



FACULTAD DE
AGRONOMIA
UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA

**DEFINICION DEL NUMERO DE HOJAS POR TALLO Y
DEL NUMERO DE GRANOS POR ESPIGA EN CEBADA
CERVECERA (*Hordeum vulgare* L.)**

por

Santiago GONZALEZ PEREZ
Artigas XAVIER DOS SANTOS

TESIS

2000

MONTEVIDEO

URUGUAY



**UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA
FACULTAD DE AGRONOMIA**

**DEFINICION DEL NUMERO DE HOJAS POR TALLO Y DEL NUMERO
DE GRANOS POR ESPIGA EN CEBADA CERVECERA (*Hordeum vulgare* L.)**

por

FACULTAD DE AGRONOMIA



DEPARTAMENTO DE
DOCUMENTACION Y
BIBLIOTECA

**Santiago GONZALEZ PEREZ
Artigas XAVIER DOS SANTOS**

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
titulo de Ingeniero Agrónomo
(Orientación Ganadero-Agrícola)

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2000**

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. Luis Viega, MSc.

Ing. Agr. Esteban Hoffman

Ing. Agr. Domingo Luizzi, MSc.

Fecha:

Autores:

Santiago González Pérez

Artigas Xavier Dos Santos

AGRADECIMIENTOS

- A los Ing. Agr. Natalia Olivo, Armen Kemanián y Luis Viega, por su valioso asesoramiento y colaboración en la planificación y realización de este trabajo.

- A los funcionarios del Campo Experimental de la EEMAC y al personal de Biblioteca de la Facultad de Agronomía.

- A la Ing. Agr. Adela Riveiro, por habernos permitido trabajar en el laboratorio de entomología de la E.E.M.A.C.

- A el Ing. Agr. Daniel Fernández Abella y al Sr. Nelson Villegas, por facilitarnos el laboratorio de lanas de la E.E.F.A.S.

- Y muy especialmente a nuestros padres por habernos brindado la oportunidad invaluable de desarrollarnos en la vida como universitarios y principalmente como personas.

TABLA DE CONTENIDOS

	Página
PAGINA DE APROBACION.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
INDICE DE CUADRAS Y FIGURAS.....	vi
I. <u>INTRODUCCION</u>	1
II. <u>REVISION BIBLIOGRAFICA</u>	3
A. FENOLOGIA DE LA CEBADA.....	4
1. <u>Desarrollo de la planta</u>	4
2. <u>Desarrollo del meristemo apical</u>	5
B. DESARROLLO FOLIAR.....	7
1. <u>Factores ambientales</u>	7
2. <u>Factores de planta</u>	10
C. EVOLUCION DEL NUMERO DE PRIMORDIOS.....	11
1. <u>Iniciación Foliar (IH)</u>	12
2. <u>Iniciación de espiguillas (IE)</u>	13
3. <u>Crecimiento de espiguillas (CE)</u>	15
D. FACTORES QUE AFECTAN EL NUMERO DE PRIMORDIOS DE ESPIGUILLAS.....	16
1. <u>Época de siembra</u>	16
2. <u>Cultivar</u>	19
3. <u>Tipo de tallo</u>	20
III. <u>MATERIALES Y METODOS</u>	22
A. CARACTERISTICAS GENERALES.....	22
1. <u>Determinaciones</u>	22
2. <u>Análisis de la información obtenida</u>	23
IV. <u>RESULTADOS Y DISCUSION</u>	25
A. DESARROLLO FOLIAR.....	27
B. DESARROLLO DE LA ESPIGA.....	32

1. <u>Evolución del número de primordios de espiguillas por espiga</u>	32
2. <u>Definición del número potencial de granos por espiga</u>	36
3. <u>Número de espiguillas a floración</u>	43
4. <u>Sobrevivencia de espiguillas</u>	48
C. DURACION DE LAS FASES PRE-ANTESIS.....	51
D. DETERMINANTES DEL NUMERO DE ESPIGUILLAS A FLORACION.....	57
V. <u>CONCLUSIONES</u>	62
VI. <u>RESUMEN</u>	63
VII. <u>SUMMARY</u>	64
VIII. <u>BIBLIOGRAFIA</u>	65

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadro N°	Página
1. Momento de ocurrencia de los principales estados fenológico en el tiempo (°Cd, días) y escalas de desarrollo de planta (Haun – Zadoks) y desarrollo del meristemo apical (Waddington) para el promedio de los ocho cultivares en las dos épocas de siembra.....	26
2. Valores de filocrón estimados, para la etapa anterior (etapa 1) y posterior (etapa 2) a la formación de la doble arruga en la primer época de siembra y la etapa 2 en la segunda época de siembra para los ocho cultivares y el promedio de las etapas en ambas épocas.....	29
3. Número de hojas desarrolladas (Haun), en diferentes momentos del desarrollo pre antesis para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra.....	30
4. Parámetros de los modelos de regresión cuadrática entre el número de primordios de espiguillas por espiga y tiempo térmico para los ocho cultivares en la primer época de siembra.....	35
5. Parámetros de los modelos de regresión cuadrática entre el número de primordios de espiguillas por espiga y tiempo térmico para los ocho cultivares en la segunda época de siembra.....	35
6. Tasa de iniciación de espiguillas por espiga para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra y el promedio para cada época de siembra.....	39
7. Número máximo de primordios de espiguilla estimado por cultivar en las dos épocas de siembra.....	39
8. Fuentes de variación, grados de libertad (GL), cuadrados medios (CM) y nivel de significancia del modelo lineal para NMP.....	43
9. Tasa de aborto de espiguillas por espiga promedio de los tres tallos para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra y el promedio para cada época de siembra.....	45

10.	Número de espiguillas a floración estimado por cultivar en las dos épocas de siembra.....	46
11.	Fuentes de variación, grados de libertad (GL), cuadrados medios (CM) y nivel de significancia del modelo lineal para NEF.....	47
12.	Fuentes de variación, grados de libertad (GL), cuadrados medios (CM) y nivel de significancia del modelo lineal para fertilidad de espiguillas por espiga.....	50
13.	Duración de las fases de iniciación de hoja (IH), iniciación de espiguilla (IE) y crecimiento de espiguilla (CE) y temperatura media (°C) y fotoperíodo (h) durante las tres sub fases de desarrollo pre antesis para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra.....	52
14.	Coefficientes de correlación entre la duración de la fase siembra-floración, sus respectivas sub fases y los valores NMP y NEF, para el conjunto de situaciones estudiadas.....	55
15.	Coefficientes de correlación entre las variables NMP, NEF y fertilidad de espiguillas, a partir de los valores residuales de los respectivos modelos lineales.....	58

