidad (d, e y f) y granos llenos (g, h y i) y el área de suelo por planta en EU_{0.7} (a, d y g, símbolos negros llenos), ENU_{0.7} (b, e y h, símbolos grises llenos) y EU_{1.40} (c, f, i; símbolos vacíos) para el Experimento 1(cuadrados), 2(triángulos) 3(triángulos invertidos) y 4 (círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, $n=3$. La flecha indica el área por planta correspondiente a $0.196 \text{ m}^2 \text{ pl}^{-1}$ (5.1 pl.m^{-2}). En las EU_{0.7} el valor del número de flores, en la fertilidad y el número de granos llenos correspondiente al AP de $1.4 \text{ m}^2 \text{ pl}^{-1}$ no se incluyó al ajustar las funciones de respuesta indicadas. La línea punteada en a) y g) sugiere la existencia de un “plateau” para la relación ambas variables a partir de un área por planta de 0.48 m^2 .

En forma similar a lo descrito para la respuesta del Nfl/AP el valor del AP al que se saturó la función del Ng/AP fue similar entre las EU_{1,4} y las EU_{0,7} y mayor al registrado en las ENU_{0,7}, y la pendiente de esta asociación fue significativamente mayor ($p < 0.06$) en las ENU_{0,7} comparado con las EU_{1,4} y las EU_{0,7}.

Contrariamente a lo que sucedió con el Nfl y el Ng el punto de corte del Pg/AP fue estadísticamente similar ($p > 0.06$) en las tres estructuras de canopeo. En contraposición el valor máximo del Pg de las EU_{0,7} y las EU_{1,4} fue similar y significativamente mayor al registrado en las ENU_{0,7} ($p < 0.06$) de que no se detectaron diferencias significativas entre los valores de la pendiente del Pg/AP entre las tres estructuras de canopeo (Figs. 2.4. a, b y c). La C_{aceite} fue el componente del rendimiento que mayor estabilidad presentó. A pesar de ello la caída de la C_{aceite} en respuesta al AP fue significativamente mayor ($p < 0.05$) en las ENU_{0,7} comparada con las EU_{0,7} y las EU_{1,4} (Figs. 2.4.d, e y f). Mientras que no se registraron diferencias para esta variable entre estas últimas dos estructuras de canopeo. La respuesta del Pg/AP y la caída de la C_{aceite}/AP afectó la respuesta del $\text{Cont}_{\text{aceite}}/AP$ en proporciones variables dependiendo de la estructura de canopeo considerada. El valor máximo del $\text{Cont}_{\text{aceite}}$ en las EU_{1,4} (Fig. 2.4.i) fue significativamente mayor ($p < 0.06$) al registrado en las EU_{0,7} y las ENU_{0,7} (Figs. 2.4. g y h). A su vez el valor máximo de $\text{Cont}_{\text{aceite}}$ en las EU_{0,7} fue significativamente mayor ($p < 0.06$) al registrado en las ENU_{0,7}. Las pendientes de la relación del $\text{Cont}_{\text{aceite}}/AP$ en las EU_{1,4} y las EU_{0,7} fueron similares entre sí y significativamente mayores que la correspondiente a las ENU_{0,7}.

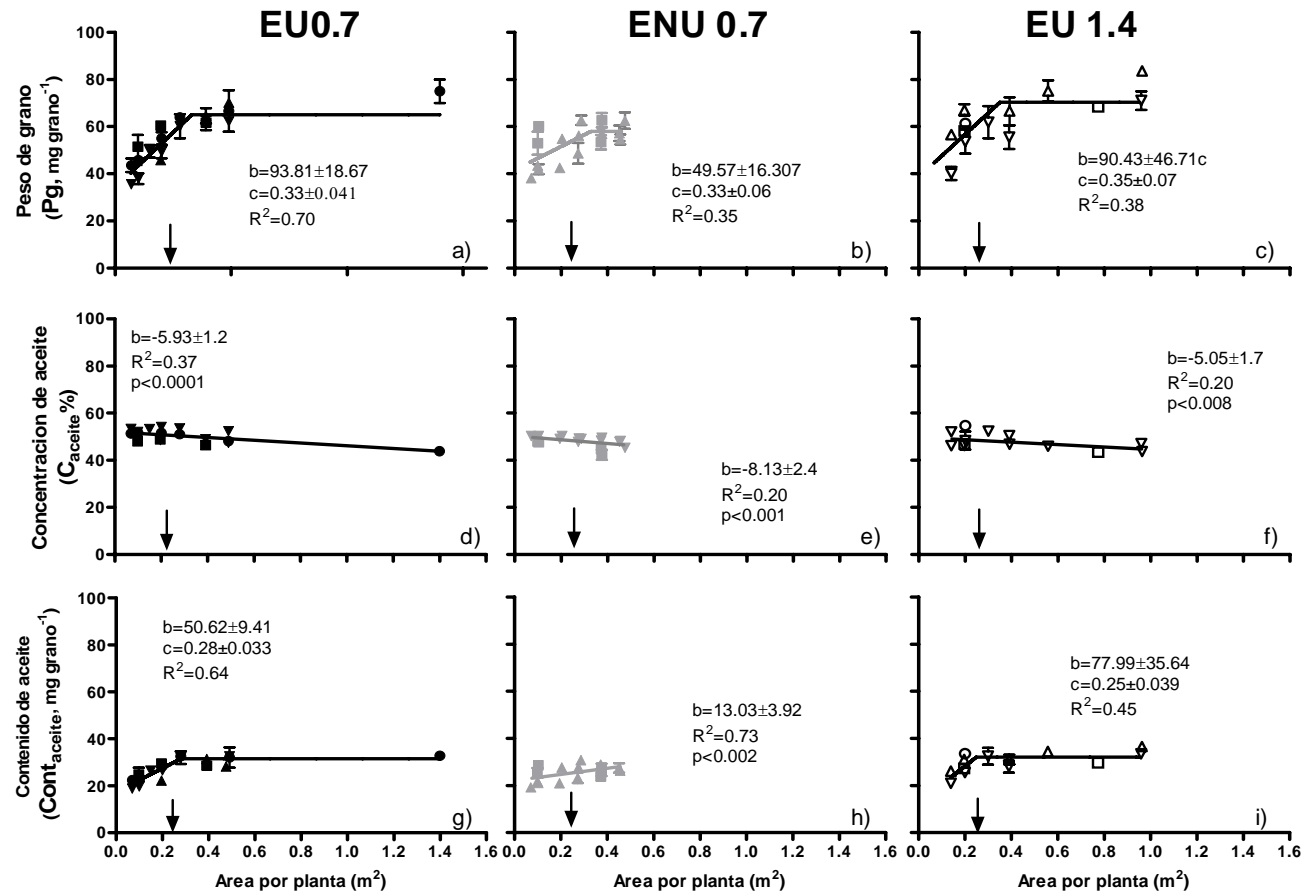


Figura 2.4 Relación del peso de grano (a, b y c), concentración de aceite (d, e y f) y contenido de aceite (g, h y i) y el área por planta en EU_{0.7} (Figuras a, d y g; símbolos llenos negros), ENU_{0.7} (Figuras b, e y h; símbolos llenos grises) y EU_{1.40} (Figuras c, f, i; símbolos vacíos) para el Experimento 1 (cuadrados), 2 (triángulos) 3 (triángulos invertidos) y 4 (círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, $n=3$. La flecha indica el área por planta correspondiente a $0.196 \text{ m}^2 \text{ pl}^{-1}$ (5.1 pl m^{-2}). En las EU_{0.7} el valor del peso, concentración de aceite y contenido de aceite en el grano correspondiente al AP de $1.4 \text{ m}^2 \text{ pl}^{-1}$ no se incluyó en los ajustes entre las variables involucradas.

Peso relativo de los componentes de rendimiento en la formación de Rac_{PL}

Para determinar la importancia relativa de los componentes del rendimiento en la conformación del Rac_{PL} se realizaron regresiones múltiples entre Rac_{PL} y sus componentes principales (i.e. Ng, Pg y C_{aceite}) para las tres estructuras en su conjunto y para cada estructura de canopeo por separado. El Ng explicó, casi con exclusividad (81%), la variación del Rac_{PL} en respuesta al AP para el conjunto de los datos de las tres estructuras (Tabla 2.4) y para cada una de ellas en forma individual (94, 87 y 80% de la variación total en las $EU_{0.70}$, $ENU_{0.7}$, $EU_{1.4}$ respectivamente (Tabla 2.4). Teniendo en cuenta la importancia del Ng en la determinación de la respuesta al AP del Rac_{PL} , se efectuó una regresión múltiple entre Ng y Nfl y Fert, para determinar la importancia de relativa de estas últimas dos variables en la respuesta al AP de Ng. Este análisis desagregado por estructura de canopeo reveló que la importancia relativa del Nfl y de la Fert sobre la conformación del Ng difirió entre las estructuras de canopeo. El Nfl explicó el 87% de la variación total del Ng, en las $EU_{1.4}$ (Tabla 2.5). En contraposición, en las $ENU_{0.7}$ el Nfl explicó solamente el 30% de la variación total del Ng al AP, mientras que la Fert explicó el 58% de la variación remanente en estas estructuras. En las $EU_{0.7}$ la situación fue intermedia a la observada en las otras dos estructuras; el Nfl explicó el 68% de la variación total del Ng al AP y la Fert explicó el 43% de la variación remanente (Tabla 2.5).

Tabla 2.4. Valores F, niveles de significancia en el ANOVA de los parámetros y el coeficiente (R^2) de la regresión múltiple entre el rendimiento en aceite por planta ($g\ m^{-2}$) y el número de granos llenos (pl^{-1}), el peso ($mg\ grano^{-1}$) y concentración de aceite (%) en el grano para el conjunto de las tres estructuras ($EU_{0.70}$, $EU_{1.40}$ y $ENU_{0.70}$) y en forma individual (uniformes con surcos a 0.7m, $EU_{0.70}$; uniformes con surcos a 0.7m, $ENU_{0.70}$ y uniformes con surcos a 1.4m, $EU_{1.40}$). Los valores entre paréntesis próximos al valor F indican la proporción de la varianza no-error que es explicado por cada parámetro de la regresión. Datos de los Exps. 2 y 3.

Valores F				
Estructuras de canopeo	Número de granos	Peso de grano	Conc de aceite	R^2
$EU_{0.70}$, $EU_{1.40}$ y ENU	1348*** (0.81)	110*** (0.08)	6.5*** (0.013)	0.91
$EU_{0.70}$	691.3*** (0.94)	44.03*** (0.04)	1.09*** (0.002)	0.93
ENU	597.2*** (0.87)	20.5*** (0.03)	16.6*** (0.024)	0.93
$EU_{1.40}$	227*** (0.80)	23.4*** (0.08)	0.11* (0.01)	0.89

$p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***)

Tabla 2.5. Valores F, niveles de significancia en el ANOVA de los parámetros y el coeficiente (R^2) de la regresión múltiple entre el número de granos llenos (pl^{-1}) y el número de flores (pl^{-1}) y la fertilidad para el conjunto de las tres estructuras (EU_{0.70}, EU_{1.40} y ENU_{0.70}) y en forma individual (uniformes con surcos a 0.7m, EU_{0.70}; uniformes con surcos a 0.7m, ENU_{0.70} y uniformes con surcos a 1.4m, EU_{1.40}). Los valores entre paréntesis próximos al valor F indican la proporción de la varianza no-error que es explicado por los factores fijos o por su interacción. Datos de los Exps. 2 y 3.

Valores F			
Estructuras de canopeo	Número de flores	Fert.	R^2
EU _{0.70} , EU _{1.40} y ENU	459.5*** (0.41)	572.9*** (0.47)	0.87
EU _{0.70}	301.8*** (0.68)	188.98*** (0.43)	0.89
ENU	132.62*** (0.30)	258.13*** (0.58)	0.88
EU _{1.40}	249.29*** (64)	67.77*** (0.24)	0.88

p<0.05 (*), p<0.01(**), p<0.001(***)

Producción de biomasa a cosecha e índice de cosecha: su asociación con el rendimiento

El patrón de la respuesta de la $Bc_{vp_{pl}}$ al AP fue importante (sobre todo a valores bajos de AP) y similar en las tres estructuras de canopeo (Fig. 2.5 a, b, c), aunque hubo diferencias en los valores máximos promedio alcanzados y el AP en la cuál la respuesta de $Bc_{vp_{pl}}$ /AP se saturaba. Las EU_{1.4} (Fig. 2.5.c) presentaron una respuesta mayor del $Bc_{vp_{pl}}$ al AP debido a que el valor máximo promedio de la $Bc_{vp_{pl}}$ en estas estructuras ($858 \pm 334 \text{ g.pl}^{-1}$, Fig. 2.5.c) fue mayor al alcanzado en las EU_{0.7} ($684 \pm 93.4 \text{ g.pl}^{-1}$, Fig. 2.5.a) y las ENU_{0.7} ($498 \pm 189.9 \text{ g.pl}^{-1}$, Fig. 2.5.b). Mientras que el punto de corte en las EU_{1.4} y a EU_{0.7} fue similar y mayor al registrado para las ENU_{0.7}.

La respuesta de $IC_{cv_{pl}}$ fue mucho menos marcada en términos relativos y, nuevamente, bastante similar entre estructuras de canopeo (Fig. 2.5 d,f y g), mostrando una suave declinación con AP o un valor estable. En concordancia con lo anterior, el $R_{cv_{pl}}$ estuvo fuertemente asociado con la $Bc_{vp_{pl}}$ y muy poco afectado por el $IC_{cv_{pl}}$ (Figura 2.6 d, e y f) en las tres estructuras de canopeo.

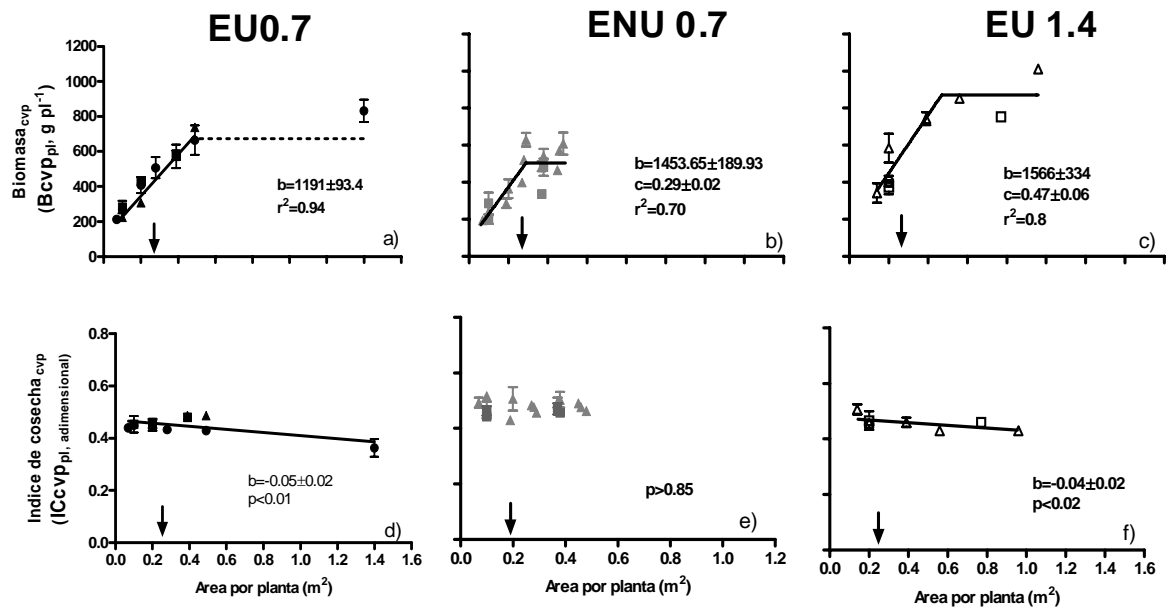


Figura 2.5 Relación entre la biomasa a madurez fisiológica corregida por el costo de producción (figuras a, b y c) y el índice de cosecha corregida por el costo de su producción (figuras d, e y f) y el área por planta en EU_{0.7} (Figuras a y d; símbolos llenos), ENU_{0.7} (Figuras b y e; símbolos llenos grises) y EU_{1.40} (Figuras c y f; símbolos vacíos) para el Experimento 1 (cuadrados), 2 (triángulos) y 4 (círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, $n=3$. La flecha indica el área por planta correspondiente a $0.196 \text{ m}^2 \text{ pl}^{-1}$ ($5.1 \text{ pl} \cdot \text{m}^{-2}$). La línea punteada en el gráfico a) sugiere la existencia de un “plateau” para la relación ambas variables a partir de un área por planta de 0.49 m^2 .

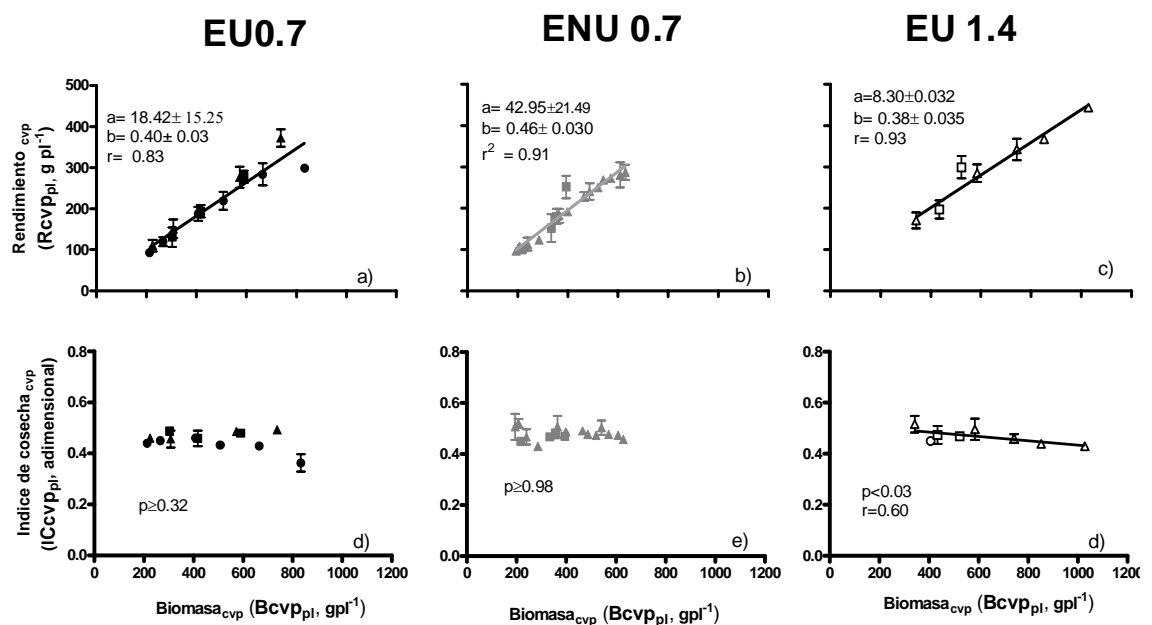


Figura 2.6 Relación entre el rendimiento (Figuras a, c y e) y el índice de cosecha (Figuras d, e y f) con la biomasa a cosecha corregida por el costo de su producción de EU_{0.7} (Figuras a y b; símbolos llenos negros) y ENU_{0.7} (Figuras b y e símbolos llenos grises) y EU_{1.40} (Figuras c y f; símbolos vacíos) para el Experimento 1 (cuadrados), 2 (triángulos) y 4 (círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, $n=3$.

Respuestas a nivel de cultivo

Índice de área foliar a antesis

La ausencia de diferencias significativas en los parámetros de la asociación del IAF_{AM} , a la densidad entre las tres estructuras de canopeo permitió describir esta respuesta con una única función (Ver tablas A1.2 y A1.3 del Anexo 1). El índice de área foliar a antesis aumentó en todo el rango de densidades explorado para el conjunto de los valores de las tres estructuras y en las $EU_{0.7}$ en los cuatro experimentos (Fig. 2.7a y b). A pesar de que el IAF a antesis media en las $EU_{1.4}$ no se distinguió de la tendencia general puesta de manifiesto por los otros dos tratamientos, la proporción del suelo cubierta por hojas en este tratamiento fue substancialmente diferente a las $EU_{0.7}$. Por ejemplo, a los 35 días de la emergencia del cultivo la proporción del área de suelo por planta cubierta por hojas fue del 80 y 35% para las $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.4}$, respectivamente, a una densidad de 5.1 pl.m^{-2} . A antesis la proporción de área cubierta con hojas alcanzó valores inferiores al 80% en la $EU_{1.4}$ mientras que en las $EU_{0.7}$ fue del 90%. El canopeo de las $EU_{1.4}$ presentó un desarrollo similar a un seto (i.e. cultivos que crecen en surcos o hileras y su follaje está confinado a una superficie menor a la disponible), a diferencia de aquel de las $EU_{0.7}$ que presentaron un canopeo de cobertura horizontal continua (Foto 2.1a y b).

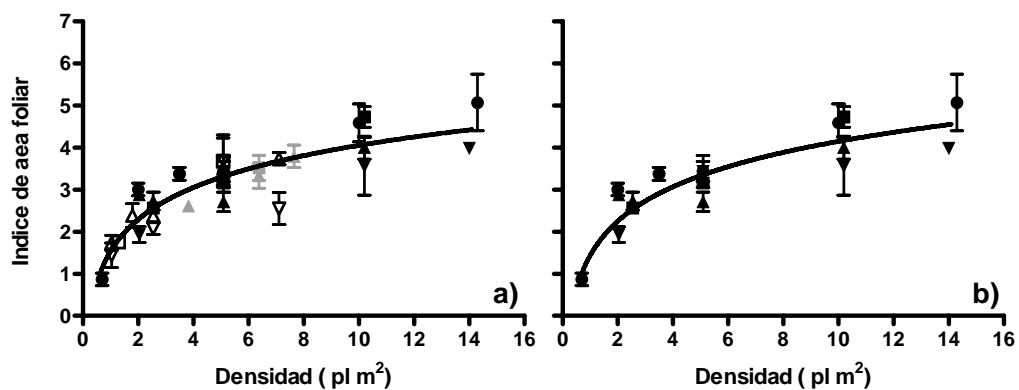


Figura 2.7 Índice de área foliar a antesis en función de la densidad de plantas para el conjunto de las tres estructuras (a) y para las estructuras uniformes (b) de los Experimentos 1 (cuadrados), 2 (triángulos), 3 (triángulos invertidos) y 4 (círculos) en las $EU_{0.7}$ (símbolos llenos negros), $EU_{1.40}$ (símbolos negros vacíos) y $ENU_{0.7}$ (símbolos llenos grises). Las barras en los símbolos son \pm un error Standard de la media, $n=3$. Línea de regresión: Índice de área foliar a antesis de las $EU_{0.7}$, $EU_{1.40}$ y $ENU_{0.7}=1.53+1.09\ln(x)$, $R^2=0.66$ y en las $EU_{0.7}=1.43+1.18\ln(X)$, $R^2=0.66$.



Foto 2.1. Canopeos de girasol en estructuras homogéneas con surcos a 0.70m (a) y a 1.40m (b) de distancia entre surcos a los 35 días después de la emergencia del cultivo. La foto fue tomada a las 15 horas. La primer antesis en estos cultivos se produjo a a los 46 días de la emergencia del cultivo.

Rendimiento en aceite del cultivo: Biomasa aérea e Índice de cosecha corregidos por el costo de su producción

Tomados los tres tratamientos en conjunto, el rendimiento en aceite por unidad de superficie (Rac , $g\ m^{-2}$) y biomasa a cosecha corregida por el costo de su producción por unidad de superficie ($Bcvp$, $g\ m^{-2}$) aumentó en todo el rango de densidades explorado ($1.5-14\ pl\ m^{-2}$, Figs. 2.8.a y 2.9 a respectivamente); mientras que el $ICcvp$ se mantuvo en valores similares en todo el rango de densidades explorado (Figura 2.9 b). La respuesta del Rac , la $Bcvp$ y el $ICcvp$ en el rango de densidades común a las tres estructuras ($0.7-14.3$, $1-7.1$, $3.45-6.8\ pl\ m^{-2}$ en las $EU_{0.7}$, las $EU_{1.4}$ y las ENU , respectivamente) evidenció un comportamiento similar, permitiendo describir la respuesta del Rac , la $Bcvp$ y el $ICcvp$ a la densidad con una única función (Ver Tablas A1.1 y A1.2 del Anexo 1). Considerando únicamente los valores de las $EU_{0.7}$ para densidades mayores que $2\ pl\ m^{-2}$, el Rac aumentó en forma lineal y significativa en todo el rango de densidades explorado (Fig 2.8, ver Tabla A1.3 y A1.4 del Anexo 1). En contraposición, la $Bcvp$ en estas estructuras evidenció un plateau a partir de las $10\ pl.m^{-2}$ debido a que no se registraron diferencias significativas para esta variable entre 10 y $14\ pl.m^{-2}$ (ver Tabla A.4 del Anexo A1).

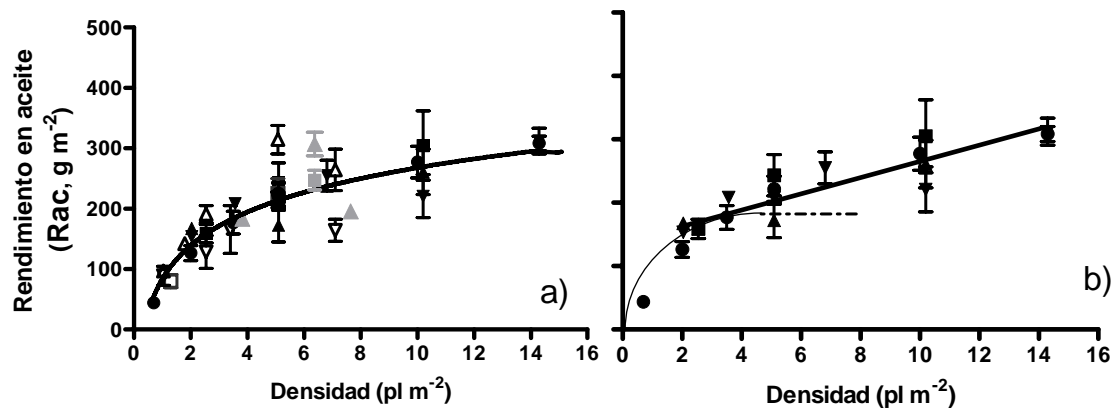


Figura 2.8(a) Rendimiento en aceite en función de la densidad en las EU_{0.7} (símbolos llenos negros), EU_{1.40} (símbolos negros vacíos) y ENU_{0.7} (símbolos llenos grises) para los Exps 1 (cuadrados), 2 (triángulos), 3 (triángulos invertidos) y 4 (círculos). Línea de regresión: Rendimiento en aceite (g m⁻²) de las tres estructuras = $83.44 + 80.071 \ln(X, \text{plantas m}^{-2})$; $R^2 = 0.64$, $p < 0.001$ y (b) Rendimiento en aceite en función de la densidad en las EU_{0.7} (símbolos llenos negros, desde 2-14.3 pl.m⁻²), para los Exps. 1 (cuadrados), 2 (triángulos), 3 (triángulos invertidos) y 4 (círculos llenos). Línea de regresión: Rendimiento en aceite (g m⁻²) = $136.92 + 12.80 X$; $R^2 = 0.59$, $p < 0.001$. Las barras son \pm un error standard de la media, $n=3$. La línea punteada indica la respuesta esperada en cultivos comerciales con EU_{0.7}. La línea punteada en la figura a) representa la respuesta del rendimiento en aceite a la densidad generalmente observada en cultivos comerciales de girasol.

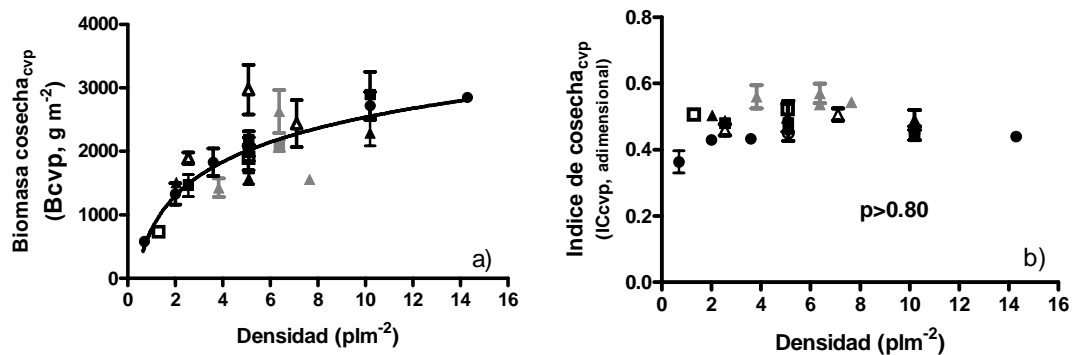


Figura 2.9 Relación entre la biomasa a cosecha (g m⁻²; figura a) y el índice de cosecha (adimensional; figura b) corregidos por el costo de síntesis de aceite, en función de la densidad (pl.m⁻²) en EU_{0.7} (símbolos llenos negros), EU_{1.40} (símbolos negros vacíos) y ENU_{0.7} (símbolos llenos grises) para el Experimento 1(cuadrados), 2(triángulos) y 4(círculos). Las barras son \pm un error estándar de la media, $n=3$. Línea de regresión: Biomasa a cosecha de las EU_{0.7}, EU_{1.40} y ENU_{0.7} = $768.94 + 767.81 \ln(x)$, $R^2 = 0.62$.

2.4. DISCUSIÓN

Los resultados considerados en este capítulo demostraron que el rendimiento en aceite, en cultivos EU_{0.7} protegidos contra vuelco/quebrado y enfermedades, aumenta en un amplio rango de densidades (0.7 a 14 pl m⁻²). Los valores más altos de densidad explorados superan largamente las 5 pl m⁻² (densidad comercial actual), poniendo en evidencia - por primera vez- que existe un potencial fisiológico de rendimiento aún no explotado en este cultivo (Fig. 2.8b). El aumento sostenido de la biomasa a cosecha por unidad de superficie (Fig. 2.9a) y el casi invariante índice de cosecha (Fig. 2.9b) con la densidad, constituyeron el fundamento de la respuesta del rendimiento a la densidad en los cultivos de esta estructura. El segundo, y no menos sorprendente, resultado de estos experimentos fue que la respuesta del Rac a la densidad (en el rango de 2-7 pl.m⁻²) en los cultivos de las EU_{1.4} fue similar al obtenido en las EU_{0.7} (Fig. 2.8, símbolos vacíos vs símbolos llenos negros). A pesar de que la cobertura del entresurco en la porción central del ciclo fue inferior a la considerada como óptima (Ver Foto 2.1b) para maximizar el rendimiento en las EU_{1.4}, la biomasa a cosecha y el índice de cosecha, ambos corregidos por el costo de síntesis de aceite, fueron similares en las EU_{1.4} y las EU_{0.7} (Fig. 2.9 a y b símbolos llenos vs vacíos) en el rango de densidades común explorado por ambas estructuras.

El estudio de las respuestas de las plantas al AP permitió mejorar el entendimiento de los procesos involucrados en la respuesta del rendimiento a la densidad e identificar aquellas respuestas y/o procesos que son potencialmente relevantes para incrementar el rendimiento potencial del cultivo girasol a densidades de siembra superiores a las utilizadas actualmente. El contraste entre las relaciones del Rcv_{pl}/Bcv_{pl} y del Icv_{pl}/Bcv_{pl} de las EU_{0.7} (Figs. 2.6 a y d respectivamente) y las realizadas por Vega et al. (2000, y en las referencias en ellas incluidas) mostró que la respuesta del Rac, del cultivar evaluado en estos experimentos, aumento en todo el rango de densidades explorado debido a que: i) mantuvo su plasticidad reproductiva (i.e., una relación lineal de la Rcv_{pl}/Bcv_{pl} , combinado con una falta de asociación entre Icv_{pl}/Bcv_{pl}) en todo el rango de áreas por planta, en particular a valores altos y bajos de esta variable, sobre un rango de áreas por planta y por lo tanto de densidades (i.e., 1.4-11.6 pl m⁻²) mayor al documentado por Vega et al. (2000). En contraposición a lo hallado por Vega et al. (2000), la proporción de granos cuajados se mantuvo constante en todo el rango de áreas por planta, incluso a muy bajos valores de área por planta, es decir a alta densidad (Fig. 2.3.d). El análisis de los componentes del rendimiento en respuesta al AP y la asociación de estos con el Rac_{pl} en las EU_{0.7} sirvieron para demostrar que la fuerte asociación entre el Ng y el Rac_{pl} (Tabla 2.4) y, con menor intensidad, del Nfl con el Ng (Tabla 2.5) fue el resultado de una jerarquía de plasticidades y de combinaciones de atributos poco estables con otros más estables que permitieron el aumento sostenido del Rac en un rango de densidades más amplio a las utilizadas comercialmente en la actualidad. El Nfl, la Fert, el Pg y la Cac variaron 0.7, 0.3, 0.30 y 0.14 veces, respectivamente, sobre un rango de variación del AP de 8 veces (Figs. 2.3 a, b, c, g, h, i y 2.4 a, b, c, d e y f). Villalobos et al. (1994) identificaron, en dos de los cuatro cultivares evaluados por estos autores, una alta plasticidad para el número de flores por planta en respuesta a la densidad (0.5-10 pl.m⁻²). Sin embargo, el rendimiento en grano por unidad de superficie no aumentó a partir de las 5 pl.m⁻² debido a que una plasticidad moderada de la fertilidad (disminuyó a altas y bajas densidades) y una alta plasticidad del peso de grano (\cong un 65% de variación entre 0.5-10 pl.m⁻²)

canceló el aumento del rendimiento a densidades mayores a las 5 pl.m⁻². En los otros dos cultivares evaluados por Villalobos et al. (1994), el número de flores y la fertilidad no se modificaron en respuesta a la densidad. Sin embargo, el número potencial de flores por capítulo de estos cultivares fue significativamente más bajo que en los otros dos cultivares descritos precedentemente. La identificación de los mecanismos que regulan la respuesta del número de flores por planta a la densidad poblacional y el mantenimiento del cuaje y del peso de grano a densidades superiores a las utilizadas comercialmente en la actualidad podría permitir, en el futuro, establecer las bases fisiológicas de esta respuesta, algo que posteriormente podría servir de sustento a la selección de cultivares más adaptados a cultivos en alta densidad.

El estudio y el contraste de las respuestas de los determinantes fisiológicos y numéricos al AP y de las asociaciones del $R_{cv_{pl}}/B_{cv_{pl}}$ y de la $I_{cv_{pl}}/B_{cv_{pl}}$ de las $EU_{0.7}$, las $ENU_{0.7}$ y las $EU_{1.4}$, que representan algunas de las variantes de canopeo que se pueden originar en lotes de producción de girasol no uniformes, permitió identificar los procesos que estarían potencialmente involucrados en la respuesta del rendimiento a la densidad en lotes no uniformes. La asociación lineal y significativa entre el $R_{cv_{pl}}/B_{cv_{pl}}$ y el mantenimiento del $I_{cv_{pl}}/B_{cv_{pl}}$ en un amplio rango de AP en las $EU_{0.7}$ (0.04-1.4m⁻² por planta, Figs. 2.5a y d), en las $ENU_{0.7}$ (0.07-0.47m⁻² por planta, Figs. 2.5b y e) y en las $EU_{1.4}$ (0.14-0.96m⁻² por planta, Figs. 2.5 b y e) puso en evidencia la capacidad de responder al AP con una mayor $B_{cv_{pl}}$, y de mantener la partición de biomasa hacia las estructuras reproductivas en las tres estructuras de canopeo de este cultivar. Sin embargo, la plasticidad a altos valores de AP en las $EU_{1.4}$ fue limitada debido a que la $I_{cv_{pl}}$ (Figs. 2.5 c y f) disminuyó levemente y probablemente reflejó la incapacidad de este cultivar de generar flores (Figs. 2.3 a, b y c) a más altos valores de AP. La falta de respuesta de la $B_{cv_{pl}}$ y del $R_{ac_{pl}}$ en las $ENU_{0.7}$ a valores de AP inferiores ($> 0.52 \text{ m}^2\text{pl}^{-1}$, Figs. 2.5 b y 2.2. h) a los registrados para las $EU_{0.7}$ (Figs. 2.5 a y 2.2. g) y las $EU_{1.4}$ (Figs. 2.5 y 2.2. i) y el mantenimiento de la $I_{cv_{pl}}/B_{cv_{pl}}$ (Fig. 2.5. e) puso en evidencia que la estructura del canopeo afectó la plasticidad vegetativa y reproductiva. El análisis desagregado de los parámetros (i.e. pendiente, punto de corte, y valor máximo) de las funciones de ajuste de los indicadores de la plasticidad vegetativa (i.e. AF_{AM} y la $B_{AM_{pl}}/A_{pl}$) y reproductiva (i.e. el $R_{ac_{pl}}/A_{pl}$) en respuesta al AP, mostró que la distribución de plantas: i) afectó la plasticidad de las estructuras de canopeo en proporciones variables, de forma tal que se pudo establecer un gradiente de variación para la plasticidad vegetativa y reproductiva entre estructuras de canopeo [$EU_{1.4} > EU_{0.7} > ENU_{0.7}$, (Figs. 2.2. a, d y g vs. b, e y h vs c, f, e i)] y ii) que puede afectar los procesos asociados con la acumulación de biomasa durante el periodo vegetativo (Figs. 2.2. d, e y f) y reproductivo (Figs. 2.5. a, b y c) a altos valores de AP. No obstante, conviene resaltar que las diferencias en la respuesta del AF a altos valores de AP entre estructuras de canopeo (Figs. 2.2 a.b y c) sugieren que la radiación interceptada durante el ciclo podrían contribuir a explicar estos resultados. Sin embargo, no se deberían descartar cambios en la eficiencia en el uso de la radiación. La fuerte asociación entre la fertilidad y el número de granos llenos (Tabla 2.4 y 2.5) y una baja plasticidad del peso de los granos en respuesta al AP (Figs. 2.4 b vs 2.4.a) en las $ENU_{0.7}$ comparado con las $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.4}$ evidenció que los efectos de la estructura del canopeo se hicieron particularmente evidentes durante el periodo de cuaje y llenado de grano.

En síntesis, en este capítulo se demostró, por primera vez, que el potencial de rendimiento del girasol se expresa a una densidad poblacional del cultivo mucho más

alta que a las densidades utilizadas comercialmente en la actualidad (i.e. 5.1 pl.m^{-2}) y que, la respuesta del Rac a la densidad (en el rango de $2-7 \text{ pl.m}^{-2}$) en los cultivos de las $EU_{1.4}$ es similar al obtenido en las $EU_{0.7}$, a pesar de que la cobertura del entresurco en la porción central del surco en estas estructuras fue inferior a la generalmente considerada como óptima (i.e. 95%, Gardner et al., 1985). El estudio de las respuestas del área foliar, la biomasa a antesis y el rendimiento en aceite por planta al AP demostró que la estructura del canopeo, al menos en el conjunto de estructuras evaluadas en este cultivo, afectó en forma diferencial los procesos asociados con la dinámica de acumulación de biomasa del cultivo mientras que la partición hacia las estructuras reproductivas no se modificó.

La respuesta del rendimiento en aceite, en girasol, en las $EU_{0.7}$ vs $EU_{1.40}$ descrito en este capítulo contradice fuertemente el principio ecofisiológico que sostiene que para maximizar el rendimiento es necesario disminuir la distancia entre surcos para lograr una alta cobertura del canopeo durante el periodo crítico para la definición del número de granos (Vega y Andrade, 2000; Kruk y Satorre, 2003). En canopeos de desarrollo discontinuo ó en setos (por ej. en árboles frutales), es deseable optimizar la interceptación de radiación solar en conjunción con una apropiada distribución de la radiación en el canopeo (Jackson, 1980; Rom, 1991; Lauri et al., 2009) para maximizar la EUR para fotosíntesis, diferenciación y crecimiento de flores y calidad de frutos. En este contexto, es probable que la similar respuesta de la biomasa y el rendimiento por unidad de superficie a la densidad en las $EU_{1.4}$ comparada con las $EU_{0.7}$ pueda tener su origen, al menos en parte, en una mayor efectividad a la esperada para interceptar luz por las caras laterales de los setos y/ó que un aumento en la EUR compense la menor cantidad de radiación interceptada en estas estructuras comparado con los canopeos de desarrollo horizontal.

Para resolver los interrogantes planteados en el parrafo anterior en el siguiente capítulo se presentan los datos obtenidos en experimentos y análisis dirigidos a evaluar las marchas, durante el ciclo, de los determinantes fisiológicos (i.e. radiación interceptada y eficiencia en el uso de la radiación) del rendimiento en dos estructuras de canopeo a una densidad de 5.1 pl m^{-2} con diferente distancia entre surcos (0.70 y 1.40m).

CAPÍTULO 3

Determinantes fisiológicos del rendimiento en dos arreglos de canopeo contrastantes: radiación interceptada y eficiencia en el uso de la radiación.

3.1. INTRODUCCIÓN

En el pasado, el distanciamiento entre surcos en los cultivos de granos respondió más a cuestiones tecnológicas que biológicas (i.e. manejo de la interacción competitiva entre individuos del cultivo). Los cultivos se sembraban en hileras lo suficientemente distanciadas para que permitieran la realización de las prácticas culturales (i.e. control de adversidades bióticas, fertilización etc.). El desarrollo de herbicidas selectivos, nuevos sistemas de dosificación de semillas y fertilizantes han permitido disminuir la distancia entre surcos en proporciones variables en función del cultivo considerado (Kruk y Satorre, 2003). El principio ecofisiológico que sustenta la estrategia de disminuir la distancia entre surcos sostiene que para maximizar el rendimiento de los cultivos es necesario una alta cobertura de canopeo durante el periodo crítico para la definición del número de granos (Vega y Andrade, 2000; Kruk y Satorre, 2003). A igual densidad poblacional del cultivo, disminuir la distancia entre surcos debiera adelantar, durante el ciclo, el momento de cierre del canopeo. El hallazgo que, en girasol, al menos una variante de canopeo incompleto (el generado con distancias entre surcos de 1.40 m, ver Capítulo 2) no afecta el rendimiento en aceite y la biomasa contradice fuertemente este principio ecofisiológico, anomalía aparente que requiere ser investigada.

La producción de biomasa de un cultivo creciendo bajo condiciones no limitantes de agua y nutrientes puede ser cuantificada en función de la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA_{inc} , $Mj\ m^{-2}$) sobre el canopeo, la eficiencia con la que se intercepta la radiación incidente (ei : $1 - [Mj\ m^{-2}día^{-1}\ de\ radiación\ transmitida / Mj\ m^{-2}\ día^{-1}\ radiación\ incidente]$) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR , $g\ de\ biomasa * MJ\ de\ radiación\ interceptada^{-1}$) (Warren Wilson, 1967; Gallagher y Biscoe, 1978). En canopeos de desarrollo completo la ei es una función del área foliar por unidad de superficie de suelo (IAF , $m^2\ de\ hoja * m^2\ de\ área\ de\ suelo^{-1}$) y del coeficiente de extinción de la luz (k , una medida de la capacidad del cultivo de interceptar radiación por unidad de índice de área foliar) y depende de las propiedades geométricas y ópticas del canopeo (Cárcova et al., 2003). Las hojas de girasol son planófilas con un alto coeficiente de extinción de la luz. Debido a ello, en canopeos de desarrollo continuo, a los 30-40 días de la emergencia del cultivo, y con bajos valores de IAF (1-1.5) la ei ya es alta ($\approx 0.8-0.9$) (Trapani et al., 1992, de la Vega et al., 2002). En contraposición, en un canopeo de desarrollo incompleto o en setos (i.e. cultivos que crecen en surcos o hileras y su follaje está confinado a una superficie menor a la disponible) la radiación interceptada varía fuertemente durante el día en función de la posición del sol, del IAF y la geometría (ancho, altura y forma) del seto (Connor, 2006). En un canopeo de desarrollo incompleto una parte importante de la radiación incidente llega al entresurco. No obstante, este tipo de estructura tiene una mayor efectividad en interceptar luz de lo que se podría esperar en función de la radiación que llega al entresurco debido a que las paredes laterales de los setos están iluminadas por el sol durante las primeras y las últimas horas del día. Es probable entonces que la producción similar de biomasa y rendimiento en las estructuras de canopeo completo y en los setos (Figura 2.8 y Foto 2.1. Cap. 2) pueda tener su origen, al menos en parte, en una mayor efectividad a la esperada para interceptar luz de los setos.

En los canopeos de desarrollo continuo, la acumulación de biomasa y la interceptación de radiación responden de manera similar ante variaciones en la densidad de plantas, confirmando la estrecha relación entre estas variables (Vega y Andrade,

2000). En los cultivos de grano la variación en la EUR entre densidades poblacionales es menos notoria (i.e. maíz, soja) comparado con el efecto de la densidad sobre la interceptación de radiación (Valentinuz et al., 1996). Así por ejemplo, en el maíz la producción de biomasa aérea ($1183-2400 \text{ g m}^{-2}$) aumentó en respuesta a la densidad ($2.2-10 \text{ pl m}^{-2}$) debido a una mayor cantidad de radiación interceptada (42%) y en menor medida a un aumento de la EUR (15%) (Valentinuz et al., 1996). En el girasol la EUR durante el periodo vegetativo aumentó casi tres veces (i.e. 1.12 y 3.09 g Mj^{-1}) en respuesta al aumento de la densidad (0.5 a 5 pl.m^{-2} , Hall et al., 1996). Esta variación se explicó, casi con exclusividad, por los efectos del IAF en la distribución de la radiación (i.e un incremento en la proporción de radiación difusa y/o a una menor proporción de las hojas del canopeo que reciben radiación suficiente como para saturar el proceso fotosintético) dentro del canopeo. Otros factores ambientales (i.e. temperatura y radiación) ó fisiológicos (i.e. concentración de nitrógeno foliar específico en las hojas y la partición de biomasa a raíces) tuvieron poca relevancia en la variación de la EUR en respuesta a la densidad (Hall et al., 1996). En contraste, en un canopeo discontinuo ó en setos las paredes laterales del seto que están iluminadas por el sol reciben intensidades que pueden no llegar a saturar el sistema fotosintético, pudiendo mejorar así su EUR. En canopeos de desarrollo discontinuo (por ej. en árboles frutales), es deseable optimizar la interceptación de radiación solar en conjunción con una apropiada distribución de la radiación en el canopeo (Jackson, 1980; Rom, 1991; Lauri et al., 2009). Esto permite maximizar la EUR para fotosíntesis, diferenciación y crecimiento de flores y calidad de frutos. En este contexto, el rendimiento y la calidad dependen no sólo de la cantidad de radiación interceptada sino también del ambiente lumínico en el cual los frutos se desarrollan (Cherbiy-Hoffman et al., 2012). Connor y Gómez del Campo (2013), mediante el uso de un modelo de simulación, estimaron el rendimiento por unidad de superficie en setos de olivo (*Olea europea*) de 2 m de alto y ancho a diferentes distancias entre surcos (1 a 8m). El rendimiento aumentó en forma significativa en respuesta al incremento de la distancia entre surcos de 1- 4m. A una distancia mayor el rendimiento en frutos disminuyó. Es probable que en girasol, en los arreglos que generan canopeos incompletos, un aumento en la EUR compense la menor cantidad de radiación interceptada en estas estructuras comparado con los canopeos de desarrollo horizontal.

Como ya se mencionó, el aumento en la EUR en canopeos en setos no sólo podría estar asociado a una mejor distribución de la luz en el canopeo sino también a un enriquecimiento en la cantidad de radiación difusa relativa a la radiación incidente en el entresurco, dado que una parte de la radiación incidente sobre las caras laterales del seto y el suelo es radiación reflejada y/o transmitida (Healey et al., 1998). En este sentido hay una serie de experimentos que ofrecen evidencia directa del incremento de la EUR debido a un aumento en la proporción de radiación difusa relativa a la radiación solar directa (Horie y Sakuratani, 1985; Stirling et al., 1990). En cultivos de girasol un aumento del 14% en la proporción de radiación difusa relativa a las condiciones de un día claro, sin nubosidad, logrado mediante el uso de cubiertas plásticas que redujeron la cantidad de radiación solar

incidente entre un 80 y 86% produjo un incremento de la EUR del 11-14% (Bange et al., 1997).

El objetivo de los resultados y análisis incorporados en el presente capítulo es cuantificar el efecto del arreglo de las plantas en el cultivo (i.e. canopeos de desarrollo completo vs incompleto) sobre los determinantes fisiológicos (i.e. cantidad de radiación interceptada y la eficiencia en el uso de la radiación) de la producción de biomasa y su asociación con el rendimiento. Para cumplir con este objetivo se realizaron dos tipos de aproximaciones para estimar la radiación interceptada por los cultivos:

i) mediciones periódicas durante el ciclo para determinar los efectos de la estructura de canopeo sobre la dinámica de la proporción de radiación interceptada medida en el plano horizontal y, en el caso de los setos, sobre las caras laterales de los mismos.

ii) estimaciones, realizadas utilizando el modelo de setos de Connor (2006), de la radiación interceptada por los dos tipos de canopeo. Estas estimaciones fueron contrastadas con los valores medidos utilizando la primera aproximación. La segunda aproximación, en el caso de ser demostradamente efectiva, tendría el valor adicional de que permitiría efectuar estimaciones diarias de radiación interceptada, evitando los hiatos en el registro derivados de condiciones inapropiadas para las mediciones (días lluviosos, días con nubosidad variable) y evitando la onerosa labor de medición.