Figura N°

1.	Evolución diaria de la temperatura media, máxima y mínima (°C) y del fotoperíodo (h) para el período siembra-floración de ambas épocas de siembra.....	25
2.	Evolución del número de hojas desarrolladas (Haun) del tallo principal en función del tiempo térmico (°Cd) acumulado pos siembra, para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra y las ecuaciones de regresión correspondientes a la primera y segunda etapa en la época 1 y a la segunda etapa en la época 2.....	28
3.	Evolución del número de primordios de espiguilla por espiga observado en función del tiempo térmico (°Cd) acumulado pos siembra para los ocho cultivares y tipos de tallo (TP, M ₁ y M ₂) y los respectivos modelos de regresión cuadrática (MRC) de la primer época de siembra.....	33
4.	Evolución del número de primordios de espiguilla por espiga observado en función del tiempo térmico (°Cd) acumulado pos	

	siembra para los ocho cultivares y tipos de tallo (TP, M ₁ y M ₂) y los respectivos modelos de regresión cuadrática (MRC) de la segunda época de siembra.....	34
5.	Evolución del número de primordios de espiguilla por espiga del tallo principal y evolución de los estados de desarrollo del ápice (Waddington) en función de los días pos siembra, para los ocho cultivares, en la época 1 (E ₁) y en la época 2 (E ₂).....	37
6.	Número máximo de primordios de espiguilla por espiga observado para los ocho cultivares y tipos de tallo en las dos épocas de siembra.....	38
7.	Evolución del número de primordios de espiguilla por espiga estimados a partir de los modelos de regresión cuadrática en función del tiempo térmico (°Cd) acumulado pos siembra para los ocho cultivares y tipos de tallo en la primer época de siembra.....	41
8.	Evolución del número de primordios de espiguilla por espiga estimados a partir de los modelos de regresión cuadrática en función del tiempo térmico (°Cd) acumulado pos siembra para los ocho cultivares y tipos de tallo en la segunda época de siembra.....	42
9.	Número de espiguillas por espiga a floración (NEF) observado para los ocho cultivares y tipos de tallo en las dos épocas de siembra.....	44
10.	Proporción de espiguillas fértiles por espiga para los ocho cultivares y tipos de tallo en las dos épocas de siembra.....	49
11.	Duración de las tres sub fases de desarrollo pre antesis, iniciación de hojas (IH), iniciación de espiguillas (IE) y crecimiento de espiguillas (CE) en tiempo térmico (°Cd) acumulado pos siembra para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra.....	53
12.	Relación entre el número máximo de primordios de espiguillas por espiga y el número de espiguillas por espiga a floración para todos los cultivares y tipos de tallo en ambas épocas de siembra.....	57
13.	Relación entre el número de espiguillas por espiga a floración y el número máximo de primordios de espiguillas por espiga. Los valores corresponden a los residuales obtenidos en los modelos lineales más la media general de cada una de las variables.....	58

14. Relación entre el porcentaje de fertilidad de espiguillas por espiga y el número máximo de primordios de espiguillas por espiga. Los valores corresponden a los residuales obtenidos en los modelos lineales más la media general de cada una de las variables..... 59
15. Relación entre el número de espiguillas por espiga a floración y el porcentaje de fertilidad de espiguillas. Los valores corresponden a los residuales obtenidos en los modelos lineales más la media general de cada una de las variables..... 60
16. Relación entre el número de espiguillas por espiga a floración y las horas de sol acumuladas desde la siembra hasta la floración para todos los cultivares en ambas épocas de siembra..... 61

I. INTRODUCCION

Los potenciales de producción de cebada (*Hordeum vulgare* L.) del Uruguay están por debajo de los rendimientos alcanzados en otras regiones. En nuestras condiciones la producción de biomasa total no es la principal limitante, sino que es la partición de esa biomasa, expresada en el índice de cosecha (IC) la que determina los menores rendimientos.

Una forma de modificar la partición de biomasa es a partir de una modificación de la curva de crecimiento del cultivo. Crecimientos iniciales más lentos, con tasas más elevadas durante el período previo a la antesis, aparecen como una forma de mantener el IC, cuando los niveles de biomasa son elevados. Una forma de lograr este efecto es a partir de un incremento en el número de granos m^{-2} , el cual se obtiene a partir de un incremento del número de espigas m^{-2} y del número de granos por espiga. No obstante estos componentes se correlacionan negativamente.

La investigación nacional se a centrado en determinar para las condiciones locales el rango de densidad de siembra óptima para los diferentes cultivares utilizados, de forma de obtener en promedio poblaciones de 200 plantas m^{-2} de manera de lograr unas 600 espigas m^{-2} y así poder incrementar el número de granos m^{-2} .

El número de granos por espiga es el otro componente en determinar el número de granos m^{-2} , del cual existe un gran hueco de información nacional ya que no se dispone de antecedentes acerca del número potencial de granos por espiga, grado de sobrevivencia de las espiguillas de los diferentes tipos de tallo de la planta y de los factores que los estarían modificando.

Si bien se conoce la duración del ciclo a floración de la mayoría de los cultivares, se sabe muy poco acerca de la duración de las diferentes sub fases de desarrollo pre antesis. Parece necesario identificar si existe o no variación en sus duraciones entre los distintos cultivares y como la época de siembra podría estar afectando las condiciones ambientales en que se va a desarrollar el cultivo y de que manera podrían estar incrementando el potencial de rendimiento.

El área foliar de la planta puede estar afectando el tamaño potencial de la espiga, a través de una mejora en el suministro de fotoasimilados. Por lo que se debería conocer la evolución del número de hojas y su tasa de desarrollo en los momentos donde se define el número de granos por espiga.

El objetivo del presente trabajo es explorar el potencial tamaño de espiga alcanzable, con los actuales cultivares comerciales en el ambiente de producción de Uruguay, a través de la cuantificación del número máximo de primordios de espiguillas por espiga en los tres tallos principales de la planta y el grado de sobrevivencia de las mismas. Así mismo se pretende identificar la importancia relativa de los factores genéticos y ambientales en la definición del número final de espiguillas por espiga.