En base a lo expuesto en el párrafo anterior se hipotetizó que un aumento en la eficiencia en el uso de radiación compensa la caída en la proporción de radiación interceptada en canopeos incompletos de forma tal que la producción de biomasa y el rendimiento en aceite en estas estructuras es similar al logrado en los canopeos de desarrollo completo a igual valor de densidad.

3. 2. MATERIALES Y MÉTODOS

Experimentos

Sitio y condiciones de crecimiento

Se realizaron tres experimentos en la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires durante el 2005-2006 (Exp. 1), 2008-09 (Exp.2) y 2010-2011(Exp. 3). En todos los experimentos se utilizó el híbrido Paraíso 20. El suelo fue arcillo limoso (Argiudol vértico; Taxonomía de suelos USA). Las parcelas recibieron un total de 60 kg N ha⁻¹ como nitrato de calcio aplicado en dos dosis iguales (a la siembra y 20 días posteriores a la emergencia). El contenido de agua en el suelo se mantuvo cerca de capacidad de campo mediante riego por goteo durante la realización de los experimentos. Se controlaron las enfermedades e insectos mediante el uso de fungicidas (i.e. Rovral y Cercobin cuyos principios activos son Iprodione y tiofanato metil respectivamente) e insecticidas (i.e. Karate, cuyo principio activo es lambdacialotrina). Se llevó un registro de la marcha de la radiación incidente (intervalos de medición = 15') durante todo el ciclo del cultivo con una estación meteorológica automática (Campbell Scientific 21-X, Logan, UT) situada a 50 m del experimento.

Diseño experimental y tratamientos

Se utilizó un diseño en bloques completos aleatorizados en los tres experimentos, con tres repeticiones por tratamiento. Se evaluaron dos estructuras uniformes con surcos distanciados a 0.70m (EU_{0,7}) y a 1.40m (EU_{1,4}). La densidad de siembra fue de 5.1 pl.m² en ambos casos. Los cultivos fueron sembrados a mano y la densidad objetivo se logró mediante la remoción de las plantas excedentes cuando estas tenían dos hojas verdaderas. El tamaño de la parcela fue de 21 (6 surcos de 6 m de largo) y de 56 m² (4 surcos de 10 m de largo) para las estructuras con surcos distanciados a 0.70 y 1.40m, respectivamente. Los surcos se orientaron en dirección N-S. Los experimentos se sembraron el 15/11 (Exp.1), 5/12 (Exp.2) y el 2/12 (Exp.3).

Mediciones, observaciones y cálculos

Fenología

Se determinaron los estadios fenológicos de emergencia (E), botón floral [BF, se hace visible la inflorescencia rodeada de brácteas inmaduras, R1 según la escala de Schneiter y Miller (1981)], antesis media [AM, momento en el que el 50% de las plantas alcanzaron el estadio R5.5 según la escala de Schneiter y Miller (1981)] y madurez fisiológica (MF), estimada como el momento en que los granos alcanzan un peso estable. Para determinar MF se siguió la dinámica de peso seco del grano (Ploschuk y Hall, 1995) mediante cosechas de cinco granos de la porción intermedia del capítulo de tres plantas de cada parcela elegidas al azar cada 3-4 días. Los granos se secaron en estufa a 70 °C durante 48 horas hasta constancia de peso seco. Para estimar la tasa y duración del periodo de llenado de grano se utilizó una rutina de TBL curve (Jandel TBL curve, 1992) para ajustar una regresión bilineal con un punto de corte desconocido a la relación peso individual del grano/tiempo. El modelo condicional utilizado (Ploschuk y Hall, 1995) presenta una primera fase donde el: $\text{Peso de grano} = a + b \cdot \text{ddAM}$ para $\text{ddAM} < C$, y una segunda fase en la que el $\text{Peso de grano} = a + bc$, en el cual a y b son la ordenada al origen y la pendiente respectivamente, de la regresión lineal correspondiente al primer estadio, ddAM son los días después de antesis media, y

la constante C es el punto de corte que indica el final del periodo de llenado de grano y el momento en el cual se alcanza la MF.

Dinámica del Índice de área foliar

Se siguió la dinámica del índice de área foliar (IAF, m^2 hoja m^{-2} suelo) desde los 22 días posteriores a la emergencia (dde) del cultivo hasta AM en el Exp. 2, y hasta MF en los Exps. 1 y 3. Para ello, se siguió el crecimiento en área de todas las hojas de cada planta hasta AM, mediante la medición del ancho máximo de las hojas (Pereyra et al., 1982), de tres plantas rodeadas por sus vecinas (i.e. plantas creciendo en competencia perfecta), elegidas al azar en los dos surcos centrales y a por lo menos un metro de distancia del borde de cada parcela, generando así valores de área foliar por planta (AF, $m^2 pl^{-1}$). A partir de AM se fue descontando el área de las hojas senescentes (una hoja se consideró senescente cuando la mitad o más del área de esa hoja estaba amarillenta) al AF calculado a AM. El IAF para cada fecha de medición y repetición se calculó como el cociente entre el AF y la superficie de suelo total disponible por planta.

Para evaluar los efectos de la estructura de canopeo sobre la evolución del IAF se utilizaron funciones lineares y bilineares debido a que, a diferencia de las funciones polinomiales, estas permiten estimar y comparar en forma simple y efectiva la tasa de crecimiento y senescencia del IAF y el IAF a AM. Para estimar la tasa de crecimiento del IAF (IAF, d^{-1}) y el IAF a AM (IAF_{AM} , adimensional) se utilizó una relación lineal entre el IAF/ tiempo para cada repetición desde el día 20 dde hasta AM (Exps. 1, 2 y 3). Para estimar las dos tasas (lenta y rápida) de senescencia de las hojas durante el periodo de llenado de grano se utilizó una regresión bilinear entre el IAF/tiempo para cada repetición (desde AM hasta 70 dde, Exps. 1 y 3) (de la Vega et al., 2011). Un modelo condicional fue utilizado para describir la primer fase de senescencia de hojas donde: $IAF=a-b dd_{AM}$, para $dd_{AM}<C$, y para la segunda etapa de senescencia de hojas donde $DDA>C$ en el cual $IAF=a+b C+d(dd_{AM}-C)$ en el cual a y b son la ordenada al origen y la pendiente respectivamente de la relación lineal correspondiente a la primera fase, dd_{AM} son los días después de anthesis media y la constante C es el punto de corte (en dd_{AM}) de la función indicando la transición entre las dos fases de senescencia de las hojas, y d es la pendiente de la regresión lineal correspondiente a la segunda fase.

Medición de radiación fotosintética activa interceptada por el cultivo y radiación incidente sobre las caras laterales de los setos

Para calcular la proporción de radiación interceptada diaria se midieron los flujos de radiación incidente y transmitida al entresurco (Exps. 1 a 3) y la incidente sobre las caras laterales (R_{INCi} y R_{INCes} , lado iluminado y sombreado respectivamente) de los setos (Exp. 3) en ambas estructuras de canopeo. Las mediciones se realizaron desde el día 20 (Exps. 2 y 3) ó 28 dde (Exp.1) del cultivo hasta MF (Exps. 1 y 3) y hasta AM en el Exp. 2. La radiación incidente y la transmitida al suelo se midió en cinco oportunidades en cada día de medición (a las 6, 10, 12 15 y 18 hora solar) cada 3 (Exps. 2 y 3) ó 7 (Exp.1) días. La radiación incidente (radiación solar directa + radiación reflejada + radiación transmitida) sobre las caras laterales del seto se midió durante las mañanas de cada día de observación (a las 6, 10 y 12 hora solar). Debido a que la proporción de radiación incidente sobre el seto a la tarde, por la orientación (i.e. N-S en los tres experimentos) de los setos, es el misma que a la mañana, lo que cambia a la tarde es el lado del seto sobre el que incide la luz.”

La radiación incidente (I_o) sobre el plano horizontal al límite superior del canopeo se midió con un sensor cuántico puntual (LI-COR LI 190S, Li-Cor, Lincoln, NE, USA). La radiación transmitida al suelo (I) y la radiación incidente sobre las paredes (I_o pared) laterales del canopeo se midieron con un sensor cuántico lineal de 1m (LI-COR LI 191S, LI-Cor). Para medir (I), en ambos tipos de estructura, se barrió toda el área del entresurco con el sensor lineal ubicado en forma paralela al surco a intervalos de 0.10m (Figura 3.1 a). Para medir [I_o pared] se ubicó el sensor en posición horizontal en el plano de la pared del seto con la ventana del sensor mirando el seto contiguo, realizando mediciones cada 0.10 m barriendo toda la altura de la pared en ambas caras del seto (las que miraban al E y al O) para poder estimar los flujos de [radiación directa + radiación difusa + radiación reflejada] y de [radiación difusa + radiación reflejada] sobre las caras iluminada y sombreada respectivamente (Figura 3.1 b).

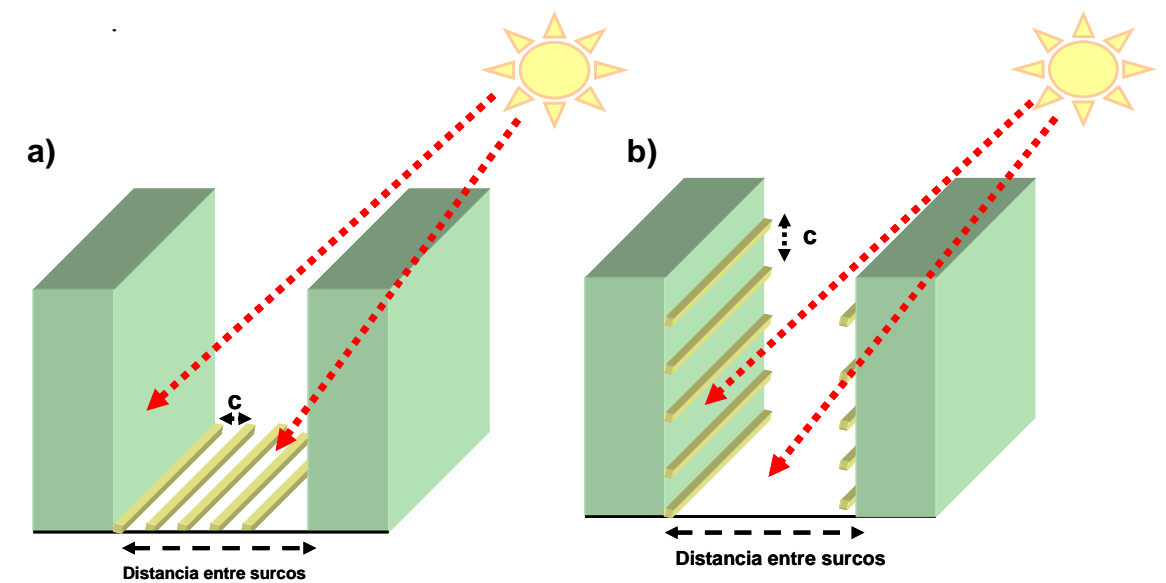


Figura 3.1: Sección transversal de un seto de girasol indicando la forma en se ubicó el sensor lineal en el entresurco y sobre las caras laterales de setos con orientación N-S para medir a) la radiación incidente y transmitida al suelo; b) la radiación incidente sobre las caras iluminadas y sombreadas del seto respectivamente; y c) distancia entre dos mediciones sucesivas (i.e. 0.10m). El sensor esta representado en la figura por cuerpos prismáticos alargados de color verde claro. La trayectoria del sol fue de Este a Oeste. Adaptado de Connor, (2006).

La proporción de PAR interceptado en cada medición (Q_{med} , adimensional) se calculó como $Q_{med} = 1 - [I_{med}/I_o]$. La proporción de luz transmitida al entresurco en cada medición se calculó como el cociente entre la radiación transmitida al suelo (I_{med}) y la radiación incidente sobre el canopeo (I_o). Para integrar los valores de la radiación transmitida al suelo (I_{med}) a toda la superficie de medición, a partir de las mediciones hechas en cada posición en los entresurcos, y referir la integral a una superficie de 1 m^2 (la superficie barrida correspondía a 0.7 y 1.40 m^2 en $E_{0.7}$ y $E_{1.40}$, respectivamente) se consideró al entresurco como series de tejas de 0.10 m de ancho y de 1.40 y 0.70 m de largo en $EU_{0.7}$ y $EU_{1.40}$, respectivamente, tal que la superficie total en consideración correspondía a 1 m^2 en cada caso. La radiación transmitida a cada teja (I_{teja} , $\mu\text{mol} \text{ seg}^{-1}$) se calculó como el valor promedio de la radiación transmitida medida en los dos bordes largos de cada teja. En las tejas más próximas a la transición

sombra / radiación solar directa (es decir, aquellas en la que había una mezcla de porciones iluminadas y sombreadas) se calculó como la sumatoria de la proporción del borde corto de la tejuela con sombra y luz, multiplicado por la cantidad de radiación interceptada en el borde largo con sombra y con luz respectivamente. La proporción de PAR interceptado diaria calculada ($Q_{d_{calc}}$) se obtuvo por integración numérica de los Q_{med} realizados a lo largo del día. Para evaluar los efectos de la estructura de canopeo sobre la dinámica de la $Q_{d_{calc}}$ se utilizaron dos tipos de aproximación: i) regresión exponencial entre la $Q_{d_{calc}}$ /dde para el conjunto de los valores de los tres Exps y ii) regresiones bi-lineares entre la $Q_{d_{calc}}$ /dde (ver descripción del modelo en *Fenología*) para cada Exp para estimar y luego comparar el aumento $Q_{d_{calc}}$, la $Q_{d_{calc}}$ máxima y los dde a los que se alcanza dicho valor.

Dinámica de la biomasa aérea corregida por el valor de su producción y rendimiento en aceite

La dinámica de la biomasa aérea por planta (Ba_{pl} , $g\ pl^{-1}$) de los cultivos se siguió desde los 28 (Exp.1) y 20 (Exp.2 y 3) dde hasta AM en el Exp. 2 y hasta MF en los Exps. 1 y 3, mediante la realización de cosechas periódicas cada 9 (Exp. 1) ó 3 (Exps. 2 y 3) días de tres plantas contiguas, en competencia perfecta, ubicadas en los surcos centrales de la parcela y a por lo menos medio metro de distancia de sus bordes y de sub-parcelas cosechadas con anterioridad. Las plantas se cortaron a nivel de la superficie del suelo y se secaron hasta constancia de peso seco (aire forzado a 70°C). En un cultivo como el girasol, con una alta concentración de aceite del grano, los efectos del ambiente y del genotipo pueden confundir la interpretación de los resultados expresados en biomasa. Debido a ello la biomasa producida en postanthesis ($Bc_{vp_{pl}}$, $g\ pl^{-1}$) y el rendimiento en grano por planta se corrigieron teniendo en cuenta el costo energético del producto elaborado en dicho periodo (Penning de Vries, et al., 1983), mediante el método descrito por Hall et al. (1989). Para el cálculo del rendimiento en aceite por planta (Rgr_{pl} , $g\ pl^{-1}$) en los tres experimentos se cosecharon 4 metros lineales por repetición de plantas en competencia perfecta evitando las plantas del borde y de ambos extremos de la parcela. La concentración de aceite del grano de los capítulos cosechados durante el periodo de llenado de grano y a MF se determinó por resonancia nuclear magnética (Oxford 4000, Oxford Analytical Instruments, Abingdon, OX, Reino Unido) mediante la extracción de una sub muestra de 10g de grano de la muestra de peso de grano de cada repetición. El rendimiento en aceite por planta (Rac_{pl} , $g\ pl^{-1}$) se calculó como el producto del Rgr_{pl} y la concentración de aceite en el grano a MF. La biomasa aérea corregida por el costo de síntesis de aceite (Bc_{vp} , $g\ m^{-2}$) y el rendimiento en aceite (Rac , $g\ m^{-2}$) por unidad de superficie de cada repetición se calcularon como el producto de la $Bc_{vp_{pl}}$ y el Rac_{pl} por la densidad.

Los cambios en la partición de la biomasa (i.e. biomasa aérea/biomasa de raíces) y en la eficiencia en el uso de la radiación que se producen durante el ciclo del cultivo modifican la dinámica de acumulación de la biomasa aérea, pudiéndose identificar tres fases que se caracterizan por presentar diferente tasa de crecimiento. Las dos primeras [i.e. establecimiento (ESTAB) y rápido crecimiento (RCREC)] se producen durante el periodo de E-AM y la tercera durante el periodo de llenado de grano. Debido a ello, y para identificar los efectos de las estructuras de canopeo sobre la dinámica de acumulación de la biomasa, se utilizaron dos tipos de aproximación: i) regresión sigmoidea entre Bc_{vp} /dde (desde los 15 dde hasta AM) para cada Exp. y ii) ajustes bilineares (ver descripción del modelo para tasa de senescencia de hojas en dinámica del índice de área foliar) durante la fase de establecimiento [primer tramo de la función,

(TC_{ESTAB} , $g\ m^2\ día^{-1}$) y de rápido crecimiento [segundo tramo de la función, ($TC_{R.CREC}$, $g\ m^2\ día^{-1}$)], el momento de transición entre ambas fases (dde, días después de emergencia) y la biomasa a antesis media ($Bc_{vp_{AM}}$, $g\ m^{-2}$). Los parámetros de la función de la Bc_{vp}/dde se estimaron con ajustes bilineares debido a que la estimación del momento de transición entre la fase de lento y rápido crecimiento de la biomasa es más fácil de estimar con este tipo de funciones que con funciones sigmoideas. La tasa de crecimiento de la biomasa en postantesis (TC_{POST} , $g\ m^2\ día^{-1}$) se estimó mediante el ajuste de una función lineal entre Bc_{vp} desde AM hasta MF para los Exps. 1 y 3.

El modelo

Brevemente, el modelo de Connor (2006) -que estima el perfil de la radiación incidente sobre un cultivo dispuesto en setos a intervalos horarios- toma en cuenta la posición del sol (i.e. altitud solar, ángulo azimutal solar), la orientación de los surcos relativa a la posición solar y la geometría tridimensional del arreglo de setos (i.e. altura, ancho y forma del seto). El modelo admite tres variantes para la sección transversal del seto (i.e. pirámide, pirámide truncada y rectangular). Para estimar el perfil de la radiación incidente sobre ambas caras laterales del seto el modelo considera la radiación directa y la difusa en forma separada y le adiciona a la radiación difusa de la bóveda celeste que ingresa al entresurco un 5% de luz reflejada de la cara iluminada de un seto a la cara sombreada del seto del seto vecino. Para estimar la cantidad de radiación interceptada el modelo presenta dos versiones. En su versión más simple considera a los setos como objetos sólidos, en este caso toda la radiación solar (i.e. directa+difusa) que incide sobre el seto se considera como radiación interceptada. En su otra versión, el modelo afecta al valor de la cantidad de radiación que incide sobre el seto por una quita que representa la radiación transmitida a través del seto. La magnitud de esa quita depende de un coeficiente de transmisión de la luz a través del seto, denominado por Connor (2006) como porosidad. La primera aproximación se considera razonable para los setos que están orientados en dirección N-S debido a que están igualmente iluminados de ambos lados del seto. En este caso, la radiación que atraviesa el seto durante la mañana y llega hacia el otro lado del seto es compensada durante el resto del día, por la intercepción de radiación complementaria (Connor y Gómez del Campo, 2013).

Validación del modelo de setos para el cultivo de girasol: Caracterización de la dinámica de la geometría del canopeo

Para validar el modelo de Connor (2006) se contrastaron, para las fechas en las que se calculó, la Q_{dcalc} a partir de las mediciones realizadas a campo de la radiación incidente y transmitida al suelo entre emergencia y antesis en los Exps. 2 y 3 y durante el periodo de llenado de grano en el Exp. 3, con las estimaciones de la proporción de radiación interceptada diaria ($Q_{d_{est}}$) realizadas con el modelo de Connor (2006). Estos últimos valores se obtuvieron alimentando al modelo con datos de I_0 , de altura, de forma y de ancho del seto y de ancho del entresurco. Para poder informar al modelo acerca de la geometría de los setos en cada fecha de observación se siguió las dinámicas de altura y ancho del seto en los Exps. 2 y 3. El ancho del seto se midió en la parte media del canopeo (i.e. mitad de la altura del tallo) debido a que las hojas de este estrato son las que tienen mayor importancia en la proporción de radiación interceptada. El área foliar de las hojas de este estrato es substancialmente mayor (i.e. 4 veces, Gimenez et al., 1994) que el área foliar de las hojas del estrato inferior y superior del canopeo. Ambas variables se midieron en tres plantas por repetición seleccionadas al azar, en

competencia perfecta y distantes de los bordes de la parcela dos veces por semana desde los 15 días dde hasta la AM, momento en el que queda definido la altura y el ancho máximo del seto. Para estimar la evolución del crecimiento en alto y en ancho de los setos diariamente se ajustaron funciones sigmoideas a los datos observados. Para calcular la $Q_{d_{est}}$ y los perfiles de la radiación incidente sobre las caras laterales de los setos se consideró que la porosidad de setos era igual a cero debido a que los surcos de los cultivos estuvieron orientados en dirección N-S. Para determinar la bondad de ajuste entre las mediciones y estimaciones de la Q_d se ajustó una función lineal entre ambos valores. El modelo de Connor (2006) está diseñado para estimar la Q_d en cultivos que mantienen su área foliar verde. Debido a ello, en el presente análisis la estimación de la EUR en postantesis se limitó al periodo desde fin de antesis y el día 20 después de antesis. Durante este periodo, que abarca aproximadamente el 50% del periodo de llenado de grano, los valores de la Q_d se mantienen estables debido a que la variación del IAF por senescencia es muy pequeña (de la Vega et al., 2006, 2011 y resultados de estos experimentos).

Cálculo de la eficiencia en el uso de la radiación interceptada

La EUR se calculó como la pendiente de la relación entre la $B_{c_{vp}}$ ($g\ m^{-2}$) y la cantidad de PAR absorbido por el cultivo ($MJ\ m^{-2}$). La $B_{c_{vp}}$ diaria se estimó a partir del ajuste funcional a la dinámica de los valores medidos de $B_{c_{vp}}$ desde el día 20 dde hasta AM (Exp.2) y MF (Exps.1 y 3) del cultivo. La cantidad de PAR absorbida diaria se estimó como el producto de la proporción de radiación interceptada diaria (Q_d) y la PAR incidente (S_i) desde el día 20 dde hasta AM (Exp.2) y MF (Exps.1 y 3). Para el cálculo de la Q_d se emplearon las dos aproximaciones planteadas en este capítulo: i) mediciones realizadas en experimentos a campo ($Q_{d_{calc}}$) e interpolaciones basadas en la evolución temporal de esta variable entre fechas de medición y ii) la estimación de Q_d mediante el uso del modelo de Connor ($Q_{d_{est}}$). Los valores de la EUR (EUR_{calc}), derivados del uso de la primera aproximación para el cálculo de la Q_d , se utilizaron para evaluar los efectos de la estructura de canopeo sobre esta variable, mientras que los valores de la EUR (EUR_{est}), obtenidos a partir de uso de la segunda aproximación, se utilizaron para establecer la bondad de ajuste entre la EUR_{est} y la EUR_{calc} . La EUR en el cultivo de girasol varía durante el ciclo de cultivo como consecuencia de los cambios que se producen en las tasas de fotosíntesis y respiración del cultivo. Trapani et al. (1994) identificaron tres fases durante el ciclo del cultivo, cada una de las cuales se caracteriza por un diferente valor de la EUR. Las fases son las de establecimiento ($\approx 20-30$ días después de la emergencia del cultivo), la de rápido crecimiento (desde los 20-30 dde hasta AM) y la de postantesis (AM-MF). Debido a ello y para identificar el efecto de la estructura de canopeo sobre los valores de la EUR en cada una de estas fases se realizó una regresión bilineal (ver descripción del modelo en Dinámica del Índice de área foliar) de los valores de la $B_{c_{vp}}$ ($g\ m^{-2}$) y la cantidad de PAR absorbido por cultivo ($MJ\ m^{-2}$) desde 20 dde hasta AM para estimar la EUR durante el periodo de establecimiento (i.e. primer tramo de la función; e_{estab} , $g\ MJ^{-1}$), periodo de rápido crecimiento (i.e. segundo tramo de la función; $e_{r.crec}$, $g\ MJ^{-1}$) y el momento de transición entre ambas fases en los Exps 2 y 3). En el Exp.1, el muestreo de biomasa se inició durante la fase de crecimiento rápido debido a ello el cálculo de la EUR durante el periodo vegetativo se restringió al cálculo de la $e_{r.crec}$. La EUR durante el periodo de llenado de grano (e_{post} , $g\ MJ^{-1}$) se calculó como la pendiente de la relación lineal entre $B_{c_{vp}}$ ($g\ m^{-2}$) y la cantidad de PAR absorbido desde AM hasta MF.

Para determinar la bondad de ajuste entre las dos aproximaciones a la estimación de EUR (mediciones a campo combinado con interpolaciones y estimaciones a partir del modelo de Connor) se ajustó una función lineal a la relación entre EUR_{est} y EUR_{calc} para valores correspondientes a los días de medición de Qd.

Análisis estadístico

Se realizaron análisis de variancia para todos los atributos medidos y estimados en este capítulo. Para ello se utilizó un modelo de efectos fijos bifactorial (i.e. estructura canopeo y año de experimentación). Comparaciones múltiples entre las medias de ambos factores fueron realizadas usando el test de Fisher. Los análisis fueron realizados mediante el uso del paquete estadístico Infostat (Di Rienzo et al., 2013). Para estimar la tasa de crecimiento y senescencia del IAF durante la emergencia y la AM y durante el periodo de llenado de grano se utilizó una rutina del TBL curve (Jandel TBL curve, 1992).

3.3. RESULTADOS

Condiciones de crecimiento

La Tabla 3.1 sintetiza el patrón estacional que mostraron las variables ambientales en los tres experimentos. Hubo variaciones en precipitaciones entre años (datos no mostrados), pero sus eventuales efectos fueron obviados por el riego por goteo. La duración de las fases de S-E, A y A-MF presentaron ligeras (máximo 5 días) variaciones entre experimentos debido a que los cultivos estuvieron expuestos en las tres fases de desarrollo del cultivo a un régimen térmico (temperaturas mínimas y máximas) similar entre experimentos. Por otra parte y de existir un efecto del tratamiento sobre la temperatura de canopeo, variable que no se midió en estos experimentos, estas diferencias no fueron lo suficientemente importantes como para modificar la duración de las etapas ontogénicas entre estructuras de canopeo. Por lo expuesto, la duración de las etapas ontogénicas se expresaron en días después de la emergencia y no en tiempo térmico. En contraposición, la radiación incidente fue mayor ($\approx 15\%$) en la fase de siembra-antesis y durante la floración en los Exps. 2 y 3 comparado con el Exp. 1.

Tabla 3.1: Datos meteorológicos promedios diarios y duración de las fases de Siembra-Antesis (S-A) y Antesis-Madurez Fisiológica (A-MF). La fase de desarrollo de Antesis (A) representa un intervalo de 15 días centrado alrededor de R5.5 (antesis media según la escala de Schneiter y Miller, 1981). Fotoperíodo (Fotop.), temperatura mínima media (Tmín.), temperatura máxima media (Tmáx.), radiación incidente diaria (R.).

	Fases de desarrollo del cultivo	Fotop. (horas)	Tmín (° C)	Tmáx (° C)	Rad (Mj m ⁻²)
Exp. 1 (2005/06)					
Fecha de siembra (15 de noviembre)	S-A (54 días)	15.6	20.0	29.8	22.7
	A	15.1	21.0	30.7	18.8
	A-MF (35 días)	14.9	20.7	31.0	21.7
Exp. 2 (2008/09)					
Fecha de siembra (5 de diciembre)	S-A (49 días)	15.6	21.0	32.0	26.1
	A	16.8	22.2	33.1	21.3
	A-MF (32 días)	14.1	20.3	30.3	19.5
Exp. 3 (2011/12)					
Fecha de siembra (2 de diciembre)	S-A (52 días)	15.6	19.0	30.6	27.1
	A	14.8	20.4	31.0	23.6
	A-MF (30 días)	14.6	20.4	30.8	21.1

Evolución del Índice de Área foliar

El uso de ajustes lineales (i.e. IAF/dd_{E-AM}) y bilineares (i.e. IAF/dd_{AM-MF}) proporcionó una adecuada descripción de la evolución del IAF (Ver valores de R^2 en Anexo 2, Tabla A2.1) durante el ciclo de cultivo y permitió realizar comparaciones directas entre tratamientos de las tasas de crecimiento y senescencia del IAF y el IAF_{AM} (Ver Tabla 3.2). No se registraron diferencias significativas entre estructuras para la tasa de crecimiento inicial del IAF y el IAF_{AM} (ANOVA combinado para los tres Exps.). Tampoco se detectaron diferencias en la tasa de senescencia lenta de hojas (ANOVA combinado para los Exps.1 y 3, Tabla 3.2). En contraposición, la tasa rápida de senescencia difirió estadísticamente en uno de los dos experimentos evaluados (interacción estructura x año significativa, Tabla 3.2). En el Exp. 3, la tasa rápida de senescencia fue significativamente mayor en las $EU_{1.4}$ ($-0.23 \pm 0.01 IAF d^{-1}$) comparado con las $EU_{0.7}$ ($-0.14 \pm 0.01 IAF d^{-1}$). Es probable que estas diferencias entre experimentos tengan su origen en que la frecuencia de muestreo del Exp.3 fue substancialmente menor a la del Exp. 1 (i.e. $n=19$ y el $R^2=0.83$ en el Exp. 3 y $n=33$ y $R^2=0.93$ en el Exp 1, Anexo). El hecho de que la fase de rápida senescencia en ambas estructuras de canopeo comenzó cuando ya había transcurrido gran parte del periodo de llenado de grano (i.e. aprox. el 50% ó mas, Tabla 3.2) sugieren que las diferencias en la tasa rápida de senescencia detectadas en uno de los dos experimentos tendría un efecto reducido ó nulo sobre la acumulación de biomasa durante el periodo de llenado de grano.

Tabla 3.2. Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los tres experimentos y dos estructuras de canopeo, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la estructura, del año y su interacción, para el índice de área foliar a antesis media (IAF_{AM}), la tasa de crecimiento del IAF entre E-AM, las tasas lenta y rápida de senescencia del canopeo, y el momento de transición entre ambas tasas de senescencia. Los datos (medias [n=3] y error estándar) del IAF_{AM} y la tasa de crecimiento del IAF se presentan para las dos estructuras (Estructuras, EU_{0,7} y EU_{1,4}) en los tres experimentos (Experimentos, (Exps. 1, 2 y 3) mientras que los datos correspondientes a la tasa de crecimiento rápida y lenta de senescencia y el momento de transición entre ambas tasas para ambas estructuras se presentan sólo para los Exps. 1 y 3. Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas (p<0.05) entre los elementos de la sección.

Estructuras/Exp	Índice de área foliar a antesis media	Tasa de crecimiento del IAF entre E- AM (IAF d ⁻¹)	Tasa lenta de senescencia (IAF d ⁻¹)	Momento de transición entre las tasas de senescencia (días después de primer antesis)	Tasa rápida de senescencia (IAF d ⁻¹)
Estructuras					
EU _{0,7}	3.9±0.20 a	0.11±0.010 a	-0.02±0.020a	15.3±2.70 a	-0.13±0.010 a
EU _{1,4}	3.8±0.20 a	0.12±0.010 a	-0.05±0.020 a	16.6±2.70 a	-0.16±0.010 b
Experimento					
Exp. 1(2005/06)	3.4±0.25 a	0.10±0.010a	-0.04±0.020 a	18.9±2.70 a	-0.10±0.010 a
Exp. 2(2008/09)	3.3±0.25 a	0.08±0.010a			
Exp. 3 (2011/12)	4.1±0.25 b	0.16±0.010b	-0.03±0.020 a	15.3±2.70 a	-0.19±0.010 b
Estructura	0.85	0.53	0.25	0.73	0.0056
Año	0.002	0.001	0.75	0.21	0.0001
Estructura X Año	0.80	0.73	0.94	0.83	0.0013

Dinámica de la proporción de radiación interceptada

El uso de dos aproximaciones [i.e. ajustes exponenciales (ver Fig. 3.2) y bilineales (ver valores de R² en Anexo 2 Tabla A2.2)] para evaluar la relación de la Q_{dcalc} /dde proporcionó una robusta descripción de la marcha de esta variable. La Q_{dcalc} creció más lentamente y el Q_{dcalc} máximo logrado fue inferior y se alcanzó más tardíamente en las EU_{1,4} comparado con las EU_{0,7} (Fig. 3.2 y Tabla 3.3). Si bien los resultados del análisis de variancia bifactorial no indicaron diferencias significativas entre las dos estructuras del cultivo para la Q_{dcalc} en el Exp.1 (interacción estructura x año significativa, ANOVA combinado para los Exps 1, 2 y 3; Tabla 3.3), el sentido de las diferencias entre estructuras de canopeo descritos previamente para el ANOVA combinado de los tres Exps. se mantuvieron en el Exp. 1. El Q_{dcalc} máximo promedio fue menor (i.e. 0.89±0.003 vs 0.98±0.003) y se alcanzó más tardíamente (i.e. 46±0.2 vs 39±0.6 dde) debido a que la Q_{dcalc} promedio creció más lentamente en las EU_{1,4} (i.e. 0.026±0.02) comparado con las EU_{0,7} (i.e. 0.029±0.03). La ausencia de diferencias significativas para la Q_{dcalc} en este Exp se atribuye a la menor frecuencia de muestreo de la radiación transmitida al suelo (i.e., 9 días en el Exp. 1 vs 3 días en los Exps. 2 y 3) que disminuyó, probablemente, la robustez de la función ajustada a relación bilineal Q_{dcalc} /dde utilizada para estimar los coeficientes de esta relación. El valor de la Q_{dcalc}

máximo logrado a AM se mantuvo durante gran parte del periodo de llenado de grano (i.e. 20-25 días después de AM, Figura 3.2) en ambas estructuras de canopeo.

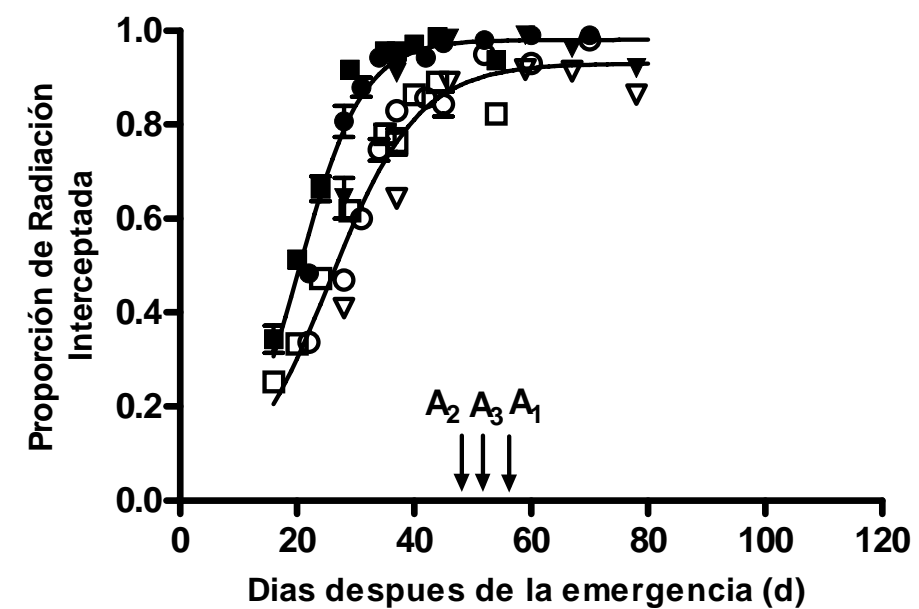


Figura 3.2. Dinámica de la proporción de radiación interceptada diaria calculada ($Q_{d_{calc}}$, adimensional) a partir de la medición de la radiación incidente y la transmitida al suelo en cultivos de girasol sembrados a 0.70m (símbolos llenos) y 1.40m (símbolos vacíos) de distancia entre surcos de los Experimentos 1 (triángulos), 2 (cuadrados), 3 (círculos). Cada símbolo corresponde a la media de tres repeticiones. Las barras de error representan \pm el error estándar de las medias, y solamente se muestran cuando su valor excede el tamaño de los símbolos. Las flechas sobre el eje x indican anthesis media para los Exps 1 (A1), 2 (A2) y 3(A3). Las líneas corresponden a la función de ajuste de los valores promedio de los tres experimentos: $Q_{d_{calc}} = (0,98)/(1+\exp(-(dde-20,27)/5,43))$ para $dde < 16$; $R^2=0.93$, $n=25$, en las estructuras con surcos a 0.70m. $Q_{d_{calc}} = (0,93)/(1+\exp(-(dde-25,53)/7,62))$ para $dde < 16$; $R^2=0.93$, $n=25$ en las estructuras con surcos a 1.40m.

Tabla 3.3. Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los tres experimentos y dos estructuras de canopeo, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la estructura, del año y su interacción, para la tasa de aumento de la proporción de radiación interceptada diaria calculada ($Q_{d_{calc}}$), la proporción de radiación diaria calculada máxima, el momento en el que se alcanzó la proporción de radiación interceptada diaria calculada máxima. Los datos (medias [n=3] y error estándar) se presentan para las dos estructuras (Estructuras, $EU_{0.7}$ y $EU_{1.4}$) en los tres experimentos (Experimentos, Exps. 1, 2 y 3). Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los elementos de la sección.

Estructuras/Exp	Tasa de crecimiento de la $Q_{d_{calc}}$ (adimensional)	Momento de la $Q_{d_{calc}}$ máxima (dde)	Proporción de la $Q_{d_{calc}}$ máxima (adimensional)
Estructuras			
$EU_{0.7}$	0.04±0.0009 b	33.7±0.25 b	0.96±0.0044 b
$EU_{1.4}$	0.03±0.0009 a	43.6±0.25 a	0.87±0.0044a
Experimento			
Exp. 1(2005/06)	0.028±0.0009 a	42.5±0.28c	0.94±0.001b
Exp. 2(2008/09)	0.03±0.0009 b	34.8±0.28a	0.91±0.001a
Exp. 3 (2011/12)	0.04±0.0009 c	36.05±0.28b	0.90±0.001a
Estructura	0.0001	0.0001	0.0005
p } Año	0.0001	0.0001	0.0001
EstructuraXAño	0.004	0.96	0.96

Dinámica de la radiación incidente sobre las caras laterales de los setos

La R_{INCi} fue claramente superior en las $EU_{1.4}$ comparado con las $EU_{0.7}$ desde la salida del sol (medición de las 7 h., Figuras 3.3 a, d, g y j) y hasta aproximadamente media mañana (medición de las 10 h., Figuras 3.3. b, e, h y k) durante gran parte del periodo de E-AM (i.e. hasta los 40 dde, figuras 3.3 j y k). En contraposición, el perfil y la intensidad de la R_{INCes} fueron similares entre las $EU_{1.4}$ y las $EU_{0.7}$ en los dos horarios de medición. Los valores de la R_{INCes} fueron sustancialmente menores (≈ 4 ordenes de magnitud) a los correspondientes a la R_{INCi} (Figuras 3.3. a, b, d, e, g, h, j y k). Al mediodía solar, los perfiles y los valores de R_{INC} en las dos caras del seto y en ambas estructuras de canopeo fueron similares, debido a que en ese momento del día los rayos solares caen casi perpendiculares a la superficie terrestre (Figura 3.3. c, f, i, l y n).

La cantidad de R_{INCi} en las $EU_{1.4}$ se mantuvo constante a lo largo de toda la profundidad del seto durante gran parte de la mañana y hasta los 25 dde del cultivo (Figura 3.3. a, b, d y e). El aumento en las dimensiones del seto (i.e. altura y ancho) ocasionó un fuerte descenso de la R_{INCi} en los estratos inferiores (\cong un 10% de la R_{INC} en el estrato superior) del seto a partir de los 28 y 40 dde del cultivo en la mediciones de las 7 y de las 10 horas, respectivamente. La proporción de la pared sombreada por plantas del surco vecino aumentó a medida que la estación de crecimiento avanzó, de forma tal que a los 47 dde (\cong unos 10 días antes de antesis) todo el seto permaneció sombreado desde la salida del sol y hasta el mediodía (Figuras 3.3. ll, m y n). En

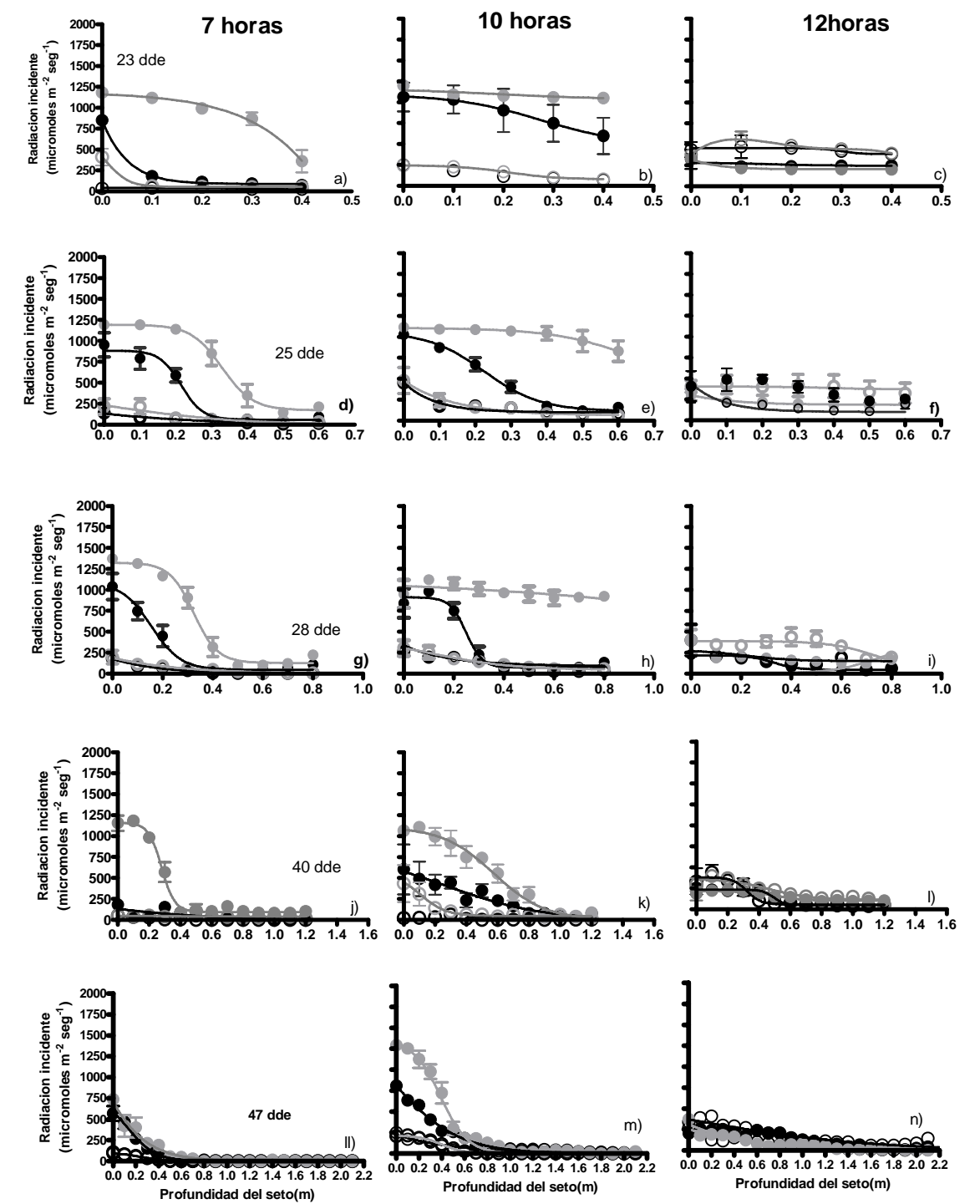


Figura 3.3. Radiación incidente sobre el lado iluminado (símbolos llenos) y sombreado (símbolos vacíos) de setos de girasol a las 7, 10 y 12 hora solar en función de la profundidad del estrato (cero= límite superior del seto, la escala de este eje no es la misma entre las fechas de medición debido al crecimiento en altura del seto) en cinco fechas de medición en cultivos sembrados a 0,70m (símbolos negros) y 1,40m (símbolos grises) correspondientes al Exp. 3. Cada símbolo corresponde a la media de tres repeticiones. Las barras de error representan \pm el error estándar de las medias, y solamente se muestran cuando su valor excede el tamaño de los símbolos.

contraposición, en las EU0.7 sólo los estratos superiores del seto registraron altos valores de la R_{INCci} . A partir de los 25 dde del cultivo la proporción de la pared con altos valores de R_{INCci} fue del 10 y del 20% para las mediciones de la 7 (Figuras 3.3 a, d, g y j) y 10 (Figuras 3.3. b, e, h y k) horas respectivamente.

Dinámica de acumulación de biomasa y rendimiento en aceite

Para evaluar la dinámica de la Bcvp se realizaron ajustes sigmoideos (Fig. 3.4a. b y c) y lineales y bilineales (ver Anexo 2 Tabla A2.3) a las relación Bcvp/dde para estimar los valores de la TC_{ESTAB} , la $TC_{R.CREC}$, la $Bcvp_{AM}$ la TC_{POST} y la $Bcvp_{MF}$, y efectuar comparaciones entre estructuras para estas variables (Tabla 3.4). El alto grado de ajuste (R^2 , ver anexo A2) alcanzado con las funciones sigmoideas y bilineales puso de manifiesto que ambos tipos de función modelaron con un alto grado de precisión la evolución de la biomasa aérea. El uso de ambas aproximaciones demostró en forma irrefutable que la capacidad de producir Bcvp no se vio afectada por el aumento de la distancia entre surcos en las EU1.4. La dinámica de acumulación de la Bcvp durante el ciclo del cultivo fue similar en ambas estructuras de canopeo en los tres Experimentos (Fig. 3.4 a. b y c). En concordancia, no se registraron diferencias significativas entre ambas estructuras de canopeo para ninguna de las variables utilizadas para reflejar aspectos de la acumulación de biomasa (i.e. TC_{ESTAB} , la $TC_{R.CREC}$, la $Bcvp_{AM}$ la TC_{POST} y la $Bcvp_{MF}$; ver Tabla 3.4). Debido a que la dinámica de la Bcvp durante todo el ciclo de cultivo y la partición de biomasa hacia el grano fue similar (datos no presentados) en ambas estructuras de canopeo el Rac tampoco presentó diferencias significativas entre las EU_{0.7} y las EU_{1.4} (Tabla 3.4). Si bien no hubo diferencias entre la $Bcvp_{AM}$ promedio entre experimentos, sí se registraron diferencias significativas entre el Rac promedio entre experimentos ($Exp.3 > Exp.2 > Exp.1$; Tabla 3.4). Este ordenamiento coincide con el ordenamiento de valores promedios diarios de radiación incidente en el periodo "A" (peri-antesis) en los tres experimentos (Tabla 3.1), sugiriendo que la causa de estas diferencias en Rac pueden haber sido consecuencia de variaciones en la oferta de radiación incidente durante los periodos de diferenciación de las estructuras reproductivas y/o fecundación y el cuaje de los frutos (Tabla 3.1).