II. REVISION BIBLIOGRAFICA

En cebada, la cosecha de grano puede expresarse como el producto de: número de espigas por metro cuadrado, número de granos por espiga y el peso medio por grano. El producto de los dos primeros componentes del rendimiento determina el número de granos por metro cuadrado.

El número final de espigas depende de la cantidad de tallos formados durante el macollaje como de la proporción que sobrevivan para desarrollar una espiga viable. Datos nacionales, muestran que existe un rango óptimo de producción de espigas por metro cuadrado (600 espigas m²) que maximiza el número de granos por metro cuadrado, lo cual se logra a partir de una adecuada densidad de siembra. El material genético es el principal factor de manejo que más claramente interactúa con la densidad de siembra (Hoffman et al. 1993).

Hoffman et al. (1993), reportaron que los aumentos de rendimiento a nivel nacional se deben a variaciones en los componentes de rendimiento, particularmente en un aumento en el número de espigas por una mejora en la fertilidad de los macollos sin alterar el rendimiento de éstas. Dichos autores afirman que una modificación de la curva de crecimiento, con un crecimiento inicial más lento y uno tardío más rápido permite esa mejora en los componentes.

Hoffman et al. (1992), concluyeron que un exceso de materia seca durante el macollaje reduce la fertilidad de los macollos, generándose así una temprana competencia por luz. La intensidad de luz incidente desde doble aruga en adelante está directamente relacionada con el rendimiento por espiga (Willey et al., 1971 y Whitman et al., 1985, citado por Hoffman et al., 1992).

A pesar de que existe información consistente a nivel nacional sobre prácticas de manejo que aumenten el rendimiento a través de un aumento en el número de tallos, poco se conoce sobre la posibilidad de incrementar el número de granos por espiga.

La definición del número de granos por espiga es el resultado del número de primordios florales formados por el meristemo apical, de la cantidad de ellos que puedan producir una espiguilla fértil y del porcentaje de éstas que sean fecundadas en la antesis para originar granos viables.

A nivel nacional fueron descritos materiales genéticos con tamaños de espiga de más de 25 granos y materiales con menos de 20 granos por espiga (Castro et al., 1995).

Sin embargo en las condiciones de producción del país, Hoffman et al. (1993) detectaron que en la medida que aumenta la población, desciende constantemente el

número de granos por espiga desde 26 a 18, siendo el número de espigas lo que determina que la respuesta se detenga en las 150-200 plantas por metro cuadrado.

En ésta revisión bibliográfica se describe las etapas de desarrollo desde la emergencia hasta la antesis de la planta y las características de desarrollo foliar y del meristemo apical. Identificando las fases fenológicas y profundizando en los factores del ambiente y de la planta que inciden en cada estadio sobre la definición del número de granos por espiga.

A. FENOLOGIA DE LA CEBADA

1. Desarrollo de la planta

El desarrollo de la planta de cebada, es un proceso continuo en el tiempo, pero para una mejor comprensión se presenta la distinción de diversas fases según criterios de clasificación que enfatizan en el desarrollo de la planta (Zadoks) desarrollo de hojas (Haun) y desarrollo del ápice meristemático (Waddington).

Zadoks et al. (1974), realizaron una descripción que incluye los estadios principales y secundarios del desarrollo de cereales de invierno. Es importante advertir que pueden aparecer incongruencias cuando pasamos de una especie a otra.

Cuando el tallo principal posee aproximadamente tres o cuatro hojas desplegadas, comenzaran a desarrollarse secuencialmente los tallos secundarios o macollos (Zadoks 1.0-2.1). Aproximadamente, al mismo tiempo en que tiene lugar la formación y crecimiento de los macollos, comienza a desarrollarse la espiga del tallo principal (Zadoks 2.1-2.9). Además cada macollo tiene la misma capacidad que el tallo principal para formar espiga.

El final del macollaje suele coincidir con la fase en que se alcanza el número máximo de primordios de espiguilla (Zadoks 3.0). El desarrollo de la planta durante ésta fase tan temprana del ciclo de vida de la cebada es muy importante, ya que en ella se determina el número de granos por metro cuadrado: el número de espigas por metro cuadrado y el número de granos por espiga (García del Moral et al. 1989).

Con la encañazón (Zadoks 3.1-3.9) comienzan a crecer los entrenudos, la elongación de los tallos secundarios es algo posterior al del tallo principal y algunos de ellos no culminaran el crecimiento.

Una vez que la hoja bandera se ha extendido completamente, comienza el embuche (Zadoks 4.0-4.9). El comienzo de la fase de emergencia de la espiga, se sitúa cuando comienzan a emerger las aristas de la vaina de la hoja bandera. La emergencia de la espiga y la antesis, en cebada, son generalmente sincrónicas (Zadoks 5.0-6.0).

En las condiciones de producción nacional la duración del período siembra-espigazón varían desde 60 a 100 días aproximadamente, dependiendo de la época de siembra, año y cultivar, principalmente (Castro, 1995).

Debido a que la escala Zadoks, no profundiza en el desarrollo de hojas, es posible complementar esta escala a través de la escala cuantitativa de Haun (1973) para trigo (*Triticum aestivum* L.), que proviene de la observación diaria del número de hojas de los tallos, en la cual el estado de desarrollo de la planta es medido a partir del número de hojas completamente expandidas más la proporción que cubre el largo de la última hoja en crecimiento en relación a la hoja que precede.

2. Desarrollo del meristemo apical

Waddington et al. (1983), presentan una escala cuantitativa para el desarrollo de cebadas y trigos de primavera que crecieron en condiciones constantes controladas de 16 h de fotoperíodo y temperaturas de 10 a 15 °C respectivamente. Comenzando en la "transición del ápice" y continuando a través de la morfogénesis de la flor y pistilo hasta la polinización, sin involucrar atributos de crecimiento y tamaño de la planta o sus órganos.

Durante la fase vegetativa, el meristemo apical, por divisiones sucesivas solo produce primordios foliares, presentando una forma de cono redondeado, encerrado por los primordios de hoja. A medida que progresa el desarrollo, el ápice es inducido para florecer, y se inician algunas arrugas que constituirán primordios de espiguilla.

La planta de cebada en el estado de doble arruga (Waddington 2.0) posee entre cuatro y cinco hojas emergidas sobre el tallo principal, dependiendo de la variedad y la época de siembra (Manupeerapan et al., 1992; Slafer et la., 1994).