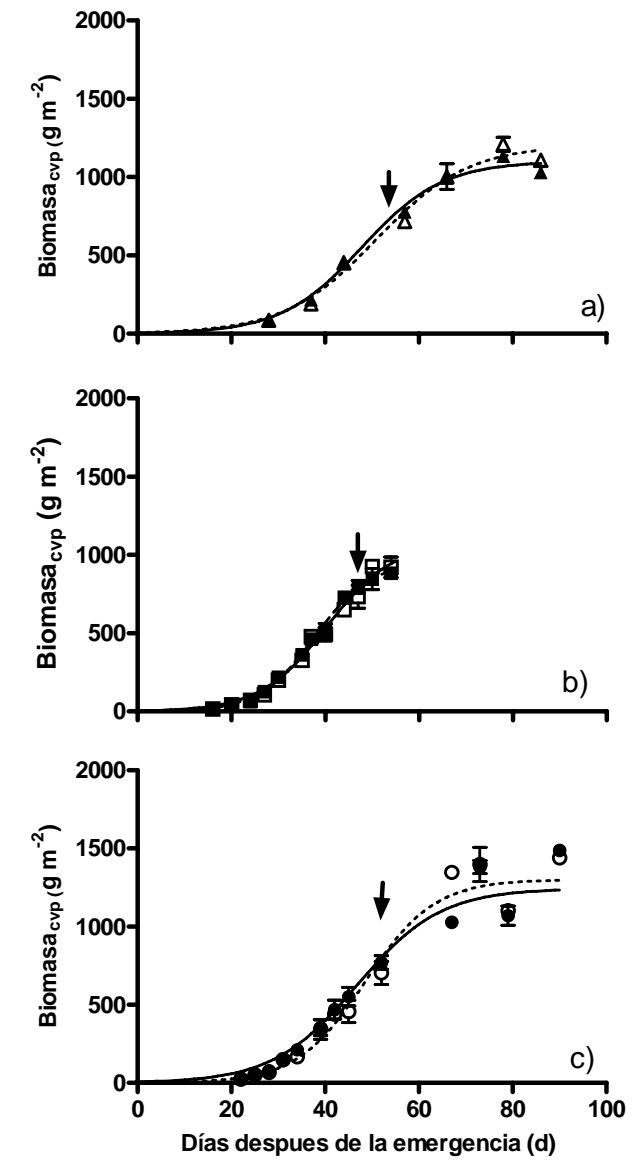


Figura 3.4. Dinámica de biomasa aérea corregida por el valor de producción (B_{cvp} , $g\ m^{-2}$) en cultivos de girasol sembrados a 0.70m (símbolos llenos) y 1.40m (símbolos vacíos) de distancia entre surcos de los Experimentos 1 (a), 2 (b), y 3 (c). Los símbolos corresponden a la media de las tres repeticiones. Las barras de error representan \pm el error estándar de las medias, y solamente se muestran cuando su valor excede el tamaño de los símbolos. Las líneas en los gráficos corresponden a las funciones ajustadas de la B_{cvp}/d_{de} en las EU0.7 (línea llena) y las EU_{1.40} (línea punteada), las flechas indican antesis media. Funciones ajustadas: Exp.1: $B_{cvp0.70m} = (-6.22 + 1117.83) / (1 + \exp(-(d_{de} - 47.72)/8.72))$ $R^2=0.95$, $n=27$; $B_{cvp1.40m} = (-21.09 + 1228.14) / (1 + \exp(-(d_{de} - 50.88)/9.96))$ $R^2=0.95$, $n=27$; Exp.2: $B_{cvp0.70m} = (-10.43 + 966.46) / (1 + \exp(-(d_{de} - 37.75)/6))$ $R^2=0.95$, $n=39$. $B_{cvp1.40m} = (-26.05 + 1119.12) / (1 + \exp(-(d_{de} - 40.31)/7.31))$ $R^2=0.95$, $n=39$; Exp. 3: $B_{cvp0.70m} = (-148.29 + 1583.79) / (1 + \exp(-(d_{de} - 48.93)/12.96))$ $R^2=0.95$, $n=45$. $B_{cvp1.40m} = (-4 + 1382.08) / (1 + \exp(-(d_{de} - 49.64)/8.22))$ $R^2=0.95$, $n=45$.

Tabla 3.4 Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los tres experimentos y dos estructuras de canopeo, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la estructura, del año y su interacción, de la tasa de crecimiento durante la fase de establecimiento (TCEST) y de rápido crecimiento (TCRCREC), momento de transición entre TCEST y TCRCREC, tasa de crecimiento durante postantesis (TCPOST), biomasa a antesis, biomasa corregida a madurez fisiológica y el rendimiento en aceite. Los datos (medias [n=3] y error estándar) de la TCRCREC, la biomasa a antesis, la biomasa corregida a madurez fisiológica y el rendimiento en aceite se presentan para las dos estructuras (Estructuras, EU0.7 y EU1.4) en los tres experimentos (Experimentos, (Exps. 1, 2 y 3)) mientras que los valores de la TCEST y de la TCPOST se presentan para ambas estructuras sólo para los Exps. 2 y 3 y 1 y 3, respectivamente. Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los elementos de la sección.

Estructuras /Exp	TC _{EST} (g m ⁻² día ⁻¹)	Momento de transición entre TC _{EST} y TC _{RCREC} (días)	TC _{RCREC} (g m ⁻² día ⁻¹)	TC _{POST} (g m ⁻² día ⁻¹)	Biomasa a antesis (g m ⁻²)	Biomasa corregida a madurez fisiológica (g m ⁻²)	Rendimiento en aceite (g m ⁻²)	
Estructuras								
EU _{0.7}	6.07±3.87a	24.57±1.24a	28.51±0.56a	13.83±1.44a	782.35±30.35 a	1266.63±23 a	198.3±4.28 a	
EU _{1.4}	7.01±3.87a	26.5±1.24a	28.51±0.56a	14.15±1.44a	807.06±30.35 a	1325.4±23 a	188.17±4.28 a	
Experimentos								
Exp. 1(2005/06)			23.8±0.68a	11.09±1.44a	760±37.2 a	1086±28 a	132.56±5.24 a	
Exp. 2(2008/09)	6.54±2.74 a	25.54±0.88a	31.29±0.68b		784±37.2 a	1355±28 b	203.35±5.24 b	
Exp. 3 (2008/09)	7.2±2.74 a	29.11±0.88b	30.09±0.68b	16.88±1.44b	839±37.2 a	1464.2±28 c	243.94±5.24 c	
p {	Estructura	0.98	0.66	0.76	0.87	0.33	0.09	0.12
	Año	0.86	0.02	0.0001	0.02	0.57	0.0001	0.0001
	EstructuraXAño	0.80	0.30	0.18	0.49	0.98	0.90	0.60

Eficiencia en el uso de la radiación interceptada

El uso de ajustes bilineales y lineales entre la B_{cvp}/IR_{ACUM} proporcionó una buena estimación de la EUR en las tres fases del cultivo (i.e. establecimiento, rápido crecimiento y periodo de llenado de grano, ver valores de R^2 en la Tabla A2.4 del Anexo 2). La $e_{estab-calc}$ (estimado para los Exps. 2 y 3 únicamente) y la $e_{r.crec-calc}$ (estimado para los tres experimentos) fueron significativamente más altas en las $EU_{1.4}$ que en las $EU_{0.7}$, y la transición entre ambas eficiencias se produjo a una mayor cantidad de radiación acumulada en las $EU_{1.4}$ comparado con las $EU_{0.7}$ (Tabla 3.5), aproximadamente unos cuatro días de diferencia entre ambas estructuras. Por último, y en contraposición a lo que sucedió con la EUR durante las fases de establecimiento y rápido crecimiento, no se registraron diferencias significativas para la $e_{post-calc}$ (estimado para los Exps. 1 y 3, únicamente) en ambas estructuras de canopeo ni tampoco entre experimentos (Tabla 3.5).

Validación del Modelo de Connor para setos de girasol

Dinámica de las dimensiones geométricas del canopeo (input esencial para el modelo)

La dinámica del crecimiento en altura de las plantas fue similar entre las $EU_{0.7}$ y $EU_{1.40}$ en los Exps. 2 y 3 (Figuras 3.5 a y c). No hubo diferencias significativas en la tasa de crecimiento en altura durante el periodo vegetativo (0.060 ± 0.002 y 0.059 ± 0.001 m d⁻¹ en las $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.40}$, respectivamente en el Exp.2 y 0.056 ± 0.003 y 0.058 ± 0.0026 m en las $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.40}$, respectivamente en el Exp.3) y en la altura lograda a AM (2.05 ± 0.03 y 2.12 ± 0.03 m en las $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.40}$, respectivamente en el Exp.2 y 2.10 ± 0.05 y 2.18 ± 0.009 m en las $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.40}$, respectivamente en el Exp.3) entre estructuras de canopeo. Tampoco se registraron diferencias en la dinámica de crecimiento en ancho de las plantas entre $EU_{0.7}$ y $EU_{1.40}$ hasta los 38 dde en ambos experimentos (Figuras 3.5. b y d). Debido a ello y a las diferencias en la distancia entre surcos de ambas estructuras, el entresurco se cubrió más tempranamente en las $EU_{0.7}$ que en las $EU_{1.4}$. Las hojas cubrieron el entresurco en las $EU_{0.7}$ a los 35 y 29 días de la emergencia del cultivo en el Exp. 2 y 3, respectivamente, mientras que en las $EU_{1.4}$ los setos no alcanzaron a cubrir el entresurco en AM en ninguno de los dos experimentos. A antesis, momento en el que se alcanza la altura y el IAF máximo en el girasol, el ancho máximo del seto en las $EU_{1.4}$ fue de 0.93 ± 0.03 y 1 ± 0.06 m en los Exps. 1 y 2, respectivamente.

Tabla 3.5. Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los tres experimentos y dos estructuras de canopeo, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la estructura, del año y su interacción, la eficiencia en el uso de la radiación calculada de las fases de establecimiento ($e_{\text{est-calc}}$), rápido crecimiento ($e_{\text{rc-calc}}$) y durante el periodo de llenado de grano ($e_{\text{post-calc}}$) y transición entre $e_{\text{est-calc}}$ y $e_{\text{rc-calc}}$. Los valores (medias [n=3] y error estándar) de la $e_{\text{rc-calc}}$ se presentan para las dos estructuras (Estructuras, EU_{0.7} y EU_{1.4}) en los tres experimentos (Experimentos, (Exps. 1, 2 y 3)) mientras que los valores de la $e_{\text{est-calc}}$ y la transición entre la $e_{\text{est-calc}}$ y $e_{\text{rc-calc}}$ se presentan sólo para los Exps. 2 y 3. El valor de la $e_{\text{est-calc}}$ no se pudo estimar en el Exp. 1 debido a que el muestreo de la biomasa aérea no incluyó la etapa de lento crecimiento de la biomasa. Los valores de la $e_{\text{post-calc}}$ para las EU_{0.7} y las EU_{1.4} se presentan para los Exps. 1 y 3. Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los elementos de la sección.

Estructuras/Exp	$e_{\text{est-calc}}$ (g MJ ⁻¹)	Transición entre $e_{\text{est-calc}}$ y el $e_{\text{rc-calc}}$ (Mj m ⁻²)	$e_{\text{rc-calc}}$ (g MJ ⁻¹)	$e_{\text{post-calc}}$ (g MJ ⁻¹)
Estructuras				
EU _{0.7}	1.22±0.13 a	82.6±21.1 a	2.44±0.12 a	1.29±0.27 a
EU _{1.4}	1.89±0.11 b	102.6±21.1b	3.1±0.12 b	1.41±0.27a
Experimentos				
Exp. 1(2005/06)			2.6±0.14 a	1.22±0.27 b
Exp. 2(2008/09)	1.56±0.09a	92.6±14.9 a	2.97±0.14 a	
Exp. 3 (2011/12)	1.43±0.09 b	158.4±14.9b	2.74±0.14 a	1.46±0.27 b
Estructura	0.002	0.07	0.002	0.75
p } Año	0.35	0.014	0.22	0.52
Estructura X Año	0.45	0.31	0.86	0.45

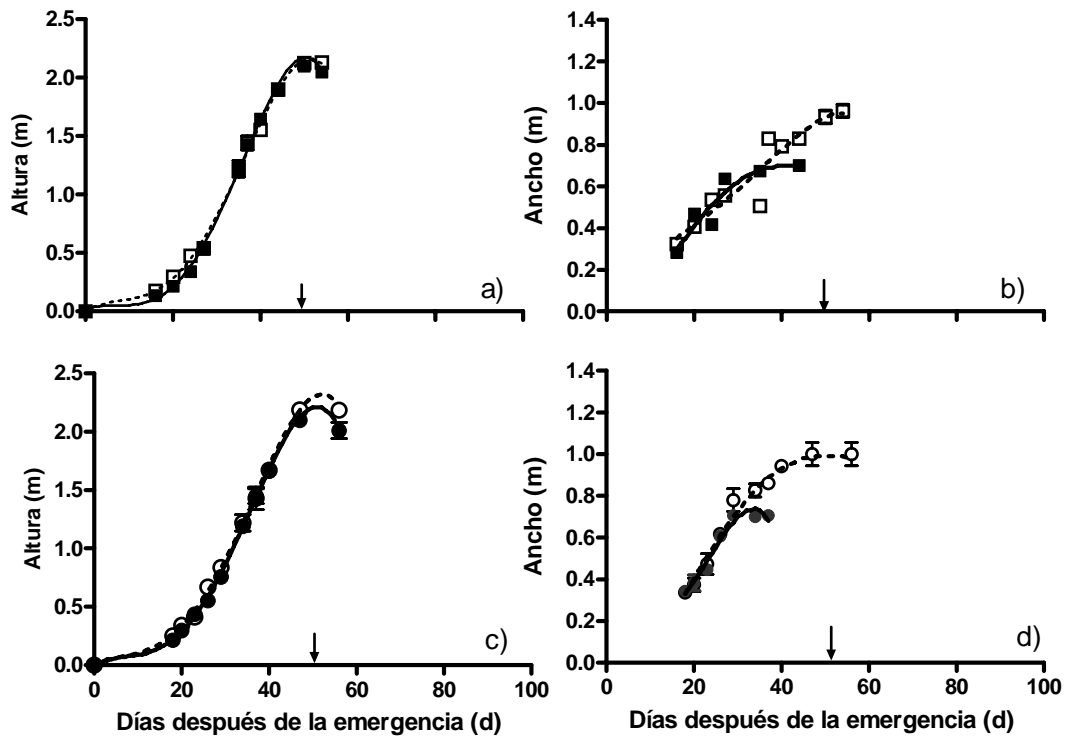


Figura 3.5. Evolución de la altura (a y c) y ancho (b y d) de los setos entre emergencia y antesis en cultivos de girasol sembrados a 0,70m (símbolos llenos) y 1,40m (símbolos vacíos) de distancia entre surcos en los Experimentos 2 (a y b) y 3 (c y d). Las mediciones de ancho del seto en $EU_{0.7}$ cesaron cuando las hojas cubrieron todo el ancho del entresurco. Los símbolos corresponden a medias de tres repeticiones, las líneas en los gráficos corresponden a las funciones ajustadas de las $EU_{0.7}$ (línea llena) y las $EU_{1.40}$ (línea punteada). Las barras de error son errores estándar de la media y solamente se muestran cuando su valor excede el tamaño de los símbolos. La flecha indica la fecha de antesis media

Contrastes entre valores medidos y estimados con el modelo de Connor para la radiación interceptada por el cultivo y para la dinámica de la radiación incidente sobre las caras laterales de los setos

Hubo un razonable acuerdo entre los valores observados y estimados de la Q_d para los dos arreglos del cultivo sobre un amplio rango de valores (i.e. 0.25 a 0.95, Figura 3.6). Sin embargo, el grado de precisión no fue el mismo. A bajos valores de la $Q_{d_{calc}}$ (i.e. ≤ 0.60) el modelo sobreestimó el valor de esta variable en un 20% mientras que, a valores mayores de la $Q_{d_{calc}}$ la brecha entre los valores estimados y observados se redujo a un 10%. El modelo predijo con similar grado de precisión la $Q_{d_{calc}}$ en ambas estructuras de canopeo. No se produjeron diferencias significativas entre la pendiente de la relación de la $Q_{d_{est}}/Q_{d_{calc}}$ de las $EU_{0.7}$ y $EU_{1.40}$ ($p > 0.06$).

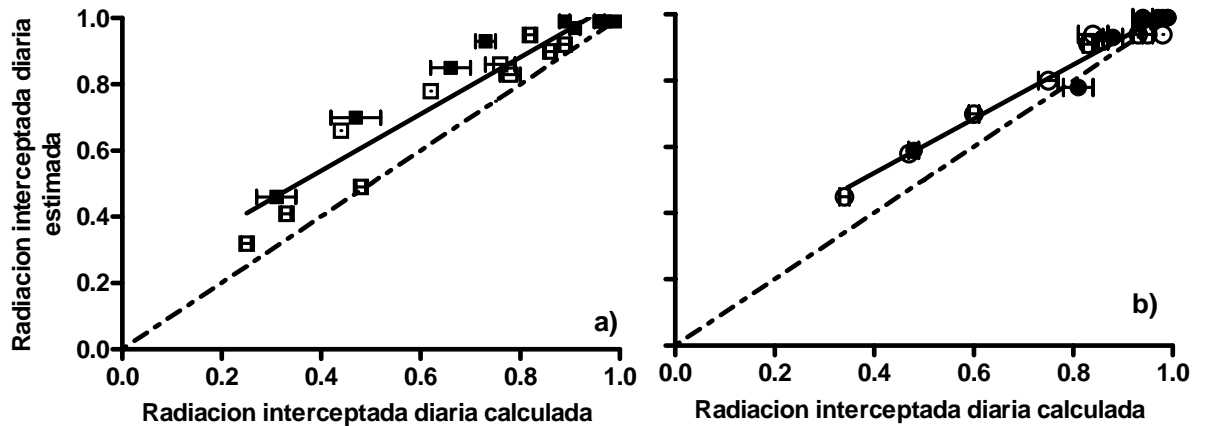


Figura 3.6. Relación entre la proporción de radiación interceptada diaria estimada con el modelo de Connor y la calculada en función de mediciones e interpolaciones efectuadas en los cultivos en cultivos de girasol sembrados a 0,70m (símbolos llenos) y 1,40m (símbolos vacíos) de distancia entre surcos de los Experimentos 2 (desde 16 días después de la emergencia del cultivo (dde) hasta antesis media, Figura a) y 3 (desde 20 dde hasta mediados de periodo de llenado de grano, Figura b). La línea punteada corresponde a la relación 1:1 entre ambas variables.

El modelo predijo las características más relevantes de la evolución del perfil de la R_{INCci} y de la R_{INCcs} en las EU1.4 en lo referido a : i) el perfil de la R_{INCci} y de la R_{INCcs} para los tres horarios de medición para las EU1.4 durante todo el periodo de evaluación (e.g. contraste entre las Figs. 3.3 vs Figs. 3.7, símbolos grises) y ii) en la evolución del perfil de la R_{INCci} y de la R_{INCcs} en toda la profundidad del seto a lo largo de la estación de crecimiento (e.g. contraste entre las Figs. 3.3 a, d, g, j y o vs las Figs. 3.7 a, d, g, j y o). En contraposición, claramente subestimó los valores de la R_{INCci} y la R_{INCcs} en las EU_{0.7} a partir del día 25dde (e.g. contraste entre las Figs. 3.3 d e y f vs. Figs. 3.7, d e y f) debido a que el modelo considera que la R_{INCi} y la R_{INCcs} es igual cero cuando las hojas del cultivo cubren el entresurco.

Contrastes entre valores medidos y estimados con el modelo de Connor para la eficiencia en el uso de la radiación

El grado de ajuste entre los valores EUR_{est} y los EUR_{calc} fue altamente satisfactorio para el Exp. 2 y 3, respectivamente (Figura 3.8), y la asociación entre la EUR_{est}/EUR_{calc} fue similar a la relación 1:1 en todo el rango explorado. La subestimación relativa de la EUR_{calc} mostró un menor grado de ajuste (i.e. aprox. un 15%) cuando la EUR_{calc} fue $\geq 2 \text{ g MJ}^{-1}$, valores correspondientes a la fase de establecimiento y de llenado de grano que para un valor $\leq 2 \text{ g MJ}^{-1}$ (i.e. fase de rápido crecimiento).

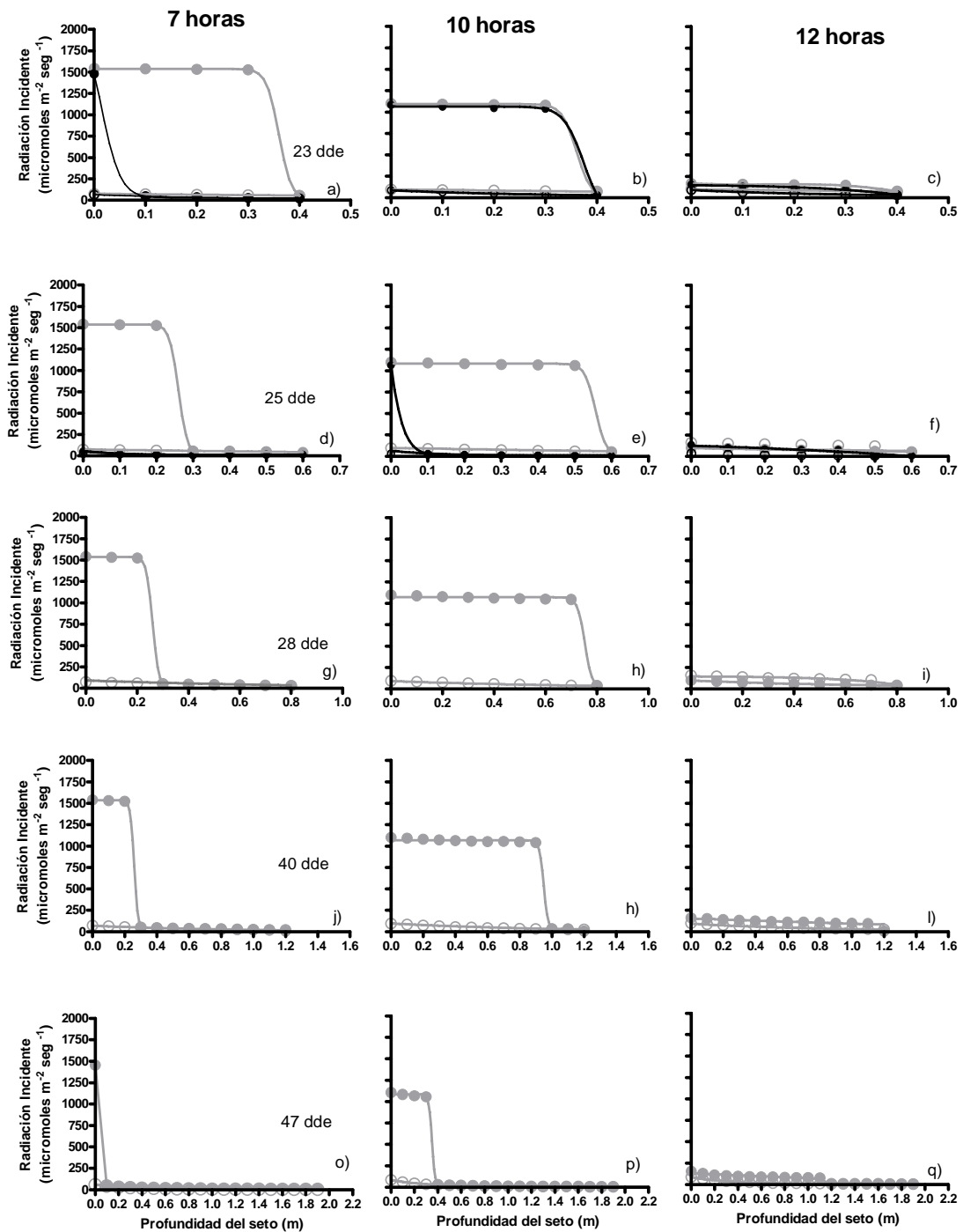


Figura 3.7. Radiación incidente estimada con el modelo de Connor (2006) sobre el lado iluminado (símbolos llenos) y sombreado (símbolos vacíos) de setos de girasol a las 7, 10 y 12 hora solar en función de la profundidad del estrato (cero= límite superior del seto, la escala de este eje no es la misma entre las fechas de medición debido al crecimiento en altura del seto) en cinco fechas que corresponden con las fechas de medición en cultivos sembrados a 0,70m (símbolos negros) y 1,40m (símbolos grises) para el Exp. 3. Cada símbolo corresponde al valor de la radiación incidente estimada para esa profundidad del seto. A partir de la medición correspondiente al día 28 dde se muestra solamente los perfiles de radiación correspondientes a los cultivos sembrados a 1.40m ya que a partir de esta fecha que las caras laterales de los cultivos a 0.70m están totalmente sombreadas. Las barras de error representan \pm el error estándar de las medias, y solamente se muestran cuando su valor excede el tamaño de los símbolos.

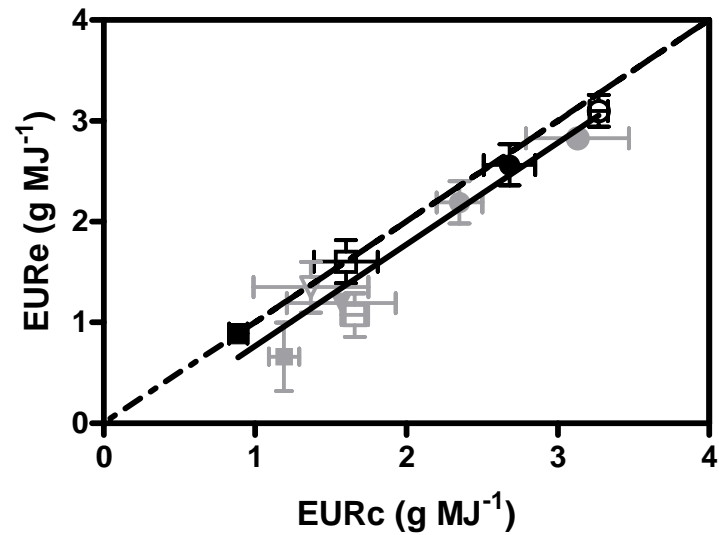


Figura 3.8. Relación entre la eficiencia en el uso de la radiación estimada (EURE) en función de mediciones de biomasa y valores de radiación interceptada obtenidas con el modelo de Connor y la calculada (EURc) en función de mediciones de biomasa e interceptación de radiación (ver texto) en cultivos de girasol sembrados a 0,70m (símbolos llenos) y 1,40m (símbolos vacíos) de distancia entre surcos de los Experimentos 2 (símbolos negros) y 3 (símbolos grises). Los cuadrados, círculos y triángulos invertidos corresponden a la EUR de la fase de establecimiento, la fase de rápido de crecimiento y durante el llenado de grano respectivamente. La línea punteada corresponde a la relación 1:1 entre ambas variables.

3.4. DISCUSION

El análisis conjunto de los datos de los tres experimentos evaluados en este capítulo mostró que la producción de biomasa aérea durante el ciclo del cultivo (i.e. etapas de establecimiento, crecimiento rápido y llenado de grano) fue estadísticamente similar (Figuras 3.4a, b y c y Tabla 3.4) en ambas estructuras de canopeo (i.e. 0.70 vs 1.40m, sembrados ambos a 5.1 pl m^{-2}). Esta demostración corrobora los resultados de los experimentos descritos con estructuras uniformes con surcos distanciados a 0.7m y 1.40m en el Cap. 2 (Figuras 2.7 a y 2.8. a). Los resultados de los experimentos descritos en el presente capítulo demuestran que la indiferencia, frente a la estructura del canopeo, de la ganancia de biomasa se puede atribuir a una mayor EUR en las EU_{1.4} en las etapas de establecimiento y crecimiento (Tabla 3.5), que fueron suficientes como para compensar el retraso en alcanzar los valores máximos de Qd en las EU_{1.4} (Figura 3.2 y Tabla 3.3). Las diferencias en la tasa de crecimiento de la Qd se atribuyeron a que la evolución del IAF durante la etapa vegetativa (Tabla 3.2.) en ambas estructuras de canopeo fue similar, pero con una diferente distribución del IAF en el stand del cultivo (i.e. surcos a 0.70 vs 1.40m en las EU_{0.7} y las EU_{1.4} respectivamente, a un mismo valor de densidad 5.1 pl.m^{-2}) que ocasionó un retraso en la cobertura del entresurco en las EU_{1.4} comparado con las EU_{0.7} (Figuras 3.5 b y d). En contraposición, la EUR durante el periodo de llenado de grano en las EU_{1.4} fue similar al registrado en las EU_{0.7} debido a que la Qd_{calc} lograda a antesis fue lo suficientemente alta, aunque inferior a la registrada en las EU_{0.7}, para asegurar una plena intercepción de radiación en esta etapa y a una evolución similar del IAF durante el periodo de post antesis (Tabla 3.3 y Tabla 3.1). Los resultados presentados en este capítulo muestran que la premisa de disminuir la distancia entre surcos a igual densidad poblacional del cultivo, lo que debiera adelantar el momento de cierre del canopeo y así, obtener una mayor producción de biomasa y rendimiento, está circunscripto a canopeos de desarrollo horizontal. En al menos la variante de canopeo incompleto analizada en estos experimentos no se cumplió esta premisa. Se hipotetiza entonces que la capacidad de compensación de los determinantes fisiológicos de la acumulación de biomasa aérea de cultivos de girasol que crecen en estructuras de canopeo en setos depende de la relación entre la evolución de la geometría bidimensional del seto durante el ciclo del cultivo y de la distancia entre surcos. En este sentido, Connor y Gómez del Campo (2013) demostraron, mediante el uso de un modelo de simulación, y en setos de olivo (*Olea europea*) que el rendimiento máximo en los dos setos, viz. 2m de profundidad y 1m de ancho vs 4m de profundidad y 3m de ancho, se alcanzó a 3 y 7 m de ancho del entresurco respectivamente en cada estructura de canopeo. En ambas estructuras de canopeo el efecto de modificar la distancia entre surcos a valores inferiores y/o mayores a la distancia óptima disminuyó el rendimiento en aceite por unidad de superficie en esta especie.

Los valores obtenidos en este capítulo para la EUR durante el ciclo del cultivo a través de las dos estructuras de canopeo y de los tres experimentos fueron similares a los hallados por otros autores (Trapani et al., 1992; y las referencias en ellas incluidas). Los valores más altos correspondieron a la fase de rápido crecimiento ($3.13 \pm 0.012 \text{ g MJ}^{-1} \text{ PAR}$) y los valores más bajos a las fases de establecimiento ($0.94 \pm 0.11 \text{ g MJ}^{-1} \text{ PAR}$) y postantesis ($1.2 \pm 0.18 \text{ g MJ}^{-1} \text{ PAR}$). El seguimiento de la evolución del perfil de la radiación incidente en ambas caras laterales de los setos mostró que, la distribución del IAF en las EU_{1.4} generó un cambio profundo en la distribución y la cantidad de radiación incidente sobre las caras laterales del seto durante las primeras horas de la

mañana y de la tarde y hasta unos 10 días previos a antesis (Figuras 3.3 a, b d, e, g, h, j y k, perfiles correspondientes a las 7, 10 y 13 horas) que pudieron haber ocasionado el aumento de la EUR en las EU_{1.4} comparado con las EU_{0.7} (Tabla 3.5). En este punto es importante aclarar que si bien no se realizaron mediciones durante las horas de la tarde, la distribución y cantidad de radiación incidente sobre las caras laterales de los setos fue similar a la registrada a la mañana debido a que los surcos de los cultivos de los tres experimentos tuvieron una orientación N-S. Los perfiles de la radiación incidente en las caras laterales de los setos de ambas estructuras de canopeo sugiere que la distribución del IAF en las EU_{1.4} probablemente ocasionó dos cambios simultáneos en el ambiente lumínico del canopeo: i) en los primeros estadios de desarrollo del cultivo la respuesta fotosintética en las EU_{1.4} se saturó a un valor de radiación horario (i.e. durante el mediodía) más alto que el correspondiente a las EU_{0.7} (i.e 0.7m) y ii) el mantenimiento de altos niveles de radiación incidente sobre los estratos basales y principalmente sobre los estratos intermedios en estadios avanzados de la estación de crecimiento (Figuras 3.3. h y k) del canopeo generó un aumento de la fotosíntesis del canopeo en las EU_{1.4} comparado con las EU_{0.7}. En relación a este último punto es importante resaltar que los cambios que se producen en el perfil de nitrógeno de las hojas durante el periodo de llenado de grano en el girasol, ha diferencia de otros cultivos de grano, no están relacionados con el perfil de radiación. Si bien durante esta etapa el nitrógeno se moviliza desde todos los estratos del canopeo la tasa de movilización es más alta en las hojas que están ubicadas en el estrato superior del canopeo, las mas cercanas al capitulo, es decir en aquellas que reciben una mayor cantidad de irradiancia (Connor et al., 1995).

El uso del modelo de Connor (2006) suministró una adecuada estimación de la proporción de radiación interceptada diaria medida en el plano horizontal en ambas estructuras de canopeo y como consecuencia ello, también proporcionó una buena estimación de la EUR. A pesar de la existencia de ciertos desajustes, en particular, para la estimación de los valores de la $Q_{d_{calc}} \leq 0.60$ (Figura 3.6 a y b) y de la $EUR_{calc} \leq 2 \text{ g Mj}^{-1}$ (Figura 3.8). Es probable que el mayor grado de sobreestimación relativa de la $Q_{d_{calc}}$ a un valor ≤ 0.60 este asociado a un alto coeficiente de la transmisión de la luz en particular en la primera (i.e. baja o nula interacción entre plantas en el surco de siembra) y última (i.e. senescencia de hojas basales del canopeo) etapa de desarrollo del cultivo. Recuérdese, que en este capítulo se utilizó la aproximación más sencilla del modelo en la que se consideró a los setos como objetos sólidos, y como consecuencia de ello la radiación solar (i.e. directa+difusa) que incide sobre el seto se consideró como radiación interceptada.

En síntesis las dos aproximaciones utilizadas en este capítulo sirvieron para demostrar que una mayor EUR compensó la menor cantidad de radiación interceptada en las EU_{1.4} de forma tal que la producción de biomasa y el rendimiento fueron similares a los registrados para las EU_{0.7}. La adecuada estimación de los flujos de radiación diarios estimados mediante el uso del Connor (2006) constituye un valor adicional de este capítulo debido a que puede ser utilizado para explorar los efectos de la distancias entre surcos sobre ambos flujos de radiación y sus posibles implicancias sobre el rendimiento del cultivo, y así evitar la onerosa labor de medición y los problemas derivados del uso de registros incompletos para estimar la radiación interceptada.

En los capítulos siguientes se evaluarán los caracteres morfológicos (i.e. inclinación de tallos, longitud y peso de los entrenudos) potencialmente asociados a la tolerancia a la alta densidad en las EU_{0.7}. Mas específicamente en el siguiente capítulo se presentan los resultados correspondientes al proceso de inclinación de tallos (i.e. los tallos forman un ángulo agudo, de proporciones variables, entre su posición final y una línea vertical imaginaria perpendicular al centro del surco). La inclinación de tallos podría ser un carácter morfológico adicional, a los tradicionalmente descritos en la bibliografía (i.e. longitud de entrenudos, diámetro del tallo etc.) que podría explicar, al menos en parte, la respuesta positiva del rendimiento en aceite a densidades superiores a las utilizadas comercialmente en la actualidad (Ver figura 2.8. b).

CAPÍTULO 4

Inclinación de tallos: controles y efectos del proceso de autoorganización del cultivo.

4.1. INTRODUCCIÓN

Los cambios en la estructura (i.e. densidad, arreglo espacial) de los cultivos alteran señales del ambiente lumínico que modifican la morfología (elongación de entrenudos, Holmes y Smith, 1977; Morgan y Smith, 1978, 1981; Casal et al., 1986, orientación espacial temprana de hojas, Ballaré et al., 1988, Maddonni et al., 2002) y la fisiología (dominancia apical, Borgorad y McIlrath, 1960; Deregibus et al., 1983, senescencia de hojas, Rousseaux et al., 1999) de las plantas pudiendo afectar ciertos atributos del canopeo y su productividad. Estas respuestas (i.e. síndrome de escape al sombreado) están asociadas a distintos factores que incluyen la oferta de recursos (luz, agua y nutrientes) del ambiente y la capacidad que tienen las plantas para censar los cambios espectrales (cantidad, calidad y dirección) de la luz a través de fotorreceptores específicos (fitocromos, Quail et al., 1995; criptocromos, Cashmore, 1997; Cashmore et al., 1999 y fototropinas; Christie et al., 1998) que le advierten de un periodo de aumento de la competencia.

En los experimentos analizados en el segundo capítulo de esta tesis se observó que los tallos de girasol sembrados a alta densidad ($>5 \text{ pl.m}^{-2}$) modificaban su dirección de crecimiento. Los tallos estaban inclinados formando un ángulo agudo, de magnitudes variables, entre su posición final y una línea vertical imaginaria perpendicular al centro del surco, adoptando un arreglo aproximadamente regular: en casi todos los casos una planta se inclinó hacia un entresurco y su vecina siguiente hacia el entresurco opuesto (Ver Fig. 4.1.a y esquema 4.1.c). Al menos “*a priori*”, se genera un cambio en el patrón de ordenamiento de los tallos (i.e. tallos erectos vs tallos inclinados en forma alterna hacia ambos lados del surco), que es fácilmente identificable en el stand de cultivo. Esta respuesta a nivel de stand se diferencia claramente de las respuestas morfológicas a nivel de planta y órgano descriptas, al menos hasta el presente, en la bibliografía.

Las respuestas que involucran cambios en la dirección de crecimiento de órganos cilíndricos de plantas jóvenes (i.e. raíces, coleoptiles de gramíneas, hipocótilos e epicótilos de dicotiledóneas) se originan en respuesta a la gravedad (i.e. gravitropismo), a la luz (i.e. fototropismo) ó a otras señales (Koller, 1999). Las respuestas fototrópicas se producen como consecuencia de gradientes de irradiancia horizontales y/ó verticales entre el lado iluminado y sombreado de la planta (i.e. señales unidireccionales) que son percibidos principalmente por los fotorreceptores de la luz azul (B). Sin embargo, en canopeos naturales, gradientes laterales de R:RL ocasionados por la presencia de los vecinos pueden además ocasionar respuestas fototrópicas vía fitocromo. Así por ejemplo, los tallos de plantas de pepino crecen hacia áreas con menos follaje de un canopeo en respuesta a un gradiente de luz azul y por respuestas fototrópicas negativas al RL reflejado por el canopeo. En esta especie, la calidad de la luz modula las respuestas gravitrópicas de los tallos de forma tal que las condiciones de la luz que establecen bajos niveles relativos de Pfr resultan en tallos ortogravitrópicos (crecimiento vertical) y los que establecen altos niveles de concentración de Pfr resultan en tallos diagravitrópicas (crecimiento horizontal) (Ballaré et al., 1995). Las respuestas descriptas precedentemente se producen debido a señales uni-direccionales de la luz y son importantes mecanismos que ayudan a plantas individuales a detectar, en ambientes heterogéneos, sectores o parches libres de vegetación y así, incrementar su intercepción de luz. La heterogeneidad del ambiente lumínico (i.e. gradiente de R/RL) se hace evidente aún en cultivos que presentan una distribución uniforme de sus plantas. Así por ejemplo, las hojas de plantas de maíz cultivadas en arreglos rectangulares (i.e.

mayor distancia en el surco de siembra que en los entresurcos) orientan su crecimiento hacia los entresurcos en respuesta a una relación R/RL más alta en el entresurco de siembra que en la línea de implantación (Maddonni et al., 2002). Estos gradientes de R/RL que se establecen entre el entresurco y la línea de implantación dependen no sólo del tipo de arreglo (i.e. rectangular vs cuadrados) espacial de las plantas sino también de la orientación de los surcos (Kasperbauer, 1971). Así por ejemplo, plantas de soja cultivadas en surcos con una orientación N-S recibieron una mayor cantidad relativa de R/RL y desarrollaron entrenudos más largos y menos ramificaciones que las plantas que se cultivaron en surcos con una dirección E-O (Kasperbauer, 1987).

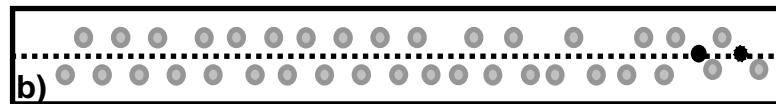


Figura 4.1 Vista lateral de un surco de siembra en un cultivo de girasol sembrado a 14 pl m^{-2} próximo a cosecha, mostrando la organización del conjunto de plantas que exhiben inclinación alternada de sus tallos a), y una representación esquemática de la inclinación de tallos hacia ambos lados del surco de siembra a los 40dde b). Cultivos sembrados a 14 pl m^{-2} ($n=38$ plantas) del Exp. 4 del Capítulo 2. En el esquema b) los círculos negros y grises indican la posición del ápice de las planta con respecto al surco de siembra (línea punteada) La no coincidencia entre el surco de siembra y la posición del ápice indica que el tallo de esa planta esta inclinada.

La inclinación de tallos se distingue claramente de las respuestas citadas previamente ya que para que se genere un patrón de inclinación alterno de los tallos es necesario que exista un mecanismo de percepción y transmisión de la señal que origina la inclinación entre las plantas ubicadas a lo largo del surco de siembra en el stand del cultivo. Si bien existe una gran cantidad de información sobre la presencia de mecanismos de transmisión de señales entre las células y los tejidos que dan origen a una planta, no se han descrito procesos equivalentes a nivel poblacional en las plantas, la mayor parte de los ejemplos provienen del reino animal. Así por ejemplo, los insectos sociales (i.e. hormigas, abejas, termitas etc.) pueden modificar su comportamiento (i.e. elección de ruta para buscar alimento entre varias rutas alternativas) debido a la existencia de redes de comunicación (i.e. emisión de ferohormonas en hormigas ó

rituales de vuelo en abejas) más ó menos complejos que se establecen entre los individuos de una colonia (Seely, 2002). Las colonias de insectos, al igual que una gran variedad de sistemas (i.e. físicos, químicos ó sociales), son consideradas como sistemas complejos.

Estos sistemas se caracterizan por estar constituidos por una gran cantidad de elementos idénticos. Estos sistemas son imprevisibles por lo que su variación futura es muy difícil prever y se caracterizan a pesar de ser tan disímiles a “prima facie” (i.e. sistemas físicos, químicos ó sociales) por presentar conductas genéricas comunes entre ellas las leyes de crecimiento, la autoorganización y los procesos colectivos emergentes (Moriello, 2000). La auto-organización es un proceso en el que el patrón y la estructura de un determinado nivel de organización surgen de las interacciones entre los componentes de un nivel jerárquico inferior. Las reglas que explican estas interacciones entre los componentes del sistema se originan en forma local y son una propiedad emergente del sistema, más que una propiedad impuesta por una influencia de orden externo al sistema analizado (Camazine et al., 2001). Las características más sobresalientes de los sistemas autoorganizados son: i) la creación de estructuras espacio-temporales en un medio inicialmente homogéneo, ii) la posible coexistencia de una serie de estados estables (multiestabilidad) que emergen de amplificaciones de desviaciones al azar, cualquiera de estas desviaciones puede ser amplificada y el sistema converge a uno (entre varios) posibles estados estables debido a las condiciones iniciales y iii) la existencia de bifurcaciones cuando alguno de los parámetros cambia. Así por ejemplo, la construcción de columnas en los nidos de termitas se produce sólo si existe un número crítico de termitas. El sistema sufre una bifurcación en ese número crítico de individuos, por debajo de ese número crítico de termitas no se produce la construcción de estos pilares (Bonebeau et al., 1997). En principio, la inclinación de tallos presentaría al menos dos características que son comunes a los sistemas autoorganizados. El hecho de que este fenómeno se haya observado en stands a alta densidad sugiere que, al igual que en otros sistemas autoorganizados, es un proceso que sólo se hace evidente por sobre 5 pl.m^{-2} (número crítico). Por otra parte, la circunstancia de que la inclinación de los tallos se produce en stands del cultivo donde las plantas están, al momento inicial, homogéneamente distribuidas y sin preferencia de orientación, sugiere que este proceso se desencadenaría por la interacción entre las plantas del stand del cultivo y no por la influencia de un factor de orden externo que afectaría al sistema en conjunto.

Una gran cantidad de trabajos sobre sistemas autoorganizados en los sistemas biológicos, al menos a nivel de individuo, proviene del estudio de los insectos sociales (Seely, 2002) debido a que se muestran comportamientos colectivos que pueden emerger de la interacción entre los individuos (Bonebeau, et al., 1997). En contraposición, los trabajos realizados en plantas se concentraron en entender la autoorganización a un nivel de organización inferior al de individuo [i.e. las ramas de los árboles (Sachs, 2004), el crecimiento diferencial de hojas (Ganneshaiyah et al., 1995), la variación del peso de granos (Ganneshaiyah y Uma Shannker, 1994, Uma Shannker et al., 1995)]. El único proceso de autoorganización a nivel poblacional en plantas descrito en la bibliografía (Sheffer et al., 2007) al menos hasta el presente, es la formación de anillos (i.e. matas de plantas con sus centros libres de vegetación) en especies de zonas desérticas (i.e. *Poa bulbosa*, *Aspodelus ramosus* L., *Urginea marítima* (L) Baker). Estos anillos se producen por la muerte de las plantas que se encuentran en

el centro de las matas debido a que se establece un gradiente de disponibilidad hídrica desde el centro al borde de la mata.

Las interacciones entre las plantas en el stand de un cultivo generan diferencias en el tamaño de los individuos que pueden restringir su productividad ó sobrevivencia (Yoda et al., 1963, Mohler et al., 1978; Kikuzawa, 1999). El girasol muestra atributos propios de poblaciones altamente jerárquicas, que incluyen una alta variación entre plantas y una asimetría positiva en el tamaño de las plantas (i.e. altura y biomasa de plantas en el periodo de cuaje), asimetría que se incrementa en respuesta al aumento de la densidad. Vega y Sadras (2003) determinaron que la distribución de la biomasa aérea por planta alrededor del periodo de cuaje en cultivos de girasol sembrados a alta densidad muestran una marcada distribución bimodal debido a la ruptura de la alometría entre el rendimiento y la biomasa por planta en los individuos más pequeños. Si bien los posibles efectos de la inclinación de tallos sobre la productividad de canopeo variarán en función del momento del ciclo en el cual el proceso comienza y de su dinámica (i.e. proporción de plantas inclinadas, ángulo de inclinación, duración del proceso de inclinación etc.), el proceso de inclinación de tallos podría atemperar los efectos negativos de la competencia por luz que se producen en stands de girasol sembrados a alta densidad y aumentar el crecimiento total del cultivo.

En este contexto se propone que la inclinación alternada de los tallos ocurre durante un lapso de varios días, en etapas tempranas del desarrollo del cultivo, y se produce en respuesta a cambios denso-dependientes en el ambiente lumínico (R/RL y/o Luz B). Los objetivos que se plantearon para los experimentos descritos en este capítulo fueron: i) explorar la asociación entre la estructura de canopeo (densidad y orientación de surcos) y la inclinación alterna de tallos; ii) identificar cuál es la naturaleza de la señal que dispara dicho proceso y resolver cómo y qué determina el ordenamiento posterior de las plantas en el surco; iii) determinar si la inclinación de tallos puede ser considerada como un proceso de autoorganización del conjunto de individuos que integran el stand; y iv) evaluar los efectos de la inclinación de tallos sobre el rendimiento en grano y sus componentes. Para cumplir con el tercer objetivo además de los estudios experimentales se realizaron análisis basados en la teoría del juego. Estos últimos involucraron el uso del modelo de células autómatas del *Juego de la Vida (GOL)* de Conway (1970) el cual postula que mediante el uso de reglas simples pueden emerger nuevos patrones, lo cual es relevante en el contexto de este trabajo.

En el contexto del parrafo anterior se hipotetizó: i) que el proceso de inclinación alternada de los tallos ocurre durante un lapso de varios días, en etapas tempranas de desarrollo (i.e. emergencia-fin de diferenciación de primordios florales) del cultivo en respuesta a cambios denso-dependientes en el ambiente lumínico (R/RL y Luz B) y que ii) la inclinación de tallos ocasiona un aumento en la cantidad de radiación interceptada y estimula el crecimiento total del cultivo en las primeras etapas de desarrollo (i.e. emergencia-fin de diferenciación de primordios florales), disminuyendo los eventuales efectos negativos de una mayor inversión de biomasa en entrenudos sobre el número de flores diferenciadas.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Experimentos

Efectos de la densidad y distancia entre surcos sobre la inclinación de tallos: su asociación con el rendimiento

Sitio y condiciones de crecimiento

Se realizaron cuatro experimentos en la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires durante las campañas 2003-04, 2004, 2004-05 y 2005-06 para determinar el efecto de la densidad (Exp_{DENS}, campaña 2003-04) y la orientación de surcos (Exp_{ORIENT.SURCO}, campaña 2004) sobre la proporción de plantas inclinadas, y los efectos de la inclinación de tallos sobre el rendimiento y sus componentes (Exp_{REND1} y Exp_{REND2}, campañas 2004-05 y 2005-06 respectivamente). El suelo fue arcillo limoso (Argiudol vértico; Taxonomía de suelos USA). Las parcelas recibieron un total de 60 kg N ha⁻¹ como nitrato de calcio aplicado en dos dosis iguales (a la siembra y 20 días posteriores a la emergencia). El contenido de agua en el suelo se mantuvo cerca de capacidad de campo mediante el uso de riego por goteo durante la realización de los experimentos. Se controlaron las enfermedades e insectos mediante el uso de fungicidas (i.e. Rovral y Cercobin cuyos principios activos son Iprodione y tiofanato metil respectivamente) e insecticidas (i.e. Karate, cuyo principio activo es lambdacialotrina). Para los Exp_{REND1} y Exp_{REND2} se llevó un registro de la marcha de la radiación incidente (intervalos de medición = 15') durante todo el ciclo del cultivo con una estación meteorológica automática (Campbell Scientific 21-X, Logan, UT) situada a 50 m del experimento.

Diseño experimental y tratamientos

En el Exp_{DENS} y en el Exp_{ORIENT.SURCO} se utilizó un diseño completamente aleatorizado con tres repeticiones. En el Exp_{DENS} se evaluaron tres densidades de siembra (i.e. 5, 10 y 14 pl.m⁻²) con surcos distanciados a 0.70m y orientados en dirección N-S. En el Exp_{ORIENT.SURCO} se evaluaron dos orientaciones (i.e. N-S y E-O) de surcos sembrados a 14 pl. m⁻². En los Exp_{REND1} y Exp_{REND2} se utilizó un diseño completo aleatorizado con dos factores: densidad (10 y 14 pl.m⁻² con surcos distanciados a 0.70m y orientados en dirección N-S) e inclinación (inclinación natural vs no inclinación) con tres repeticiones por tratamiento. En el tratamiento de “no inclinación” las plantas se condujeron en espalderas para evitar que los tallos se inclinen (Fig. 4.2 a y b). El tamaño de las parcelas en los cuatro experimentos fue de 21 m² (6 surcos de 6 m de largo). En estos cuatro experimentos se utilizó el híbrido Paraíso 20; los cultivos fueron sobre sembrados y la densidad objetivo se logro mediante la remoción de las plantas excedentes cuando estas tenían dos hojas verdaderas. Las fechas de siembra fueron el 4 de noviembre, 10 de enero, el 20 de diciembre, 17 de noviembre, para los Exp_{DENS}, Exp_{ORIENT.SURCO}, Exp_{REND1} y el Exp_{REND2} respectivamente.



Figura 4.2. Vista de cultivos de girasol con sus tallos naturalmente inclinados hacia los entresurcos a), y con la inclinación de los tallos inhibida por hilos que funcionan como espaldera b), de cultivos de girasol sembrados a 14 pl m^{-2} . Las flechas en b) muestran la ubicación de los hilos que se colocaron a distintas distancias desde el suelo para conformar la espaldera utilizada en los $\text{Exp}_{\text{REND1}}$ y $\text{Exp}_{\text{REND2}}$.

Mediciones, observaciones y cálculos

Fenología

En los cuatro experimentos se determinaron los siguientes estadios fenológicos: emergencia (E), el comienzo y la finalización de la diferenciación de primordios florales (estadios EF 1.3 y 8, respectivamente, según Marc y Palmer, 1981) mediante el corte y observación con microscopio de 4 ápices por repetición cada 3 días, la aparición del botón floral [BF, se hace visible la inflorescencia rodeada de bracteos inmaduras, R_1 según la escala de Schneiter y Miller (1981)]. Además en los $\text{Exp}_{\text{REND1}}$ y $\text{Exp}_{\text{REND2}}$ se evaluó la antesis media [AM, momento en el que el 50% de las plantas alcanzaron el estadio $R_{5.5}$ según la escala de Schneiter y Miller (1981) y madurez fisiológica (MF), estimada como el momento en que los granos alcanzan un peso estable. Para determinar MF se siguió la dinámica de peso seco del grano (Ploschuk y Hall, 1995) mediante cosechas de cinco granos de la porción intermedia del capítulo de tres plantas de cada parcela elegidas al azar cada 3-4 días. Los granos se secaron en estufa a 70°C durante 48 horas hasta constancia de peso seco. Una rutina del TBL curve (Jandel TBL curve, 1992) fue utilizada para ajustar una regresión bilinear con un punto de corte para la relación entre el peso individual del grano/tiempo para estimar la tasa y duración del periodo de llenado de grano (ver descripción del procedimiento en “*Mediciones y Observaciones*” del Capítulo 2, página 33).

Dinámica de inclinación de tallos

Para caracterizar el efecto de densidad sobre la dinámica de inclinación de tallos (i.e. plantas inclinadas hacia el Oeste, el Este y no inclinadas) en el Exp_{DENS} se evaluó periódicamente el número de plantas inclinadas y su dirección de inclinación (E-O)

desde el día 20 después de la emergencia del cultivo hasta BF, estadio en el cuál cesó el proceso de inclinación de los tallos, mientras que en el Exp_{ORIENT.SURCO} se evaluó únicamente en BF el número de plantas inclinadas. En los tres experimentos el número de plantas evaluadas por tratamiento y repetición fue de 35. Se consideró que una planta estaba inclinada cuando su ápice no era coincidente con el surco de implantación. En lo que sigue, se usa el término “contacto alterno” para referirse a dos plantas adyacentes en el surco de siembra cuyos tallos están inclinados en dirección opuesta, el término “fallo” cuando los tallos de dos plantas adyacentes estaban inclinados hacia la misma dirección y el término “no respondedor” para referirse a las plantas cuyos tallos no se inclinaron.

Biomasa a antesis

En los Exp_{REND1} y Exp_{REND2} y al estadio de antesis media se cosecharon seis plantas contiguas, en competencia perfecta, ubicadas en los surcos centrales de la parcela y al menos medio metro de distancia de su borde de cada repetición para determinar la biomasa aérea a antesis por unidad de superficie. Las plantas se cortaron a nivel de la superficie del suelo y se secaron hasta constancia de peso seco (aire forzado a 70 °C durante 48 horas) para luego pesarlas. La biomasa aérea a antesis por unidad de superficie (B_a , g m⁻²) se calculó como el producto de la biomasa promedio a antesis por planta y la densidad de plantas.

Rendimiento y componentes

En los Exp_{REND1} y Exp_{REND2} y al estadio de antesis se cosecharon cuatro capítulos de plantas en competencia perfecta por repetición para determinar el número de flores por capítulo. Las flores se contaron en 1/8 de capítulo, los valores obtenidos se multiplicaron por ocho para obtener el dato de número de flores por planta. A MF y en ambos experimentos se cosecharon seis capítulos, por repetición, de plantas en competencia perfecta, ubicadas en los surcos centrales de la parcela y al menos medio metro de distancia de su borde o de cosechas previas en la misma parcela, para determinar el rendimiento en aceite y sus componentes. Los capítulos se secaron en estufa a 70 C durante 48 horas y previo a la trilla de los granos se contó el número de granos llenos en 1/8 de sección del capítulo, luego los valores obtenidos se los multiplicó por ocho para obtener el dato de número de granos llenos por planta. Luego, se completó la trilla manual de cada capítulo para obtener el dato de rendimiento en grano por planta. Se consideró el peso de los granos llenos por capítulo como el rendimiento en grano por planta. El peso del grano (P_g , mg grano⁻¹) se determinó en submuestras de 50 granos de la muestra de rendimiento en grano de las plantas cosechadas en cada repetición. La concentración de aceite (C_{aceite} , %) en el grano se determinó por resonancia nuclear magnética (Oxford 4000, Oxford Analytical Instruments, Abingdon, OX, UK) en submuestras de 10 g de la muestra de rendimiento en grano. El rendimiento en aceite por planta se obtuvo a partir del producto entre el rendimiento en grano y la concentración de aceite en el grano. Luego, el rendimiento en aceite (R_{ac} , g m⁻²), número de flores (NFI, m⁻²) y número de granos llenos (NG, m⁻²) por unidad de superficie se calculó como el producto del valor promedio por planta de cada una de estas variables por la densidad.

Análisis estadístico

Para evaluar si los patrones de inclinación de tallos es producto del azar ó de la interacción entre las plantas se utilizó una de las técnicas de re muestreo, las permutaciones. Las permutaciones, al igual que las otras técnicas de re muestreo (i.e. jackknife, validación cruzada y bootstrapping), permiten realizar una simulación por computadora ó computo intensivo para responder a preguntas del análisis de datos (estimar los parámetros de una distribución de datos y realizar pruebas de significancia) sin la necesidad de utilizar modelos teóricos desarrollados de forma analítica (Lossilla Vidal et al., 1994). En las permutaciones la población esta formada por un conjunto de todas las permutaciones de una variable respecto de la otra y las muestras que se obtienen es cada una de las posibles permutaciones. En estos procedimientos, la aleatorización es utilizada para comprobar la hipótesis nula genérica de que una variable no esta relacionada con otra. Por lo tanto, la permutación de los datos conduce al rechazo o no de la hipótesis nula de independencia entre las variables (Lossilla Vidal et al., 1994). En el marco de esta base conceptual se calculó la frecuencia relativa de contactos alternos a 10 y 14 pl.m⁻² observados en el Expdens (i.e. 98 contactos medidos en 100 plantas) como el cociente entre el número de contactos alternos y el número de contactos totales. Para estimar la frecuencia relativa de contactos alternos, asumiendo que el proceso es aleatorio, se permutaron al azar las plantas (n=100) etiquetadas de acuerdo a la dirección de inclinación de los tallos observada en los ExpDENS (i.e. planta no inclinada, inclinada hacia el Oeste y hacia el Este), este procedimiento se repitió 5000 veces para cada tratamiento de densidad. Una vez que se completó cada una de las permutaciones el programa contabilizó el número de contactos alternos y calculó su frecuencia relativa. Luego, con la frecuencia relativa de las 5000 permutaciones el modelo construyó una distribución simulada del número de contactos alternos, y las sintetizó a través de su media y desvío estándar. Finalmente, y para poner a prueba la hipótesis nula de que el número de contactos alternos observada en los Expdens es producto del azar se calculó el valor p como la frecuencia relativa de número de contactos alternos simulados, esperables por azar, que superaba el número de contactos alternos observados.

Para identificar los efectos de la densidad y de la inclinación de tallos sobre el rendimiento y la biomasa a antesis por unidad de superficie se utilizó un modelo lineal mixto REML (residual maximum likelihood) mediante el uso de Infostat (Di Rienzo et al., 2013). Este tipo de aproximación permite trabajar con datos desbalanceados (i.e. en el ExpREND2 los tratamientos de 14 pl.m⁻² tutorados y no tutorados se perdieron por una tormenta). Los efectos fijos fueron la densidad, la inclinación de tallos y su interacción. La combinación de cada densidad x año (i.e. ambiente) se lo consideró como efecto aleatorio. La comparación entre las medias de las variables evaluadas como efectos fijos fue realizada usando el test de Fisher.

Dinámica de inclinación de tallos con mayor grado de detalle

Para documentar a intervalos cortos (10 minutos) el detalle temporal del proceso de inclinación de tallos se armó y puso a punto un sistema de fotografía a intervalos de tiempos cortos y fijos (time-lapse photography). Durante la campaña 2005 (ExpTIME LAPSE) se sembró un surco de 2 m de longitud a alta densidad poblacional (20 pl.m⁻²) con una orientación E-O. Cuatro cámaras (web-cam) se colocaron a lo largo del surco de siembra, fijadas a una estructura que las mantenía a una altura de 1m por arriba el surco.

Cada cámara enfocaba a 6 plantas desde arriba (vista en planta) a lo largo del surco de observación. El registro de imágenes comenzó inmediatamente después de la emergencia de las plantas y continuó hasta que el patrón de inclinación ordenada se estabilizó. Para cuantificar la evolución de la inclinación de tallos y la dinámica del sombreado de cada planta por sus vecinas, se analizaron las fotos registradas a las 9, 11, 13, 15 y 18 horas de cada día, a partir del día octavo después de la emergencia (momento en el que comenzó a observarse el sombreado mutuo entre plantas y la preferencia de orientación hacia el entresurco de los ápices se hizo evidente), continuando durante los quince días siguientes. El tamaño de las fotos fue de 8.4 X 11.4 cm, (escala 1:4). La evolución de la inclinación de tallos se siguió a través del cambio de la posición del ápice y se calculó por diferencia de posición del ápice entre fotos sucesivas. El grado de sombreado de cada planta se estimó como la proporción de área foliar de la misma sombreada por las hojas de las plantas vecinas en cada observación. Estas estimaciones se realizaron a las 9, 11, 13, 15 y 18 horas, luego se utilizaron estos valores para calcular la integral diaria de sombreado por planta. La integral diaria de sombreado se evaluó durante 280 horas a partir del inicio de las mediciones (i.e. cuando las plantas presentaban cuatro hojas verdaderas aparecidas). Este intervalo fue menor que el correspondiente al registro del movimiento de ápice, ya que a partir de las 280 horas la estimación del área de sombreado se hizo muy dificultosa e imprecisa.

Para caracterizar el ambiente luminoso de las plantas en este experimento en términos de la relación R/RL incidente sobre las mismas, se realizaron mediciones sobre 10 plantas con un sensor Skye SKR 100/SKR110 (Skye Instruments, Landrindod Wells, Powys, U.K.). Las mediciones se realizaron al mediodía sobre plantas que estaban inclinadas hacia ambos lados del entresurco. El sensor se posicionó verticalmente sobre el surco, a la altura del ápice de las plantas inclinadas, mirando hacia el N o hacia el S.

Las señales lumínicas y el control del proceso de inclinación de tallos

Para identificar cuál ó cuales son las señales lumínicas que disparaban la inclinación de los tallos se realizó un experimento (Exp_{SEÑAL}) en la campaña 2004. Para ello se sembró un cultivo de girasol a baja densidad (5 pl.m⁻²) con el objetivo de minimizar la influencia de las plantas vecinas sobre el ambiente lumínico del ápice y las hojas de las plantas a tratar. El ambiente lumínico de las hojas más cercanas al ápice de la planta se modificó mediante la utilización de filtros horizontales colocados a aproximadamente 4 cm por arriba del haz de las hojas superiores de la planta (ver fotos en la Fig. 4.7). Estos filtros absorbían o reflejaban la luz solar en distintas longitudes de onda, definiendo tres tratamientos: a) alto R/RL ó control (filtro espectralmente neutro); b) bajo R/RL; y c) bloqueo del azul. Los filtros se colocaron desde los 11 dde (i.e. el primer par de hojas expandidas) hasta los 19 dde. Se evaluó el número de plantas inclinadas por tratamiento (n=10) y se midió el ángulo de inclinación de los tallos con respecto a su posición original (vertical).

Células autómatas

Para evaluar si la inclinación alterna de tallos es producto de un proceso de autoorganización entre las plantas del stand del cultivo se realizó una simulación de la evolución de este proceso mediante el uso de sistemas informáticos. Estos sistemas simulan las conexiones e interacciones entre individuos del conjunto para luego

observar la dinámica emergente y contrastarla con la observada a campo (Moriello, 2001). Las simulaciones están regidas por reglas simples locales, independientemente de cuáles fueron los mecanismos que explican la emergencia de estos patrones, y se ejecutan usando células autómatas (i.e. Juego de la vida de Conway, Gardner, M, 1970). Las reglas que se utilizaron para evaluar si la inclinación de tallos es un sistema autoorganizado fueron: a) En el tiempo $t=0$, todas las plantas están verticales (estado 0) y la población alcanzó algún estado crítico; b) En el tiempo $t=1$, una proporción p de tallos de plantas se separaron de la vertical, y se inclinaron aleatoriamente a la derecha (estado 1) ó a la izquierda (estado -1) (el proceso de inclinación es irreversible, i.e. las plantas pueden cambiar de 0 a -1 ó 1, pero las plantas permanecen en 1 o -1 una vez alcanzados esos estados); y c) A $t \geq 2$, las plantas cambian de estado dependiendo del estado de sus dos vecinas. Las reglas para este último cambio son: i) una planta cambia a -1 si uno de sus vecinos es cero y el otro 1, o ambos vecinos son 1; (ii) una planta cambia a 1 si uno de los vecinos es cero y el otro es -1 o ambos vecinos son -1; (iii) una planta cambia al azar si un vecino es -1 y el otro es 1.

4.3. RESULTADOS

Descripción del patrón de inclinación de tallos: su asociación con la densidad de siembra y la orientación de surcos

La inclinación de tallos (ie. formación de un ángulo agudo, de proporciones variables, entre el tallo y una línea vertical imaginaria perpendicular al centro del surco) se hizo evidente a densidades superiores a las que se utilizan en lotes de producción de girasol ($>5 \text{ pl.m}^{-2}$) (Fig. 4.3a). La proporción de tallos inclinados fue mayor a medida que aumentó la densidad de forma tal que, a 14 pl.m^{-2} y a los 44 días de la emergencia del cultivo, el 90% de los tallos estaban inclinados siguiendo un patrón predominantemente alterno (i.e los tallos de plantas adyacentes se inclinaban en direcciones opuestas) a lo largo del surco de siembra (Fig. 4.1b).

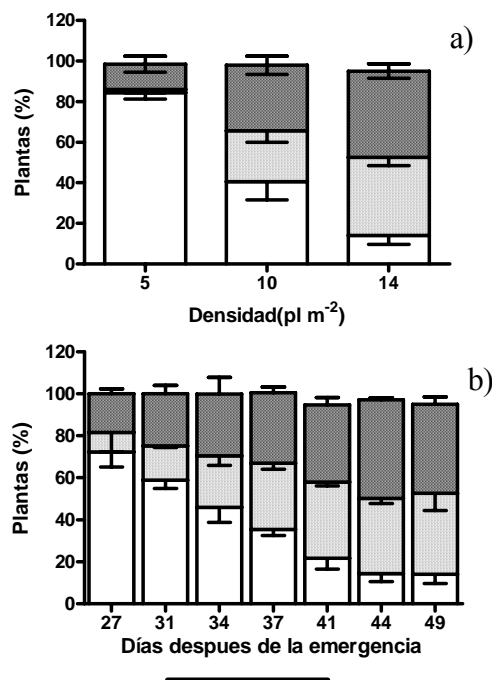


Figura 4.3: Proporción de plantas no inclinadas e inclinadas hacia ambos lados del entresurco (i.e. E y O) en función de la densidad poblacional del cultivo a), y dinámica de la inclinación de tallos entre el día 27 después de la emergencia del cultivo hasta botón floral (a los 49 días de la emergencia) en cultivos sembrados a 14 pl m^{-2} b). Datos del Exp_{DENS}. En la Figuras a y b) las barras representan la proporción de plantas no inclinadas (blancas), inclinadas hacia el oeste (puntos negros gruesos) e inclinadas hacia el este (puntos negros finos). En la Fig. 4.3a los valores graficados corresponden al estadio de botón floral. La línea negra paralela al eje de las X en la Figura b) representa el periodo durante el cual se produjo la diferenciación de primordios florales. Las líneas verticales asociadas a los límites de las secciones de las barras representan \pm un error estándar (n=35 plantas).

La inclinación de tallos en los cultivos sembrados a 14 pl.m^{-2} comenzó a los 15-20 días después de la emergencia del cultivo, antes de que se inicie la diferenciación de flores (i.e. 30-40 días después de la emergencia) (Fig. 4.3b). Al principio, la proporción de tallos inclinados hacia el Oeste fue más alta que hacia el Este. Luego la proporción de tallos inclinados hacia el Este aumentó de forma tal que la proporción de tallos inclinados hacia ambos lados fue similar. Al comenzar la etapa de diferenciación floral (31 días después de la emergencia del cultivo) alrededor del 40% de los tallos ya se habían inclinado. Los tallos continuaron inclinándose hasta unos días después de finalizada esta etapa. La dinámica de inclinación de tallos a 10 pl.m^{-2} (datos no mostrados) fue similar a la descrita para 14 pl.m^{-2} salvo que en este caso la proporción final de tallos inclinados fue menor (Fig. 4.3a). A 14 pl.m^{-2} ($n=100$ plantas) el patrón fue predominantemente alterno ($64 \pm 2.5\%$) con una baja proporción de contactos entre plantas inclinadas hacia el mismo lado ($13 \pm 2.0\%$) y de contactos entre plantas no inclinadas e inclinadas ($23 \pm 2.4\%$) sobre 100 plantas evaluadas, mientras que a 10 pl.m^{-2} ($n=100$ plantas) la proporción de contactos entre plantas no inclinadas y entre no inclinadas e inclinadas ($60 \pm 6\%$) fue mayor que la proporción de plantas inclinadas en forma alterna ($40 \pm 6\%$).

La orientación de los surcos no alteró la tendencia de los tallos a asumir una disposición alterna. En el $\text{Exp}_{\text{ORIENT.SURCO}}$, y a una densidad de 14 pl.m^{-2} , la proporción de tallos inclinados fue $63 \pm 1.5\%$ y $59 \pm 7.3\%$ en las parcelas sembradas con sus surcos orientados en dirección E-O y N-S, respectivamente (nivel de probabilidad de la diferencia entre orientaciones: $p > 0.30$). El contraste entre la frecuencia relativa de contactos alternos registrados en cultivos sembrados a 10 y 14 pl.m^{-2} y la frecuencia relativa de contactos alternos simulados utilizando permutaciones demostró, en las dos densidades ensayadas, que la inclinación alterna no se puede explicar por un proceso al azar ($p < 0.0001$, Fig. 4.4).

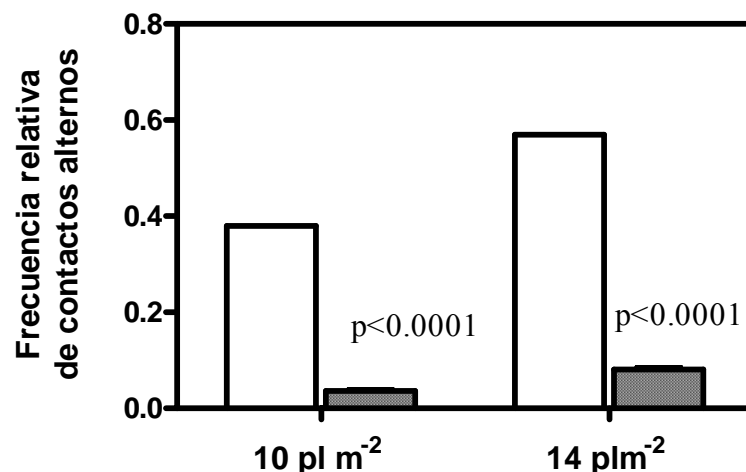


Figura 4.4: Frecuencia relativa del número de contactos alternos medidos (barras blancas) de cultivos de girasol sembrados a 10 y 14 pl m^{-2} del Exp_{DENS} y los estimados mediante el uso de permutaciones asumiendo aleatoriedad del proceso (barras punteadas). Los valores de p asociados a cada par de barras indican la probabilidad de que valores observados y simulados sean estadísticamente indistinguibles.

Dinámica del proceso de inclinación alterna de tallos con mayor grado de detalle

En los experimentos $\text{Exp}_{\text{TIME LAPSE}}$ (i.e. en 23 conjuntos de datos de 18 plantas) y Exp_{dens} (i.e. en cinco conjuntos de datos de 100 plantas para cada una de las densidades (10 y 14 pl.m^{-2}) se siguió el patrón espacial y temporal de inclinación de tallos (Fig. 4.5). Para ilustrar los patrones observados se utilizó, de este importante conjunto de datos, la información proveniente del $\text{Exp}_{\text{TIME LAPSE}}$, porque la técnica utilizada en este experimento permitió analizar con mayor nivel de detalle (intervalos sub-diurnos) el comportamiento de plantas de diverso patrón de respuesta. No obstante, es importante notar que los patrones observados en los experimentos Exp_{dens} , a ambas densidades de siembra y a intervalos diarios fueron totalmente coherentes con los registrados en el $\text{Exp}_{\text{TIME LAPSE}}$ cuando se fijaba la ventana de observación en periodos de 24 horas (datos no mostrados).

tiempo	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23 dde.
planta 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
planta 2	0	0	0	0	0	0	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
planta 3	0	0	0	0	0	0	0	S	S	S	S	S	S	S	S	S
planta 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
planta 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	N	N	N	N	N	N
planta 6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	S	S	S	S	S
planta 7	0	0	0	0	0	0	0	0	S	S	S	S	S	S	S	S
planta 8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
planta 9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	S	S	S	S	S
planta 10	0	0	0	0	0	0	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
planta 11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	S	S	S	S	S	S	S
planta 12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
planta 13	0	0	0	0	0	0	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
planta 14	0	0	0	0	0	0	0	S	S	S	S	S	S	S	S	S
planta 15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	N	N
planta 16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	S	S	S	S	S	S	S
planta 17	0	0	0	0	0	0	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
planta 18	0	0	0	0	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S

Figura 4.5. Dinámica temporo-espacial de la inclinación de tallos en un cultivo de girasol sembrado a 20 pl m^{-2} en surcos orientados E-O desde el día ocho hasta el día 23 después de la emergencia del cultivo del $\text{Exp}_{\text{TIME LAPSE}}$. Las letras indican el sentido de la orientación de los tallos, N (norte), S (sur) y 0 (sin inclinación). Las áreas de convergencia sincrónica (i.e. la dirección de inclinación de las dos plantas vecinas, a la planta ubicada en el centro de la convergencia, es la misma) y asincrónica (i.e. la dirección de las dos plantas vecinas, a la planta ubicada en el centro de la convergencia, es opuesta) de la ola de inclinación se resaltan en color naranja y verde respectivamente.

En el Exp_{TIME LAPSE} la inclinación de tallos se inició a partir de los 14 días posteriores a la emergencia de las plantas, en varios sectores del surco -centros de orden- y en forma independiente (ver el día 14, Fig. 4.5). A partir de cada uno de los centros de orden la inclinación se propagó, con cierto retraso, hacia las plantas adyacentes. A medida que avanzó el proceso de inclinación de tallos se detectaron áreas de convergencia entre las olas de inclinación. En estas áreas se detectaron plantas adyacentes inclinadas hacia el mismo entresurco -fallos-. La ausencia ó presencia de fallos en las áreas de convergencia fue el resultado de la sincronía (ver área coloreada de naranja, Fig. 4.5) o asincronía (ver área coloreada de verde, Fig. 4.5) de las diferentes olas de inclinación. Si la dirección de inclinación de las dos plantas vecinas a la planta ubicada en el centro de la zona de convergencia era la misma, la planta central se inclinó en dirección opuesta a las otras dos. Por el contrario, si la dirección de inclinación de esas dos plantas era opuesta se generó un fallo en el patrón alterno de inclinación.

La dinámica de la posición del ápice y de la integral de sombreado diaria desde el día 18 hasta el día 32 dde (i.e. 0 y 336 horas respectivamente en la Fig. 4.6), calculadas a partir del análisis de los registros fotográficos de las 18 plantas evaluadas en el Exp_{TIME LAPSE}, demostró que existe una asociación entre el sombreado de las plantas objetivo por las hojas de las plantas adyacentes y el comienzo y la progresión de la ola de inclinación. Para ilustrar estos resultados se utilizó un subconjunto de plantas (i.e. plantas 10, 11, 13 y 14, Fig. 4.6) de este experimento, pero es importante notar que los patrones de comportamiento ilustrados se repitieron para el conjunto total de plantas evaluado con los registros fotográficos (ver Figs. A3.1 a A3.3, Anexo 3). Los primeros tallos en inclinarse [respondedores tempranos, (e.g. planta 10 y 13, Fig. 4.6)] correspondieron a las plantas que fueron sombreadas más tempranamente por las hojas de una ó ambas plantas contiguas -sombreado bilateral- a la planta objetivo. En contraposición, los tallos de las plantas que fueron sombreadas más tardíamente [respondedores tardíos, (e.g. planta 11 y 12, Fig. 4.6)] se inclinaron más tardíamente y las que no fueron sombreadas [no respondedor (e.g. planta 15, Fig. 4.6)] no se inclinaron. Los tallos de las plantas que fueron sombreadas por las hojas de las plantas vecinas se desplazaron en un sentido que les permitió reducir el sombreado (plantas 10, 11, 13 y 14 Fig. 4.6). Los tallos que más se inclinaron (ver distancia del ápice a la línea punteada en la Fig. 4.6) fueron los que presentaron una mayor integral de sombreado durante el periodo de observación. No se detectaron cambios en la dirección de crecimiento de los ápices una vez que estos definieron su orientación. Este mismo comportamiento se repitió para el conjunto total de plantas evaluado con los registros fotográficos (n=18, ver registro completo en Figs. A3.1 al A3.3, Anexo 3). Un aspecto llamativo del comportamiento de las plantas fue la nutación del ápice, nótese que la amplitud de dicha oscilación tendió a aumentar una vez que el sombreado se estableció (Fig. 4.6 por ejemplo planta 11 y 12 a partir de las 204 y 288 horas respectivamente).

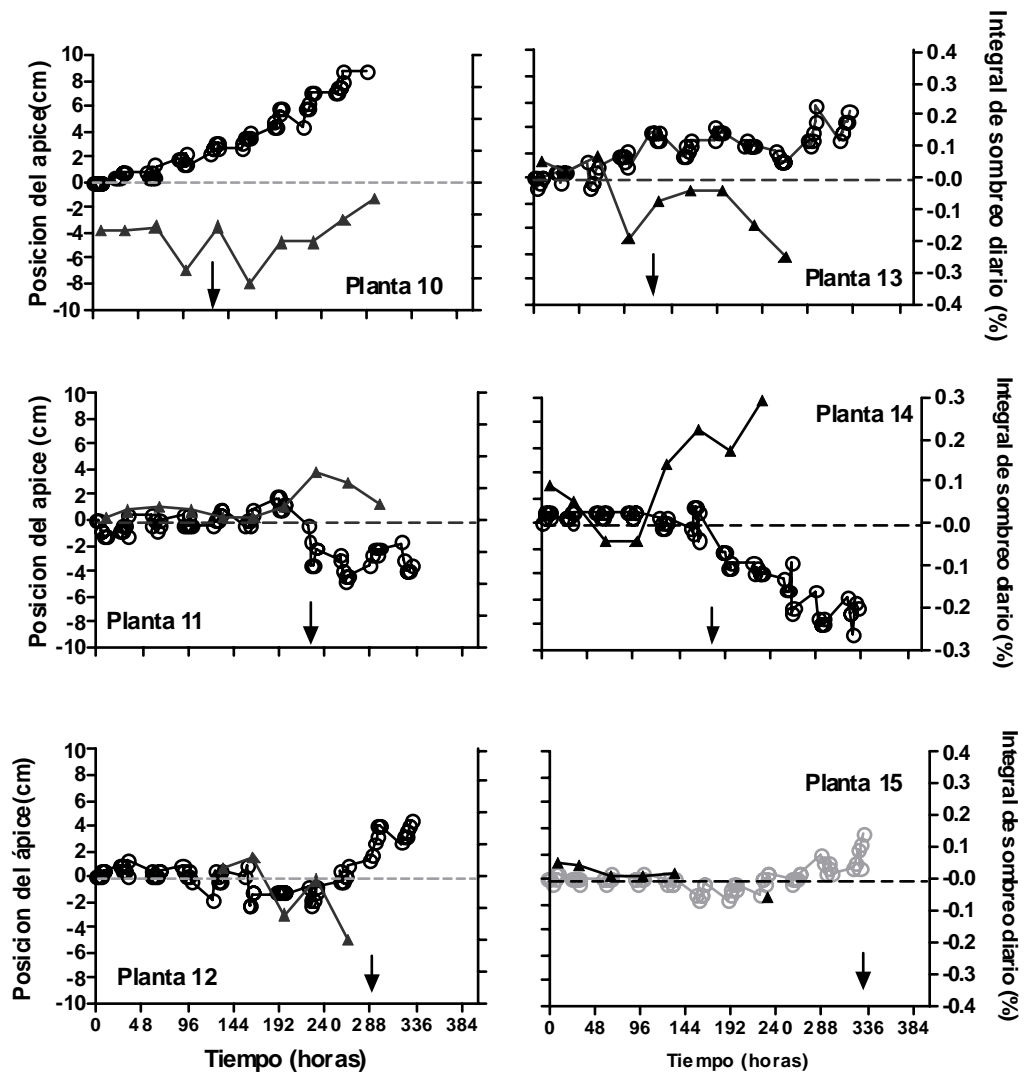


Figura 4.6 Detalle temporal de la dinámica de la posición del ápice (círculo vacío) y de la integral de sombreado diaria (triángulo cerrado) de las plantas 10, 11, 12, 13, 14 y 15 desde el día 18 dde (i.e. cuatro hojas verdaderas aparecidas, hora cero en los gráficos) hasta el día 32 dde (i.e. 336 horas en los gráficos) de plantas cultivadas a 20 pl m^{-2} en el ExpTIME LAPSE (=18). Estas plantas son ejemplos ilustrativos de plantas respondedores tempranos (plantas 10 y 13), respondedores tardíos (plantas 11 y 12) o no respondedores (planta 15). La línea punteada horizontal indica el surco de siembra. Los valores negativos y positivos indican la distancia a la línea del surco del ápice hacia el N (valores positivos) o hacia el S (valores negativos) en cinco momentos del día, y la integral de sombreado diario (como proporción de área foliar total de la planta objetivo) por las plantas vecinas. Las flechas sobre el eje x indican el momento a partir del cual se consideró que la planta se había inclinado (distancia promedio del ápice al surco de un día ≥ 2 cm). La duración del registro de sombreado fue menor al del movimiento de ápice ya que la estimación del área de sombreado se hizo muy difícil e imprecisa después de las 280 horas.

Controles del proceso de inclinación de tallos

La manipulación de la calidad de la radiación incidente sobre las hojas superiores de plantas sembradas a una densidad de 5 pl.m⁻² (es decir, una densidad que no evoca la respuesta de inclinación alterna de tallos) confirmó la efectividad de la señal R/RL en gatillar la inclinación de tallos (Fig. 4.7). La débil respuesta a la luz azul (Fig. 4.7) de este proceso sugiere que los fitocromos, más que los criptocromos, son los fotorreceptores involucrados en este tipo de respuesta.

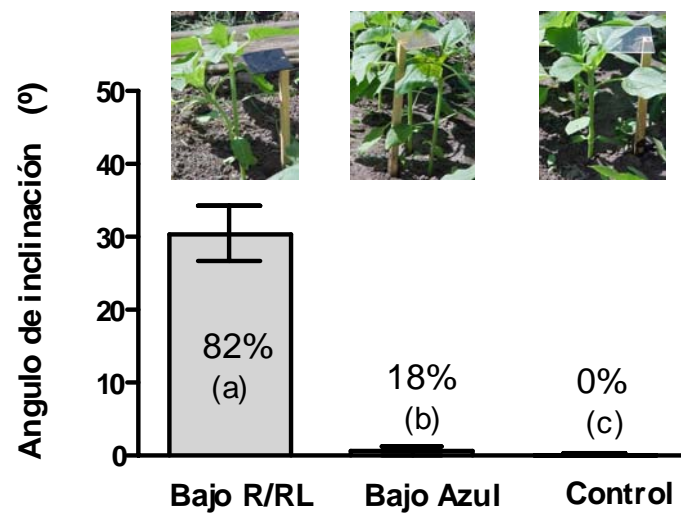


Figura 4.7 Efecto sobre ángulo de inclinación de tallos de girasol de filtros que impusieron baja relación de radiación R/RL (cuantificar), baja radiación azul (cuantificar) o radiación sin alteración de su composición espectral sobre hojas superiores de plantas objetivo sembradas a 5.1 pl.m⁻² en el Exp_{SEÑAL}. Los valores porcentuales que se indican en cada columna corresponden a la proporción de plantas inclinadas (n=10) en cada tratamiento. Las líneas verticales sobre las barras indican \pm un error estándar, n=10. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.001$) entre los tratamientos de calidad de luz.

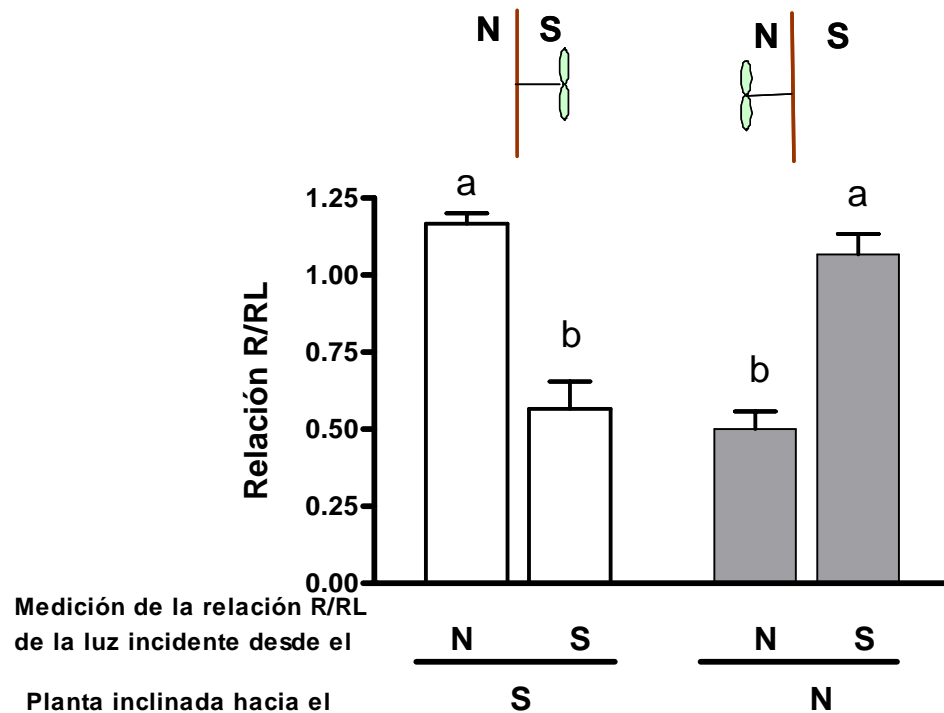


Figura 4.8 La inclinación de una planta genera la señal inductora de inclinación de la planta contigua de cultivos de girasol sembrados a 20 pl m^{-2} del $\text{Exp}_{\text{TIME LAPSE}}$. Cuando una planta se inclina hacia el S (barras blancas) genera una alta relación R/RL hacia el N y una baja relación R/RL hacia el S. Cuando una planta se inclina hacia el N (barras grises) genera una alta relación R/RL hacia el S y una baja relación R/RL hacia el N. El sensor fue posicionado verticalmente sobre el surco, a la altura del ápice de las plantas, mirando hacia el N o hacia el S, según se indica. Las líneas verticales sobre las barras indican \pm un error estándar ($n=10$). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.01$) entre los flujos de radiación.

A pesar de la precisión en el establecimiento del cultivo se generan pequeñas diferencias en el tamaño de algunas plantas. El proceso de inclinación se inició cuando las hojas de una planta de altura ligeramente mayor sombreó a las hojas de la planta vecina. Este sombreado asimétrico (dado que es poco probable que sea exactamente igual del lado N que del lado S) generó sobre la planta vecina la señal inductora de inclinación hacia el entresurco, es decir hacia una alta relación R/RL. Con frecuencia, la planta que iniciaba el proceso se inclinaba hacia el N (es decir, hacia donde la irradiación es mayor) (Fig. 4.5).

Una vez que la planta sombreó a su vecina produce la inclinación de su tallo, la señal se empieza a propagar en la hilera. En efecto, si la primera vecina se inclina hacia el S genera una alta relación R/RL hacia el N y una baja relación R/RL hacia el S (Fig. 4.8). Como consecuencia, la segunda vecina se inclina hacia el N. Cuando la segunda vecina se inclina hacia el N, genera una alta relación R/RL hacia el S y una baja relación R/RL hacia el N (Fig. 4.8). Esto da la señal para la inclinación de la tercera vecina hacia el S, y así sucesivamente.

Efecto de la inclinación de tallos sobre el rendimiento y sus componentes

Condiciones de crecimiento

La Tabla 4.1 sintetiza el patrón estacional que mostraron las variables ambientales en los $\text{Exp}_{\text{REND1}}$ y $\text{Exp}_{\text{REND2}}$. Hubo variaciones en precipitaciones entre los dos años (datos no mostrados), pero sus eventuales efectos fueron obviados por el riego por goteo en ambos experimentos. Los cultivos de los dos experimentos estuvieron expuestos durante el periodo de S-A y durante A-MF a un régimen térmico similar. Sin embargo, no sucedió lo mismo para el periodo de antesis. La temperatura mínima (+ 10%) y en particular la temperatura máxima (+ 16%) fueron más altas en el $\text{Exp}_{\text{REND1}}$ que en el $\text{Exp}_{\text{REND2}}$. La radiación incidente para el periodo de antesis fue sustancialmente inferior (- 37%) en el $\text{Exp}_{\text{REND2}}$ comparado con el $\text{Exp}_{\text{REND1}}$, mientras que durante el periodo de llenado de grano la radiación incidente fue superior en un 25% en el $\text{Exp}_{\text{REND1}}$. La duración del periodo vegetativo (emergencia-primer antesis) fue menor en el $\text{Exp}_{\text{REND2}}$ (57días) que en el $\text{Exp}_{\text{REND1}}$ (54 días). La duración del periodo de llenado de grano fue similar en los dos Exps ($\approx 30\text{-}35$ días).

Tabla 4.1: Datos meteorológicos promedio para las diferentes fases de desarrollo de los $\text{Exp}_{\text{REND1}}$ y $\text{Exp}_{\text{REND2}}$. La fase de desarrollo de antesis (A) representa un intervalo de 15 días centrado alrededor de R5.5 (según la escala de Schneiter y Miller, 1981). Valores medias diarias para fotoperíodo (Fotop.), temperatura mínima (Tmín.), temperatura máxima (Tmáx.) y radiación incidente (R.).

	Fases de desarrollo del cultivo	Fotop (horas)	Tmín (° C)	Tmáx (° C)	Rad (Mj m ⁻²)
Exp_{REND1} (2004/05) Fecha de siembra (20 de diciembre)	S-A	15.2	20.6	30.4	20.9
	A	15.1	23.0	32.1	17.1
	A-MF	14.49	20.0	28.9	17.2
Exp_{REND2} (2005/06) Fecha de siembra (17 de noviembre)	S-A	15.6	20.0	29.8	22.7
	A	15.1	21.0	27.4	11.0
	A-MF	14.9	20.7	31.0	23.0

Biomasa a antesis y rendimiento y sus componentes

La inclinación de tallos tuvo efectos significativos ($p \leq 0.05$) sobre el rendimiento en aceite por unidad de superficie y el número de granos llenos y el peso unitario de los granos, mientras que la interacción densidad por inclinación no fue significativa (Tabla 4.2). La inclinación de tallos aumentó en forma significativa el rendimiento en aceite por unidad de superficie respecto de los cultivos tutorados. La inclinación de tallos afectó en forma significativa el número de granos llenos y el peso promedio del grano (Tabla 4.3). A pesar de que las densidades utilizadas en esto experimentos fueron altas y en la zona de respuesta del rendimiento a la densidad declinante (ver Fig. 2. 7a) y que en el Exp_{REND2} se perdieron las parcelas de alta densidad antes de cosecha (lo que redujo el poder de discriminación del test estadístico utilizado) es importante notar que la significancia de los efectos de densidad sobre el rendimiento en aceite y número de granos llenos fueron significativos a un nivel de $p < 0.06$ (Tabla 4.2) y que la densidad explicó una mayor proporción de la varianza no-error para rendimiento en aceite, número de flores y peso del grano que el factor inclinación.

Tabla 4.2. Tabla resumen de los resultados de análisis REML para los dos Exp_{REND}. Los factores fijos fueron densidad, inclinación v. tutorado y la interacción densidad x inclinación de tallos y el aleatorio, año. Los valores en las celdas son valores F, niveles de significancia y (entre paréntesis) el % de la varianza no-error explicado por cada factor fijo o por la interacción entre factores fijos. Ba, biomasa a antesis; Rac, rendimiento en aceite; NFl, número de flores; NG, número de granos llenos; Pg, peso de grano; C_{aceite}, concentración de aceite.

Factores fijos	F					
	Ba	Rac	NFl	NG	P _{grano}	C _{aceite}
<i>Densidad</i>	0.43 NS (27)	273.72 NS[1] (90)	2.60 NS (52)	1.77 NS[1] (16)	19.87 NS (67)	0.146 NS (11)
<i>Inclinación</i>	0.18 NS (11.2)	28.25*** (9)	1.59 NS (32)	5.04 * (45)	8.41** (28)	0.05 NS (9)
<i>Dens x Incl.</i>	1,00 NS (62)	0.40 NS (1)	0.83 NS (16.5)	3.43 NS (30.5)	0.92 NS (5)	0.43 NS (80)

$p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***). [1]) significativo a un $p \leq 0.06$

Tabla 4.3. Media \pm el error estándar de los factores fijos (densidad e inclinación) del análisis REML para los dos Exp_{REND} . para la biomasa a antesis (Ba); rendimiento en aceite (Rac.), número de flores (NFI); número de granos llenos (NG) y peso de grano (Pg) y concentración de aceite (C_{aceite}). Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada sección de “Densidad” y “Inclinación” indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los elementos de la sección.

Tratamientos	Ba.	Rac.	NFI	NG	Pg	C_{aceite}
Densidad						
10 plm⁻²	797,7 \pm 376,42 (a)	129,8 \pm 6,10 (a)	11844 \pm 1545 (a)	9473 \pm 1629 (a)	26,7 \pm 1,26 (a)	51,4 \pm 0,27 (a)
14 plm⁻²	1194,9 \pm 537,09 (a)	227,8 \pm 7,61 (b)	16151 \pm 2176 (a)	13244 \pm 2322 (a)	33,6 \pm 1,78 (a)	51,3 \pm 0,37 (a)
Inclinación						
Inclinación natural	1019,1 \pm 327,96 (a)	200,6 \pm 2,94 (a)	13609 \pm 1346 (a)	11860 \pm 1436 (a)	32,9 \pm 1,54 (a)	51,4 \pm 0,17 (a)
No inclinadas	973,5 \pm 333,54 (a)	156,9 \pm 8,70 (b)	14385 \pm 1391 (a)	10856 \pm 1435 (b)	27,4 \pm 1,54 (b)	51,3 \pm 0,43 (a)

Células autómatas

En la Fig. 4.9 a y b se ilustran los resultados de una simulación de la propagación de inclinación de tallos modelados utilizando reglas simples (ver Materiales y Métodos), con dos proporciones (pr) de plantas inclinadas al inicio de la simulación (en $t=1$ los pr se fijaron en 0.05 y 0.1). La elección de estos valores iniciales de pr busca reflejar que el inicio [i.e. 14 y 15-20 días después de la emergencia del cultivo a 20 (Exp_{TIME_LAPSE}) y 14 plm⁻² (Exp_{DENS}) respectivamente] y la intensidad (ver Fig. 4.3a) con la se produce el proceso de inclinación con la densidad de siembra (es decir, $pr = 0.05$ sería lo esperable a una menor densidad, y $pr 0.1$ sería lo esperable a mayor densidad). Los resultados de las simulaciones reprodujeron, en forma cualitativa, el patrón de propagación observado en los estudios experimentales. La inclinación se propagó a partir de los centros de orden (primeras plantas en inclinarse) siguiendo un patrón de inclinación de tallos alterno, todas las plantas se inclinaron en un menor tiempo a la densidad más alta ($pr=0.1$) comparada con la densidad mas baja ($pr=0.05$), y el ejercicio simuló también la aparición de fallos a la densidad más alta (es decir, $pr=0.1$) (Fig. 4.9).