Éste estado es llamado así porque se observa una serie de pliegues, formados por dos primordios, uno floral (el superior) y otro foliar (el inferior). Con el desarrollo posterior, el crecimiento más rápido de los primordios florales determina la obliteración de los primordios foliares de la base, que al parecer originarán el entrenudo del raquis (Bonnett, 1983 y García del Moral et al., 1989).

El siguiente estado reconocible en el desarrollo del ápice es el de triple lomo (Waddington 2.25), donde cada arruga ha diferenciado tres protuberancias o lóbulos, cada una de las cuales dará lugar a una hilera de espiguillas (Bonnett, 1983; Waddington et al., 1983). En éste estado la planta posee entre 5 y 9 hojas sobre el tallo principal dependiendo de la época de siembra y variedad (García del Moral et al., 1989).

El desarrollo del meristemo apical en cebada se encuentran caracterizado por la aparición de las diferentes estructuras sobre las espiguillas centrales, donde se distinguen

secuencialmente estados de inicio de glumas y de inicio de lemmas (Waddington 2.5-3.0). Durante ésta fase, el ápice del tallo continúa aún produciendo primordios de espiguillas y las espiguillas laterales pueden ya ser identificadas claramente como estructuras separadas (Bonnett, 1983; Waddington et al., 1983).

El eje no termina en una espiguilla, por lo que se lo clasifica como una inflorescencia indeterminada. La diferenciación de la estructura de cada espiguilla comienza en la parte media de la inflorescencia, prosiguiendo hacia el ápice y la base de la espiga. Las espiguillas del medio de la espiga están adelantadas a las basales y éstas a las de la punta, que es la última parte de la espiga en diferenciarse. Las espiguillas centrales están más avanzadas en el desarrollo que las laterales. Todas estas diferencias se reflejan en la espiga madura, donde los granos más desarrollados y más pesados se ubican en la porción media de la espiga (Bonnett, 1983 y García del Moral et al., 1989).

El estado de iniciación de los estambres en los primordios (Waddington 3.5), indica que la diferenciación de las espiguillas casi se ha completado. Poco después comienza a formarse el primordio del carpelo (Waddington 4.5), así como el resto de las estructuras de la espiguilla, es decir, lodículas, raquilla y palea (Waddington et al., 1983).

Con el estado de iniciación de las aristas en la lemma de las espiguillas centrales, el meristemo apical deja de producir primordios, por lo que en éste estado (Waddington 5-6), se alcanza el número máximo de primordios florales (NMP) y queda fijado en cebada el número potencial de granos por espiga (Bonnett, 1983; Waddington et al. 1983).

Tras el estado de NMP, los cambios más notables se refieren a la diferenciación de los restantes órganos que componen la espiguilla. Así se puede distinguir un estado de anteras translúcidas ya claramente divididas en cuatro lóbulos. Cuando los estambres han crecido por encima de la lemma y palea, tiene lugar la meiosis, sincrónicamente en las anteras y en el carpelo (García del Moral et al., 1989).

Cualquier eventualidad que afecte al normal desarrollo de las divisiones celulares, que tiene lugar activamente durante ésta fase, puede conducir a la esterilidad floral y disminuir el número de granos formados por espiga. La planta de cebada, en éste estado, es particularmente sensible al estrés hídrico que puede conducir a la esterilidad de los granos de polen (García del Moral et al., 1989).

Una vez alcanzado el NMP, Waddington et al. (1983), continua la descripción de la escala a través de la morfogénesis del pistilo hasta la polinización.

Primeramente el pistilo comienza a dividirse, formándose el canal del estilo (Waddington 6). Luego los estilos comienzan a elongarse, hasta que en determinado

momento comienzan a diferenciarse los estigmas (Waddington 7-8). Posteriormente se diferencian pelos en la pared del ovario, y luego éste comienza a elongarse, y al mismo tiempo se forman los pelos estigmáticos (Waddington 8.5-9).

Cuando la pared del ovario tiene un tamaño de un milímetro, estilos y estigmas se encuentran erectos, a posteriori comienzan a abrirse (Waddington 9.25-9.5), y una vez que los mismos se abren completamente se produce la apertura de las anteras y liberación del polen (Waddington 10) (Waddington et al. 1983).

B. DESARROLLO FOLIAR

En cebada el área foliar aumenta progresivamente con la elongación de los tallos y alcanza su máximo valor cuando emerge la hoja bandera. Posteriormente, la senescencia y muerte de las hojas de la base de los tallos provoca que en el momento de emergencia de la espiga el área foliar haya disminuido unos dos tercios del máximo. Sin embargo la fotosíntesis en los cereales no está restringida a la lamina foliar, sino que tallos, vainas y espigas son componentes importantes del sistema fotosintético (García del Moral et al., 1989).

El área foliar en los cereales depende de: el número de primordios foliares que se produzcan por el meristemo apical, la duración del período de diferenciación de primordios de hojas, la velocidad de crecimiento y la expansión de esas hojas (Slafer et al., 1994 y Kernich et al., 1997). En éste capítulo se desarrollaran los factores que están afectando el número y la tasa de expansión de hojas, que se iniciaron durante la fase de iniciación de hojas, la cual se describirá en posteriores capítulos de ésta revisión.

1. Factores ambientales

Los cereales de invierno son plantas de día largo, lo cual implica que se desarrollan más rápidamente hacia la reproducción, produciendo menor cantidad de hojas durante los días largos (Ritchie et al., 1991).

Fotoperíodos cortos favorecen la producción de hojas, aumentando su número porque alargan el período vegetativo de iniciación de las mismas y retrasan la inducción floral (Roberts et al., 1988; García del Moral et al., 1989; Slafer et al., 1994).

Jones et al. (1986), Wright et al. (1987) y Cao et al. (1989a), en cebada y Slafer et al. (1995), en trigo, encontraron que la fecha de siembra, a través del fotoperíodo afectan el número final de hojas y la tasa de aparición de las mismas. Aumentos fotoperiódicos de 12 a 18 h reducen el número de hojas por planta y la tasa de cambio del fotoperíodo no afecta el número final de hojas (Slafer et al., 1995). Kernich et al. (1995), reportaron en cebada un pequeño aumento de la tasa de aparición de hojas con incrementos del fotoperíodo, entre 14 y 15.5 h.

Cao et al. (1989b), encontraron un efecto positivo del aumento del fotoperíodo sobre la tasa de aparición de hojas en trigo y cebada, cuanto más largo el fotoperíodo más alta la radiación. Ha sido demostrado por Rawson (1993), citado por Kernich et al. (1995), que puede haber una clara interacción entre el fotoperíodo y la radiación en los procesos de desarrollo en trigo.

Según Slafer et al. (1995) y Kernich et al. (1995), la tasa de aparición de hojas no solamente es afectada por el fotoperíodo o sus tasas de cambio. Las diferencias observadas en la tasa de aparición de hojas bajo diferentes fecha de siembra también pueden ser explicadas por la temperatura base. En trigo Slafer et al. (1991), encontraron que no hay una única temperatura base para todos los estados fenológicos, siendo 4 y 9 °C la mejor temperatura base para antes y después del estado de espiguilla terminal. Trabajos posteriores realizados por Slafer et al. (1995) concluyeron que la temperatura base y la temperatura óptima de crecimiento en trigo varía según la fase de crecimiento desde la siembra hasta la antesis.

En varios genotipos de cebada, Cao et al. (1989a y 1989b), detectaron incrementos en la tasa de aparición de hojas hasta alcanzar un valor óptimo de temperatura dependiendo del cultivar.

Jones et al. (1986), en trigo y cebada no encontraron una relación lineal significativa entre el número de hojas y la temperatura media en emergencia para variedades de invierno y primavera. Estos resultados sugieren que no es la temperatura la que gobierna el número de hojas.

Según Baker (1986); Cao et al. (1989a y 1989b) y Slafer et al. (1995), el número de hojas del tallo principal y la tasa de aparición de hojas, estarían estrechamente correlacionadas con las unidades térmicas acumuladas más que con el tiempo cronológico, manteniendo una relación lineal con el tiempo térmico acumulado.

El filocrón, se define como el tiempo cronológico o térmico entre la aparición de una hoja y de la hoja siguiente, y se calcula a partir de la inversa de la tasa de aparición de hojas (Cao et al., 1989b). Los factores que principalmente influyen sobre el filocrón son: el genotipo, la temperatura y el fotoperíodo (Cao et al., 1989a y Wilhelm et al., 1995). Otros factores como la disponibilidad de nitrógeno también afectan la tasa de emergencia de hojas en trigo y cebada (Kirby, 1995). Baker et al. (1986), encontraron una reducción en el filocrón de trigos de invierno causada por la mayor temperatura del canopy y hoja que provoca un estrés hídrico, ya que desencadena un cierre estomático y una reducción de la transpiración.

En cebada, Kernich et al. (1997), calcularon la tasa de aparición de hojas durante la fase de iniciación de hojas, siendo ésta similar entre cultivares. El filocrón varió desde 141 a 154 °C día (°Cd) hoja⁻¹ para todos los cultivares, con temperaturas diurnas de 21

°C y nocturnas entre 4-10 °C, y fotoperíodo de 10.4-12.5 h durante las fases de desarrollo pre anthesis. Slafer et al. (1995), detectaron reducción del filocrón de 4.4 a 5.1 días hoja⁻¹ (o desde 96 a 83 °Cd hoja⁻¹ usando una temperatura base de 0 °C), en respuesta a incremento del fotoperíodos de 12 a 18 h en trigo.

Durante la expansión de la segunda hoja de varios genotipos de trigos y cebadas, Cao et al. (1989a), observaron que el filocrón se incrementaba exponencialmente en respuesta a la temperatura desde la emergencia hasta 3.4 unidades de la escala Haun, alcanzando valores promedio de 57.2 °Cd a 7.5 °C y 116.2 °Cd a 25 °C. Evidencias de Rickman et al. (1985), citado por Ritchie et al. (1991), sugieren que el desarrollo de las primeras dos o tres hojas podrían estar influenciados por el tamaño de la semilla ya que dependen de las reservas acumuladas en ella para el crecimiento.

Cao et al. (1989a), determinaron en cebada de primavera que presentan una tasa máxima de emergencia foliar (0.231 hoja d⁻¹) superior a la de trigo de invierno (0.211 hoja d⁻¹), con temperatura óptima de 21 y 22.5 °C, respectivamente. El filocrón en cebada aparentemente es más sensible a la temperatura que el de trigo.

Cao et al. (1989b) han reportado para trigo y cebada, que el filocrón es constante durante la vida en una siembra en particular, debido a que el filocrón es fijado por la tasa de cambio en la longitud del día en la emergencia del cultivo. La sensibilidad del filocrón al cambio de la longitud del día fue mayor en cebada que en trigo (Cao et al., 1989b).

El filocrón en todos los genotipos estudiados por Cao et al. (1989c), disminuye en respuesta al incremento en el fotoperíodo, a condiciones de temperatura constante, o en respuesta a la disminución de la temperatura con fotoperíodo constante. Debido a que estos cambios tienen efectos opuestos sobre el filocrón, los autores, analizaron los resultados en términos de la relación entre estos factores, proponiendo el término coeficiente fototermal (Q), donde la temperatura media diaria y el fotoperíodo medio se incrementan o disminuyen juntos. Cao et al. (1989c), encontraron una relación lineal y significativa entre el Q y el filocrón. De acuerdo con los autores este modelo lineal es válido para una amplia gama de ambientes tanto controlados como a campo. Los diferentes valores de filocrón observados en trigo y cebada en respuesta a fechas de siembras distintas, podrían ser explicados por diferentes Q, dependientes del ambiente. El filocrón en cebada es más sensible que el de trigo a los cambios en el Q (Cao et al., 1989c).

2. Factores de planta

Numerosos autores (Mitchell, 1953; Gallagher, 1979; Kirby et al. 1982; Bauer et al. 1984 citado por Baker et al. 1986), sugieren que la tasa de aparición de hojas es constante conforme al desarrollo de la planta, sin embargo Aspinall et al. (1963) en cebada, Vine (1983), citado por Baker et al., 1986, en *Lolium perenne* L., y Baker et al. (1986) en trigos de primavera, encontraron que la tasa de aparición de hojas es más rápida antes de la formación de la doble arruga que posterior a la misma. Es posible que el incremento en el número de primordios y la diferenciación de los órganos florales incrementen la demanda de asimilados por parte del ápice que serían destinados al crecimiento de hoja (Aspinall et al., 1963).