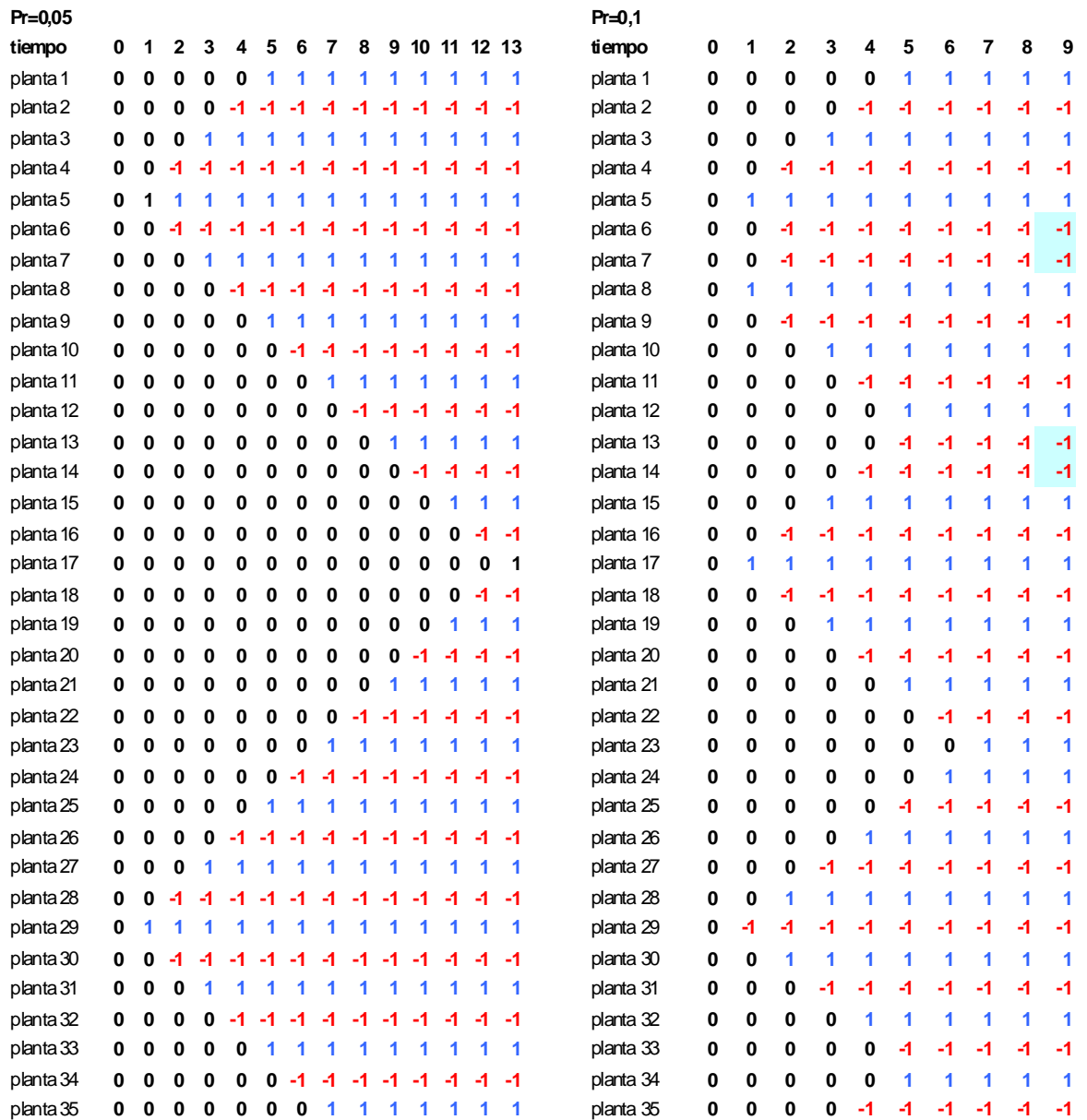


Figura 4.9 Dinámica espacio – temporal de la inclinación tallos simulada con el modelo de células autómatas del Juego de la Vida (GOL) de Conway (1970) con distintas proporciones inicial de plantas inclinadas (pr=0.05 y 0.1). La distinta proporción inicial de plantas inclinadas buscan ilustrar las consecuencias de dos densidades sobre el inicio de este fenómeno [pr=0.05 (menor densidad) y 0.1 (mayor densidad) a) y b) respectivamente]. Al tiempo t=0 los tallos de todas las plantas están verticales (estado 0, símbolos negros) y la población alcanza un estado crítico. En el tiempo t=1, una proporción de pr plantas en la población se desplaza de la vertical; estas plantas se inclinan al azar hacia la derecha (estado 1, azul) o a la izquierda (estado -1, rojo). Al t ≥ 2, las plantas cambian de estado dependiendo del estado de sus dos vecinas. Las reglas para este cambio son: i) un planta cambia a -1 si uno de sus vecinos es cero y el otro 1, o ambos vecinos son 1; (ii) una planta cambia a 1 si uno de los vecinos es cero y el otro es -1 o ambos vecinos son -1; (iii) una planta cambia a 1 si un vecino es 0 y si el otro es -1 o ambos vecinos son -1; (iii) una planta cambia al azar si un vecino es -1 y el otro es 1. Los puntos de inconsistencia (1,1,-1 o -1,-1,1) se indican en verde.

4.4. DISCUSIÓN

Las descripciones y cuantificaciones detalladas de la dinámica (inicio y propagación) del proceso de inclinación de tallos en cultivos densos de girasol sembrados en surcos, y la identificación de la naturaleza de la señal que gatilla el mismo, conforman la caracterización de un proceso hasta ahora no descrito en la bibliografía. Los resultados demuestran que el aumento de la densidad por encima de los 5.1 pl.m^{-2} (Fig. 4.3. a), produce un aumento gradual de la proporción de tallos que modificaron su dirección de crecimiento de erectos a inclinados, generando un patrón de ordenamiento de los tallos fácilmente reconocible en stands de densidades mayor ó igual 10 pl.m^{-2} una vez que el cultivo llegó al estadio de botón floral (Fig. 4.3a). Ese patrón de ordenamiento posicional de los tallos fue predominantemente alterno con una baja proporción de plantas no inclinadas y de fallos (i.e dos plantas adyacentes inclinadas hacia el mismo entresurco) (Figs.4.1 y 4.4).

Los resultados también demuestran que la inclinación alterna de tallos es consecuencia de la interacción temprana entre las plantas en el surco de siembra y que el proceso se va acentuando con el tiempo (Fig. 4.3b). Además, el contraste entre las frecuencias relativas de contactos alternos observados y simulados utilizando permutaciones reveló que el proceso no fue producto del azar (Fig. 4.4.). El estudio de la dinámica de inclinación de los tallos (i.e. experimentos de time-lapse, Fig. 4.5 y 4.6) y el estudio de las señales lumínicas en planta (Fig. 4.8) permitieron la identificación de las señales involucradas en la interacción entre las plantas en el stand del cultivo. El sombreo mutuo entre plantas adyacentes en el surco de siembra y el escalonamiento temporal de dicho sombreo a lo largo del periodo (desde las primeras etapas de desarrollo del cultivo hasta botón floral, Fig. 4.3.b) de inclinación de tallos produjo el inicio y la propagación del proceso de inclinación de tallos. La proximidad entre las plantas en sitios particulares (centros de orden) del surco de siembra determinó que el sombreo temprano de las hojas superiores de una planta por las hojas de sus vecinas, fuese la condición necesaria y suficiente para que la señal generada disparara la orientación de la posición de las plantas vecinas y pusiera en marcha la propagación de esa estructura a lo largo del surco de implantación. El patrón de inclinación alterna de los tallos en buena parte del surco de siembra tuvo su origen en que el inicio del sombreo mutuo entre plantas vecinas de un mismo cultivo fue escalonado en el tiempo [i.e. respondedores tempranos (e.g. plantas 10 y 13), tardíos (e.g. plantas 9 y 15), y no respondedores (e.g. planta 3)] y espacialmente desuniforme. La interacción entre las plantas en los centros de orden a lo largo del surco de siembra generó olas de organización que se propagaron a otras partes del surco que finalmente convergieron. Los experimentos de time-lapse permitieron identificar que en esos puntos de convergencia se originaron los fallos (i.e. dos plantas contiguas con similar dirección de inclinación) al patrón generalizado de inclinación alterna y que los mismos se produjeron cuando convergieron en ese punto del surco dos olas de patrón asincrónico (Fig. 4.5 y Fig. 4.6 plantas 11, 12 y 13). Una menor duración del periodo de sombreo en los no respondedores comparada con las respondedoras (ver ejemplos en Fig.4.6 y Anexo 2) sugiere un valor umbral mínimo de la señal que debe ser superado para que se produzca la inclinación de tallos.

La demostración de los cambios en la calidad de la radiación a la que se hallan expuestas las plantas (Fig. 4.8), y los resultados de la manipulación de la calidad de la luz incidente sobre las hojas superiores de las plantas (Fig. 4.7) llevaron a la

confirmación de que la señal que generó la inclinación alterna de las plantas fue una de baja relación R/RL. Existe una gran cantidad de trabajos que demuestran una respuesta en el cambio de dirección de crecimiento de tallos de-etiolados (Shuttleworth et al., 1977, Franssen, et al., 1981) y de tallos jóvenes de girasol (Gruszecki, et. al., 2002) a la dirección de la luz azul y una baja respuesta a la luz roja. Sin embargo, en los stands de cultivos y durante las primeras etapas de desarrollo de las plantas el gradiente de la luz azul depende del ángulo solar más que de la presencia de los vecinos (Maddonni et al., 2002) y el grado con el que se reduce la relación R/RL se correlaciona con la proximidad de la vegetación circundante (Ballare, et al., 1987). El hecho de que la orientación hacia los entresurco de las hojas de plantas en canopeos de maíz (Maddonni et al., 2002) y en menor medida la orientación del crecimiento de tallos de plantas de pepino hacia los sectores ó áreas del canopeo libres de vegetación (Ballare et al., 1995) se producen debido al RL reflejado por el canopeo refuerza los resultados obtenidos en estos experimentos

Tomados en su conjunto estos resultados sugieren que la inclinación alternada de tallos constituye una variante, hasta ahora desconocida, del síndrome de escape del sombreado. Las respuestas morfológicas (elongación de entrenudos, Holmes y Smith, 1977; Morgan y Smith, 1978, 1981; Casal et al., 1986, orientación espacial temprana de hojas, Ballaré et al., 1988, Maddonni et al., 2002) descriptas hasta el presente se producen en respuesta a un cambio impuesto al sistema por un factor de orden externo (e.g. un aumento de la densidad, la presencia de sectores libres de vegetación etc.) más que una propiedad intrínseca de ese sistema. Así por ejemplo, un aumento en la densidad genera un cambio en la calidad de la luz de canopeo y debido a ello se produce por ejemplo, un aumento de la longitud de los entrenudos. En contraposición, la inclinación alterna de tallos es consecuencia de la interacción (i.e. la transmisión de la señal se produce entre las plantas) entre los individuos en el stand del cultivo y no es el producto de un cambio impuesto al cultivo en su conjunto (i.e. el aumento de la densidad modifica el ambiente lumínico del canopeo y debido a ello las plantas en su conjunto presentan una mayor elongación de sus entrenudos). También, es importante destacar que la inclinación alterna de tallos se distingue claramente del heliotropismo proceso que ha sido ampliamente descrito en el girasol (Shell et al., 1974; Shell y Lang, 1976; Lang y Begg, 1979). El heliotropismo es un proceso dinámico en el que alguno (i.e. hojas y capítulos en girasol) ó todos los tejidos aéreos de un individuo cambian continuamente su orientación a lo largo del día, describiendo una orbita que sigue el movimiento constante del sol. Este proceso está acompañado por una reorientación nocturna, debido a la cual los órganos vuelven a su posición original a la mañana siguiente (Vandenbrink, et al., 2014). En contraposición, la inclinación de tallos debe considerarse como un fenómeno de fototropismo, debido a que es un proceso irreversible (ver evolución del ángulo de inclinación de los tallos, Fig. 4.6) en respuesta a una señal unilateral de luz (i.e. gradiente de R/RL, Fig.s 4.7 y 4.8).

El estudio de los efectos de la inclinación de tallos sobre el rendimiento y sus componentes en cultivos de girasol sembrados a alta densidad (10 a 14 pl.m⁻²) permitió constatar que la misma también aumentó la productividad del canopeo (Tabla 4.2 y texto relacionado). La ausencia de diferencias significativas en el número de flores entre los cultivos con sus tallos con inclinación natural y tutorados, y el mayor número de frutos cuajados y del peso de grano que se registraron en los cultivos con inclinación

natural pone en evidencia que la inclinación de tallos relajaría la competencia por la luz durante los periodos de cuaje de los granos y del llenado de los mismos.

La descripción e identificación de los procesos que originan la inclinación alterna de tallos y, la coherencia entre los estudios experimentales y las simulaciones realizadas con las células autómatas demostraron que la inclinación alterna de tallos es un proceso de autoorganización de las plantas en el surco de siembra, que ocasionan un cambio en el patrón de ordenamiento de los tallos, que se manifiesta en un orden jerárquico superior (el stand del cultivo). En los estudios experimentales se demostró que la inclinación alterna de tallos presenta características en común con los sistemas autoorganizados. La interacción entre los individuos del stand del cultivo generó un nuevo patrón de ordenamiento de tallos que se hizo evidente sólo en un determinado rango de densidades, y a que el inicio y la propagación de la señal de inclinación se originó en forma local debido al sombreado mutuo entre las plantas en el surco de siembra. Queda claro que en esa interacción entre plantas vecinas la condición necesaria para disparar y propagar el efecto “de inclinación” es que una planta de cada par de vecinas sombree a su vecina. La circunstancia de que unas pocas reglas sencillas de aplicación localizada a las plantas en el stand del cultivo con células autómatas simularon en forma cualitativa el patrón observado en los estudios experimentales reforzó la noción de que la inclinación alterna de tallos es un proceso de autoorganización de las plantas en el stand del cultivo (Fig. 4.9). En la bibliografía, existe un sólo ejemplo de autoorganización en plantas, la formación de anillos en *Poa bulbosa* (Sheffer et al., 2007). La mayor parte de los ejemplos provienen de los insectos sociales y en una gran cantidad de esos ejemplos se reconoce al movimiento como el proceso que explica la emergencia del nuevo patrón. Si bien las plantas no se desplazan, existen numerosos ejemplos en la bibliografía sobre el movimiento de diferentes estructuras de la plantas en respuesta a diferentes señales del ambiente. Probablemente, la falta de ejemplos en las plantas esté asociado a la dificultad del ojo humano en percibir el movimiento de la plantas (Trewavas, 2009). La utilización cada vez mas frecuente de registros “*time lapse*” como el utilizado en este capítulo probadamente permitirá en el futuro identificar nuevos comportamientos que involucran procesos difíciles de detectar por el ojo humano.

Resumiendo, los experimentos realizados permitieron lograr los objetivos planteados en la Introducción de este capítulo respecto de: i) explorar la asociación entre la estructura de canopeo (densidad y orientación de surcos) y la inclinación alterna de tallos; ii) identificar cuál es la naturaleza de la señal que dispara dicho proceso y resolver cómo y qué determina el ordenamiento posterior de las plantas en el surco; iii) determinar si la inclinación de tallos puede ser considerado como un proceso de autoorganización del conjunto de individuos que integran el stand; y iv) evaluar los efectos de la inclinación de tallos sobre el rendimiento en grano y sus componentes. Los experimentos a nivel de cultivo y planta, y las simulaciones utilizando, permutaciones y juegos reglamentados permitieron realizar una descripción detallada del proceso de inclinación alterna de tallos, al menos a las densidades poblacionales para las cuales este tipo de organización es la predominante, y se demostró que las señales lumínicas pueden ser percibidas y transmitidas entre las plantas a lo largo del surco de siembra. Los experimentos efectuados también permitieron establecer el papel de las hojas sombreadas como sitio de detección de la señal producida por las plantas vecinas, y permitieron identificar el cambio de la relación R/RL como desencadenante de la

respuesta, desechando la otra señal candidata (reducción del flujo en el azul). Por último, la exploración de las relaciones entre la inclinación alterna de tallos y el rendimiento puso en evidencia que la inclinación de tallos relajaría la competencia por la luz durante los periodos de cuaje de los granos y del llenado de los mismos. Estos resultados sugieren que la inclinación de tallos debería ser considerado como un atributo a ser utilizado en un plan de mejoramiento cuyo objetivo es aumentar el rendimiento potencial vía una mayor tolerancia a la densidad. Sin embargo, en el futuro sería importante identificar si la inclinación de tallos aumenta la sensibilidad al vuelco de las raíces.

En el siguiente capítulo se describen experimentos dirigidos a explorar otras respuestas a la densidad a nivel de órgano y de planta. En él, se presentan los resultados correspondientes a: i) los cambios en la morfología de los tallos (longitud y peso de entrenudos, diámetro de tallos e inclinación de tallos) en respuesta al aumento de la densidad, ii) la conexión entre los cambios morfológicos y la producción de biomasa y partición entre las distintas estructuras de la planta, particularmente hacia la inflorescencia y iii) la variabilidad intraespecífica para los caracteres identificados en el punto iv) y su posible asociación con una sensibilidad diferencial a la calidad de la luz (R/RL).

CAPÍTULO 5

Bases fisiológicas y atributos fenotípicos que afectan la tolerancia a alta densidad: variabilidad intraespecífica

5.1 INTRODUCCIÓN

Comprender y explotar la variabilidad existente para las respuestas a la densidad en el cultivo de girasol puede constituir una vía para lograr cultivares de girasol intrínsecamente superiores en términos de rendimiento. Esta vía ha sido explotada con éxito por los mejoradores de maíz en los últimos 20 años (Troyer y Rosenbrook, 1983, Tollenaar y Wu, 1999; Tollenaar y Lee, 2002). En esta especie, el análisis “a posteriori” de los cambios fisiológicos producidos por el mejoramiento vegetal, mediante el uso de híbridos de distinto momento de liberación al mercado, permitió determinar que el aumento del rendimiento en el maíz estaba asociado a una mayor tolerancia a la alta densidad de los cultivares modernos (Tollenaar y Lee, 2002).

Los fisiólogos de planta durante la última década han sostenido que el impacto en alterar la fotofisiología de las plantas en especies cultivadas podría incrementar su rendimiento. Sin embargo, el soporte experimental que da sustento a este tipo de argumentos, no existe o, en el mejor de los casos, es limitado (Ballare, 1994). En este sentido, Boccalandro et al. (2003) lograron demostrar la conexión entre la capacidad de detección de plantas vecinas y el rendimiento en plantas transgénicas de papa (*Solanum tuberosum*) que expresan una mayor actividad a nivel del fitocromo B (*PHYB*) debido a la sobre expresión ectópica del transgen *PHYB* de *Arabidopsis*. El aumento en la expresión del *PHYB* no sólo alteró la habilidad de las plantas para responder a las señales de luz, sino que además modificó el ambiente de luz en sí mismo (i.e. cobertura del entresurco y proporción de radiación interceptada por el estrato superior de hojas). Esta combinación resultó en un aumento en el número de tubérculos y de la fotosíntesis del canopeo en el cultivo a alta densidad de los sobre-expresantes de *PHYB*. Identificar la asociación entre la respuesta del rendimiento a la densidad y la capacidad de las plantas en detectar a sus vecinas en cultivos de girasol y la posterior identificación de variabilidad intraespecífica para este tipo de asociaciones podría llevar, en el futuro, al desarrollo de cultivares que aumenten su rendimiento a una densidad superior a la utilizada en la actualidad en lotes de producción comercial (i.e. 5.1 pl.m⁻²). En el segundo capítulo de esta tesis se demostró el aumento sostenido del rendimiento en todo el rango de densidades (de 2 a 14 pl.m⁻²) explorado, en canopeos uniformes con surcos distanciados a 0.70m. Ello se asoció a una alta plasticidad del número de flores, una baja a casi nula plasticidad del cuaje de los granos y una plasticidad moderada del peso del grano. El análisis de los subcomponentes del número de granos llenos (i.e. número de flores y porcentaje de cuaje) puso en evidencia la mayor importancia relativa del número de flores comparado con el porcentaje de cuaje como determinante del número de granos llenos. El 70% de la variación del número de granos llenos en respuesta a la densidad fue explicada por la variación del número de flores mientras que el porcentaje de cuaje explicó el 30% de la variación residual (Tabla 2.2, Capítulo 2). La formación de las flores en el cultivo de girasol se produce en las primeras etapas de desarrollo del cultivo (\cong 20-30 días después de la emergencia), en forma simultánea con el crecimiento de los entrenudos, hojas y raíces, y depende fuertemente de la provisión de fotoasimilados (Cantagallo et al., 2004). Es probable que un aumento en la densidad de plantas modifique la proporción de biomasa invertida en tallo (i.e. entrenudos de mayor longitud y peso) a expensas de otros órganos de la planta (i.e. número de flores, biomasa de raíces). Existen numerosos trabajos en la bibliografía que describen la asociación entre los cambios en la relación R/RL, inducida por la densidad y los cambios en la partición de biomasa entre las estructuras vegetativas y reproductivas (por ejemplo, Holmes y Smith, 1977; Morgan y Smith, 1978, 1981; Casal et al., 1986 y

referencias allí citadas). En este sentido, en plantas de girasol que crecieron bajo luz solar y con una reducción localizada de la relación R/RL a nivel del tallo, la longitud de entrenudos y la biomasa de tallo aumentaron, mientras que el número de granos llenos por planta disminuyó (Libenson et al., 2002). Estos autores sugieren la existencia de cierta variabilidad intraespecífica en este cultivo para tolerancia a alta densidad poblacional asociada a una partición diferencial de biomasa hacia el grano. Si existiese variabilidad entre cultivares para longitud de entrenudos, y si la misma fuera la resultante de una sensibilidad diferencial a los cambios en el ambiente lumínico del canopeo, es probable que exista también variabilidad para el rendimiento por planta en respuesta a la densidad. Por otra parte, y de resultar positiva la afirmación realizada previamente, la longitud del ó de los entrenudos que están creciendo durante la diferenciación de primordios florales podría constituirse en un carácter potencialmente útil para discriminar híbridos o líneas con diferente sensibilidad al aumento de la densidad.

Los cambios en la partición de biomasa entre la biomasa de tallo y el número de granos llenos hallados en plantas aisladas de girasol por Libenson et al. (2002) pueden no expresarse a nivel de cultivo. Cambios en otros atributos morfológicos (i.e. inclinación de tallos, ver Capítulo 4 de esta Tesis) ó fisiológicos, algunos de ellos propios del cambio de escala (planta vs. canopeo), pueden ocasionar un aumento en la producción de biomasa. En el capítulo 4 de esta tesis se demostró que la inclinación de tallos disminuye ($\cong 20\%$) los efectos negativos de la densidad sobre el rendimiento en grano por planta. La inclinación de tallos entonces podría neutralizar, al menos en parte, los posibles efectos negativos de una mayor elongación de entrenudos sobre el rendimiento de las plantas (Libenson et al., 2002). En adición a lo anterior, un aumento en la tasa de crecimiento del tallo en plantas cultivadas a alta densidad puede aumentar la tasa de fotosíntesis del canopeo debido a una mejor distribución de la luz en el canopeo ó debido a un incremento en la actividad de los destinos (Ballare et al., 1991; Bocalandro et al., 2003).

En los experimentos cuyos resultados se informan en este capítulo se evaluaron los cambios en la morfología de las plantas de girasol en respuesta a la densidad utilizando como marco conceptual de referencia la noción que los factores que los originan no sólo tienen que ver con la oferta de recursos (luz, agua y nutrientes) del ambiente, sino también con la capacidad que tienen las plantas de obtener información acerca del ambiente que los rodea. En este tipo de aproximación, el flujo de recursos está modulado por el flujo de información a través de sistemas específicos de adquisición (en este caso, fotorreceptores) de la misma. El valor analítico de los modelos de competencia [i.e. las plantas crecen en periodo de tiempo arbitrario a una tasa que es directamente proporcional a la captura de los recursos del ambiente (Ballaré, 1994)] es limitado sobre todo cuando se quiere determinar más específicamente, como es el caso de este estudio, cuáles son los caracteres fisiológicos ó la variación genética que determina la habilidad competitiva.

Guiado por las nociones expuestas arriba los objetivos de este capítulo fueron : i) estudiar los cambios morfológicos de los tallos (longitud y peso de entrenudos [especialmente los entrenudos que se alargan durante el periodo de diferenciación floral], y la altura de las plantas a estrella visible y antesis) que se producen en respuesta a variaciones en la densidad, ii) fortalecer la comprensión actual de las conexiones entre

estos cambios y la producción de biomasa y su partición entre las distintas estructuras de la planta, particularmente hacia la inflorescencia, iii) explorar la variabilidad intraespecífica para las respuestas morfológicas evaluadas en este capítulo y para la inclinación de tallos y su eventual asociación con el número de flores por planta y el rendimiento en aceite por planta, y iv) determinar si la variabilidad intraespecífica en respuestas morfológicas está asociada a una sensibilidad diferencial a la calidad de la luz (R/RL) percibida por las plantas.

En el contexto de lo dicho precedentemente se hipotetizó: i) que existe variabilidad intraespecífica en girasol para las respuestas a la densidad (i.e. altura de las plantas a estrella visible, la longitud de los entrenudos basales y la inclinación de tallos), ii) de existir variabilidad intraespecífica para las respuestas a la densidad poblacional de la longitud de entrenudos, las diferencias entre los híbridos estarían asociadas a una sensibilidad diferencial al ambiente lumínico percibido por las plantas en etapas tempranas de desarrollo (i.e. emergencia- fin de diferenciación de primordios florales) del cultivo, y que ii) en los cultivares con menor sensibilidad a los cambios en la partición biomasa entre la inflorescencia y los entrenudos basales la reducción del rendimiento potencial por planta en respuesta a la densidad será menor que en los cultivares con mayor sensibilidad.

5.2 MATERIALES Y METODOS

Cambios morfológicos y fisiológicos de plantas de girasol en respuesta a la densidad: Variabilidad intraespecífica.

Sitio y condiciones de crecimiento

Se realizaron tres experimentos en la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires durante el 2003-2004 (Exp. 1), 2004-05 (Exp.2) y 2005-2006(Exp. 3). En el Exp. 1 se determinaron los cambios morfológicos (i.e. altura a estrella visible y a anthesis, longitud y peso de los entrenudos basales) y fisiológicos [i.e. cambios en la partición entre las estructuras vegetativas aéreas (i.e. tallo vs hojas) entre emergencia y el fin de iniciación floral] en plantas de un único híbrido cultivadas en un amplio rango de densidades, y la posible asociación entre estas variables y la variación del número de flores por planta en respuesta a la densidad. En los Exps. 2 y 3 se evaluó la variabilidad intraespecífica para las respuestas a variaciones en la densidad de las mismas variables consideradas en el Exp. 1, y su asociación con el rendimiento en aceite por planta y por unidad de superficie. El suelo en los que se llevaron a cabo estos experimentos fue arcillo limoso (Argiudol vértico; Taxonomía de suelos USA). Las parcelas recibieron un total de 60 kg N ha⁻¹ como nitrato de calcio aplicado en dos dosis iguales (a la siembra y 20 días posteriores a la emergencia). El contenido de agua en el suelo se mantuvo cerca de capacidad de campo mediante el uso de riego por goteo durante la realización de los experimentos. Se controlaron las enfermedades e insectos mediante el uso de fungicidas (i.e. Rovral y Cercobin cuyos principios activos son Iprodione y tiofanato metil respectivamente) e insecticidas (i.e. Karate, cuyo principio activo es lambdaialotrina). Se llevo un registro de la marcha de la radiación incidente (intervalos de medición = 15') durante todo el ciclo del cultivo con una estación meteorológica automática (Campbell Scientific 21-X, Logan, UT, USA) situada a 50 m del experimento.

Diseño experimental y tratamientos

En el Exp. 1 se utilizó un diseño en bloques completos aleatorizados con tres repeticiones por tratamiento para identificar los cambios que se producen en la morfología de las plantas en respuesta a la densidad. Los tratamientos de densidad fueron: 0.7, 2, 3.6, 5.1, 10 y 14 pl.m⁻², y se utilizó el híbrido Paraíso 20. Para explorar la variabilidad intraespecífica en los Exps. 2 y 3 se utilizaron un diseño completamente aleatorizado de dos factores (densidad e híbrido) con tres repeticiones por tratamiento. Los tratamientos incluyeron tres densidades (5, 10 y 14 pl.m⁻²) y cuatro híbridos. En el Exp. 2 los híbridos fueron MG50 [Dow AgroSciences, Argentina]; Paraíso 30 [Nidera Argentina]; DK 4050 [Monsanto, Argentina]; y ACA 885 [Asociación de Cooperativas Argentinas]; y en el Exp. 3 los híbridos fueron MG50; ACA 885; DK 4050; y DK 3820 [Monsanto, Argentina]. El rango de densidades evaluado fue más estrecho (5, 10 y 14 pl.m⁻²) que el analizado en el Exp.1 debido a que el objetivo en los Exps. 2 y 3 se centró en detectar la existencia de variabilidad intraespecífica para los caracteres de potencial interés en el rango de densidades inmediatamente superior a las densidades utilizadas actualmente (i.e. 5 pl.m⁻²). Los híbridos se seleccionaron en función de su plasticidad reproductiva (i.e. baja, media y alta) en respuesta a la densidad según Abelardo de la Vega (comunicación personal). Los cultivos en los tres experimentos fueron sobre sembrados a mano y la densidad objetivo se logro mediante la remoción de las plantas lo más temprano (i.e. dos hojas verdaderas, a los 15 dde) posible en el ciclo de crecimiento del cultivo, buscando evitar de esa manera que los cambios en la

distribución espectral de la luz (R/RL) ocasionados por plantas vecinas modifiquen la morfología de las plantas en cuanto comienza el sombreado mutuo entre plantas vecinas. El tamaño de las parcelas en el Exp. 1 fue de 21 m² (6 surcos de 5 m de largo), mientras que en los Exps. 2 y 3 el tamaño de las parcelas fue de 14 m² (4 surcos de 5 m de largo). En los tres experimentos los surcos de siembra estuvieron distanciadas a 0.70m y orientados en dirección N-S. Los experimentos se sembraron el 4 de noviembre (Exp.1), el 20 de diciembre (Exp.2) y el 23 de noviembre (Exp.3); la emergencia de los tres experimentos se produjo en promedio a los cinco días de la siembra.

Mediciones, observaciones y cálculos

Fenología

En los tres experimentos se determinaron los estadios fenológicos de emergencia (E), inicio y finalización de la diferenciación de primordios florales (EF1.3 , y EF8, respectivamente según Marc y Palmer, 1981), estrella visible [EV, se hace visible la inflorescencia rodeada de brácteas inmaduras, R1 según la escala de Schneiter y Miller (1981)], botón floral [BF, el entrenudo ubicado en la base de la inflorescencia se ha alargado 0.5 a 2 cm por encima de las hojas mas próximas, R2 según la escala de Schneiter y Miller (1981)], antesis media [AM, momento en el que el 50% de las plantas alcanzaron el estadio R5.5 según la escala de Schneiter y Miller (1981) y madurez fisiológica (MF), estimada como el momento en que los granos alcanzan un peso estable. El inicio y la finalización del periodo de diferenciación de primordios florales se determinaron mediante la disección y observación con microscopio de ápices de 4 plantas por repetición cada 3 días desde \cong el día 20 después de la emergencia del cultivo (20 dde) hasta que los ápices alcanzaron el estadio EF8. Para determinar MF se siguió la dinámica de peso seco del grano (Ploschuk y Hall, 1995) mediante cosechas de cinco granos de la porción intermedia del capítulo de tres plantas de cada parcela elegidas al azar cada 3-4 días. Los granos se secaron en estufa a 70°C durante 48 horas hasta constancia de peso seco. Una rutina del TBL curve (Jandel TBL curve, 1992) fue utilizada para ajustar una regresión bilinear con un punto de corte para la relación entre el peso individual del grano/tiempo para estimar la tasa y duración del periodo de llenado de grano (ver descripción del procedimiento en “Mediciones y Observaciones” del Capítulo 2, página 33).

Altura a estrella visible y antesis y evolución del crecimiento de los entrenudos durante el periodo de emergencia a estrella visible.

Se siguió la evolución del crecimiento en longitud del tercer, cuarto y quinto entrenudo (tomando al nudo cotiledonar como primer nudo) y se midió la altura de las plantas a estrella visible y a antesis de cuatro plantas por repetición creciendo en competencia perfecta con sus vecinas en la densidad nominal, elegidas al azar en los dos surcos centrales y al menos un metro de distancia del borde de cada parcela, cada tres días, desde los 20 dde y hasta botón floral. La duración del periodo de crecimiento de los entrenudos y el momento en el que dejaron de crecer se estimó ajustando a la relación longitud de los entrenudos / dde una función bi-linear (ver descripción del procedimiento en “Mediciones y Observaciones” del Capítulo 2, página 33) en el Exp.1. Para describir la respuesta a la densidad de la altura de las plantas a estrella visible y a antesis se utilizó una función polinomial de segundo grado; y para describir la respuesta a la densidad de la longitud y biomasa del tercer, cuarto y quinto entrenudo se utilizaron funciones lineares, polinomiales de segundo grado e inversa logarítmica de acuerdo a la naturaleza de los datos.

Partición de biomasa entre las estructuras vegetativas y reproductivas desde la emergencia del cultivo hasta estrella visible.

Se evaluó la partición de biomasa entre las hojas y el tallo durante el periodo emergencia hasta estrella visible de los siguientes tratamientos de densidad: 2, 3.6, 5.1, 10 y 14 pl.m⁻². Para ello, se cosechó una planta que crecía en competencia perfecta por repetición cada cuatro días desde la emergencia del cultivo hasta estrella visible. Estas plantas fueron elegidas al azar en los dos surcos centrales y al menos a un metro de distancia del borde de cada parcela. Las plantas se cortaron a nivel de la superficie del suelo. Se separaron las hojas de los tallos y, a su vez, el tallo se seccionó en los nudos para obtener el peso por entrenudo. El material se secó en estufa a 70°C durante 48 horas y luego se pesó cada una de las fracciones por separado. Para obtener el peso de los tallos se sumó el peso de los entrenudos. Los coeficientes de partición se calcularon como las pendientes de la regresión lineal simple entre la biomasa del órgano y la biomasa aérea como en Trápani et al. (1994).

Inclinación de tallos

En los Exps. 2 y 3 se evaluó la variabilidad intraespecifica para inclinación de tallos a botón floral, momento en el cual este proceso se estabiliza (Capítulo V). Para ello, se contó el número de plantas inclinadas sobre un total de 34 plantas por repetición. Se consideró que una planta estaba inclinada cuando la vertical que pasaba por su ápice no coincidía con el surco de implantación.

Rendimiento y sus componentes

En los Exps. 1, 2 y 3, y a antesis, se cosecharon cuatro capítulos de plantas en competencia perfecta por repetición para determinar el número de flores por capítulo. Las flores presentes en 1/8 de capítulo se contaron y los valores obtenidos se multiplicaron por ocho para obtener el número de flores por planta. En los Exps. 2 y 3, y a madurez fisiológica, se cosecharon cuatro plantas por repetición para determinar el rendimiento en aceite por planta y por unidad de superficie. Estas plantas estaban rodeadas por vecinas de similar porte (i.e. plantas creciendo en competencia perfecta), y fueron elegidas al azar en los dos surcos centrales a al menos un metro de distancia del borde de cada parcela y a al menos medio metro del sector del surco donde se cosecharon los capítulos para la determinación del número de flores. Los capítulos de las plantas que se cosecharon a madurez fisiológica se separaron de las estructuras vegetativas y se secaron en estufa a 70 °C durante 48 horas, luego se realizó la trilla manual de cada capítulo para obtener el dato de rendimiento en grano por planta. Se consideró el peso de los granos llenos por capítulo como el rendimiento en grano por planta ($R_{gr_{PL}}$, g pl⁻¹). La concentración de aceite en el grano se determinó por resonancia nuclear magnética (Oxford 4000, Oxford Analytical Instruments, Abingdon, OX, Reino Unido) en submuestras de 10 g de la muestra de rendimiento en grano. El rendimiento en aceite por planta ($R_{ac_{PL}}$, g pl⁻¹) se calculó como el producto del $R_{gr_{PL}}$ y la concentración de aceite en el grano. El rendimiento en aceite por unidad de superficie (R_{ac} , g m⁻²) se calculó como el producto del $R_{ac_{PL}}$ y la densidad.

Sensibilidad a la suplementación con RL

Para determinar la posible conexión entre la variabilidad intraespecífica para la elongación de entrenudos y la inclinación de tallos y la intensidad de las señales fotomorfogénicas supuestamente involucradas en la detección de la densidad del cultivo (i.e. relación R/RL) se cultivaron plantas de cuatro híbridos (ACA 885, MG50, DK 4050 y Paraíso 20) en macetas de 4L bajo luz natural con suplementación lateral de RL (Exp_{RL}). Conjuntos de seis plantas por híbrido se alinearon a diferentes distancias (10, 32, 50 y 90 cm) de fuentes con pantallas opacas (control) o fuentes que irradiaban RL (desde 15.20 hasta las 19 hs, durante once días) para lograr un gradiente de calidad de luz (diferentes relaciones R/RL). Los tratamientos de luz se iniciaron con el primer par de hojas verdaderas, antes que se elonga el entrenudo que se evaluó en estos experimentos. La relación R/RL de la luz suplementaria que recibían las plantas se midió al atardecer, con las luces prendidas, con un sensor Skye SKR 100/SKR110 (Skye Instruments, Landrindod Wells, Powys, U.K), orientado hacia las fuentes de luz. Los valores de la relación R/RL, que recibieron las plantas para cada distancia de la fuente, fueron de 0.04 ± 0.008 (10cm), 0.13 ± 0.02 (32 cm), 0.72 ± 0.06 (90 cm) y 0.77 ± 0.05 (90cm). En las plantas control la relación R/RL fue la misma para todas las distancias (1.10 ± 0.05). A los 11 días de iniciados los tratamientos se midió el ángulo de inclinación de tallos y la longitud del primer entrenudo, (tomando al nudo cotiledonar como primer nudo) debido a que la altura de las plantas cuando se elonga el cuarto entrenudo excedía la altura del haz proveniente de la fuentes de luz. Debido a que los tallos de girasol se mueven siguiendo al sol, el ángulo de inclinación se midió al mediodía, cuando la declinación de los rayos solares era mínima.

Análisis estadístico

La significancia de las diferencias entre tratamientos de las variables evaluadas en el Exp. 1 y en el Exp_{RL} se realizaron mediante análisis de variancia con un factor (i.e. densidad) y dos factores (i.e. relación R/RL y cultivar), respectivamente. Para identificar los efectos del cultivar, la densidad y la interacción cultivar x densidad sobre las variables evaluadas en los Exptos. 2 y 3, y debido a que algunos de los cultivares evaluados no fueron incluidos en ambos experimentos, se utilizó un modelo lineal mixto mediante REML (Residual Maximum Likelihood) para abordar esta matriz desbalanceada de datos. En este análisis se tomó a la densidad y el cultivar como efectos fijos y a los experimentos como efectos aleatorios. La comparación entre las medias de las variables evaluadas en el Exp. 1 se realizaron mediante el Test de Fisher. En el Exp_{RL} y en los Exps. 2 y 3 para comparar las medias de los efectos fijos del modelo lineal mixto se utilizó un DGC (Prueba de Di Rienzo, Guzman y Casanoves, 2002.). Para la realización de los procedimientos estadísticos mencionados precedentemente se utilizó el paquete estadístico del Infostat (Di Rienzo et al., 2013).

5.3 RESULTADOS

Experimento 1. Cambios morfológicos y fisiológicos a nivel de planta en respuesta a la densidad: su asociación con el número de flores.

Fenología

La iniciación floral comenzó a los 28 dde y tuvo una duración de 13 días. No se registraron diferencias significativas ($p < 0.05$) para el inicio y la finalización de esta etapa en todo el rango de densidades evaluado (i.e 0.7 a 14 pl.m⁻²) en este experimento. El cultivo alcanzó el estado de estrella visible a los 42 dde y en coincidencia con la finalización del periodo de diferenciación de primordios florales. La duración del periodo de emergencia a antesis fue de 60 (Exp.1) días. La duración del periodo floración-madurez fisiológica se completó en aproximadamente 30-34 días en los distintos tratamientos de densidad (Tabla 5.1). No hubo diferencias significativas ($p > 0.05$) en la duración de esta fase entre densidades.

Tabla 5.1. Duración en días de la fase de antesis-madurez Fisiológica (A-MF) en respuesta a la densidad.

Densidad (pl m ⁻²)	A-MF (días)
0.7	32±1.2
1.28	32±1.0
3.6	31±1.0
5.1	31±1.3
10	34±1.2
14	33±1.4

Altura y evolución del crecimiento de los entrenudos durante el periodo de emergencia a estrella visible.

La altura a antesis y estrella visible se asoció en forma significativa y positiva con la densidad (Fig. 5.1). A estrella visible, las plantas cultivadas a 10 y 14 pl.m⁻² presentaron mayor altura que las plantas cultivadas en el rango de 0.7 a 5.1 pl.m⁻². A antesis estas diferencias fueron menos notorias de forma tal que no se registraron diferencias significativas para esta variable en casi todo el rango de densidades explorado (de 2.5 a 14 pl.m⁻²), aunque la tendencia general registrada en estrella visible se mantuvo. Una menor longitud promedio de los entrenudos superiores comparado con la longitud promedio de los entrenudos basales de las plantas cultivadas a alta densidad determinó que las diferencias observadas a estrella visible entre densidades se redujeran a antesis. A 14 pl.m⁻² la longitud promedio para los seis entrenudos basales y de los últimos diez entrenudos superiores fue de 10±0.90cm y de 4.7±0.09cm respectivamente, mientras que a 5 pl.m⁻² la longitud promedio de los entrenudos basales y superiores fue de 5.6±0.11cm y de 6.3±0.14cm respectivamente.

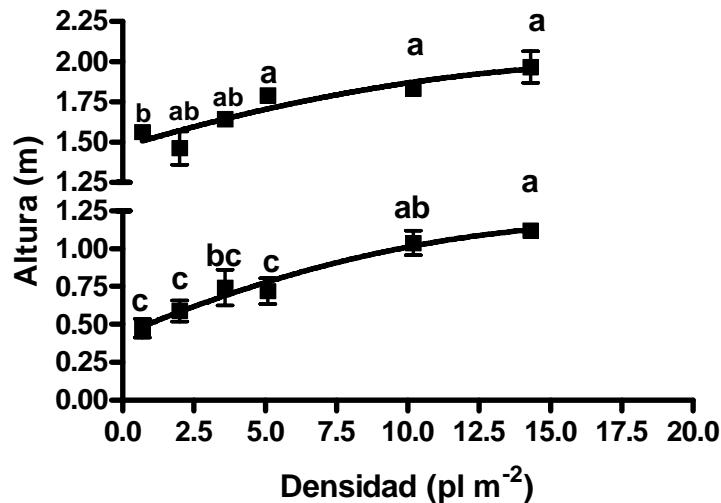


Figura 5.1 Relación entre la altura de la planta a estrella visible (curva inferior) y a antesis (curva superior) en respuesta a la densidad con surcos distanciados a 0.70m del Experimento 1, híbrido Paraíso 20. Las barras sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, $n=3$. Diferentes letras sobre los símbolos indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre densidades para el mismo estadio ontogénico. Líneas de regresión: Altura estrella visible: $0.43+0.08x+(-0.002)x^2$, $R^2=0.80$; Altura a antesis media: $1.47+0.05x+(-0.0014)x^2$, $R^2=0.67$.

Partición de biomasa hacia las hojas y los tallos desde la emergencia hasta estrella visible.

El aumento en la altura de las plantas a estrella visible con la densidad estuvo asociado a una mayor elongación de los entrenudos basales (Fig. 5.2). El hecho de que estos entrenudos comenzaran a alargarse más tardíamente (i.e. 22, 25 y 27 dde para los entrenudos tercero, cuarto y quinto) que la imposición de los tratamientos de densidad (el raleo de plantas se efectuó a los 15 dde) sugiere que el aumento de la longitud de estos entrenudos fue una consecuencia de la densidad. A estrella visible, los entrenudos tercero y cuarto fueron más largos (Figs. 5.2. a y c) y más pesados (Figs. 5.2. b y d) en respuesta al aumento de la densidad. La biomasa de los entrenudos tercero y cuarto mostró una respuesta positiva y significativa ($p<0.05$) a la densidad en el rango de 2 -10 pl.m^{-2} , a mayores densidades se evidencio la existencia de un “plateau” para esta variable en ambos entrenudos. En contraposición, la longitud y la biomasa del quinto entrenudo a estrella visible no se asoció con el aumento de la densidad al menos en el rango de 3.5 a 14 pl.m^{-2} (5.2 e y f). Estas diferencias de comportamiento (medido a estrella visible) de los entrenudos tercero, cuarto y quinto probablemente se deba a que los primeros dos entrenudos completaron su elongación antes de estrella visible (Fig. 5.3 a y b), mientras que el quinto entrenudo continuó su crecimiento más allá del estado de estrella visible (Fig. 5.3. c).

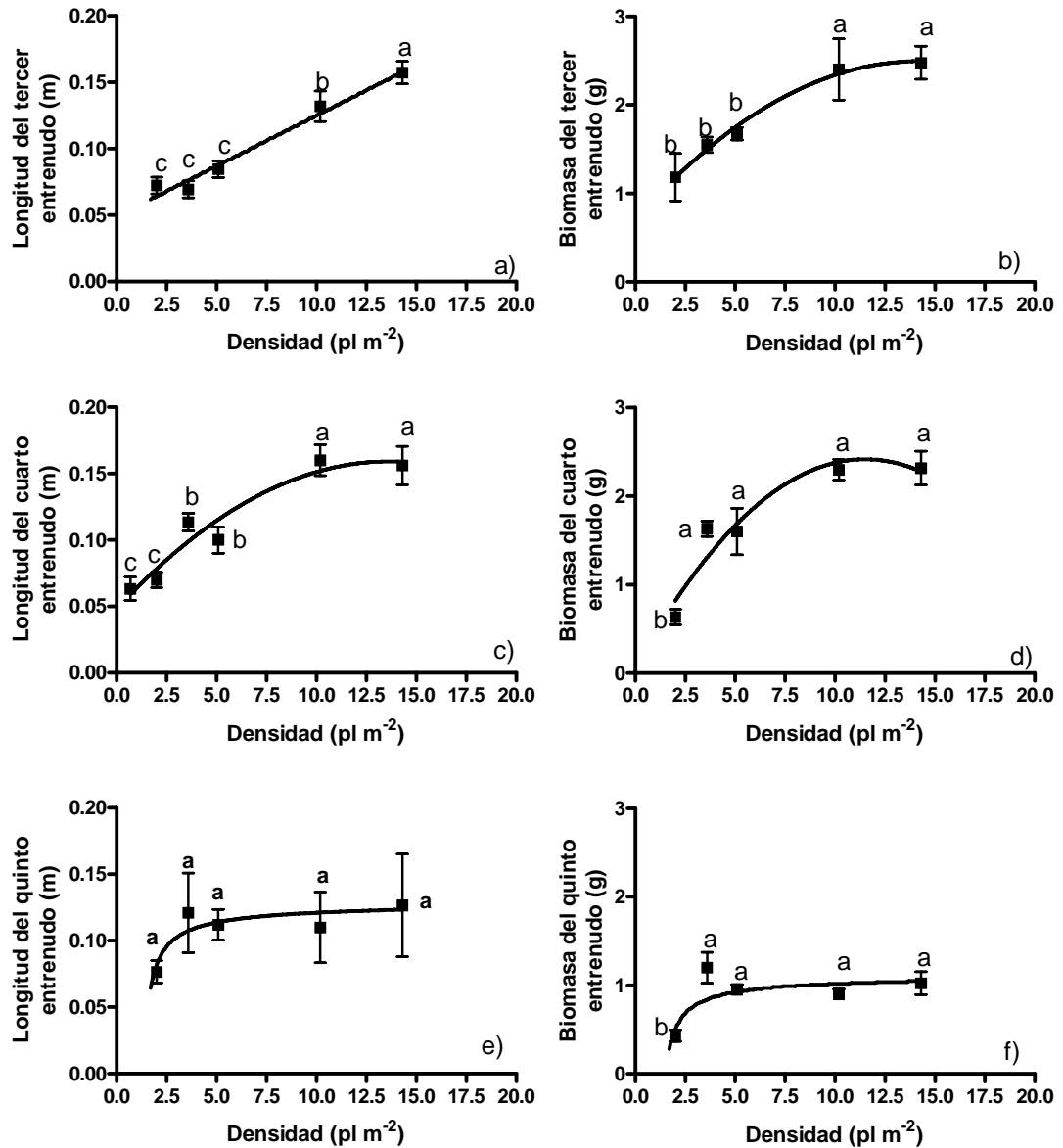


Figura 5.2 Efecto de la densidad sobre la longitud del tercer a), cuarto c) y quinto e) entrenado y del peso del tercer b), cuarto d) y quinto f) entrenado a fin de diferenciación de primordios florales en cultivos -40dde del cultivo- con surcos distanciados a 0.70m en el Experimento 1, híbrido Paraíso 20. Las barras sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, $n=3$. Diferentes letras sobre los símbolos indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre densidades. Líneas de regresión: Longitud del tercer entrenado: $0.049+0.0075x$, $R^2=0.88$, Longitud del cuarto entrenado: $0.048+0.016+(-0.0006)x^2$, $R^2=0.81$. Longitud del quinto entrenado: $0.138-0.0397/\ln x$, $R^2=0.14$, Biomasa del tercer entrenado: $0.052+0.0064x+(0.000075)x^2$, $R^2=0.88$, Biomasa del cuarto entrenado: $0.072+0.41x+(-0.018)x^2$, $R^2=0.80$. Biomasa del quinto entrenado: $0.24+0.51/\ln x$, $R^2=0.60$.