En otras especies existen evidencias de incrementos y decrementos en la tasa de aparición de hojas a medida que las plantas progresan desde el crecimiento vegetativo al reproductivo (Mauney et al., 1978; Wiegand et al., 1981; Mc Michael et al., 1982; Vine, 1983; citado por Baker et al., 1986).

(Gallagher, 1979; Kirby et al., 1982; Ellis et al., 1984; citado por Baker et al., 1986), determinaron que la tasa de aparición de hojas fue constante con el estado de crecimiento. Sin embargo Baker et al. (1986), realizaron una regresión lineal, entre Haun y tiempo térmico acumulado para los períodos anterior y posterior a la doble arruga. Las diferencias entre los filocrones fueron significativamente mayores luego de la formación de la doble arruga para todos los trigos de primavera.

La razón de éste incremento del filocrón no parece ser efecto de una mayor temperatura, descrito por Bauer et al. (1984), citado por Baker et al. (1986), quienes encontraron que temperaturas entre 28.2 y 35.8 °C, determinan una no-linealidad en la regresión entre Haun y el tiempo térmico (°Cd) (temperatura base = 0 °C). Si bien, la temperatura promedio del ensayo fue uniforme desde la emergencia hasta la expansión completa de la hoja bandera, la temperatura máxima promedio desde la emergencia hasta la formación de doble arruga y desde la formación de doble arruga hasta la expansión completa de hoja bandera fue 17.7 y 21.1 °C respectivamente (Baker et al. 1986).

Baker et al. (1986), determinaron el filocrón promedio para el período pre y pos doble arruga, el cual fue de 80 y 124 °Cd hoja⁻¹, variando entre 73-84 y 109-137 °Cd hoja⁻¹, respectivamente.

En síntesis, la tasa de aparición de hojas y el número final de hojas, están afectados por factores inherentes al ambiente y a la planta. Dentro de los primeros la temperatura parece ser el factor que tiene mayor influencia sobre la tasa de aparición de hojas y el fotoperíodo sobre el número final de las mismas. Existe también un efecto directo del fotoperíodo sobre la tasa de aparición de hojas, interactuando además con la

radiación solar, el cual puede ser alterado a través de la fecha de siembra. Sin embargo, otros autores explican también las diferencias en la tasa de aparición de hojas a cambios en la temperatura base. Respecto a los factores inherentes a la planta, los de mayor influencia sobre el número de hojas son de tipo genético (cultivar) y respecto a la tasa, de origen fisiológico, siendo éste último consecuencia de la transición del ápice desde el estado vegetativo al reproductivo.

C. EVOLUCION DEL NUMERO DE PRIMORDIOS

El ciclo de desarrollo de la cebada previo a la antesis puede ser dividido en tres fases: iniciación de hojas (IH), iniciación de espiguillas (IE), y crecimiento de espiguillas (CE). Durante estas sub fases el patrón de desarrollo determina: el número potencial de tallos a partir del número de hojas en el tallo principal (durante la fase IH), el número potencial de espiguillas por espiga (durante la fase IE), y la sobrevivencia de tallos y primordios de espiguilla, quienes determinan el número de granos por unidad de área (durante la fase CE) (Appleyard et al. 1982).

Según Waddington et al. (1983); Cottrell et al. (1985) y Jones et al. (1986), estos eventos ocurren para todos los ápices, donde el número de primordios se incrementa linealmente hasta alcanzar un valor máximo de espiguillas. Seguido por un período durante el cual algunas de éstas espiguillas abortan y solamente una proporción sobrevive y crece para convertirse en espiguillas potencialmente fértiles, llegando finalmente a la antesis y el comienzo del llenado de los granos.

Kitchen et al. (1983), utilizaron los estados de doble arruga, iniciación de aristas, y antesis para dividir el período pre antesis, en tres fases de crecimiento. Bonnett et al. (1966) y Kitchen et al. (1983), reportaron que la aparición de la doble arruga en el ápice de las espigas es el primer indicador del final de la fase IH y el comienzo de la fase IE. El estadio doble arruga fácilmente reconocible, suele tomarse como marcador de la transición entre la fase vegetativa y reproductiva (Aspinall et al., 1963; Bonnett, 1983; Waddington et al., 1983; Wright et al., 1987 y García del Moral et al., 1989). Aunque no todos los investigadores están de acuerdo con esta división. Kitchen et al. (1983); Manupeerapan et al. (1992) y Kernich et al. (1997) encontraron que el comienzo de la fase IE ocurre antes del estado de doble arruga.

La transición de la fase IH a IE está determinada por el momento en que el ápice es inducido para florecer, el cuál es determinado a partir de la interpolación hacia atrás en el tiempo, cuando el número de primordios del ápice meristemático del tallo principal excede el número final de hojas del tallo (Gallagher et al., 1976, citado por Kernich et al. 1997). Jones et al. (1986), estimaron la iniciación de la fase IE, a partir de la extrapolación de la regresión lineal entre el número de primordios y el tiempo.

Kitchen et al. (1983), sugirieron que un cuarto de los primordios de espiguilla son iniciados en el estado de doble arruga y dicho estado ocurre dos días después del comienzo de IE, para la mayoría de los cultivares.

Según Kirby et al. (1981), citado por Kitchen et al. (1983), la aparición del estado de iniciación de aristas en las espiguillas más avanzadas se corresponde estrechamente con la finalización de la fase IE y comienzo de la fase CE. El último período (CE) continúa hasta la antesis (Kitchen et al., 1983 y Appleyard et al., 1982).

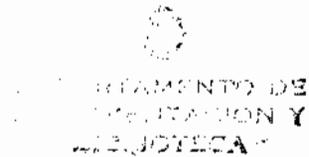
Un aspecto interesante de la fenología de los cereales lo constituye el que todas las espiguillas fértiles de una espiga florecen casi al mismo tiempo. Esta peculiaridad del desarrollo reproductivo es adquirida durante las fases de iniciación de la espiga, ya que aunque pueden transcurrir varios días o incluso algunas semanas, entre la iniciación de la primera y la última espiguilla, los primordios florales crecen y se desarrollan con distintas velocidades. Además los macollos forman menos primordios de hojas en el meristemo apical que el tallo principal, lo que determina que la iniciación de su espiga ocurra más rápido. De esta manera, cuando se produce la antesis, todas las espiguillas poseen aproximadamente el mismo tamaño y se encuentran en idéntico estado de desarrollo (García del Moral et al., 1989).

1. Iniciación Foliar (IH)

Durante la fase vegetativa el meristemo apical sólo produce primordios foliares. A medida que progresa el crecimiento, la velocidad de formación de primordios por el domo meristemático es mucho mayor que su capacidad para diferenciarse en hojas por lo que se acumulan en el ápice (García del Moral et al. 1989). Según Bonnett (1966), cuando la segunda hoja del tallo principal esta bien desarrollada, en el meristemo apical se puede determinar el número total de primordios foliares y por lo tanto el número de hojas que tendrá ese tallo.

Kernich et al. (1997), determinaron para cinco cultivares de cebada la duración de la fase IH, la cual varió desde 278 a 414 °Cd y determinaron que el estado de doble arruga, se alcanzó con 442 °Cd para el promedio de todos los cultivares. Manupeerapan et al. (1992), reportaron en trigos de primavera e invierno, que el tiempo en alcanzar la doble arruga varió entre 220-1900 °Cd (temperatura base = 4 °C).

Appleyard et al. (1982), reportaron la duración de las tres sub fases de desarrollo pre antesis para varios genotipos de cebada, donde la fase IH varió desde 19 a 27 días. Appleyard et al. (1982) y Kernich et al. (1997), determinaron que la duración de la sub fase IH se correlacionó positivamente con el tiempo a antesis (0.78 y 0.76, respectivamente).



Kernich et al. (1997), encontraron que el tiempo a doble arruga estuvo estrechamente correlacionado ($r = 0.94$) con la duración de la fase IH. Appleyard et al. (1982); Kitchen et al. (1983), y Kernich et al. (1997), encontraron que el número de hojas en el tallo principal estuvo correlacionado positivamente con la duración de la sub fase IH (0.80; 0.89 y 0.97, respectivamente). Esta misma correlación fue observada tempranamente en avena (*Avena sativa*) por Ross (1955), citado por Kitchen et al. (1983).

Thomas, (1961), citado por Aspinall et al. (1963), concluyeron que la transición de la planta de vegetativo a reproductivo fue acompañada por una fuerte estimulación de la división celular en el ápice que afectó todos los aspectos relacionados a la organogénesis apical.

En la transición de la fase IH a IE, determinada por el momento en que el ápice es inducido para florecer, cesa la producción de primordios de hoja para comenzar a diferenciar primordios de espiguilla.

Según Roberts et al. (1997), los dos factores ambientales de mayor importancia en la inducción floral, son el fotoperíodo y la temperatura. La aparición de la doble arruga se retrasa en ambientes con fotoperíodos cortos o con intensidades de luz baja (Aspinall et al., 1963; Ellis et al., 1989). Sin embargo, Manupeerapan et al. (1992), observaron que la vernalización y el fotoperíodo no tuvieron efecto sobre el proceso de inducción floral, pero sí afectaron la tasa de desarrollo hacia esta etapa.

2. Iniciación de espiguillas (IE)

Según Aspinall et al. (1963), el número de primordios diferenciados en el ápice varía con el tiempo y es el resultado de dos procesos, producción y diferenciación. Los cambios en ésta variable difieren en el tiempo con los cambios en la tasa de producción de primordios. La población de primordios cambia a medida que las estructuras florales se van desarrollando.

Kernich et al. (1997), determinaron el número máximo de primordios de espiguilla por espiga, mostrando una pequeña variación entre cultivares, aunque significativa, variando entre 36.8 y 42.3. Jones et al. (1986), reportaron una reducción del número máximo de primordios con atrasos en la fecha de siembra, variando entre 42.8 y 34.3. Wright et al. (1987), en diferentes años y fechas de siembras encontraron que el NMP aumenta desde 34.9 a 40.5, en la medida que se adelanta la fecha siembra.

En cebada de dos carreras, Appleyard et al. (1982), reportaron que el número potencial de espiguillas esta determinado por la tasa y la duración de la sub fase IE. Aunque el NMP fue explicado mayormente por una mayor duración de la sub fase IE que por una mayor tasa de iniciación de primordios.

Estos autores, encontraron que la duración de la sub fase IE para distintos genotipos de cebada, varió desde 32 a 50 días. Wright et al. (1987), en cebadas de primavera en años diferentes, concluyeron que a medida que se atrasa la fecha de siembra, la duración de la sub fase IE se acorta desde 49 a 16 días.

Kernich et al. (1997), en Australia, reportaron para el cultivar Clipper una duración de la sub fase IE de aproximadamente 600 °Cd, variando ente 600-900 °Cd para el resto de los cultivares. Además determinaron que la duración de la sub fase IE fue más larga y más variable que IH. La duración de IE estuvo negativamente correlacionada con la duración de la sub fase CE pero no estuvo asociada con la sub fase IH ni con el tiempo de duración a antesis.

Rawson (1970), citado por Kitchen et al. (1983), encontró que largos períodos de IH e IE estaban asociados con un alto número de espiguillas en trigo. Friend (1965), reportó en trigo que el número de espiguillas por espiga se incrementa solamente cuando la duración del período IE se alarga.

Kitchen et al. (1983), en cebada encontraron que la duración de la sub fase IE se correlacionó positivamente con el número de primordios de espiguilla ($r = 0.89$) y con el número de granos por espiga ($r = 0.87$).

Kernich et al. (1997), reportaron que hubo una variación significativa de la duración de la sub fase IE entre cultivares, no hubo asociación entre el número máximo de espiguilla por espiga y la duración de la sub fase IE. Esto contrasta con los resultados de Kitchen et al. (1983) y Appleyard et al. (1982), quienes encontraron una estrecha relación ($r = 0.87$ y $r = 0.89$, respectivamente) entre el NMP y la duración de la sub fase IE.

Para García del Moral et al. (1989), el número final de granos por espiga se encuentra positivamente correlacionado con el NMP ($r = 0.89$), el cual a su vez, es función de la duración de la fase IE.

Cottrell et al. (1985), encontraron que el número final de granos por espiga es dependiente de la tasa y duración de la sub fase IE y de la proporción de espiguillas que sobreviven y se convierten en granos. Las condiciones que aceleran la velocidad de desarrollo de la espiga tienden a reducir el número final de espiguillas (García del Moral et al., 1989).