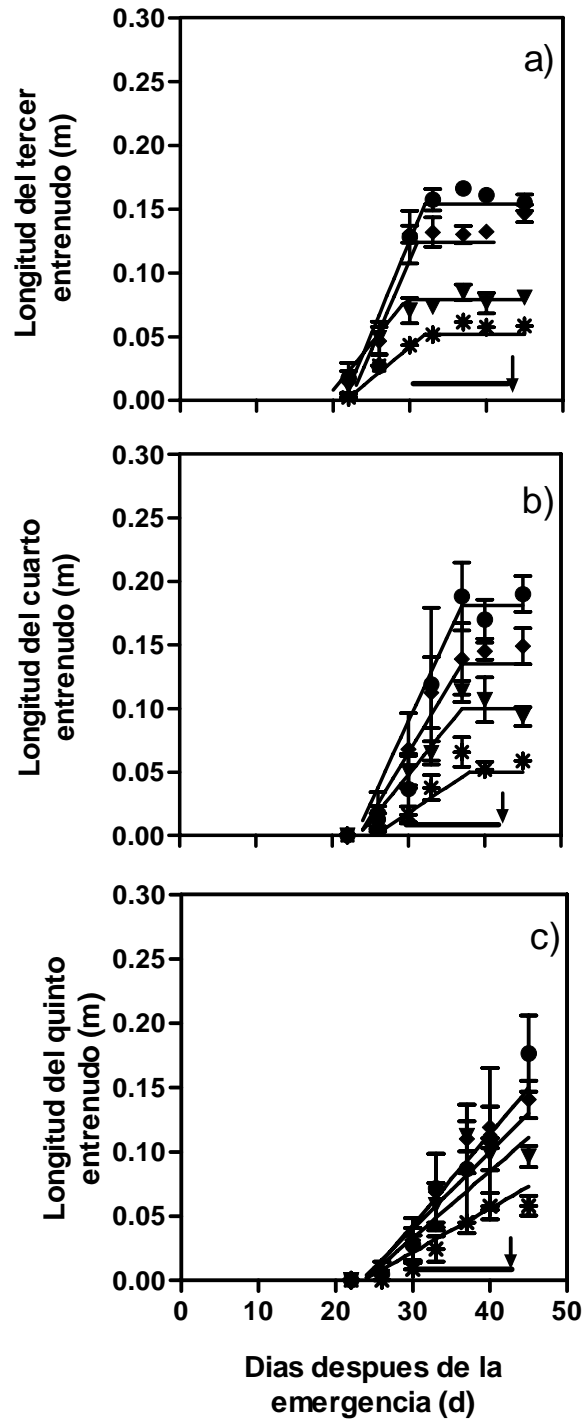


Figura 5.3 Evolución del crecimiento en longitud del tercer a), cuarto b) y quinto c) entrenudo de plantas de girasol en respuesta a la densidad de estructuras uniformes con surcos a 0,70m del Experimento 1, híbrido Paraíso 20. Los símbolos identifican los distintos tratamientos de densidad: estrella (0.7pl.m⁻²), triángulos invertidos (5.1 pl.m⁻²), rombos (10 pl.m⁻²) y asteriscos (14 pl.m⁻²). Las barras son \pm un error estándar de la media, n=3. Las funciones ajustadas son bilinear (a y b) ó lineal (c). La línea sobre el eje x indica el periodo de diferenciación de flores y la flecha indica el momento en el que los cultivos alcanzaron el estadio de estrella visible.

El aumento de la biomasa de los entrenudos en respuesta a la densidad a estrella visible estuvo asociado a una mayor partición de biomasa hacia el tallo en detrimento de la partición de biomasa hacia las hojas. La partición de biomasa hacia el tallo aumentó, desde la emergencia del cultivo y hasta estrella visible, en forma significativa ($p < 0.05$) en respuesta al aumento de la densidad en el rango de 2 a 10 pl.m⁻² a expensas de una menor partición de biomasa hacia las hojas (Tabla 5.2). En contraposición, no se detectaron cambios significativos entre los coeficientes de partición de biomasa entre ambos órganos en plantas cultivadas a 10 pl.m⁻² y 14 pl.m⁻².

El crecimiento en longitud del cuarto entrenudo coincidió, en una alta proporción, con el periodo de diferenciación floral, cesando el crecimiento de este entrenudo unos días antes de que finalizara esta etapa fenológica (Fig. 5.3.b). Por contraste, al inicio de esta etapa el tercer entrenudo ya había dejado de crecer (Fig. 5.3 a), mientras que el quinto entrenudo continuó su crecimiento más allá del momento en que cesó la diferenciación de primordios florales (Fig. 5.3 c). El número de flores por planta disminuyó en respuesta al aumento de la densidad (Fig. 5.4), y se asoció significativa y negativamente con la biomasa del cuarto entrenudo (Fig. 5.5) y, en menor medida, con la del tercer entrenudo ($p < 0.0001$, $y = 2585 - 6514X$, $R^2 = 0.74$, $n = 15$ (datos no mostrados)). En contraposición, la asociación entre el número de flores y la biomasa del quinto entrenudo no fue significativa ($p > 0.46$, $n = 15$) (datos no mostrados).

Tabla 5.2. Efectos de la densidad de siembra sobre los coeficientes de partición de biomasa aérea entre hoja y tallo estimados como las pendientes (\pm el error estándar) de las regresiones entre la biomasa del órgano y la biomasa aérea total desde emergencia hasta estrella visible. Datos del Experimento 1, híbrido Paraíso 20.

ÓRG ANO	DENSIDADES									
	2.04 pl m ⁻²		3.5 pl m ⁻²		5.1 pl m ⁻²		10.2 pl m ⁻²		14 pl m ⁻²	
Hoja	0.5±	R ² =	0.49±	R ² =	0.44 ±	R ² =	0.40±	R ² =	0.38±	R ² =
	0.006	0.99	0.02	0.96	0.01	0.99	0.013	0.98	0.01	0.98
	(a)		(a)		(b)		(c)		(c)	
Tallo	0.49±	R ² =	0.51±	R ² =	0.55±	R ² =	0.59±	R ² =	0.60±	R ² =
	0.006	0.99	0.007	0.99	0.011	0.99	0.013	0.99	0.011	0.99
	(z)		(y)		(x)		(w)		(w)	

Las letras entre paréntesis indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre densidades para los coeficientes de partición. R²= coeficiente de regresión de la función ajustada. Las ordenadas al origen de las regresiones para hojas y para tallos no difirieron entre densidades ($p > 0.32$ y > 0.53 , para hojas y tallos, respectivamente).

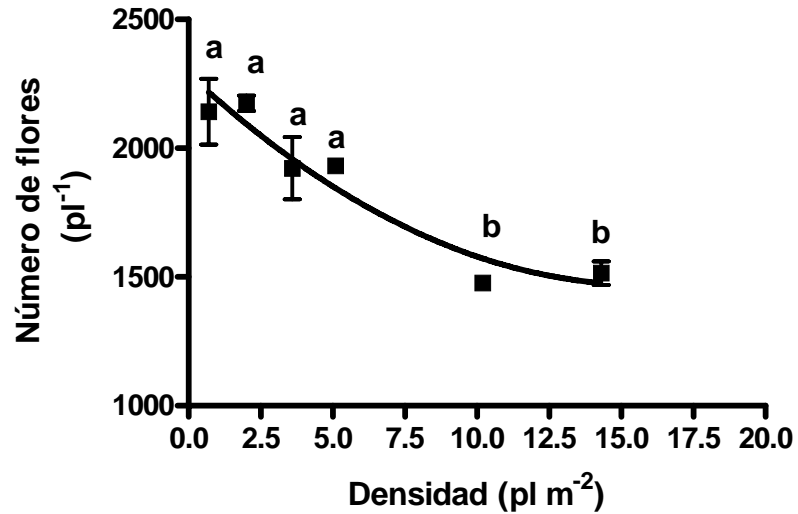


Figura 5.4 Efectos de la densidad sobre el número de flores por planta en cultivos con surcos distanciados a 0.70m en el Experimento 1, híbrido Paraíso 20. Las barras sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, $n=3$. Diferentes letras sobre los símbolos indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre densidades. Líneas de regresión del número de flores por planta: $2288-103.7x+3.28x^2$, $R^2=0.81$.

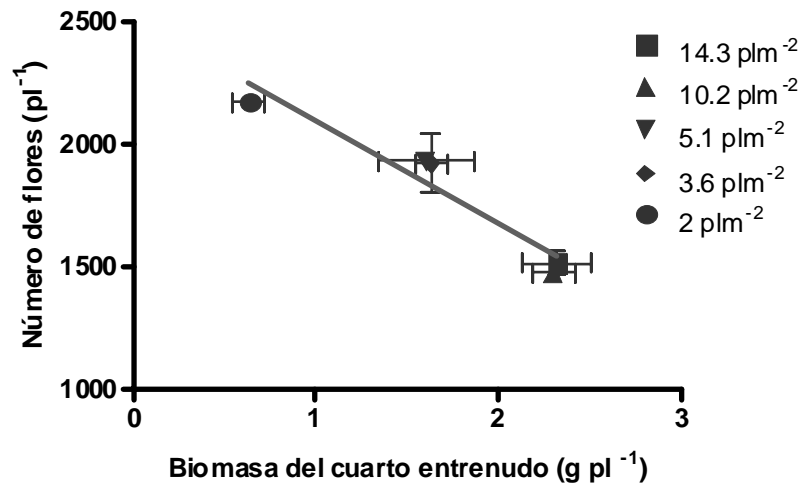


Figura 5.5 Relación entre el número de flores (pl⁻¹) y el peso del cuarto entrenudo (g pl⁻¹) de plantas de girasol en repuesta a la densidad con surcos distanciados a 0.70m del Experimento 1. Las barras verticales y horizontales sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, Línea de regresión: $2513+(-417.7) X$, $R^2=0.83$, $n=15$.

Exptos 2 y 3. Variabilidad intraespecifica para las respuestas a la densidad del cultivo de la longitud de entrenudos e inclinación de tallos: su asociación con el número de flores por planta y el rendimiento

Condiciones de crecimiento durante los experimentos

La Tabla 5.3 sintetiza los patrones estacionales de las variables ambientales en los dos experimentos. Las diferencias de precipitaciones entre años fueron suplementadas por riego por goteo. En los cinco cultivares evaluados, el inicio de la diferenciación de primordios florales comenzó entre los 17-22 (Exp.2) y 26-29(Exp.3) dde y tuvo una duración de 14 (Exp.2) y 11 (Exp.3) días. La duración del periodo desde emergencia a antesis media fue de 55-58 (Exp.2) y 63-67 (Exp.3) días. La duración del periodo de S-A en el Exp. 3 fue mayor que en el Exp. 2 debido a que la temperatura mínima fue más baja durante el sub-periodo de S- EF_{1.3} comparado con el correspondiente al Exp. 2. La radiación incidente fue mayor durante las etapas de S-EF_{1.3}, A, y A-MF en el Exp. 3 comparado con el Exp. 2.

Tabla 5.3: Datos meteorológicos promedios diarios de las fases de Siembra-Estado Floral 1.3 (S- EF_{1.3}), Estado Floral 1.3 –Estado floral 1.8 (EF_{1.3}-EF_{1.8}), Estado floral 1.8-Antesis (EF_{1.8}-Antesis) y Antesis-Madurez Fisiológica (A-MF). La fase de desarrollo de Antesis (A) representa un intervalo de 15 días centrado en R5.5 (antesis media según la escala de Schneiter y Miller, 1981). Fotoperíodo (Fotop.), temperatura mínima media (Tmín.), temperatura máxima media (Tmáx.), radiación incidente diaria (R.).

	Fases de desarrollo del cultivo	Fotop. (horas)	Tmín (° C)	Tmáx (° C)	Rad (Mj m ⁻²)
Exp. 2 (2004/05)					
Fecha de siembra (20 de diciembre)	S- EF _{1.3}	15.4	22	32	21
	EF _{1.3} -EF ₈	15	19	31	26
	EF ₈ -A	14.5	21	29	18.8
	A	14	23	32	21
	A-MF	13.5	17.7	27	16
Exp. 3 (2005/06)					
Fecha de siembra (17 de noviembre)	S- EF _{1.3}	15.8	17	29	24
	EF _{1.3} -EF ₈	15.5	17	30	26
	EF ₈ -A	15.4	22	31	19
	A	14.8	21	30	24
	A-MF	14.5	20.3	31	22.6

Altura a estrella visible y longitud del cuarto entrenudo: su asociación con el número de flores por planta

En forma similar a lo que sucedió para el híbrido Paraíso 20 en el Expto. 1 (Fig. 5.3) el crecimiento del cuarto entrenudo fue el que coincidió en mayor medida con el periodo de diferenciación floral en los cultivares evaluados en los Exps. 2 y 3 (datos no mostrados). En los Exptos. 2 y 3 los efectos de la densidad y de la interacción densidad x híbrido fueron significativos para la altura de las plantas a estrella visible, la longitud del cuarto entrenudo y el número de flores por planta, mientras que el efecto del híbrido no fue significativo para ninguna de estas tres variables. La densidad fue el factor que explicó la mayor proporción de la variancia (Tabla 5.4). El rango de respuesta a la densidad de estas tres variables fue de entre 5 y 10 pl.m⁻² mientras que, y en forma similar a lo descrito en la sección anterior, no se registraron diferencias significativas para estas variables entre 10 y 14 pl.m⁻² (Figs. 5.6 a, b y c).

Tabla 5.4. Valores F y niveles de significancia para los factores cultivar, densidad e interacción cultivar por densidad, planteados como factores fijos en el análisis REML para la altura de las plantas a estrella visible, la longitud del cuarto entrenudo, la inclinación de tallos, el número de flores por planta. Los valores entre paréntesis próximos al valor F indican la proporción de la variancia no-error que es explicado por los factores fijos o por su interacción. Datos de los Exps. 2 y 3.

Factores fijos	F			
	Altura a estrella visible	Longitud de cuarto entrenudo	Inclinación de tallos	Número de flores por planta
<i>Híbrido</i>	4.02 NS(10)	1.47NS(2)	3.49NS(0.9)	0.67NS(2.6)
<i>Densidad</i>	31.65***(82)	171.21***(92)	377.5***(95)	22.56***(88)
<i>Híbrido x Densidad</i>	2.91***(7.5)	11.35***(6)	8.27***(4)	2.39*(9)

$p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***)

Si bien la proporción de la variancia no-error que explicó la interacción híbrido x densidad fue baja, el hecho que haya sido significativa puso en evidencia que la respuesta de estas variables a la densidad no fue la misma entre híbridos. La altura de las plantas a estrella visible y la longitud del cuarto entrenudo en los híbridos ACA885 y MG50 aumentó en forma significativa cuando la densidad varió de 5 y 10 pl.m⁻². En contraposición en los híbridos DK4050 y DK3820 no se registraron diferencias significativas entre ambas densidades para ambas variables (Fig. 5.6 a y b). Nótese que la respuesta de ambas variables a la densidad fue similar en los cuatro híbridos descriptos precedentemente salvo en el híbrido Paraíso 30. La longitud del cuarto entrenudo aumentó en forma significativa entre 5 y 10 pl.m⁻² en contraposición la altura de las plantas de este híbrido a estrella visible no varío en forma significativa entre ambas densidades (Fig. 5.6. a y b).

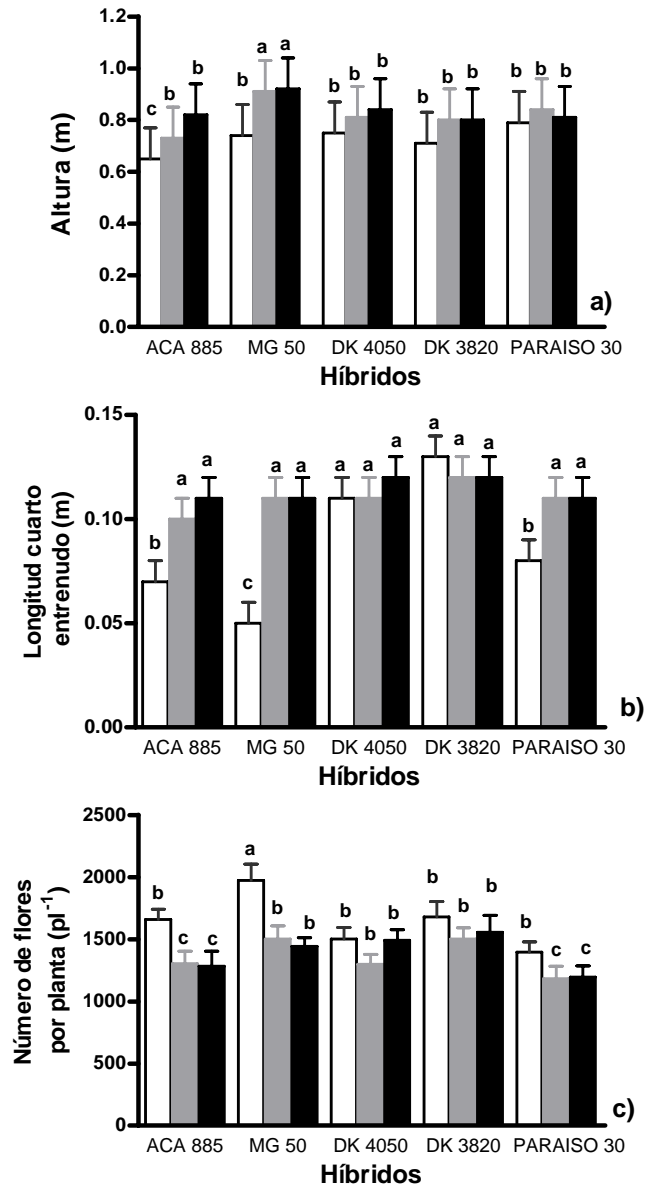


Figura 5.6. Respuesta de la altura de la planta a estrella visible (a), longitud del cuarto entrenudo (b) y el número de flores (c) a tres densidades de siembra (5, 10 y 14 pl m⁻²) de híbridos de girasol en los Exptos. 2 y 3. Las barras blancas, grises y negras representan los valores de las variables a 5, 10 y 14 pl m⁻² respectivamente. Cada barra es la media de cada híbrido de los dos experimentos obtenida mediante el análisis REML. Las líneas verticales sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, n=6. Diferentes letras sobre los símbolos indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre densidades e híbridos.

Las diferencias entre densidades descriptas para la altura de plantas a estrella visible, excepto para el híbrido Paraiso30, y para la longitud del cuarto entrenudo para cada cultivar se repitieron para el número de flores por planta en respuesta a la densidad en los cuatro híbridos restantes evaluados en el Exp. 2 y 3. El número de flores por planta disminuyó en forma significativa cuando la densidad aumento de 5 a 10 pl.m⁻² en los híbridos MG50, ACA885 y Paraiso30 mientras que DK4050, y DK3820 no presentaron diferencias significativas para esta variable en este rango de densidades (Fig. 5.5 c).

En forma similar a lo descrito para las variables citadas precedentemente la interacción híbrido x densidad sobre la inclinación de tallos fueron significativos. Sin embargo, y debido a que la proporción de la variancia total que es explicada por la interacción es muy baja (i.e. sólo el 9%) en relación con los efectos puros (i.e. híbrido y densidad), se ensayo una interpretación de estos últimos. Si bien la mayor parte de la variancia no-error se asoció a la densidad, la respuesta no fue la misma entre híbridos (Tabla 5.4 y Fig. 5.7). A 5 pl.m⁻² no se registraron plantas con sus tallos inclinados en ninguno de los cuatro híbridos evaluados mientras que a 10 pl.m⁻² la proporción de tallos inclinados fue significativamente inferior en ACA885 comparado con los otros tres híbridos. En contraposición, a 14 pl.m⁻² no se registraron diferencias significativas para esta variable entre los híbridos ACA 885 y Paraiso30, pero la proporción de tallos inclinados de estos dos híbridos fue significativamente inferior al registrado para los híbridos MG50 y DK4050 (Fig. 5.7).”

Nótese que los híbridos que no modificaron la longitud del cuarto entrenudo y el número de flores por planta en respuesta a la densidad no presentaron un comportamiento similar para la inclinación de tallos y viceversa. Así por ejemplo, la longitud del cuarto entrenudo y el número de flores por planta a la densidad no aumentó en forma significativa en respuesta a la densidad en el híbrido DK4050 (Figs. 5.6 b y c) mientras que la inclinación de sus tallos en respuesta a la densidad mostró una respuesta positiva y significativa en todo el rango de densidades evaluado (Fig. 5.7). En contraposición, el híbrido ACA885 registró una variación significativa para la longitud del cuarto entrenudo y número de flores (Figs. 5.6 b y c) y la respuesta de la inclinación de tallos a la densidad para este híbrido fue significativamente más baja que la registrada para el DK4050 a ambos valores de densidad (Fig. 5.7).

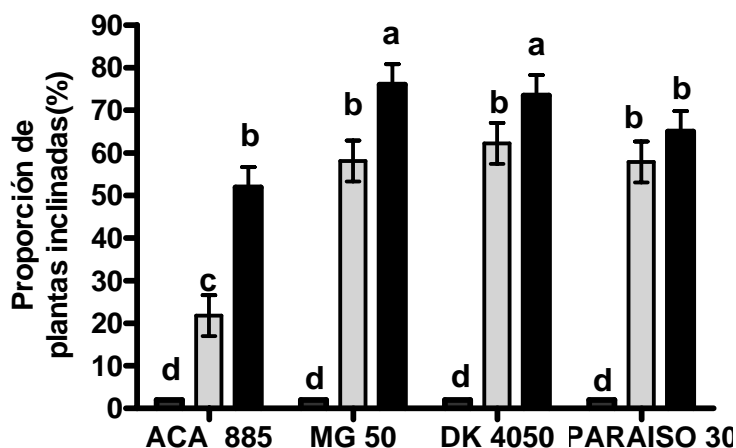


Figura 5.7. Respuesta de la proporción de plantas inclinadas a tres densidades de siembra (5, 10 y 14 pl.m⁻²) de siembra en cuatro cultivares de girasol. Cada barra es la media de la proporción de plantas inclinadas de cada híbrido de los Experimentos 2 y 3 obtenida mediante el análisis REML. Las líneas verticales sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, n=6. Las barras blancas, grises y negras corresponden a la densidad de 5, 10 y 14 pl.m⁻² respectivamente. Diferentes letras sobre los símbolos indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre densidades e híbridos.

Indicadores morfológicos de la variación del número de flores a la densidad: Longitud del cuarto entrenudo y altura de las plantas a estrella visible

La longitud del cuarto entrenudo y la altura de las plantas a estrella visible demostraron ser una buena herramienta para discriminar entre híbridos de comportamiento opuesto a la densidad en el rango 5 a 10 pl.m⁻² en materia de número de flores por planta. Ambas variables coincidieron en la forma en que discriminaron entre híbridos. Así, se identificaron híbridos que disminuyeron el número de flores por planta (Fig. 5.8 a, b) ó mantuvieron el número de flores por planta (Fig. 5.8 c y d) en asociación con la variación de la longitud del cuarto entrenudo (Fig. 5.8 a y c) y altura de las plantas (Fig. 5.8 b y d). Así por ejemplo, los híbridos DK4050 y MG50 aumentaron 25% y 100% la longitud del cuarto entrenudo mientras que el número de flores disminuyó 0% y 40%, respectivamente, reafirmando la asociación de este componente del rendimiento con esta variable.

Rendimiento en aceite por planta y por unidad de superficie

La variable rendimiento en aceite por planta y por unidad de superficie se utilizó para contrastar la respuesta de los híbridos a la densidad debido a que la variación de la concentración de aceite en este rango de densidades (i.e. 5 a 14 pl.m⁻²) fue escaso o casi nulo (i.e. menos del 1% de variación entre densidades extremas) y entre cultivares (i.e. un 2% de diferencia, valor promedio de las tres densidades de cada genotipo). La densidad, el híbrido y la interacción densidad x híbrido afectaron en forma significativa el Rac_{pl} y el Rac en los Exps. 2 y 3 (Tabla 5.5). La densidad fue el factor que explicó la mayor proporción de la variancia del Rac_{pl} (Fig. 5.9 a) y una proporción menor de la variancia, aunque significativa, fue explicada por el híbrido y la interacción híbrido x densidad (Tabla 5.5). El Rac_{pl} para los híbridos ACA885 y DK3820 disminuyó en menor proporción en respuesta al aumento de la densidad que en los restantes híbridos.

El Rac_{PI} a 10 y 14 $pl.m^{-2}$ fue significativamente mayor en estos dos híbridos comparado con los otros tres. La interacción significativa híbrido x densidad puso en evidencia que las diferencias para el Rac_{PI} entre híbridos no se mantuvieron en todas las densidades ensayadas. A 5 $pl.m^{-2}$ el Rac_{PI} fue estadísticamente similar en los cinco híbridos, mientras que a 10 $pl.m^{-2}$ el Rac_{PI} para los híbridos ACA885, DK3820 y DK4050 fue significativamente mayor en comparación con el Rac_{PI} de los otros dos híbridos. En contraposición, a 14 $pl.m^{-2}$ el Rac_{PL} del híbrido DK4050 fue estadísticamente inferior al registrado para los híbridos ACA885 y DK3820 (Fig. 5.9 a).

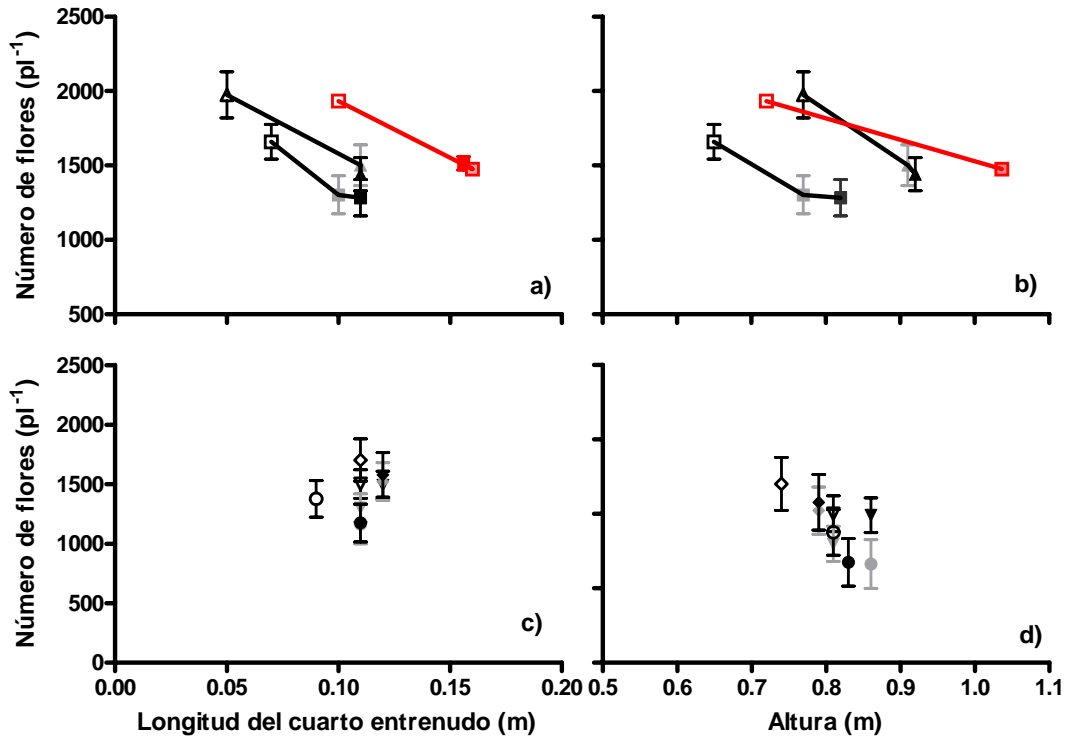


Figura 5.8. Relación entre el número de flores por planta y la longitud del cuarto entrenudo (Figuras a y c) y la altura de las plantas a estrella visible (figura b y d) de híbridos de girasol sensibles (Figuras a y b) y tolerantes (figuras c y d) a la densidad del Exp. 1 (símbolos rojos) y, 2 y 3 (símbolos negros y grises). Los símbolos rojos corresponden a la media del híbrido Paraíso 20 del Exp. 1. Los símbolos negros y grises corresponden a la media de cada híbrido (ACA 885, cuadrados; MG 50, triángulos; DK 4050, triángulos invertidos; DK 3820, rombos; Paraíso 30, círculos) a 5.1 (símbolos vacíos), 10 (símbolos grises) y 14 $pl.m^{-2}$ (símbolos llenos) obtenida mediante el análisis REML de los Exps. 2 y 3. Las líneas verticales sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media, $n=3$. En las figuras a y b las líneas unen los valores promedio de cada híbrido.

En forma similar a lo que sucedió con el Rac_{PL} , la densidad fue el factor que explicó la mayor proporción de la variancia no-error de Rac , seguido, en orden de importancia, por los factores híbrido e interacción híbrido x densidad (Tabla 5.5). La Rac para los híbridos ACA885 y DK3820 mostró una tendencia positiva y significativa en respuesta al aumento de la densidad mientras que en los restantes híbridos el Rac fue similar para las tres densidades. La interacción densidad x híbrido fue significativa para esta variable debido a que a 5 y a 10 $pl.m^{-2}$ el Rac fue similar en los cinco híbridos

evaluados, mientras que a 14 pl.m⁻² el Rac fue significativamente mayor en ACA885 y en DK3820 comparado con los otros tres híbridos (Fig. 5.9 b).

Tabla 5.5. Valores F y niveles de significancia para el cultivar, la densidad y la interacción entre cultivar y la densidad, planteados como factores fijos en el análisis REML para el rendimiento en aceite por planta y por unidad de superficie. Los valores entre paréntesis próximos al valor F indican la proporción de la varianza no-error que es explicado por los factores fijos o por su interacción. Datos de los Exps. 2 y 3.

Factores fijos	F	
		Rendimiento en aceite por planta
<i>Híbrido</i>	7.12***	(3.84)
<i>Densidad</i>	174.35***	(94)
<i>Híbrido x Densidad</i>	3.89***	(2.09)
		Rendimiento en aceite por unidad de superficie
<i>Híbrido</i>	9.8***	(16.4)
<i>Densidad</i>	45.3***	(75)
<i>Híbrido x Densidad</i>	4.71***	(8.6)

p<0.05 (*), *p*<0.01(**), *p*<0.001(***)

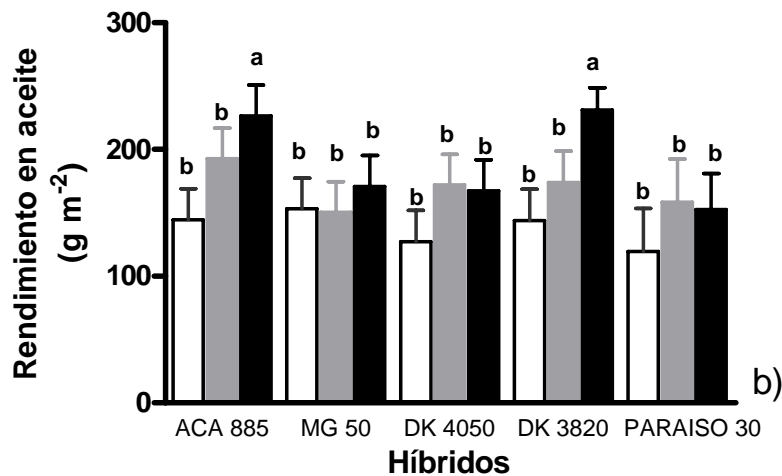
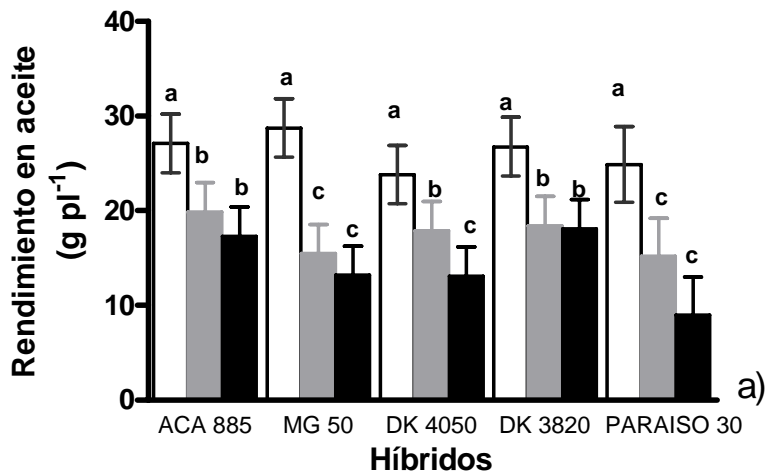


Figura 5.9. Respuesta del rendimiento en aceite por planta a) y por metro cuadrado b) a tres densidades de siembra (5, 10 y 14 pl.m⁻²) de híbridos de girasol. Las barras blancas, grises y negras representan los valores de las variables a 5, 10 y 14 pl.m⁻² respectivamente de los Exptos. 2 y 3. Cada barra es la media de cada híbrido de los dos experimentos obtenida mediante el análisis REML. Las líneas verticales sobre los símbolos son \pm un error estándar de la media. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre densidades e híbridos.

Exp. RL. Sensibilidad a la suplementación con RL

La longitud del primer entrenudo disminuyó en respuesta al aumento de la relación R/RL en los cuatro híbridos evaluados. A una menor relación R/RL (i.e. $\cong 0.8$, condición esperable en un cultivo de baja densidad poblacional) la longitud del primer entrenudo fue estadísticamente mayor a la longitud de ese mismo entrenudo a una relación R/RL equivalente a la condición de planta aislada (i.e. $\cong 1.2$) (Figs. 5.10 a, c, e y g). La calidad de la luz incidente sobre las plantas (relación R/RL), el híbrido y la interacción R/RL x híbrido tuvieron efectos significativos sobre la longitud del primer entrenudo (Tabla 5.6). La mayor parte de la variancia no-error fue explicada por los factores relación R/RL e híbrido. Si bien la interacción híbrido x relación R/RL explicó una pequeña proporción de la variancia, ésta fue significativa y reflejó, en términos generales, las diferencias entre híbridos registradas para el cuarto entrenudo [Figs. 5.2 c y Figs. 5.6 b para el híbrido Paraíso 20 y para los restantes híbridos respectivamente] en respuesta a la densidad. La variación de la longitud del primer entrenudo entre valores extremos fue mayor para los híbridos Paraíso20 y MG50 comparado con el híbrido ACA 885 (i.e. 50 vs 25 % respectivamente).

Tabla 5.6. Valores F y niveles de significancia para el cultivar, la relación R/RL y la interacción entre el cultivar y la relación R/RL de los ANOVAs para la longitud del primer entrenudo y para la inclinación de tallos. Los valores entre paréntesis próximos al valor F indican la proporción de la variancia no-error que es explicado por los dos factores y por su interacción. Datos del Exp_{RL}.

Factores fijos	F	
	Longitud del primer entrenudo	Inclinación de tallos
<i>Híbrido</i>	22.37***(41)	20.78***(33)
<i>Relación R/RL</i>	27.48***(51)	34.74***(55)
<i>Híbrido x R/RL</i>	3.82***(8)	6.86***(12)

$p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***)

En forma similar a lo que sucedió con la longitud del primer entrenudo, el ángulo de inclinación de los tallos disminuyó en respuesta al aumento de la relación R/RL en forma consistente y significativa en tres de los cuatro híbridos (contraste entre Paraíso 20, MG50 y DK4050 vs ACA 885; Figs. 5.10., b, d, f y h) evaluados. La calidad de la luz incidente (relación R/RL) sobre las plantas, el híbrido y la interacción R/RL x híbrido tuvieron efectos significativos sobre este carácter. La mayor proporción de la variancia no-error se explicó por la calidad de la luz y el híbrido (Tabla 5.6). Si bien la interacción híbrido x calidad de luz, explicó una baja proporción de la variancia que no es error reprodujo en términos generales las diferencias registradas entre híbridos en los experimentos de densidad para este carácter (Fig. 5.7). A una baja relación R/RL ($\cong 0.05$, condición esperable en un cultivo de alta densidad poblacional) el ángulo de inclinación de tallos para los híbridos Paraíso 20, MG50, y DK 4050 fueron estadísticamente similares entre si y significativamente superiores al ángulo de inclinación de tallos registrado para el híbrido ACA885. Por contraste, a una relación R/RL equivalente a la condición de planta aislada (i.e. $\cong 1.2$) no se registraron diferencias significativas entre los cuatro híbridos evaluados para el ángulo de inclinación de los tallos (Fig. 5.10 a, c, e y g).

La sensibilidad a la relación R/RL de la inclinación de tallos no necesariamente se asoció con una mayor sensibilidad a la longitud del primer entrenudo. Obsérvese que en los cultivares evaluados se identificaron tres tipos de respuesta: i) alta sensibilidad para longitud e inclinación de tallos (i.e. Paraíso 20 y MG50) ii) alta sensibilidad para inclinación de tallos y no sensibilidad para longitud de entrenudos (i.e. DK 4050) y iii) no respuesta para inclinación de tallos y alta sensibilidad para longitud de entrenudo (i.e. ACA 885). Ésta categorización es consistente con lo hallado en los Exp.2 y 3.

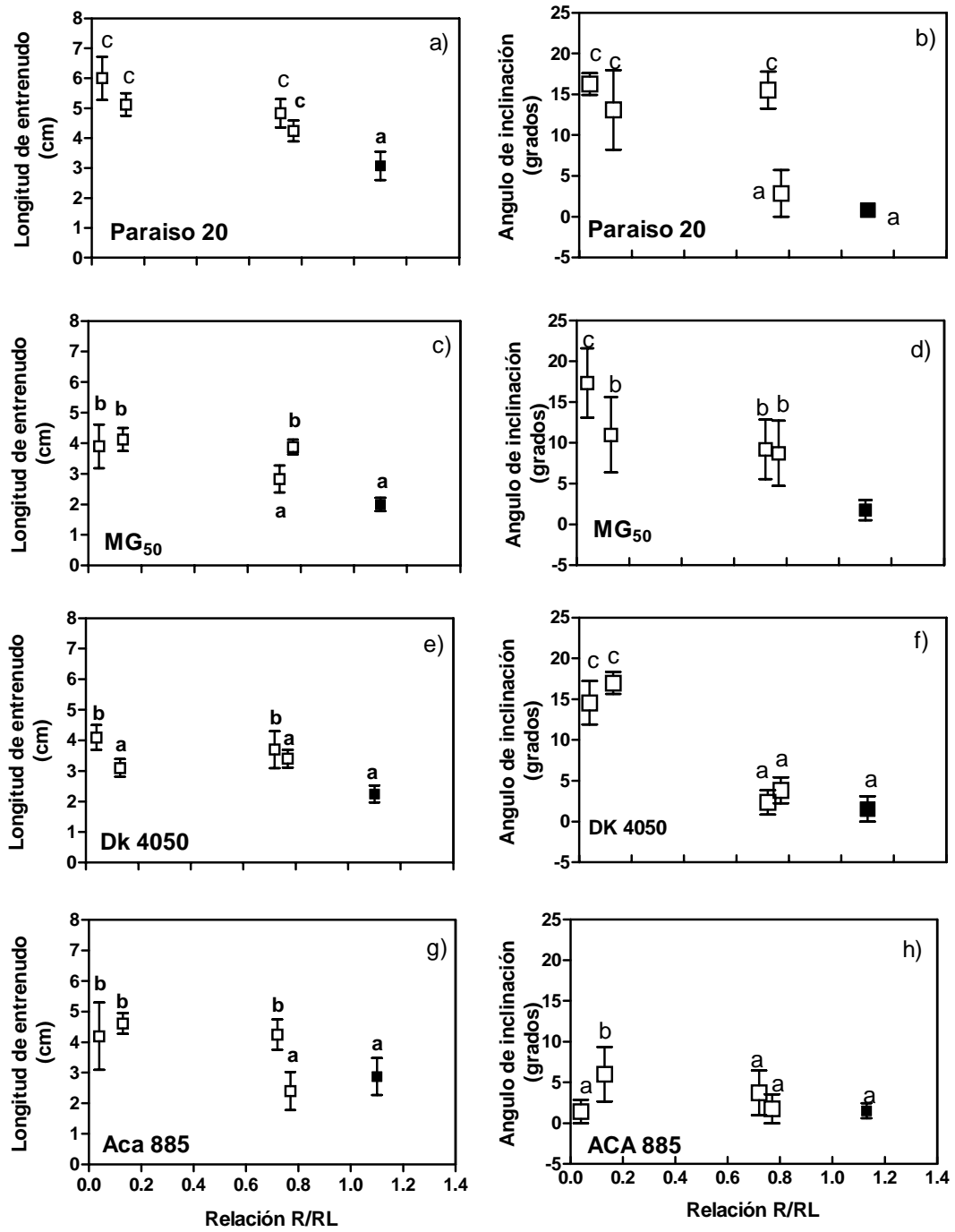


Figura 5 10. Longitud del primer entrenudo (Fig. a, c, e y g) y del ángulo de inclinación de los tallos (Fig. b, d, f y h) de plantas de cultivares de girasol cultivadas bajo luz natural y suplementadas lateralmente con diferentes proporciones de rojo lejano. Los símbolos vacíos identifican a los tratamientos suplementados con RL y los llenos a los tratamientos control del Exp_{RL}. Las líneas verticales sobre los símbolos son ± un error estándar de la media, n=6).

5.4 DISCUSIÓN

Los resultados de los experimentos descriptos en este capítulo sirvieron para documentar, por primera vez, los cambios que se producen en la morfología de los tallos (longitud y peso de entrenudos, altura de plantas a estrella visible y antesis) y la partición de biomasa entre los órganos de la planta en respuesta al aumento de la densidad, con el desarrollo de la inflorescencia (i.e. número de flores diferenciadas) en canopeos de girasol. El aumento de la longitud (Figs. 5.2 a, c y e) y el peso (Figs. b, d y f) de los entrenudos, la mayor partición de biomasa hacia el tallo (Tabla 5.2) en respuesta al aumento de la densidad documentados en este capítulo fueron consistentes con las informados por otros autores (Holmes y Smith, 1977; Morgan y Smith, 1978, 1981; Casal et al., 1986). Por otra parte, el número potencial de flores (i.e. 2200 flores.pl⁻¹ a 0.7pl.m⁻²) y la respuesta de esta variable a la densidad fue similar a la hallada por Villalobos et al. (1994). Estos autores determinaron que el número potencial de flores por planta en cuatro cultivares de girasol vario desde 1500 hasta 4500 flores por planta (i.e. valores obtenidos a una densidad de 0.5 pl.m⁻²) y que en algunos cultivares de girasol el número de flores por planta disminuye en respuesta al aumento de la densidad. La identificación del cuarto entrenudo como el entrenudo que más creció durante el desarrollo de la inflorescencia (Figs. 5.3. a, b, y c) y la asociación significativa y negativa entre el número de flores por planta y la biomasa de este entrenudo (Fig. 5.5) demostró que, el aumento de la partición de biomasa hacia el tallo, disminuyó la partición de fotoasimilados hacia el ápice pudiéndose haber afectado el tamaño del área generativa (i.e. área meristemática sobre la cual se diferencian las flores) y como consecuencia de ello el número de flores diferenciadas. En este sentido, Cantagallo et al (2004) demostraron la existencia de una fuerte asociación positiva y significativa entre el tamaño del área generativa y el número de flores diferenciadas y el efecto negativo de una reducción en la oferta de los recursos (i.e. un 80% menos de radiación incidente) sobre la tasa de crecimiento de dicha área. En los experimentos informados en este capítulo no se midió el tamaño del área generativa, aunque si se midió -a antesis- el largo y el ancho de los ovarios de las flores de los sectores externo, medio e interno de los capítulos de plantas cultivadas en un amplio rango de densidades (i.e. 2-14 plm⁻²), (i.e. datos no presentados en la tesis). En ese experimento no se detectaron diferencias significativas para el largo y ancho de los ovarios de las flores ubicadas en los tres sectores del capítulo. La circunstancia de que el aumento de la densidad afectó el número de flores pero no su tamaño puso en evidencia, de forma indirecta, que el aumento de la partición de biomasa hacia el tallo, en sentido estricto la partición hacia el entrenudo que esta creciendo durante el periodo de diferenciación de primordios florales, disminuyó la partición de fotoasimilados hacia el área generativa afectándose su tamaño. Esta asociación constituye la primera evidencia de que la merma en el número de flores por planta en respuesta al aumento de la densidad se produce por la desvío de fotoasimilados al crecimiento de otras estructuras vegetativas). Esta asociación constituye la primera evidencia de que la merma en el número de flores por planta en respuesta al aumento de la densidad se produce por la desvío de fotoasimilados al crecimiento de otras estructuras vegetativas. Si bien Libenson et al. (2004) demostraron en plantas de girasol que crecieron bajo luz solar y con una reducción localizada de la relación R/RL a nivel del tallo, que la longitud de entrenudos y la biomasa de tallo aumentaron, mientras que el número de granos llenos por planta disminuyó, la aproximación utilizada por estos autores difirió substancialmente de la utilizada en este capítulo debido a que: i) no consideraron la superposición temporal del

crecimiento de los entrenudos basales con la formación de las estructuras florales y ii) probablemente como consecuencia de lo anterior la calidad de luz se modificó mediante el uso de filtros selectivos para R/RL (i.e. simula la condición de alta densidad) y transparentes (i.e. simula condición de baja densidad) que se ubicaron indistintamente en todos los entrenudos de la planta, a medida que estos se iban elongando, generándose un ambiente lumínico muy diferente al que se produce en los canopeos de girasol. Tampoco se pudo comprobar esta asociación en otros cultivos de grano. Así por ejemplo, en plantas de variedades de trigo de diferente momento de liberación al mercado que crecieron con una baja relación R/RL, mediante la suplementación con luz rojo lejano durante las horas finales del fotoperíodo, se redujo el número de granos por planta. Sin embargo, no fue posible asociar la reducción del número de granos con una mayor partición hacia el crecimiento de otros órganos (i.e. estructuras de la espiga, hoja bandera, Ugarte et al., 2010). La asociación significativa y negativa entre el número de flores por planta y la biomasa del cuarto entrenudo (Fig. 5.5), el que más creció durante el periodo de diferenciación floral (Fig. 5.2 b), y la asociación positiva y significativa entre la longitud y la biomasa de este entrenudo ($y=0.065+0.0256X$, $R^2=0.81$, $n=15$) en respuesta a la densidad pusieron en evidencia que esta variable morfológica podría ser utilizada como un indicador sencillo para detectar variabilidad intraespecífica para la tolerancia (i.e. número de flores por planta) al aumento de la densidad. En adición a lo anterior y debido a que la altura a estrella visible aumentó en respuesta a la densidad (curva inferior, Fig. 5.1) y se asoció en forma significativa y positiva con longitud del cuarto entrenudo ($y=5.56+0.177X$, $R^2=0.72$, $n=15$) también podría ser utilizada como un indicador alternativo a la longitud del cuarto entrenudo de tolerancia a la densidad.

La exploración de la variabilidad intraespecífica para la respuesta del número de flores por planta (Fig. 5.6 c), la longitud del cuarto entrenudo (Fig. 5.6 b) y la altura de plantas a estrella visible (Fig. 5.6 a) a la densidad permitió identificar por primera vez : i) la existencia de variabilidad intraespecífica en este cultivo para tolerancia a alta densidad poblacional asociada a una partición diferencial de biomasa hacia el número de flores, ii) identificar que, al menos en los híbridos evaluados en los experimentos informados en este capítulo, la variabilidad intraespecífica para estos caracteres se encuentra circunscripta al rango de densidades correspondiente entre 5 a 10 pl.m⁻², debido a que no se registraron diferencias significativas entre 10 y 14 pl.m⁻² para estas variables en ninguno de los híbridos evaluado (Fig. 5.6 a b y c) e iii) individualizar dos grupos de híbridos que presentaron un comportamiento diferente en relación a la respuesta del número de flores por planta a la densidad. En los híbridos ACA885, MG50 y Paraíso30 (Figs. 5.6 c y 5.8 a y b de los Exps. 2 y 3 respectivamente) el número de flores disminuyó en forma significativa cuando la densidad aumento de 5 a 10 pl.m⁻² mientras que, en los otros dos cultivares (i.e. DK4050 y DK3820) no se produjo una variación significativa para esta variable en todo el rango de densidades explorado (Fig. 5.6 c y 5.8 c y d de los Exps. 2 y 3 respectivamente). El hecho que las diferencias entre híbridos citadas previamente para la respuesta del número de flores por planta se repitieron para la longitud del cuarto entrenudo y para la altura de las plantas a estrella visible, salvo para el híbrido Paraíso 30, reforzó la noción de la conexión entre los cambios morfológicos y la variación del número de flores por planta en respuesta a la densidad descritos en el Exp.1 y por otra parte, le proporcionaron un mayor grado de sustento al uso de la longitud del cuatro entrenudo y la altura de las plantas a estrella visible como indicadores morfológicos del comportamiento contrastante del número de flores por planta en respuesta a la densidad (contraste entre las Figs. 5.6 a y b versus Figs. c). El contraste entre la respuesta de la longitud del cuarto entrenudo a la densidad

(i.e. Paraíso 20 y MG50, DK4050 y ACA885, Fig. 5.2c y Fig. 5.6 b) y la del primer entrenudo cuando estos genotipos (Figs. 5.10 a, c, e y g) fueron expuestos a cantidades crecientes de RL reforzaron la idea de que la relación R/RL juega un papel importante, en la regulación de estos procesos y en el establecimiento de las diferencias entre los híbridos a través de una sensibilidad diferencial a esta señal. Estos resultados constituyen la primera evidencia de que la variabilidad para la respuesta del número de flores por planta se correlaciona con la variabilidad para la longitud del cuarto entrenudo y de la altura a estrella visible. Sin embargo, y como era previsible, el contraste entre la respuesta del rendimiento en aceite y la respuesta del número de flores a la densidad puso en evidencia que los híbridos que presentaron un aumento sostenido del rendimiento en aceite por unidad de superficie (i.e. ACA885 y DK3820, Fig. 5.9 b) no necesariamente fueron aquellos que presentaron una menor variación del número flores por planta en respuesta a la densidad (i.e. DK 4050 y DK3820, Fig. 5.6 c). Nótese que ACA885 y el DK3820 presentaron una respuesta contrastante para el número de flores por planta a la densidad, lo que refleja la importancia que tienen otros determinantes del rendimiento (i.e. la proporción de granos que cuajaron, el peso y la concentración de aceite en el grano) en la respuesta del rendimiento en aceite por unidad de superficie. Probablemente esta fue la razón por la cual Libenson et al., (2004) no pudieron asociar la variabilidad detectada para el rendimiento de plantas con la respuesta de estos híbridos a la altura de las plantas. El análisis detallado de los componentes fisiológicos del rendimiento realizados en el Capítulo II para el cultivar Paraíso 20, en un amplio rango de densidades, confirman esta aseveración. El aumento sostenido del rendimiento en aceite en respuesta al aumento de la densidad se produjo debido a que en este cultivar una plasticidad moderada del número de flores por planta (ver Fig. 2.3 a, pág. 45) estuvo acompañada de una baja ó nula plasticidad del porcentaje de aborto (ver Fig. 2.3 d, pág. 45) y una baja plasticidad del peso del grano (ver Figs. 2.4 a, pág. 47). En base a los resultados documentados en el Capítulo 2 de esta tesis surge la necesidad de evaluar con mayor grado de detalle los procesos que están involucrados con la respuesta del cuaje de los granos a la densidad en los cultivares que presentan un aumento sostenido del rendimiento en función de la densidad, debido a la mayor importancia relativa de este componente del rendimiento comparado con el peso del grano.

En síntesis, los experimentos realizados en este capítulo permitieron identificar al cuarto entrenudo como el entrenudo que más creció durante el desarrollo de la inflorescencia y demostrar que el aumento de la partición de biomasa hacia el entrenudo que está creciendo durante el periodo de diferenciación de primordios florales disminuyó la partición de fotoasimilados hacia el ápice afectándose el tamaño del área generativa y como consecuencia de ello el número de flores diferenciadas. Por otra parte, la respuesta de la longitud del cuarto entrenudo, altura a estrella visible y número de flores en respuesta a la densidad de diferentes híbridos de girasol permitió identificar la existencia de variabilidad intraespecífica para estos atributos y reforzó la noción de la conexión entre los cambios morfológicos y la variación del número de flores. En forma complementaria a estos experimentos, la variabilidad detectada para la respuesta de la longitud del primer entrenudo y para la inclinación de tallos para estos híbridos cuando fueron expuestos a cantidades crecientes de RL reforzaron la idea de que la relación R/RL juega un papel importante, en la regulación de estos procesos y en el establecimiento de las diferencias entre los híbridos a través de una sensibilidad diferencial a esta señal. Sin embargo, la falta de asociación entre los cambios en la morfología de las plantas y el número de flores con el rendimiento por planta en alguno

de los cultivares evaluados en este capítulo puso en evidencia que la mayor tolerancia del rendimiento a la alta densidad en girasol es un proceso complejo en el que otros procesos (i.e. tasa de crecimiento del cultivo durante el cuaje de los granos) adicionales a los cambios en la morfología y número de flores se producen en canopeos de girasol debido a una sensibilidad diferencial a la calidad de la luz.

En el siguiente Capítulo se integraron los conocimientos generados en los experimentos de los capítulos anteriores y se discuten cuales serían las investigaciones futuras que contestarían los interrogantes que surgen a partir de esta investigación.

CAPÍTULO 6

Discusión General y Conclusiones

6.1 DISCUSION GENERAL

En los capítulos anteriores se presentaron los resultados de los experimentos dirigidos a avanzar en la comprensión de las bases ecofisiológicas de la respuesta del rendimiento del cultivo de girasol a la alta densidad poblacional, su posible conexión con determinadas respuestas de las plantas (i.e. longitud de entrenudos basales, altura de la planta estrella visible, inclinación de tallos) a las señales lumínicas que se producen en los canopeos de girasol en función de la densidad de siembra y la proximidad entre plantas en el surco, y la existencia de variabilidad intraespecífica para los caracteres de potencial interés. En los Capítulos 2 y 3 se da cuenta de los resultados de experimentos en los que se evaluaron las bases fisiológicas de la respuesta del rendimiento potencial para identificar los atributos que estén asociados con el aumento del rendimiento potencial a densidades más altas que las utilizadas actualmente en lotes de producción. Por otra parte, en los Capítulos 4 y 5 se da cuenta de los resultados de experimentos en los que se evaluaron las relaciones entre ciertos caracteres morfo-fisiológicos que afectan la tolerancia a las altas densidades poblacionales y su variabilidad intraespecífica. Los efectos de la densidad sobre el rendimiento en esta Tesis se analizaron teniendo en cuenta como marco conceptual que la influencia de los vecinos modifican los factores del ambiente y la disponibilidad de recursos en el canopeo, y que las plantas que lo integran utilizan esa información para “decidir” entre programas de desarrollo alternativo.

Los experimentos realizados en el Capítulo 2 demostraron que el rendimiento en aceite, en los cultivos protegidos contra vuelco/quebrado y enfermedades, aumenta en un amplio rango de densidades (0.7 a 14 pl.m⁻²) en las EU_{0.7} Fig. 2.8 b). Debido a ello se aceptó la hipótesis 1 de la Introducción que dice que la capacidad fisiológica del rendimiento en el cultivo de girasol (es decir, aquella que se alcanza utilizando los cultivares actualmente disponibles en cultivos protegidos contra vuelco/quebrado y contra enfermedades) a alta densidad (>5 pl.m⁻²) es superior a la que se obtiene a las densidades actualmente consideradas óptimas. Estos resultados pusieron en evidencia por primera vez que existe una oportunidad para aumentar el rendimiento potencial del cultivo girasol a través de una mayor tolerancia del rendimiento a la densidad. En caso de que esta mejora sea posible debe ir acompañada de una mayor tolerancia al vuelco de raíces y quebrado de tallos. En relación a este último punto es importante destacar que, el 10% de la superficie sembrada con girasol se pierde debido al vuelco de las raíces y al quebrado de los tallos a densidades substancialmente inferiores a la utilizadas en estos experimentos y, a que el vuelco de raíces (Sposaro et al., 2008) y quebrado de tallos (Hall et al., 2010) aumentan en forma notoria con el incremento de la densidad. También se demostró que la distribución de plantas en el stand del cultivo afecta la plasticidad vegetativa [i.e. área foliar (Figs. 2.2 a, b y c) y biomasa a antesis (Figs. 2.2 d, e y f) y reproductiva (i.e. rendimiento en aceite, Figs. 2.2 g, h e i)]. El estudio de los indicadores de la plasticidad vegetativa y reproductiva al área por planta sirvió para mostrar que: i) una alta plasticidad vegetativa y reproductiva y el mantenimiento del índice de cosecha son los atributos que debería reunir un cultivar “hipotético” de girasol para aumentar su productividad a densidades mayores que a 5 pl.m⁻² y que, ii) ambos atributos son una condición necesaria para compensar, dentro de determinado rango de áreas por planta, las pérdidas de rendimiento que se producen en lotes con desuniformidad espacial, pero esta capacidad esta restringida a algunas de las distribuciones de plantas en el stand de todas las posibles que se pueden originar en un lote desuniforme. En las ENU_{0.7} evaluadas en esta tesis la plasticidad vegetativa y

reproductiva fue menor que en las otras dos estructuras a altos valores de AP (Figs. 2.2. b, e y h vs a, d, g y c,f, i). Coincidentemente, en el maíz el aumento de la tolerancia a la densidad se asoció con una mayor plasticidad vegetativa y reproductiva a baja densidad y un menor valor de biomasa requerido para producir rendimiento (Echarte y Andrade 2003). Los efectos de la estructura de canopeo no uniforme sobre la respuesta del área foliar al área por planta (Fig.2.2 b vs a y b) y sus posibles implicancias sobre la acumulación de biomasa en este tipo de estructuras requieren más investigación. El tamaño final de las hojas está fuertemente influenciado por la posición nodal, la temperatura y el estrés de agua, nitrógeno y radiación (Connor y Hall, 1997). Mientras que en plantas de girasol una baja R/RL reduce la tasa temprana de crecimiento de las hojas y promueve el crecimiento en la etapa final no afectándose el tamaño final de las hojas (Casal y Sadras, 1984). En base a esta evidencia es probable que una menor cantidad de radiación interceptada por planta en las $ENU_{0.7}$ haya afectado el área foliar en estas estructuras. Sin embargo, no debería descartar que en canopeos de girasol, la calidad de la luz pueda afectar al menos en parte el tamaño de las hojas. Contrariamente a lo enunciado en la hipótesis 2 de la Introducción, la respuesta del rendimiento a la densidad fue similar en las tres estructuras de canopeo. Debido a ello se rechazó la hipótesis donde se planteó que la distribución de plantas en el stand del cultivo afecta la plasticidad vegetativa y biomasa a antesis y reproductiva repercutiendo sobre la respuesta del rendimiento a la densidad. Sorprendentemente, la evolución del rendimiento y de la biomasa aérea en las $EU_{1.4}$ comparada con las $EU_{0.7}$ fue similar en todo el rango común de densidades explorado en ambas estructuras de canopeo (contraste entre los símbolos negros vacíos vs los símbolos negros llenos, Fig.2.8 a.), a pesar de que la proporción de radiación interceptada máxima se alcanzó más tardíamente y su valor fue inferior en las $EU_{1.4}$ comparado con las $EU_{0.7}$ en al menos una variante de canopeo incompleto (Fig. 3.1).

Los experimentos realizados en el Capítulo 3 han servido para demostrar por primera vez que en una variante de canopeo incompleto (surcos a 0.70 vs 1.40m, sembrados ambos a 5.1plm^{-2}) la caída de la proporción de radiación interceptada ($\cong 20\text{-}25\%$) durante el periodo que se produce en las $EU_{1.4}$ comparado con las $EU_{0.7}$ fue compensada con un aumento de similar magnitud de la EUR ($\cong 20\text{-}25\%$) en las $EU_{1.4}$ (Figs. 3.2. y Tabla 3.5) y que, el aumento de la EUR en las $EU_{1.4}$ se produjo debido a una mayor incidencia de la luz en las caras laterales de los setos (Fig. 3.3). Como consecuencia de ello se aceptó la hipótesis 3 de la Introducción que dice que un aumento en el uso de radiación compensa la caída en la proporción de radiación interceptada en canopeos incompletos de forma tal que la producción de biomasa y el rendimiento en aceite en estas estructuras es similar al logrado en los canopeos de desarrollo completo a igual valor de densidad. Estos resultados claramente contradicen la afirmación que sostiene que la acumulación de biomasa y la proporción de radiación interceptada durante el periodo crítico responden de manera similar ante variaciones en la distancia entre surcos (0.50 vs 0.70m de distancia entre surcos; Andrade et al., 2002) y que la eficiencia en el uso de la radiación tiene un rol menor como fuente de variación de la biomasa. La contradicción entre ambos resultados probablemente tiene origen en dos causas de distinto orden: i) el rango de distancias entre surcos explorado en ambos trabajos no fue el mismo, y ii) que en Andrade et al. (2002) no calcularon la EUR. En consecuencia, sus conclusiones se basan exclusivamente en el alto grado de asociación entre el rendimiento/ la proporción de radiación interceptada alrededor del periodo de antesis. El presente resultado tiene profundas implicancias sobre el rendimiento

potencial y cosechable en cultivos de girasol en ambientes con restricciones hídricas y en intercultivos de girasol-soja.

La demostración que la eficiencia en el uso de la radiación aumentó en respuesta a la distancia entre surcos puso en evidencia que existe una oportunidad para aumentar el rendimiento potencial a través de un aumento en la eficiencia en el uso de la radiación en las $EU_{0.7}$ a las densidades utilizadas comercialmente en la actualidad. En este sentido, cambios en la estructura de canopeo (i.e. variación en el tamaño de las hojas, inclinación de hojas etc.) que faciliten una mayor penetración de la luz en el canopeo del girasol podrían mejorar la distribución de la luz en el canopeo y/o aumentar la cantidad de radiación difusa relativa a la radiación incidente en el canopeo y como consecuencia de ello aumentar la EUR. Fischer et al. (2014) sostienen que ésta podría ser una vía para aumentar la EUR en cultivos que presentan hojas anchas como el girasol, la soja y la remolacha azucarera. En este sentido, el aumento de la EUR durante el periodo de llenado de grano fue uno de los cambios fisiológicos que se produjeron en los cultivares modernos de maíz que presentan una mayor tolerancia al aumento de la densidad comparados con sus predecesores (Fischer et al., 2014). Si bien no se identificaron cuáles son los cambios en la estructura de canopeo y/ los procesos que produjeron el aumento de la EUR estos mismos autores consignaron que las hojas de los cultivares modernos de maíz son más erectas que los cultivares más antiguos.

El uso de estructuras de canopeo con distancias entre surcos que generan una cobertura del entresurco deficiente (alrededor del periodo floración) en girasol está relegado a ambientes con estrés hídrico moderado a severo. Bajo estas condiciones, y en forma similar a lo descrito para los ambientes sin restricciones hídricas y nutricionales, la respuesta de la EUR a la distancia entre surcos es considerada irrelevante (Calviño et al., 2004). Sin embargo, y si se tiene en cuenta que el principal mecanismo que regula la cantidad de agua que transpira el canopeo de girasol es el crecimiento (i.e. expansión celular) de las hojas, que redundaría en una menor capacidad del cultivo para interceptar radiación, y que el potencial agua al que se afecta el crecimiento de hojas (-0.4 MPa) es más alto que el correspondiente a la fotosíntesis (-0.8 MPa), es probable que en ambientes con moderadas restricciones hídricas, el aumento del rendimiento en estructuras de cultivo con baja cobertura de canopeo esté asociado, al menos en parte, a un aumento en la EUR debido a una mayor incidencia de la luz en las caras laterales de los setos. En este sentido, y de confirmarse que bajo condiciones de déficit hídrico moderado la fotosíntesis no se ve afectada y que la importancia relativa de la eficiencia en el uso de la radiación en la determinación del rendimiento aumenta (al menos hasta alcanzar un umbral crítico) en respuesta a la distancia entre surcos. Una distancia entre surcos mayores a los valores utilizados actualmente, podría aumentar el rendimiento cosechable en los ambientes donde se desarrolla la mayor parte de la producción de girasol en Argentina. En una segunda etapa la realización de experimentos en los ambientes de producción de girasol (i.e. con una oferta de recursos variable) permitirá identificar con que intensidad los resultados obtenidos en la primera etapa se expresan en lotes de producción de girasol.

El uso de dobles cultivos que ocupan la misma (i.e. intercultivos de girasol-soja, trigo-canola, maíz-soja) estación de crecimiento ha sido propuesto como una práctica de manejo que permite aumentar la eficiencia del uso de los recursos (i.e. agua, luz y nutrientes) del ambiente y la rentabilidad del productor (Calviño y Monzón, 2009). Sin

embargo, el rendimiento obtenido en el intercultivo girasol-soja (i.e. distancia entre surcos del cultivo dominante 1.56m) esta principalmente limitado por el pobre rendimiento de la soja. Si bien el girasol alcanza madurez fisiológica en estos planteos antes que la soja alcance su periodo crítico, aún así el rendimiento de este cultivo se ve severamente afectado. En base a los resultados obtenidos en esta Tesis el bajo rendimiento de la soja estaría asociado, al menos en parte, a que la proporción de radiación interceptada en las $EU_{1.4}$ es lo suficientemente alta como para afectar el crecimiento del cultivo de soja en el periodo vegetativo. Así por ejemplo, a los 30 días de emergencia del cultivo la proporción de radiación interceptada en estas estructuras era del 50% (símbolos vacíos, Fig. 3.2). La circunstancia de que el modelo de Connor (2006) haya sido un buen estimador de las diferencias observadas en la dinámica de interceptación de la radiación entre las $EU_{1.4}$ y las $EU_{0.7}$ (Figs.3.6 a y b) cuando es alimentado por variables de entrada tales como la geometría tridimensional de los setos (altura, ancho y forma del seto, Fig.3.5) y la distancia entre surcos sugiere fuertemente que la variación de las dimensiones del seto y la distancia entre surcos de la especie de mayor altura en el intercultivo son las variables que condicionan fuertemente la cantidad de radiación incidente y/o reflejada que recibe el cultivo de menor altura (i.e. soja). Por otra parte, la estrategia de aumentar aún más la distancia entre surcos del cultivo de mayor altura podría no necesariamente disminuir ó incluso podría aumentarse el rendimiento. En este sentido, Connor y Gómez del Campo (2013), mediante el uso de un modelo de simulación, estimaron el rendimiento por unidad de superficie en setos de olivo (*Olea europaea*) de 2 m de alto y ancho a diferentes distancias entre surcos (1 a 8m). El rendimiento aumentó en forma significativa en respuesta al incremento de la distancia entre surcos de 1- 4m. A una distancia mayor el rendimiento en frutos disminuyó.

La similar respuesta del rendimiento en aceite por unidad de superficie en las $ENU_{0.7}$ en el rango de 2.4 a 6.7 $pl.m^{-2}$ comparado con las otras dos estructuras de canopeo (contraste entre los símbolos grises vs los símbolos negros vacíos y llenos, Fig.2.8 a.) sugiere que las diferencias descriptas para la respuesta del rendimiento por planta en las $ENU_{0.7}$ (Figura 2.2 h) no se trasladan a la respuesta del rendimiento por unidad de superficie entre las tres estructuras de canopeo (Figura 2.2. g é i). Es necesario realizar nuevos experimentos que contemplen el estudio de la respuesta del rendimiento por unidad de superficie en un rango de densidades mayor al explorado en las $ENU_{0.7}$.

Las descripciones y cuantificaciones detalladas de la dinámica del proceso de inclinación de tallos en cultivos densos de girasol sembrados en surcos, demostraron que el aumento de la densidad a valores mayores a 5.1 $pl.m^{-2}$, produjo un aumento gradual de la proporción de tallos que modificaron su dirección de crecimiento (i.e. de erectos a inclinados), generando un patrón de ordenamiento de tallos predominantemente alterno en stands de densidades mayor ó igual a 10 $pl.m^{-2}$ (Fig. 4.3. a) y la identificación de la naturaleza de la señal (i.e. R/RL, Fig.4.8) que gatilla el mismo. Debido a ello se aceptó la hipótesis 4 de la Introducción que postula que la inclinación alterna de tallos ocurre durante varios días, en etapas tempranas del desarrollo del cultivo, y que se produce en respuesta a cambios denso-dependientes que afectan a la calidad del ambiente lumínico (i.e. R/RL y luz B) en la que crecen las plantas. Este hallazgo constituye una variante, hasta ahora desconocida, del síndrome de escape del sombreado tanto en lo relativo a la respuesta (i.e. inclinación alterna) como a

la naturaleza del proceso a nivel del cultivo entero (i.e. las señales lumínicas originaron una red de comunicación entre las plantas a largo del surco de siembra) que le dio origen (Figs. 4.5. y 4.6). El estudio de los efectos de la inclinación de tallos sobre el rendimiento y sus componentes en cultivos de girasol sembrados alta densidad permitió comprobar que la inclinación de tallos aumentó la productividad del canopeo (Tabla 4.2 y 4.3). Sin embargo, y contrariamente a lo postulado en la segunda hipótesis evaluada en el Capítulo 4, los efectos de la inclinación de tallos no modificaron el crecimiento del cultivo a antesis y recién se hicieron evidente durante el proceso de cuaje y peso de grano. Debido a ello, se rechazó la Hipótesis 5 de la Introducción que postula que la inclinación de tallos podría ocasionar un aumento en la cantidad de radiación interceptada y estimular el crecimiento total del cultivo en las primeras etapas de desarrollo disminuyendo los eventuales efectos negativos de una mayor inversión de biomasa en entrenudos sobre el número de flores diferenciadas, se rechazó. Estos resultados sugieren que la inclinación alterna de tallos relajaría la competencia por la luz durante una etapa mas avanzada del periodo de crecimiento del cultivo (i.e. cuaje y llenado del grano) a alta densidad y que por lo tanto debería ser un atributo que debería ser tenido en cuenta en un planteo de alta densidad.

Los experimentos realizados en el Capítulo 5 permitieron por primera vez: i) documentar los cambios en la morfología de los tallos (longitud y peso de entrenudos, altura de plantas a estrella visible antesis, Figs. 5.1 y 5.2) y la asociación entre la biomasa del cuarto entrenudo y el número de flores (Figs. 5.3, 5.4 y 5.5) en canopeos de girasol en respuesta al aumento de la densidad, ii) identificar y aceptar la hipótesis 6 de la Introducción, que planteaba la existencia de variabilidad intraespecífica para los caracteres morfológicos citados previamente (Figs. 5.6 a, b y c) y, iii) aceptar la hipótesis 7 de la Introducción que dice que la variabilidad intraespecífica detectada para la longitud de los entrenudos basales en canopeos de girasol en respuesta a la densidad (Fig. 5.6 b) esta asociada a una sensibilidad diferencial al ambiente lumínico percibido por las plantas en las primeras etapas de desarrollo del cultivo (Figs. 5.10 a c, e y g). Tomados en conjunto estos resultados pusieron en evidencia que modificar la sensibilidad al ambiente lumínico (relación R/RL), que se produce en canopeos de girasol en respuesta a la densidad, de los entrenudos que crecen durante el periodo de formación de las estructuras reproductivas, afecta el número de flores por planta. Este tipo de asociaciones no se han podido establecer en otros cultivos de grano (i.e. trigo, Ugarte et al., 2010). Si bien Libenson et al. (2004) demostraron en plantas de girasol que crecieron bajo luz solar y con una reducción localizada de la relación R/RL a nivel del tallo, que la longitud de entrenudos y la biomasa de tallo aumentaron, mientras que el número de granos llenos por planta disminuyó, la aproximación utilizada por estos autores difirió substancialmente de la utilizada en este capítulo debido a que: i) no consideraron la superposición temporal del crecimiento de los entrenudos basales con la formación de las estructuras florales, y ii) probablemente como consecuencia de lo anterior la calidad de luz se modificó mediante el uso de filtros selectivos para R/RL (i.e. simula la condición de alta densidad) y transparentes (i.e simula condición de baja densidad) que se ubicaron en todos los entrenudos de la planta, a medida que estos se iban elongando, generándose un ambiente lumínico muy diferente al que se produce en los canopeos de girasol.

Contrariamente a lo postulado en la hipótesis 8 de la Introducción, los cultivares con menor sensibilidad a los cambios en la partición biomasa entre la inflorescencia y los entrenudos basales en respuesta al aumento de la densidad (Figs. 5.6 b y c) no

necesariamente fueron los cultivares que presentaron una menor reducción del rendimiento potencial por planta (Figs. 5.9a) en respuesta a la densidad. Este contraste, en particular, pone en evidencia que la respuesta del rendimiento a la densidad y, en particular, del número de flores por planta es el resultado de la coexistencia de los procesos analizados con otros adicionales. En adición a lo anterior, en los experimentos de variabilidad intraespecífica del Capítulo 5 no se detectó una asociación positiva entre la respuesta del rendimiento por planta a la densidad y la inclinación de tallos. Así por ejemplo, el rendimiento por planta del híbrido DK 4050 disminuyó en todo el rango de densidades evaluado (i.e. 5, 10 y 14 pl.m⁻², Fig. 5.9 a) en forma más notoria que el híbrido ACA885 a pesar que el número de flores por planta (Fig.5.6c) en este híbrido no se modificó y su respuesta a la inclinación de tallos (Fig.5.7) fue significativamente mayor a la registrada en ACA885. La evidencia citada precedentemente sugiere que en futuras investigaciones es necesario evaluar con mayor grado de detalle los procesos que están involucrados en el cuaje de los granos antes implementar un programa de mejoramiento destinado a aumentar el rendimiento potencial del cultivo de girasol vía una mayor tolerancia a la densidad basado en el uso de los atributos examinados en esta tesis.

Los granos vanos en el girasol se producen debido a fallas en el estadio embrionario temprano y no por fallas en la fecundación de las flores (Cantagallo, 1995). Una mayor disponibilidad de fotoasimilados y probablemente el nivel y/o la sensibilidad a fitohormonas (i.e. una menor relación de citocininas /ABA, Cheikh y Jones, 1994) son los procesos que están involucrados en el cuaje y peso del grano. En este sentido, los híbridos modernos de maíz presentan una mayor proporción de granos cuajados y peso de grano a alta densidad que sus predecesores debido a un aumento en la producción de biomasa en postantesis. Un mayor *stay green* del área foliar en postantesis y una mayor duración del periodo de llenado de grano fueron los determinantes del aumento de la producción de biomasa en postantesis en este cultivo (Fischer et al., 2014). En girasol, también se ha reportado la existencia de cultivares con *stay green* funcional que ocasionan una mayor capacidad de producción de biomasa durante el periodo de llenado de grano comparado con los híbridos no *stay green* (de la Vega et al., 2010). El aumento de la EUR en estos híbridos se debió a una mayor concentración del nitrógeno foliar específico por una menor tasa de senescencia durante el periodo de llenado de grano. Sin embargo, el rendimiento de los híbridos *stay green* en respuesta al aumento de la densidad (4.5 vs 7 pl.m⁻²) es similar al rendimiento de los híbridos que no presentan esta característica. Una menor demanda de nitrógeno del grano durante el periodo de postantesis para mantener el área foliar verde sería la principal causa de que el rendimiento sea similar en ambos grupos de híbridos (de la Vega et al., 2010). Estos autores sostienen que es necesario indagar con mayor detalle la relación fuente de nitrógeno/número de destinos en ambos grupos de híbridos. Estos híbridos exhiben una característica adicional que los hace potencialmente interesantes en planteos de alta densidad debido a que presentan una mayor tolerancia al quebrado de sus tallos comparado con los híbridos no *stay green* (de la Vega et al., 2010). Por otra parte, y en forma complementaria a lo anterior se debería evaluar con mayor grado de detalle la variabilidad para otros atributos (i.e. tamaño de las hojas, ángulo de inserción de hojas) del canopeo que permitirían aumentar la EUR en postantesis a través de una mejor distribución de la luz.

En forma simultánea con los estudios ecofisiológicos planteados en el punto anterior es necesario evaluar la variabilidad detectada para el número de flores y el rendimiento en aceite en un mayor número de híbridos en los ambientes de producción. Si bien la información que proporcionan los experimentos descritos en el Capítulo 5 (i.e. realizados en un único ambiente y en condiciones no limitantes de agua y nutrientes) es útil, es insuficiente si se considera que los efectos del ambiente y la interacción genotipo* ambiente explican la mayor parte de la variancia de la determinación del rendimiento del cultivo de girasol en Argentina en ensayos multi-ambiente (de la Vega et al., 2001). Los efectos potencialmente positivos de la densidad sobre el rendimiento en los ambientes de cultivo pueden ser parcial o totalmente enmascarados debido a una variación en la oferta de los recursos del ambiente (i.e. agua, radiación y nutrientes) durante la estación de crecimiento, al aumento del vuelco de raíces, quebrado de tallos y un aumento de incidencia y/o severidad de enfermedades. Bajo el contexto de un planteo de alta densidad estos factores que deprimen el rendimiento del cultivo en los ambientes de producción del cultivo de girasol adquieren particular importancia. De confirmarse que el vuelco de la raíz y el quebrado de los tallos limitan la expresión del rendimiento a alta densidad es necesario realizar estudios complementarios para examinar la asociación entre los cambios en la morfología (longitud y peso de los entrenudos basales de los tallos) y los caracteres que le otorgan una mayor tolerancia al vuelco de raíces (i.e. diámetro del plato de raíces, Sposaro et al., 2008) debido a que el crecimiento del tallo podría comprometer la partición de biomasa a las raíces y como consecuencia ello afectar el diámetro del plato de raíces. En este contexto, es importante notar que una baja relación R/RL reduce el crecimiento de raíces en tabaco (Kasperbauer, M., 1971), el número de fitómeros enraizados en *Trifolium repens* (Lötscher and Nösberger, 1997) y las formación de raíces laterales en *Arabidopsis thaliana* (Salisbury et al., 2007).

6.2. CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados de este trabajo generaron información sobre los bases ecofisiológicas de las respuestas del rendimiento del cultivo de girasol a densidades mayores a las utilizadas comercialmente en la actualidad y su conexión con los cambios morfológicos (i.e. longitud de entrenudos basales, altura de plantas a estrella visible, inclinación de tallos) que se producen en los canopeos de girasol en las etapas tempranas de desarrollo de cultivo. Las investigaciones realizadas en esta Tesis permitieron, en lo referido a la información básica:

i) Describir y cuantificar en forma detallada la dinámica (inicio y propagación) del proceso de inclinación de tallos en cultivos densos de girasol sembrados en surcos. Este hallazgo constituye una variante, hasta ahora desconocida, del síndrome de escape del sombreado tanto en lo relativo a la respuesta (i.e. inclinación alterna) como a la naturaleza del proceso (i.e. las señales lumínicas originaron una red de comunicación entre las plantas a largo del surco de siembra) mismo que le dio origen.

ii) Contribuir a reducir el vacío de información básica en relación a las respuestas (i.e. longitud de entrenudos basales, altura de las planta estrella visible, inclinación de tallos) de las plantas a las señales lumínicas que se producen en canopeos de girasol y su asociación con la respuesta del número de flores. En adición a lo anterior se identificó la existencia de variabilidad intraespecífica para las respuesta descriptas previamente y la necesidad de identificar, en nuevos experimentos, los procesos que permitirían el mantenimiento del cuaje a alta densidad.

iii) Demostrar que una mayor EUR puede compensar, dentro de determinado rango de variación de la distancia entre surcos, la menor cantidad de radiación interceptada de forma tal que la producción de biomasa y el rendimiento no se vean afectadas.

Las posibles aplicaciones técnico-agronómicas que se desprenden de este trabajo son:

i) Proveer información a los mejoradores de los atributos que son de potencial interés para mejorar el rendimiento potencial vía una mayor tolerancia a la densidad. En relación a este punto, se identificó la existencia de variabilidad intraespecífica para el rendimiento en aceite y para el número de flores.

ii) Proveer información a los asesores sobre la importancia de la geometría (i.e. altura, ancho y forma del seto) del canopeo y la distancia entre surcos como factores determinantes de la cantidad de radiación interceptada por cultivo de mayor altura y por ende la radiación remanente sobre el cultivo de menor altura en intercultivo de soja y girasol y que en determinados rangos de distancia entre surcos, mayores a los utilizados normalmente en condiciones de producción, la eficiencia en el uso de la radiación debe ser considerada conjuntamente con la intercepción de radiación como un determinante de la producción de biomasa y por lo tanto del rendimiento de los cultivos.

Este trabajo generó nuevas herramientas que podrán ser utilizadas en la investigación.

i) la individualización de dos indicadores morfológicos (i.e. longitud del cuarto entrenudo y altura de plantas a estrella visible) tempranos que pueden ser utilizados para la selección indirecta de cultivares con una respuesta contrastante para el número de flores por planta a la densidad. La medición de estos indicadores es fácil y rápida lo que permite la posibilidad de caracterizar una gran cantidad de líneas a un bajo costo. Por otra parte, se pueden realizar tempranamente en la estación de crecimiento de las líneas y/ ó cultivares.

ii) El ajuste del modelo de intercepción de Connor (2004), generado originalmente para el cultivo de olivo, para el cultivo de girasol, permitirá optimizar el diseño de estructuras de canopeo en intercultivos y en surcos anchos en cuanto a su capacidad para interceptar radiación para el cultivo de girasol, y así evitar o reducir significativamente la onerosa labor de medición y los problemas derivados del uso de registros incompletos para estimar la radiación interceptada. En relación a la intersiembra, ello servirá para llenar este vacío de conocimiento para el componente girasol del intercultivo y a más largo plazo, el éxito en esta tarea debería abrir el camino hacia la resolución del problema de intercepción de radiación por ambos componentes del intercultivo. En relación a su uso en ambientes con limitaciones hídricas es necesario realizar en forma previa un ajuste del modelo para identificar posibles desviaciones en la estimación de los flujos de radiación del modelo debido a que el modelo no contempla la senescencia de hojas.

Este trabajo además servirá como punto de partida para futuras investigaciones en los campos del mejoramiento y de la ecofisiología de los cultivos:

i) Estudios destinados a identificar la importancia relativa de la eficiencia en el uso de la radiación en la determinación del rendimiento en respuesta a la distancia entre surcos en ambientes con limitaciones hídricas. Una distancia entre surcos mayor a los valores utilizados actualmente, podría aumentar el rendimiento cosechable en los ambientes donde se desarrolla, en la actualidad, la mayor parte de la producción de girasol en Argentina.

ii) Estudios ecofisiológicos destinados a individualizar que características de la estructura del canopeo (i.e. ángulo de inclinación de hojas, tamaño de las hojas etc) podrían aumentar la EUR durante el periodo de cuaje y llenado de los granos de girasol.

iii) Los efectos potencialmente positivos de la densidad sobre el rendimiento en los ambientes de cultivo pueden ser parcial o totalmente enmascarados debido a una variación en la oferta de los recursos del ambiente (i.e. agua, radiación y nutrientes) durante la estación de crecimiento, al aumento del vuelco de raíces, quebrado de tallos y un aumento de incidencia/ y/o severidad de enfermedades. Bajo este contexto es necesario evaluar la fuente de tolerancia a la densidad poblacional en un conjunto de cultivares más amplio que el utilizado en el Capítulo 5 para identificar cuáles son las principales limitantes que afectan la respuesta del rendimiento a alta densidad en los ambientes de producción correspondientes al mega ambiente de la zona Central de producción de girasol en Argentina.

BIBLIOGRAFÍA

- AACREA, 1987 Girasol. Cuaderno de actualización técnica N°62. pp, 150.
- AACREA, 1998. Bases para el aumento de la producción de los cultivos de girasol en las áreas centrales del movimiento CREA. Informe de Avance, octubre 1998. Convenio AACREA (Asociación Argentina de Consorcios Regionales de Experimentación Agrícola)-Zeneca-Molinos Río de la Plata. Buenos Aires, Argentina. pp 41.
- AACREA, 2010. Producción de Girasol. pp, 109.
- Ahmad, M. and Cashmore, A.R. 1993. HY4 gene of *Arabidopsis thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature*, 366: 162-166.
- Andrade, F., Calviño, P., Cirilo, A., Barbieri, P. 2002. Yield responses to narrow rows depend on increased radiation interception. *Agron. J.*, 94: 975-980.
- Andrade, F.H., and Abbate, P.E., 2005. Response of maize and soybean to variability in stand uniformity. *Crop Sci.*, 97:1263-1269.
- Aphalo, P.J. and Ballaré C.L., 1995. On the importance of information-acquiring systems in plant-plant interactions. *Functional Ecol.*, 9: 5-14.
- Ballaré, C.L., Sánchez, R.A., Scopel, A.L., and Ghera, C.M., 1988. Morphological responses of *Datura ferox* L. seedlings to the presence of neighbors. The relationship with canopy microclimate. *Oecologia*, 76: 288-295.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L. and Sánchez, R. A., 1989. Photomodulation of axis extension in sparse canopies role of stem in the perception of light-quality signals of stand density. *Plant Physiol.*, 89: 1324-1330.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L. and Sánchez, A. L., 1991. Photocontrol of stem elongation in plant neighbourhoods: Effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. *Plant Cell Environ.*, 14: 57-65.
- Ballaré, C.L., Scopel, A.L., Radosevich, S.R., Kendrick, R.E., 1992. Phytochrome-mediated phototropism de-etiolated seedlings. *Plant Physiol.*, 100:170-77.
- Ballaré, C., 1994. Light gaps: sensing the light opportunities in highly dynamic canopy environments. En: Caldwell, H.H. and Pearcy, R.W. (eds.). "Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above and belowground". Academic Press. San Diego, CA. USA. Pág. 73-110.
- Ballaré, C. L., Scopel, A.L., Roush, M.L., Radosevich, S.S.R., 1995. How plants find light in patchy canopies. A comparison between wild-type and phytochrome -B-deficient mutant plants of cucumber. *Funct. Ecol.*, 9:859-868.
- Ballaré, C., 1999. Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends Plant Sci.*, 4(3):97-102.
- Bange, M.P., Hammer, G.L., Rickert, K.G., 1997. Effect of radiation environment on radiation use efficiency and growth of sunflower. *Crop Sci.*, 37: 1208-1214.
- Boccalandro, H., Ploschuk, E., Yanosky, M., Sánchez, R. Gatz, C., and Casal, J., 2003. Increased phytochrome B alleviates density effects on tuber of field potato crops. *Plant Physiol.*, 133: 1539-1546.
- Bonebeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.L., Aron, S. and Camazin, S., 1997. Self-organization in social insects. *Tree*, vol :12, 5:188-192.

- Borgorad, L and Mellrath, W.J.1960. The effects of light quality on axillary bud development in *Xanthium spp.* Plant Physiol., 34, Suppl., p. xxxii.
- Boyer, J., 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. Plant Physiol., 46: 233-235.
- Calviño, P., Monzón, J.P.2009. Farming Systems of Argentina: yield constraints and risk Management. In: sadras, V.O., Calrderini, D. (Eds.). Crop physiology: applications for genetic improvement and agronomy. Academic Press, Elsevier, pp.55-67.
- Calviño, P., Sadras, V., Redolatti, M., Canepa, M. 2004. Yield responses to narrow rows as related to interception of radiation and water deficit in sunflower hybrids of varying cycle. Field Crops Res., 88: 261-267.
- Camazine, S.J.L., Deneubourg, N.R., Franks, J., Sneyd,G., Theraulaz, E. and Bonabeau, E., 2001. Self-organization in biological Systems, Princenton University Press, Princenton, NJ.
- Cantagallo, J.E., Medán, D. and Hall, A.J., 2004. Grain number in sunflower as affected by light stress during floret growth, anthesis and grain setting. Field Crops Res., 85:191-202.
- Cárcova, J., Abeledo, G., López Pereira, M. 2003. En: Satorre, E., Benech, R., Slafer, G., de la Fuente, E., Miralles, D., Otegui, M., Savin, R (eds.). Producción de cultivos de granos: bases funcionales para su manejo. Editorial Facultad de Agronomía. Pág. 75-97.
- Casal, J.J., Sanchez, R.A., Deregibus, V.A. 1986. The effect of plant density on tillering: the involvement of R/FR and the proportion of radiation intercepted per plant. Environ. Exp. Bot., 26: 365-371.
- Casal, J. 2013. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. Ann. Rev. Plant Biol., 64: 403-427.
- Cashmore, A.R., 1997. The cryptochrome family of photoreceptors. Plant, Cell and Environ., 20: 764-767.
- Cashmore, A.R., Jarillo, J.A., Wu, Y.J., and Lui, D. 1999. Cryptochromes: blue Light receptors for plants and animals. Science, 284: 760-765.
- Cerdán, P.D., Yanosky, M.J. Reymundo, F.C., Nagatami, A., Staneloni, R.J. et al. 1999. Regulation of phytochrome B signaling by phytochorme A and FHY1 in *Arabidopsis thaliana*. Plant J., 18:499-507.
- Cherbiy-Hoffman, S. U., Searles, P.S., Hall, A. J. and Rousseaux, M.C., 2012. Influence of Light environment on yield determinants and components in large olive hedgerows following mechanical pruning in the subtropics of the Southern Hemisphere. Sci. Hortic., 137: 36-42.
- Cheikh, N. and Jones, R. 1994. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress. Role of cytokinin/abscisic acid balance. Plant Physiol. 106:45-51.
- Christie, J., Reymond, F., Powell, G.K., Bernasconi, P., Raibekas, A., Liscum, E., Briggs, W.R. 1998. Science, 282(5394):1968-1701.

- Connor, D.J., and Jones, T.R., 1985. Response of sunflower to strategies of irrigation II. Morphological and physiological responses to water stress. *Field Crops Res.*, 12:91-103.
- Connor, D.J., Sadras, V.O., 1992. Physiology of yield expresión in sunflower. *Field Crops Res.*, 30: 333-389.
- Connor, D.J., Sadras, V.O. and Hall, A.J., 1995. Canopy nitrogen distribution and the photosynthetic performance of sunflower crops during seed filling: a quantitative analisis. *Oecologia*, 101: 274-281.
- Connor, D. J., 2006. Towards optimal designs for hedgerow olive orchards. *Aust. J. Agric. Res.*, 57: 1067-1072.
- Connor, D. y Gómez del Campo, M. 2013. Simulation of oil productivity and quality of N-S oriented olive hedgerow orchards in response to structure and interception of radiation. *Sci. Hortic.*, 150: 92-99.
- Cooper, M., Leafgren, R., Tangl, T and Messina, C., 2014. Breeding drought-tolerant maize hybrids for the US corn-belt: discovery to product. *J. Exp. Botany.*, Vol. 65, No. 21: 6191–6204.
- de la Vega , A. J. and Hall, A. J., 2002. Effects of planning date, genotype and their interactions on sunflower yield: II components of oil yield. *Crop. Sci.* 42:1201-1210.
- de la Vega, A. J., Cantore, M.A., Sposaro, M.M., Trápani, N., López Pereira, M. and Hall, A.J., 2011. Canopy stay-green and yield in non-stressed sunflower. *Field Crops Res.* 121:175-185.
- de la Vega, A., De Lacy, I., y Chapman, S., 2007a. Progress over 20 years of sunflower breeding in central Argentina. *Field Crops Res.*, 100: 61-72.
- de la Vega, A.J., DeLacy, I.H. and Chapman, S.C., 2007b. Changes in agronomic traits of sunflower hybrids over 20 years of breeding in central Argentina. *Field Crops Res.*, 100: 73-81.
- de la Vega, A.J., Cantore, M. A., Sposaro, M.M., Trápani, N, López Pereira, M., and Hall, A. J., 2011. Canopy stay-green and yield in non-stressed sunflower. *Field Crops Res.*, 121: 175-185.
- Deregibus, V.A., Sánchez, R.A. and Casal, J.J. 1983. Effects of light quality on tiller production in *Lolium spp.* *Plant Physiol.*, 72: 900-902.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Donald, C.M., 1968. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17, 385-402.
- Donald, C.M., and Hamblin, J., 1983. The convergent evolution of annual seed crops in agriculture. *Adv. Agron.*, 36: 97-143.
- Echarte, L., and Andrade, F.H., 2003. Harvest index stability of Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Res.*, 82:1-12.
- Evans, L.T., 1993. Crop evolution, adaptation and yield. Cambridge Univ. Press Cambridge 50. Pág. 500.

- Finlay, K.W., Wilkinson, G.N., 1963. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Aust. J. Agric. Res.*, 14: 742–754.
- Firbank, L.G. and Watkinson, A.R., 1990. On the effects of competition from monocultures to mixtures. En: Grace, B., and Tilman, D. (eds.), *Perspectives of plant competition*. Pág. 165-192.
- Fischer, T., Byerlee, D., and Edmeades, G. 2014. Crops yields and global food security. Will yield increase continue to feed the world?. Grains Research and Development Corporation. Australian Center for International Agricultural Research. Pp. 660.
- Franssen, J.M. Bruinsma, J., 1981. Relationships between xanthoxin, phototropism, and elongation growth in the sunflower seedling *Helianthus annuus* L., *Planta*, 151:365–370.
- Gallagher, J.N., Biscoe, P.V., 1978. Radiation absorption, growth and yield of cereals. *J. Agric. Sci.*, 91: 47-60.
- Ganeshiah, K.N. and Uma Shaanker, R., 1994. Seed and fruit abortion as a process of self organization among developing sinks. *Physiol. Plant.*, 91: 81-89.
- Ganeshiah, K.N., Vasudeva, R., & Uma Shaanker, R., 1995. Development of sinks as an autocatalytic feed-back process: a test using the asymmetric growth of leaves in mentha (*Hibiscus cannabinus*. L.). *Ann. Bot.*, 76: 71-77.
- Gardner, M., 1970. Mathematical Games: The fantastic combinations of John Conway's new solitarie game "life". *Scientific American* 223:120-123.
- Gardner, F.P., Pearce, R.B., Mitchel, R.L., 1985. *Physiology of crop plants*. Iowa State University Press. USA. 327 pp.
- Giménez, C., D.J. Connor and F. Rueda. 1994. Canopy development, photosynthesis and radiation-use efficiency in sunflower in response to nitrogen. *Field Crops Res.*, 38:15-27.
- Grassini, P., Hall, A., Mercau, J. 2009. Benchmarking sunflower water productivity in semiarid environments. *Field Crops Res.*, 110: 251-262.
- Greenberg, D.C., Williams, J.H., Ndunguru, B.J., 1992. Differences in yield determining processes of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes in varied drought environments. *Ann. Appl. Biol.*, 120:557–566.
- Gruszecki, W.I., Trebacz, K., Iwaszko, E., 2002. Application of very small force measurements in monitoring the response of sunflower to weak blue light, *J. Photochem. Photobiol.*, B 66: 141–147.
- Hall, A.J., Connor, D.J. and Whitfield, D.M., 1989. Contribution of pre-anthesis assimilates to grain-filling in irrigated and water-stressed sunflower crops. I Estimates using labeled carbon. *Field Crops Res.*, 20: 95-112.
- Hall, A. J., Sposaro, M. M., Chimenti, C.A., 2010. Stem lodging in sunflower variations: In stem failure moment of force and structure across crop population densities and post-anthesis developmental stages in two genotypes of contrasting susceptibility to lodging. *Field Crops Res.*, 116: 46–51.

- Hall, A.J., Feoli, C., Ingaramo, J. and Balzarini, M., 2012 . Gaps between farmer and attainable yields across rainfed sunflower growing regions of Argentina. *Field Crops Res.*, 143:119-129.
- Healey K.D., Rickert K.G., Hammer G.L. and Bange M.P. 1998. Radiation use efficiency increases when the diffuse component of incident radiation is enhanced under shade. *Aust. J. Agric. Res.* 49:665-672
- Heijde, M. y Ulm, R. 2012. UV-B photoreceptor-mediated signaling in plants. *Trends Plant Sci.*, 17:230-37.
- Hoffman, P.D., Batschauer, A., and Hays, J.B. 1996. PHH1, a novel gene from *Arabidopsis thaliana* that encodes a protein similar to plant blue light photoreceptors and microbial photolyases. *Mol. Gen. Genet.*, 253: 259–265.
- Holmes, M.G., and Smith, H. 1977. The function of phytochrome in the natural environment II. The influence of vegetation canopies on the spectral energy distribution of natural daylight. *Photochem. Photobiol.*, 25: 539-549.
- Horie, T. and Sakuratani, T. 1985. Studies on crop-weather relationship model in rice. (1) Relation between absorbed solar radiation by the crop and the dry matter production. *Jpn. Agric. Meteorol.* 40: 331-342.
- Hühn, M. 2000. Non regular spacial pattern of plants and their effects on several agronomic traits per area. *Eur. J. Agron.*, 12: 1-12
- Jackson, J.E., 1980. Light interception and utilization by orchard Systems. *Hortic. Rev.*, 2: 208-267.
- Kasperbauer M.J., 1971. Spectral distribution of light in a tobacco canopy and effects of end-of-day light quality on growth and development. *Plant Phys.*, 47: 775-778.
- Kasperbauer M.J., 1987. Far-red reflection from green leaves and effects on phytochrome-mediated assimilate partitioning. *Plant Physiol.*, 83: 350-354.
- Kikuzawa, K. 1999. Theoretical relationship between mean plant size, size distribution and self-thinning under one-sided competition. *Annals of Bot.*, 73:39-51.
- Kinoshita, T., Doi, M., Suetsugu, N., Kagawa, T., Wada, M., and K. Shimazaki, 2001. Phot1 and Phot2 mediate blue light regulation of stomatal opening. *Nature*, 414: 656–660.
- Koller, D., 1999. Light-driven leaf movements. *Plant, Cell and Environ.*, 13: 615-632.
- Kruk, B. y Satorre, E. 2003. En: Satorre, E., Benech, R., Slafer, G., de la Fuente, E., Miralles, D., Otegui, M., Savin, R (eds.). *Producción de cultivos de granos: bases funcionales para su manejo*. Editorial Facultad de Agronomía. Pág. 247-255.
- Lang, A.R.G., and J.E. Begg. 1979. Movement of *Helianthus annuus* leaves and heads. *J. Appl. Ecol.*, 16: 299-305.
- Lauri, P. E., Costes, E., Regnard, J.L., Brun, L., Simon, S., Mooney, P., Sinoquet, H., 2009. Does knowledge on fruit tree architecture and its implications for orchard Management improve horticultural sustainability? An overview of recent advances in the apple. *Acta Hortic.*, 817: 243-250.

- Libenson, S., Rodríguez, V., López Pereira, M., Sánchez, R. A. and Casal, J.J., 2002. Low red to far-red ratios reaching the stem reduce grain yield in sunflower. *Crop Sci.*, 42: 1180-1185.
- Lin, C., Ahmad, M., Chan, J., and Cashmore, A.R. 1996. CRY2: A second member of the Arabidopsis cryptochrome gene family. *Plant Physiol.*, 110: 1047.
- Loomis, R.S., and Connor, D.J., 1996. *Crop Ecology. Productivity and Management in Agricultural Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 538.
- López Pereira M., Sadras V., Trápani N., 1999a. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995. I Yield and its components. *Field Crops Res.*, 62: 157-166.
- López Pereira M., Trápani N., Sadras V., 1999b. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995. II Phenological development, growth and source-sink relations. *Field Crops Res.*, 63: 247-254.
- López Pereira, M., Sadras, V., Trápani, N., 2000. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995 III. Dry matter partitioning and grain composition. *Field Crops Res.*, 67: 215-221.
- Lossilla Vidal, J. 1994. *Montecarlo Toolbox de Matlab. Herramientas para un laboratorio de estadística fundamentado en técnicas de Monte Carlo*. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona, pp. 163.
- Lötscher, M and Nösberger, J. 1997. Branch and root formation in *Trifolium repens* is influenced by Light environment of unfolded leaves. *Oecologia* 111(4):499-504.
- Maddonni, G., de la Fuente, E. 2003. ¿Qué se entiende por estructura de cultivo?. En: Satorre, E., Benech, R., Slafer, G., de la Fuente, E., Miralles, D., Otegui, M., Savin, R (eds.). *Producción de cultivos de granos: bases funcionales para su manejo*. Editorial Facultad de Agronomía. Pág. 247-255.
- Maddonni, G.A., Otegui, M.E., Andrieu, B., Chelle, M., Casla, J.J. 2002. Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiol.*, 130: 1181-89.
- Marc, J. and Palmer, J.H. 1981. Photoperiodic sensitivity of inflorescence initiation and development in sunflower. *Field Crops Res.* 4:155-164.
- Mohler, C.I., Marks, P.J., Sprugen, D.G., 1978. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. *J. of Ecol.*, 66:599-614.
- Morgan D.C., Smith, H., 1979. A systematic relationship between phytochrome-controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural radiation. *Planta*, 145: 253-58.
- Morgan, D.C. and Smith, H. 1978. The relationship between phytochrome photoequilibrium and development in light grown *Chenopodium album* L. *Planta*, 142: 187-193.
- Morgan, D.C. and Smith, H. 1981 Control of development in *Chenopodium album* L. by shadelight: the effect of light quantity (total fluence rate) and light quality (red:far-red ratio). *New Phytol.*, 88: 239-248.
- Moriello, S., 2000. *Sistemas complejos, caos y vida artificial*. Red Científica. Disponible en: www.redcientifica.com/doc.

- Novoplansky, A., Cohen, D., Sachs, T., 1990. How portulaca seedlings avoid their neighbors. *Oecologia.*, 82: 490-93.
- Penning de Vries, F.W.T., Van Laar, H.H., Chardon, M.C., 1983. Bioenergetics of growth of seed, fruits and storage organs. *En: W.H. Smith y S.J. Banta (Eds.) Potential Productivity of Yield Crops under Different Environments.* IRRI, Los Baños, Las Filipinas, pp.37-59.
- Pepelton-Sainio, P., Jauhianen, L. and Sadras, V.O., 2011. Phenotypic plasticity of yield and agronomic traits in cereals and rapessed at high latitudes. *Field Crops Res.*, 121(2):261-269.
- Pereyra, V., Farizo, C., Cardinali, F., 1982. Estimation of leaf area on sunflower plants. In: 10th Int. Sunflower Conf., Marzo de 1982, Surfers Paradise, Qld., Australian Sunflower Association, Toowoomba, Qld, pp: 21-23.
- Ploschuk, E.L., Hall, A.J., 1995. Capitulum position in sunflower affects grain temperature and duration of grain filling. *Field Crops Res.*, 44: 111–117.
- Quail, P., Boylan, M.T., Parks, B.M., Short, T.W., Xu, Y., and Wagner, D. 1995. Phytochromes: Photosensory perception and signal transduction. *Science* 268, 675–680.
- Reynolds, M.P., Acevedo, E., Sayre, K.D. and Fischer, R.A., 1994. Yield potential in modern varieties: its association with a less competitive ideotype. *Field Crops Res.*, 37: 149-160.
- Rom, C.R., 1991. Light thresholds for apple tree canopy growth and development. *HortScience*, 26: 289-992.
- Rousseaux, M.C. Hall, A.J. and Sanchez, R.A. 1999. Light environment, nitrogen content, and carbon balance of basal leaves of sunflower canopies. *Crop Sci.*, 39: 1093-1100.
- Sachs, T. 2004. Self-organization of tree form: A model for complex social systems. *Journal of Theoretical Biology.* 230:197-202.
- Sadras, V.O., and Hall, A.J., 1988. Quantification of temperature, photoperiod and population effects on plant leaf area in sunflower crops. *Field Crops Res.*, 18: 185-196.
- Sadras, V.O., Hall, A.J., Trápani, and Vilella, F. 1989. Dynamics of rooting and root length leaf area relationships as affected by plant population in sunflower crops. *Field Crops. Res.* 22:47-57.
- Sadras, V.O., Trápani, N., Pereyra, V.R., López Pereira, M., Quiroz, F., Mortarini, M., 2000. Intraspecific competition and fungal diseases as sources of variation in sunflower yield. *Field Crops Res.*, 67: 51-58.
- Sadras, V.O., Reynolds, M., De la Vega, A.J., Petrie, P.R., Robinson, R., 2009. Phenotypic plasticity of phenology and yield in wheat, sunflower and grapevine. *Field Crops Res.*, 110: 242–250.
- Salisbury, F.J., Hall, A., Grierson, C.S., Halliday, K.J. 2007. Phtytocrome coordinates Arabidopsis shoot and root development. *Plant J.*, 50(3):429-438.
- Santos, D.J., B. Ferrari, D. Fresoli, P. Beret, R. Benavidez, R. Vicentini, M. Della Magdalena, M. Mondino, G. Salas, S. Lustig, M. Antongiovanni, M. Devani, F. Ledesma, M. Lizondo, L. Erazzu, L. Salines, H. Baigorri, C. Nari, R. Rossi, L. Salado

- Navarro, J. Dolinkue, R. Wright, L. Curti, O. Sanmartin y A.J. de la Vega. 2006. Ganancia genética en soja en Argentina entre 1980 y 2000. En: Actas 3° Congreso de Soja del Mercosur. Rosario, 27 al 30 de junio de 2006, pp. 96-200.
- Schneiter, A., Miller, J.F., 1981. Description of sunflower growth stages. *Crop Sci.*, 21: 901-903.
- Seely, T., 2002. When is self-organization used in biological Systems?. *Bio. Bull.*, 202:314-318.
- Sheffer, E., Yizhaq, H., Gilad, E., Shachak, M. and Meron, E. 2007. Why do plants in resource-deprived environments form rings? *Ecol. Complex.*, 4:192-200.
- Shell, G.S.G., Lang, A.R.G., Sale, P.J.M., 1974. Quantitative measures of leaf orientation and heliotropic response in sunflower, bean, pepper and cucumber, *Agr. Meteorol.*, 13: 25-37.
- Shell, G.S. and Lang, A.R., 1976. Movements of sunflower leaves over a 24-H period. *Agric. Meteorol.*, 16, 161-170.
- Prunty, L., 1983. Soil water and population influence on hybrid sunflower yield and uniformity of stand. *Agron. J.*, 75: 745-749.
- Shuttleworth, J., Black, M., 1977. The role of cotyledons in phototropism of de-etiolated seedlings, *Planta*, 135: 51-55.
- Sinclair, T.R., Purcell, L.C., Sneller, C.H., 2004. Crop transformation and the challenge to increase yield potential. *Trends in Plant Sci.*, 9:70-75.
- Slafer, G.A. and Araus, J.L., 1999. Improving wheat responses to abiotic stresses. Proceedings of the 9th International Wheat Genetics Symposium. 2-7 de agosto Saskatoon - Saskatchewan, Canada. Vol 2, Pág: 201-213.
- Smith, H. and Holmes, M.G., 1977. The function of phytochrome in the natural environment III. Measurement and calculation of phytochrome photoequilibria. *Photochem. Photobiol.*, 25: 547-550.
- Sposaro, M.M., Chimenti, C.A., Hall, A.J., 2008. Root lodging in sunflower, variations in anchorage strength across genotypes, soil types, crop population densities and crop developmental stages. *Field Crops Res.* 106, 179-186.
- Stirling, C.M., William, A.B. J., Black, C.R., and Ongc, C.K., 1990. The effect of timing of shade on development, dry matter production and light-use efficiency in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) under field conditions. *Aust. J. Agric. Res.*, 41: 633-44
- TBLCURVE. 1992. Table curve fitting software. Jandel Scientific. Corve Madera, CA.
- Tollenaar, M., and Wu, J., 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance *Crop. Sci.*, 39: 1597-1604.
- Tollenaar M. and Lee, E.A., 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Res.*, 75:161-169.
- Trapani, N., Hall, A.J. and Villalobos, F., 1994. Pre-anthesis partitioning in sunflower (*Helianthus annuus*) crops. *Field Crops Res.* 37:235-246.

- Trápani, N., Hall, A.J., Sadras, V.O., Vilella, F., 1992. Ontogenic changes in radiation use efficiency of sunflower (*Helianthus annuus* L.) crops. *Field Crops Res.*, 29: 301-316.
- Troyer, A.F. and Rosenbrook, R.W., 1983. Utility of higher plant densities for corn performance testing. *Crop. Sci.*, 23: 863-867.
- Ugarte, C.C., Trupkin, C.A., Ghiglione, H., Slafer, G., and Casal, J.J. 2010. Low red/far-red ratios delay spike and stem growth in wheat. *J. of Exp. Bot.* 61(11):3151– 3162.
- Uma Shaanker, R., Ganeshiah, K.N. and Krishnamurthy, K.S., 1995. Development seeds as self-organizing units: Testing the predictions. *Int. J. Pl. Sci.*, 156(5): 650-657.
- Valentinuz, O.R., 1996. Crecimiento y rendimiento comparado de girasol, maíz y soja ante cambios en la densidad de plantas. Tesis de magister Scientiae. Facultad de ciencias Agrarias Universidad Nacional de Mar del plata, Argentina 45 pp.
- Vega, C.R. y Andrade, F.H. 2000. Densidad de plantas y espaciamento entre hileras. En: Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja, (Eds, Andrade, F. y Víctor Sadras), pp. 97-133.
- Vega, C.R.C., Sadras, V.O., Andrade, F.H. and Uhart, S.A. 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Ann. Bot. (Lond.)*, 85:461-468.
- Vega, C.R., Andrade, F.H. and Sadras, V.O., 2001 Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Res.*, 41:748-754.
- Vega, C.R., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A. and Valentinuz, O.R. 2001. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower and maize. *Crop Sci.*, 41: 748-754.
- Vega, C.R.C., Sadras, V.O., 2003. Size-dependent growth and the development of inequality in maize, sunflower and soybean. *Ann. Bot.*, 91:1-11.
- Villalobos, F.J., Sadras, V.O., Soriano, A. and Fereres, E., 1994. Planting density effects on dry matter partitioning and productivity of sunflower hybrids. *Field Crops Res.* 36: 1-11.
- Wade, L.C., Norris, C. and Walsh, P. 1988. Effects of suboptimal plant density and non-uniformity in plant spacing on grain yield of rain grown sunflower. *Austr. J. Exp. Agric.* 28:617-622.
- Warren Wilson, 1967. Stand structure and light penetration III. *J. Appl. Ecol.* 4: 159-165.
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H., Hozumi, K. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J. of Biol.*, Osaka City University 14:107-129.
- Zhang, D.Y., Sun, G.J. and Jiang, X.H., 1999. Donald's ideotype and growth redundancy: a game theoretical analysis. *Field Crops Res.*, 61: 179-187.

ANEXO 1

A.1. INTRODUCCIÓN

En este anexo se presentan los análisis estadísticos que se realizaron para evaluar el efecto sobre la respuesta del rendimiento en aceite (Rac , $g\ m^{-2}$), el índice de área foliar a antesis media (IAF_{AM} , adimensional), la biomasa a cosecha corregida (B_{CVP} , $g\ m^{-2}$) y el índice de cosecha corregido (I_{CVP} , adimensional) a la densidad para cada combinación de tratamiento [año y, estructura de canopeo (i.e. estructuras no uniformes con surcos a 0.70m ($ENU_{0.7}$), uniformes con surcos a 0.70 ($EU_{0.7}$) y a 1.40m ($EU_{1.40}$)].

A.2. MATERIALES Y METODOS

La base de datos que se analizó en el Capítulo II no se puede analizar mediante ANOVA debido a que la matriz de datos no es balanceada (i.e. no se repitieron los mismos tratamientos de densidad en las tres estructuras de canopeo, Ver tabla 2.1 del Capítulo II) debido a ello. Como consecuencia de ello se decidió evaluar: i) el efecto de las estructuras de canopeo sobre el Rac , IAF_{AM} , la B_{CVP} y el I_{CVP} a la densidad mediante el uso de técnicas de regresión y ii) el efecto de la densidad en las $EU_{0.7}$ sobre las variables citadas previamente para cada combinación de tratamiento de densidad y año mediante el uso de ANOVA. Las evaluaciones descritas en ii) se realizaron sólo para las $EU_{0.7}$ debido a que la principal conclusión del capítulo dos (i.e. el rendimiento en aceite continua incrementándose a densidades que superan largamente las $5.1\ plm^{-2}$) se sustenta sobre el mayor rango de densidades explorado en las $EU_{0.7}$ (i.e. $0.7-14\ plm^{-2}$) comparado con las otras dos estructuras de canopeo (i.e. $0.7-14$, $2.6-5.1$ y $1.04-7.11\ plm^{-2}$ en las $ENU_{0.7}$, y las $EU_{1.40}$ respectivamente). El efecto de la estructura de canopeo sobre la respuesta de las variables citadas previamente a la densidad se puede analizar ajustando tantos modelos de regresión como grupos (i.e. una para cada estructura de canopeo) hay y luego, evaluar mediante un ANOVA los parámetros (i.e. ordenada al origen y pendiente) de la regresión lineal. Una segunda alternativa sería el uso de regresiones lineales con variables auxiliares categóricas. Esta técnica a diferencia de la anterior es más eficiente debido a que: i) los grados del error van a ser más debido a que permite ajustar un único modelo para el conjunto de los datos, ii) mediante el uso de variables categóricas permite identificar la presencia de los grupos (i.e. estructuras de canopeo) para evitar que el efecto del grupo interfiera sobre la estimación del modelo de la relación funcional entre la variable dependiente y las regresoras y iii) permite además estimar las diferencias entre las ordenadas al origen y las pendientes entre los grupos evaluados (Di Rienzo et al., 2013). Para mejorar los grados de libertad de la regresión, en particular el de las $ENU_{0.7}$ ($n=4$), se utilizó la segunda aproximación. Bajo este contexto se evaluó el efecto de las tres estructuras de canopeo ($ENU_{0.7}$, $EU_{0.7}$ y $EU_{1.40}$) sobre la respuesta del Rac , el IAF_{AM} , la B_{CVP} , y el I_{CVP} , a la densidad (i.e. $3.83-7.65$, $2.6-5.1$ y $2.6-7.11\ plm^{-2}$ en las $ENU_{0.7}$, las $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.40}$). Luego, se realizó un segundo análisis de regresión para evaluar el efecto de las $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.40}$ sobre la respuesta del Rac , el IAF_{AM} , la B_{CVP} y el I_{CVP} en un rango de densidades ($0.7-6.8$ y $1.04-7.11\ plm^{-2}$ $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.40}$ respectivamente) mayor al explorado en el primer análisis para estas dos estructuras. En el primer estudio se utilizaron los valores de las variables respuesta correspondientes a los Exps. 1 y 2 debido a que en los otros dos Exps. no se evaluaron las $ENU_{0.7}$. Mientras que en el segundo estudio se utilizaron los valores de variables correspondientes a las $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.40}$ de los cuatro experimentos.

Luego y para determinar el efecto de la densidad en las $EU_{0.7}$ sobre el Rac, el IAF_{AM} , la B_{CVP} y el I_{CVP} para cada combinación de tratamiento de densidad y año se realizaron dos análisis de variancia para tener una matriz de datos balanceada entre Exps. En el primero se evaluó el efecto de la densidad (2, 5.1. y 10 $pl.m^{-2}$) y del año sobre el Rac, el IAF_{AM} , la B_{CVP} , y el I_{CVP} a la densidad (i.e. 2, 5.1. y 10 $pl.m^{-2}$) mediante el uso de los datos de los Exps. 2, 3 y 4. Luego y para ampliar el rango de densidades (i.e. 2, 5.1, 10 y 14 $pl.m^{-2}$) se realizó un segundo análisis de variancia con los valores de las variables respuesta de los Exps. 3 y 4.

A.3 RESULTADOS

El uso de regresiones lineales con variables categóricas permitió demostrar que la estructura de canopeo no modificó el patrón de respuesta del Rac a la densidad, al menos en el rango común de densidad explorado por las tres estructuras de canopeo (i.e. 3.83-7.65, 2.6-5.1 y 2.6-7.11 $pl.m^{-2}$ en las $ENU_{0.7}$, las $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.40}$). Los parámetros de la regresión (i.e. ordenada al origen y pendiente) no fueron estadísticamente significativos en ninguno de los contrastes evaluados (i.e. $EU_{0.70}$ vs $ENU_{0.7}$, $EU_{0.7}$ vs $EU_{1.40}$ y de las $EU_{1.4}$ vs $ENU_{0.7}$, Tabla A.1). Tampoco se registraron diferencias significativas en la ordenada al origen y la pendiente de la respuesta del IAF, B_{CVP} y del I_{CVP} a la densidad entre estas tres estructuras de canopeo (Tabla A1.1). La ausencia de diferencias significativas en los parámetros de la asociación del Rac, IAF_{AM} , B_{CVP} y del I_{CVP} a la densidad de las $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.40}$, en un rango de densidades mayor al explorado en estas dos estructuras de canopeo (Tabla A1.2), consolidó la noción de que las estructuras de canopeo en este estudio no afectaron la respuesta de estas variables a la densidad, permitiendo describir estas respuestas con una única función.

Tabla A1.1. Niveles de significancia del ANOVA de los coeficientes de la regresión linear con variables auxiliares dummy (ENU , $EU_{0.7}$ y las $EU_{1.40}$) del rendimiento en aceite por planta ($g m^{-2}$), el índice de área foliar a antesis, la biomasa y el índice de cosecha ambos corregidos por el costo de síntesis de aceite en respuesta a la densidad (3.83-7.65 $pl.m^{-2}$ en las $ENU_{0.7}$; 2.6-5.1 $pl.m^{-2}$ en las $EU_{0.7}$ y 2.6-7.11 en las $EU_{1.40}$). Datos de los Exps. 2 y 3.

Coeficientes	Valores p			
	Rend _{aceite}	IAF	Bcvp	ICvp
Densidad	0.003	0.01	0.07	0.99
$EU_{0.7}$ vs $ENU_{0.7}$				
-Ordenada al origen	0.47	0.17	0.76	0.19
-Pendiente	0.42	0.14	0.71	0.77
$EU_{0.7}$ vs $EU_{1.4}$				
-Ordenada al origen	0.62	0.26	0.36	0.48
-Pendiente	0.43	0.12	0.80	0.40
$EU_{1.4}$ vs $ENU_{0.7}$				
-Ordenada al origen	0.92	0.65	0.64	0.065
-Pendiente	0.64	0.97	0.88	0.22

Tabla A1.2. Niveles de significancia del ANOVA de los coeficientes de la regresión lineal con variables Dummy (EU0.7 y las EU1.4) entre el rendimiento en aceite por planta (g m^{-2}), el índice de área foliar a antesis, la biomasa y el índice de cosecha ambos corregidos por el costo de síntesis de aceite en respuesta a la densidad ($0.7\text{-}6.8$ y $1.04\text{-}7.11 \text{ pl.m}^{-2}$ en las EU_{0.7} y las EU_{1.40} respectivamente). Datos de los Exps. 1, 2, 3 y 4.

Coeficientes	Valores p			
	Rend _{aceite}	IAF	Bcvp	ICvp
Densidad	0.0001	0.0001	0.001	0.03
EU_{0.7} vs EU_{1.4}				
-Ordenada al origen	0.98	0.77	0.89	0.07
-Pendiente	0.92	0.71	0.76	0.20

Los resultados del análisis de variancia indicaron que las diferencias entre densidades para cada una de las variables analizadas (i.e. Rac, la Bcvp, el IAF y el ICvp en las EU0.7 se mantuvieron entre años para ambos grupos de datos (interacción densidad x año no significativa, Tabla A1.3 y A1.4). El análisis de variancia indicó diferencias significativas para el Rac entre todas las densidades evaluadas en ambos grupos de datos debido a ello no se pudo establecer una densidad mínima a la que se maximiza el rendimiento (Ver tabla A1.2 y A1.3). En contraposición, el valor máximo del IAF_{AM} y de la B_{CVP} se obtuvo a 10 pl.m^{-2} debido a que no se produjeron diferencias significativas para estas variables entre 10 y 14 pl.m^{-2} . Finalmente, el ICcvp no vario en forma significativa en todo el rango de densidades evaluado.

Tabla A1.3. Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los experimentos 2, 3 y 4 de las estructuras uniformes con surcos a 0.70m, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la densidad, del año y su interacción, el rendimiento en aceite (g m^{-2}), el índice de área foliar (IAF, adimensional), la biomasa aérea corregida (Bcvp, g m^{-2}) y el índice de cosecha corregido por el valor de su producción (Icvp, adimensional). Los valores (medias [$n=3$] y error estándar) se presentan para cada valor de densidad en los tres experimentos (Experimentos, (Exps. 2, 3 y 4)) mientras que los valores de la Bcvp y del Icvp se presentan sólo para los Exps. 2 y 4. Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre los elementos de la sección.

Densidades/Exps.	Rac (g m^{-2})	IAF (adimensional)	Bcvp (gm^{-2})	Icvp (adimensional)
Densidades				
2 pl. m^{-2}	149±13.45(a)	2.6±0.15(a)	1417±123(a)	0.47±0.01(a)
5.1 pl. m^{-2}	200±13.45(b)	3.2±0.15(b)	1825±123(b)	0.46±0.01(a)
10.2 pl. m^{-2}	252±13.45(c)	4.3±0.15(c)	2503±123(c)	0.47±0.01(a)
Experimentos				
Exp. 2(1999/00)	200±13.45(a)	3.2±0.15(a)	1787±101(a)	0.48±0.01(a)
Exp. 3(2002/03)	193±13.45(a)	3.2±0.15(a)		
Exp. 4 (2003/04)	208±13.45(a)	3.7±0.15(b)	2043±1001(a)	0.45±0.01(b)
Densidad	0.0002	0.0001	0.0002	0.75
p Año	0.74	0.04	0.09	0.04
Densidad X Año	0.21	0.07	0.15	0.14

Tabla A1.4 Cuadro resumen de los resultados del análisis de variancia combinado para los experimentos 2, 3 y 4 de las estructuras uniformes con surcos a 0.70m, indicando la probabilidad (p) de los efectos de la densidad, del año y su interacción, el rendimiento en aceite (g m^{-2}), el índice de área foliar (IAF, adimensional), la biomasa aérea corregida (Bcvp, g m^{-2}) y el índice de cosecha corregido por el valor de su producción (Icvp, adimensional). Los valores (medias [$n=3$] y error estándar) se presentan para cada valor de densidad en los tres experimentos (Experimentos, (Exps. 2, 3 y 4)) mientras que los valores de la Bcvp y del Icvp se presentan sólo para los Exps. 2 y 4. Medias seguidas por letras diferentes dentro de cada una de las secciones de “Estructuras” y “Experimentos” indican diferencias significativas ($p<0.05$) entre los elementos de la sección.

Densidades/Exps.	Rac (g m^{-2})	IAF (adimensional)	Bcvp (gm^{-2})	Icvp (adimensional)
Densidades				
2 pl. m^{-2}	139±14.2(a)	2.5±0.25(a)	1329±182(a)	0.43±0.01(a)
5.1 pl. m^{-2}	214±14.2(b)	3.4±0.25(b)	2080±182(b)	0.46±0.01(a)
10.2 pl. m^{-2}	249±14.2(b)	4.4 ±0.25(c)	2718±182(c)	0.47±0.01(a)
14.3 pl. m^{-2}	310±14.2(c)	4.52±0.25(c)	2849±182(c)	0.44±0.01(a)
Experimentos				
Exp. 3(2002/03)	223±10.04(a)	3.4±0.17(a)		
Exp. 4 (2003/04)	233±10.04(a)	4.04±0.17(b)		
p {	Densidad	0.0001	0.0001	0.0013
	Año	0.48	0.014	
	Densidad X Año	0.24	0.37	

ANEXO 2

Tabla A2. 1: Funciones lineares (desde emergencia a antesis [IAF_{E-AM}]) y bilineares (antesis media a madurez fisiológica [IAF_{AM-MF}]) ajustadas a las relaciones entre el índice de área foliar y el tiempo para los datos correspondientes a la dos estructuras (EU_{0.7} y EU_{1.4}) en cada uno de los Experimentos 1, 2 y 3.

<i>Experimento</i>	
<i>1</i>	
EU_{0.7}	IAF _{E-AM} = -2.35 + 0.11 * dde, desde 22-51 dde, para R ² = 0.82, n = 24. IAF _{AM-MF} = 4.79 - 0.02 * dd _{AM} para dd _{AM} < 69 y IAF _{AM-MF} = 4.79 - 0.02 * dd _{AM} - 0.11 (dd _{AM} - 69) para dd _{AM} > 69 R ² = 0.94, n = 33.
EU_{1.40}	IAF _{E-AM} = -2.6 + 0.115 * dde, desde 22-51 dde, para R ² = 0.86, n = 24. IAF _{AM-MF} = 7.3 - 0.067 * dd _{AM} para dd _{AM} < 69 y para dd _{AM} > 69 IAF _{AM-MF} = 7.3 - 0.067 * 69 - 0.096 (dd _{AM} - 69) R ² = 0.95, n = 33.
<i>Experimento</i>	
<i>2</i>	
EU_{0.7}	IAF _{E-AM} = -2.3 + 0.115 * dde, desde 22-51 dde, para R ² = 0.84, n = 24.
EU_{1.40}	IAF _{E-AM} = -2.5 + 0.115 * dde, desde 22-51 dde, para R ² = 0.86, n = 24.
<i>Experimento</i>	
<i>3</i>	
EU_{0.7}	IAF _{E-AM} = -3.2 + 0.15 * dde, desde 22-52 dde, para R ² = 0.92, n = 27. IAF _{AM-MF} = 7.9 - 0.062 * dd _{AM} para dd _{AM} < 63 y para dd _{AM} > 63 IAF _{AM-MF} = 7.9 - 0.062 * 63 - 0.016 (dd _{AM} - 63) R ² = 0.82, n = 18.
EU_{1.40}	IAF _{E-AM} = -3.6 + 0.17 * dde, desde 22-52 dde, para R ² = 0.87, n = 27. IAF _{AM-MF} = 7.42 - 0.048 * dd _{AM} para dd _{AM} < 65 y para dd _{AM} > 65 IAF _{AM-MF} = 7.42 - 0.048 * 65 - 0.23 (dd _{AM} - 65) R ² = 0.83, n = 18.

Tabla A2.2: Funciones bilineales ajustadas a las relaciones entre proporción de radiación interceptada diaria calculada (Qd_{calc}) / tiempo (en días desde la emergencia, dde) en los Experimentos 1, 2 y 3.

<i>Experimento 1</i>	
EU_{0.7}	$Qd_{calc} = -0.19+0.030*dde$ para $dde < 39$ y para $dde > 39$
	$Qd_{calc} = -0.19+0.029*39$; $R^2=0.92$, $n=18$.
EU_{1.40}	$Qd_{calc} = -0.34+0.027*dde$ para $dde < 46$ y para $dde > 46$
	$Qd_{calc} = -0.34+0.027*46$; $R^2=0.98$, $n=18$.
<i>Experimento 2</i>	
EU_{0.7}	$Qd_{calc} = -0.36+0.043*dde$ para $dde < 30$ y para $dde > 30$
	$Qd_{calc} = -0.36+0.043*30$; $R^2=0.98$, $n=27$.
EU_{1.40}	$Qd_{calc} = -0.17+0.026*dde$ para $dde < 39$ y para $dde > 39$
	$Qd_{calc} = -0.17+0.026*39$; $R^2=0.98$, $n=27$.
<i>Experimento 3</i>	
EU_{0.7}	$Qd_{calc} = -0.50+0.045*dde$ para $dde < 32$ y para $dde > 32$
	$Qd_{calc} = -0.50+0.045*32$; $R^2=0.95$, $n=30$.
EU_{1.40}	$Qd_{calc} = -0.44+0.034*dde$ para $dde < 39$ y para $dde > 39$
	$Qd_{calc} = -0.44+0.034*39$; $R^2=0.95$, $n=30$.

Tabla A2. 3: Funciones ajustadas para las regresiones de la biomasa corregida por el valor de su producción durante el periodo de establecimiento ($B_{cvp_{ESTAB}}$), rápido crecimiento ($B_{cvp_{R.crec}}$) durante el periodo de llenado de grano ($B_{cvp_{POST}}$) de los Experimentos 1, 2 y 3.

<i>Experimento 1</i>	
EU_{0.7}	$B_{cvp_{(R.crec)}} = -636.2 + 24.61 * dde, R^2 = 0.97, n = 15.$ $B_{cvp_{(POST)}} = 314.8 + 9.32 * dde, R^2 = 0.60, n = 12.$
EU_{1.40}	$B_{cvp_{(R.CREC)}} = -584.7 + 22.79 * dde, R^2 = 0.96, n = 15.$ $B_{cvp_{(POST)}} = 151.3 + 11.76 * dde R^2 = 0.60, n = 12.$
<i>Experimento 2</i>	
EU_{0.7}	$B_{cvp_{(ESTAB)}} = -81.8 - 6.01 * dde$ para $dde < 25$ y para $dde > 25$ $B_{cvp_{(RCREC)}} = -81.8 + 6.01 * 24.5 + 30.4 (dde - 25) R^2 = 0.95, n = 39.$
EU_{1.40}	$B_{cvp_{(ESTAB)}} = -96.18 + 6.98 dde$ y para $dde < 26$ $B_{cvp_{(RCREC)}} = -96.18 + 6.98 * 26.5 + 32.2 (dde - 26) R^2 = 0.97, n = 39.$
<i>Experimento 3</i>	
EU_{0.7}	$B_{cvp_{(ESTAB)}} = -139.9 + 7.7 * dde$ para $dde < 30$ y para $dde > 30$ $B_{cvp_{(RCREC)}} = -139.9 + 7.7 * 30 + 30.3 (dde - 30) R^2 = 0.96, n = 30.$ $B_{cvp_{(POST)}} = -111.9 + 17.5 * dde$ para $dde < R^2 = 0.70, n = 15.$
EU_{1.40}	$B_{cvp_{(ESTAB)}} = -119 + 6.7 * dde$ para $dde < 29$ y para $dde > 29$ $B_{cvp_{(RCREC)}} = -119 + 6.7 * 29.4 + 27 (dde - 29) R^2 = 0.92, n = 30.$ $B_{cvp_{(POST)}} = 20.3 + 16.3 * dde$ para $dde < R^2 = 0.60, n = 15.$

Tabla A2.4: Funciones ajustadas para las regresiones de la biomasa corregida por el valor de su producción (Bc_{vp}) vs. la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RI_{ACUM}, Mj m⁻²día⁻¹) por el cultivo durante el periodo de establecimiento (Bc_{vp}_{ESTAB}), rápido crecimiento (Bc_{vp}_{R.crec}) y llenado de grano (Bc_{vp}_{POST}) de los Experimentos 1, 2 y 3.

Experimento 1

EU_{0.7} Bc_{vp}_(RCREC) = -8.26 + 2.3 * RI_{ACUM} para RI_{ACUM} < 6.49 R² = 0.95, n = 40
 Bc_{vp}_(POST) = 473.29 + 2.3 * RI_{ACUM} para RI_{ACUM} < 345 R² = 0.97, n = 23.

EU_{1.40} Bc_{vp}_(RCREC) = -10.21 + 2.9 * RI_{ACUM} para RI_{ACUM} < 2.91 R² = 0.96, n = 40
 Bc_{vp}_(POST) = 467.34 + 1.4 * RI_{ACUM} para RI_{ACUM} < 267 R² = 0.97, n = 23.

Experimento 2

EU_{0.7} Bc_{vp}_(ESTAB) = 3.07 + 1.22 * RI_{ACUM} para RI_{ACUM} < 102 y para RI_{ACUM} > 102
 Bc_{vp}_(RCREC) = 3.07 + 1.22 * 102 + 2.64 (RI_{ACUM} - 102) R² = 0.99, n = 40.

EU_{1.40} Bc_{vp}_(ESTAB) = 5.3 + 1.96 * RI_{ACUM} para RI_{ACUM} < 77.98 y para RI_{ACUM} > 78
 Bc_{vp}_(RCREC) = 5.3 + 1.96 * 78 + 3.24 (RI_{ACUM} - 78) R² = 0.99, n = 40.

Experimento 3

EU_{0.7} Bc_{vp}_(ESTAB) = 36.05 + 1.56 * RI_{ACUM} para RI_{ACUM} < 111 y para RI_{ACUM} > 111
 Bc_{vp}_(RCREC) = 36.05 + 1.56 * 2.91 + 111 (RI_{ACUM} - 111) R² = 0.99, n = 30.
 Bc_{vp}_(POST) = 549.18 + 1.4 * RI_{ACUM} para RI_{ACUM} < 435 R² = 0.99, n = 23.

EU_{1.40} Bc_{vp}_(ESTAB) = 18.82 + 1.24 * RI_{ACUM} para RI_{ACUM} < 195 y para RI_{ACUM} > 195
 Bc_{vp}_(RCREC) = 18.82 + 1.24 * 2.36 + 195 (RI_{ACUM} - 195) R² = 0.99, n = 30.
 Bc_{vp}_(POST) = 230 + 1.56 * RI_{ACUM} para RI_{ACUM} < 351 R² = 0.95, n = 23.

ANEXO 3

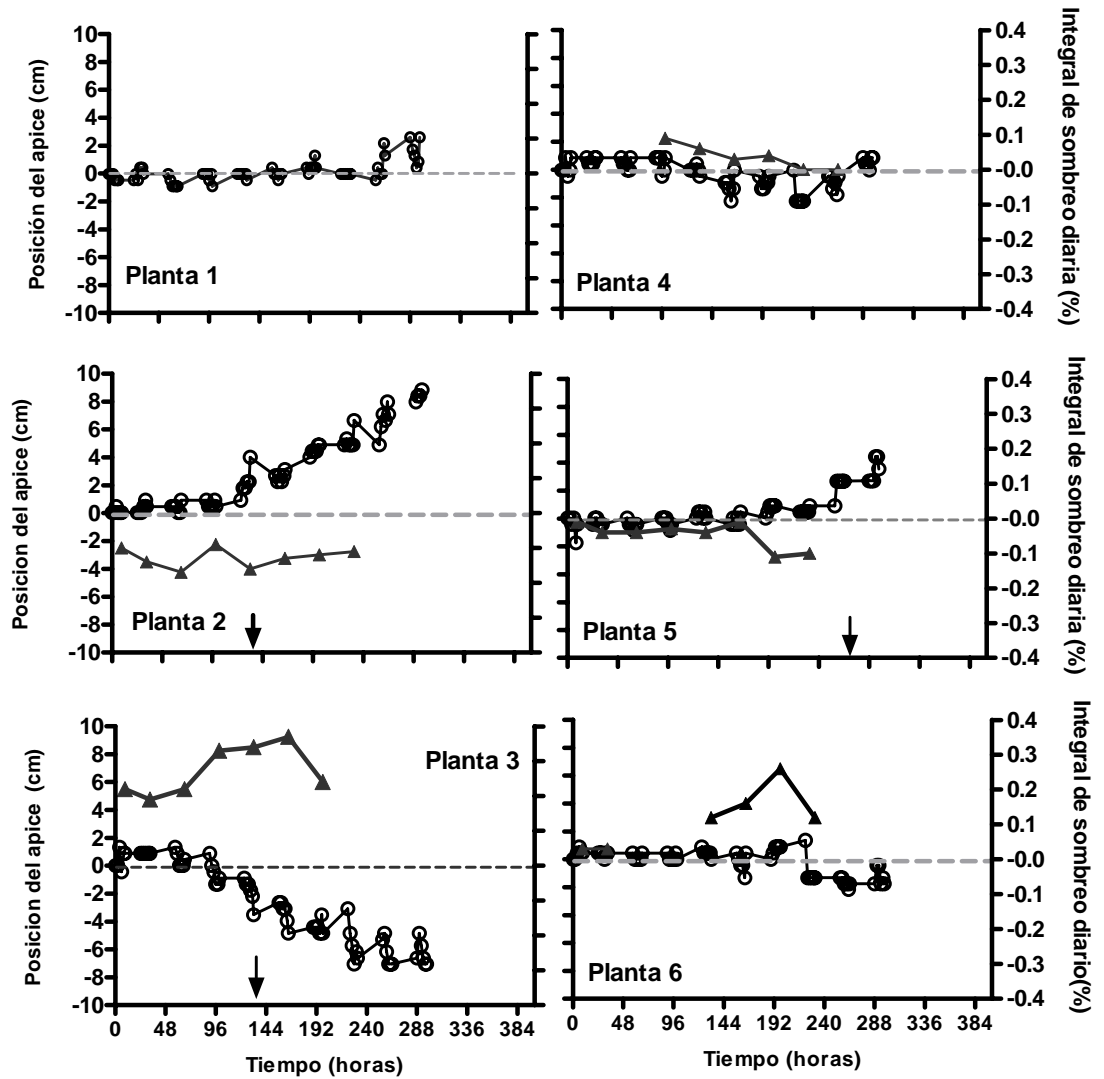


Figura A 3.1 Detalle temporal de la dinámica de la posición del ápice (círculo vacío) y de la integral de sombreado diaria (triángulo cerrado) de las plantas 1, 2, 3, 4, 5 y 6 desde el día 18 dde (i.e. cuatro hojas verdaderas aparecidas, hora cero en los gráficos) hasta el día 32 dde (i.e. 336 horas en los gráficos) de plantas cultivadas a 20 pl m^{-2} en el $\text{Exp}_{\text{TIME LAPSE}} (=18)$. Estas plantas son ejemplos ilustrativos de respondedores tempranos (plantas 2 y 3), respondedores tardíos (planta 5) y no respondedores (plantas 1, 4 y 6). La línea punteada horizontal indica el surco de siembra. Los valores negativos y positivos indican la distancia a la línea del surco del ápice (círculo vacío) hacia el N (valores positivos) o hacia el S (valores negativos) en cinco momentos del día, y la integral de sombreado diario (como proporción de área foliar total de la planta objetivo) por las plantas vecinas (triángulo cerrado). Las flechas sobre el eje x indican el momento a partir del cual se consideró que a planta se había inclinado (distancia promedio del ápice al surco de un día $\geq 2 \text{ cm}$). La duración del registro de sombreado fue menor al del movimiento de ápice ya que la estimación del área de sombreado se hizo muy difícil e imprecisa después de las 280 horas.

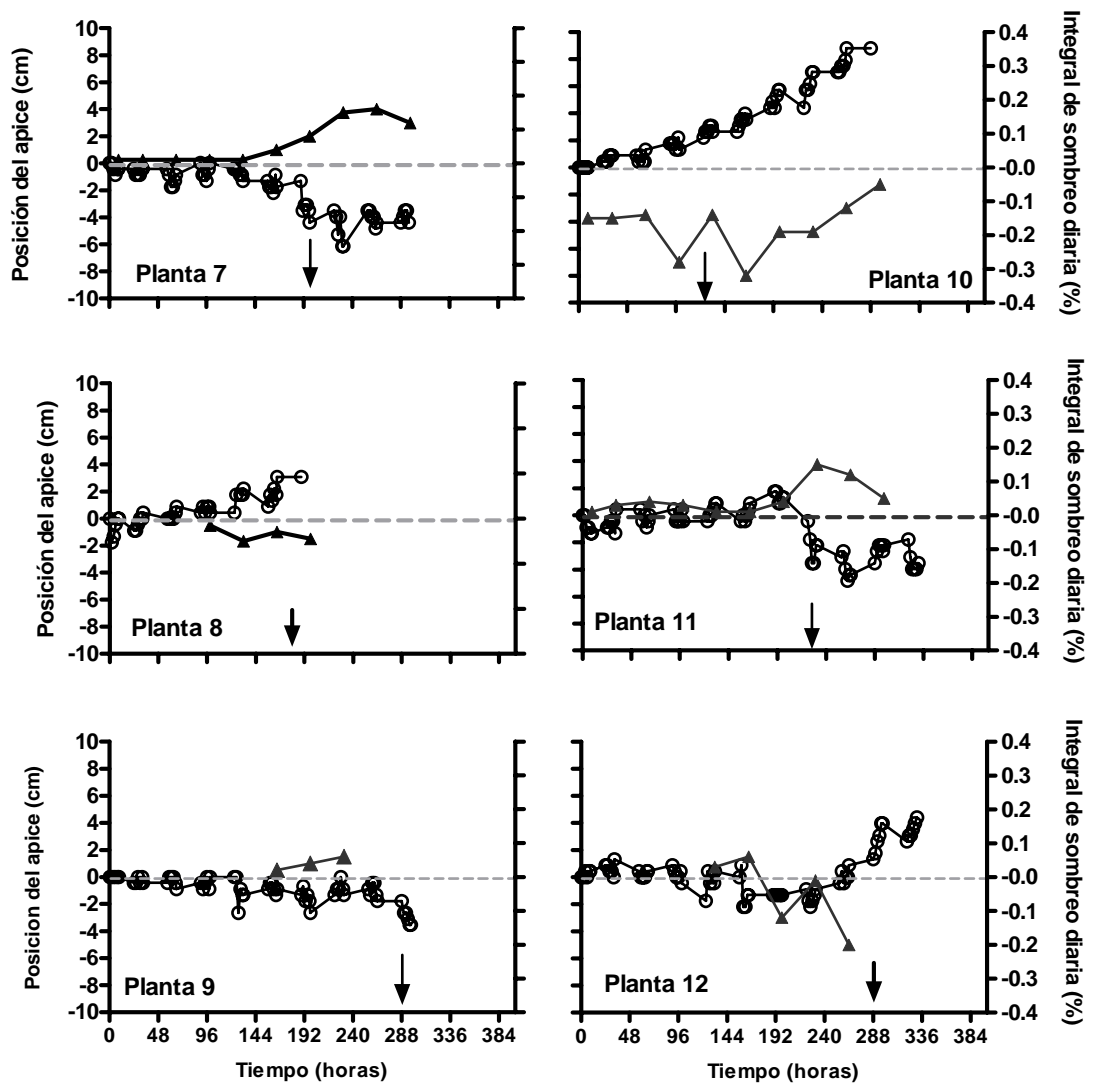


Figura A 3.2. Detalle temporal de la dinámica de la posición del ápice (círculo vacío) y de la integral de sombreado diaria (triángulo cerrado) de las plantas 7, 8, 9, 10, 11 y 12 desde el día 18 dde (i.e. cuatro hojas verdaderas aparecidas, hora cero en los gráficos) hasta el día 32 dde (i.e. 336 horas en los gráficos) de plantas cultivadas a 20 pl m^{-2} en el $\text{Exp}_{\text{TIME LAPSE}} (=18)$. Estas plantas son ejemplos ilustrativos de respondedores tempranos (plantas 7, 8 y 10), respondedores tardíos (planta 9, 11 y 12). La línea punteada horizontal indica el surco de siembra. Los valores negativos y positivos indican la distancia a la línea del surco del ápice (círculo vacío) hacia el N (valores positivos) o hacia el S (valores negativos) en cinco momentos del día, y la integral de sombreado diario (como proporción de área foliar total de la planta objetivo) por las plantas vecinas (triángulo cerrado). Las flechas sobre el eje x indican el momento a partir del cual se consideró que la planta se había inclinado (distancia promedio del ápice al surco de un día ≥ 2 cm). La duración del registro de sombreado fue menor al del movimiento de ápice ya que la estimación del área de sombreado se hizo muy dificultosa e imprecisa después de las 280 horas.

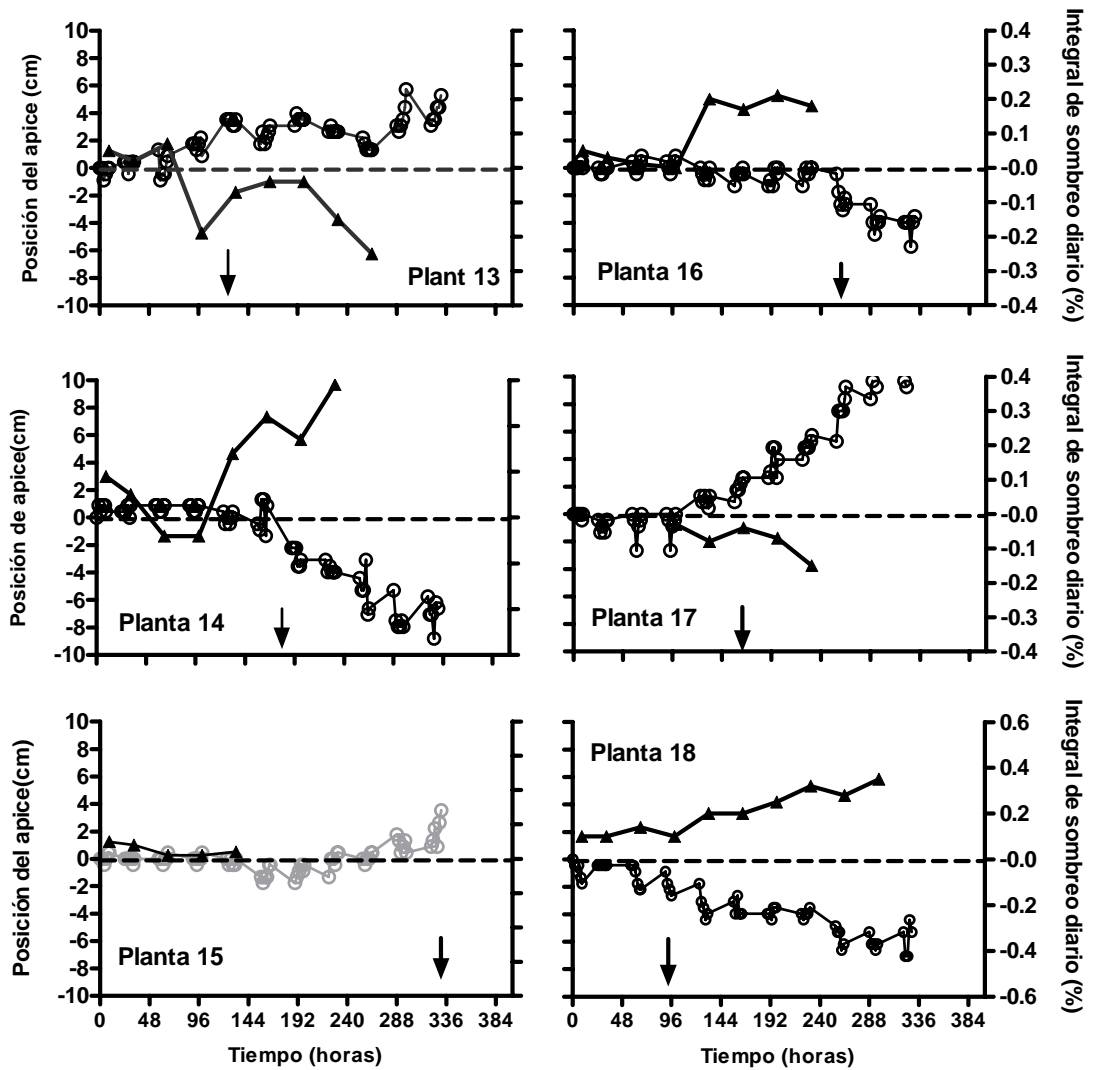


Figura A3.3 Detalle temporal de la dinámica de la posición del ápice (círculo vacío) y de la integral de sombreado diaria (triángulo cerrado) de las plantas 13, 14, 15, 16, 17 y 18 desde el día 18 dde (i.e. cuatro hojas verdaderas aparecidas, hora cero en los gráficos) hasta el día 32 dde (i.e. 336 horas en los gráficos) de plantas cultivadas a 20 pl m^{-2} en el $\text{Exp}_{\text{TIME LAPSE}}$ (=18). Estas plantas son ejemplos ilustrativos de respondedores tempranos (plantas 13, 14, 17 y 18), respondedores tardíos (planta 15 y 16). La línea punteada horizontal indica el surco de siembra. Los valores negativos y positivos indican la distancia a la línea del surco del ápice (círculo vacío) hacia el N (valores positivos) o hacia el S (valores negativos) en cinco momentos del día, y la integral de sombreado diario (como proporción de área foliar total de la planta objetivo) por las plantas vecinas (triángulo cerrado). Las flechas sobre el eje x indican el momento a partir del cual se consideró que la planta se había inclinado (distancia promedio del ápice al surco de un día ≥ 2 cm). La duración del registro de sombreado fue menor al del movimiento de ápice ya que la estimación del área de sombreado se hizo muy difícil y imprecisa después de las 280 horas.