3. Crecimiento de espiguillas (CE)

En trigo y cebada la determinación del número de granos durante la fase previa a espigazón aparece frecuentemente como el determinante del rendimiento en grano. Durante éste período aspectos del desarrollo de la espiga (morfogénesis de las estructuras florales), como crecimiento de la espiga influyen en la producción y sobrevivencia de las flores y por lo tanto en el número de granos (Waddington, et al. 1982).

Posteriormente al NMP una proporción variable de espiguillas interrumpe su desarrollo, no llegando a ser fecundadas en la antesis, lo cual puede reducir notablemente el número de granos, y por lo tanto el rendimiento (Cottrell, 1985 y García del Moral et al., 1989).

Kernich et al. (1997), determinaron el número final de espiguillas (NEF) en desarrollo en la espiga del tallo principal, el cual varió entre 23.9 y 36.6, indicando que aunque si bien hubo un pequeño rango en el NMP, o número potencial de espiguillas, se encontró un amplio rango en el número final de espiguillas por espiga. Esta diferencia entre el NMP y el NEF fue el número de espiguillas que abortaron durante la fase de crecimiento de espiguillas.

Según García del Moral et al. (1989), posiblemente el aborto de espiguillas sería explicado por la generación de un gradiente nutritivo entre las espiguillas en formación y las ya iniciadas, provocando el cese de la iniciación de nuevos primordios florales en el ápice del meristemo. Esto llevaría a competir a las espiguillas de la base y del extremo superior del ápice, provocando la muerte por inanición a las espiguillas terminales menos competitivas frente a las de la base y centro de la espiga.

Diversos autores determinaron porcentajes de fertilidad de espiguillas que varían entre 59 y 88 % (Gallagher et al., 1976, citado por Cottrell et al., 1985 y Kernich et al., 1997). Mientras que Kirby et al. (1980), citado por Cottrell et al. (1985) y Appleyard et al. (1982), determinaron variaciones de fertilidad entre 63 y 83 %.

En cuanto a la duración de la sub fase CE, Appleyard et al. (1982), reportaron para varios genotipos de cebada, variaciones desde 30 a 47 días. Kernich et al. (1997), determinaron que la duración de la sub fase CE fue la más larga y generalmente la más variable de las tres sub fases de desarrollo, variando entre 800-1100 °Cd.

En trigo, Abbate et al. (1997), encontraron que una mayor duración del período de crecimiento de la espiga, podría causar un aumento del número de granos m^{-2} . La espiga de trigo presenta una estructura diferente que la espiga de cebada. El número de flores por espiguilla es uno de los componentes más importantes en trigo, el cual se define durante la fase de crecimiento de la espiga.

Abbate et al. (1997), reportaron en varios genotipos de trigo, que la duración del período de crecimiento de la espiga varió entre 24 y 30 días, siendo el promedio de 27 días. Alargar la duración de esa sub fase a 30 días, produciría un incremento en el peso seco de la espiga de 10 %, y equivaldría a aumentar la partición a espiga durante su período de crecimiento en ese porcentaje. Sin embargo, en situaciones donde el ciclo de crecimiento es más largo, también es más larga la fase entre la aparición de la espiguilla terminal y la floración, lo que refleja no sólo el efecto del genotipo, sino también del ambiente.

En cebada, Kernich et al. (1997), determinaron que la duración de la sub fase CE estuvo positivamente correlacionada con el tiempo desde la siembra a la antesis (0.61), pero no estuvo asociado con la duración de la sub fase IH. Abbate et al. (1997), reportaron en trigo una asociación entre la duración del período de crecimiento de la espiga (CE) y el largo del ciclo ($r = 0.49$).

Sin embargo, Kitchen et al. (1983) en cebada, encontraron correlaciones entre la duración de la sub fase CE y el área foliar (0.93), altura de planta (0.70), número de primordios de espiguilla (0.72), fertilidad (0.76) y número de granos (0.90).

Kernich et al. (1997), determinaron una correlación positiva entre el número de espiguillas por espiga y el número de granos por espiga ($r = 0.82$). Concluyeron que un incremento en el número de granos por espiga no necesariamente se obtiene por un aumento en el número máximo de primordios de espiguillas.

Según estos autores, seleccionar por una baja proporción estable de abortos, o por un número alto de espiguillas por espiga, podría ser un parámetro de selección a través del cual se incremente el número potencial de granos por espiga.

D. FACTORES QUE AFECTAN EL NUMERO DE PRIMORDIOS DE ESPIGUILLAS

La duración de las fases de desarrollo en trigo y cebada, varían con las condiciones ambientales, como el fotoperíodo, la temperatura, la vernalización y sus interacciones con el genotipo, pudiendo afectar independientemente la tasa de desarrollo del ápice hasta la antesis (Friend, 1965; Wall et al. 1974; Slafer et al. 1995). En trigo estos factores son los más importantes en el control del número de espiguillas por espiga (Friend et al. 1963; Rawson, 1970, 1971; Wall et al. 1974 y Friend, 1965).

1. Época de siembra

La época de siembra determina el ambiente en el cual se desarrollará el cultivo, donde los factores que más varían son el fotoperíodo y la temperatura, los cuales determinan cambios en el patrón de crecimiento y desarrollo fenológico de la planta.

El fotoperíodo es uno de los factores más importantes que influyen en la tasa y duración del desarrollo de las plantas. Los fotoperíodos largos aceleran la floración y estimulan la velocidad de producción de primordios florales, pero acortan su duración, por lo que reducen el número de granos por espiga (Roberts et al., 1988; García del Moral et al., 1989; Slafer et al., 1994).

Tingle et al. (1969), en cebada y Slafer et al. (1995), en trigo, encontraron que aumentos en la longitud del fotoperíodo de 12 a 24 y de 12 a 18 h reducen el número de espiguillas por espiga.

Jones et al. (1986), determinaron en variedades de cebada de primavera que el atraso de la fecha de siembra reduce la duración del periodo emergencia-antesis.

Kernich et al. (1997), analizando las sub fases pre antesis, observaron que la duración de IH e IE decrecieron con aumentos de fotoperíodo por encima de 14 y 15 h respectivamente. Aunque fotoperíodos largos incrementan la tasa de iniciación de primordios en trigo y cebada (Rahman et al., 1977; Rahman, 1980; y Cottrell et al., 1985), la reducción en la duración de las fases de desarrollo es frecuentemente mayor, resultando en una reducción en el número de hojas y espiguillas del tallo principal (Rawson et al. 1993, citado por Kernich et al. 1995).

La relación entre fotoperíodo y duración de las fases fue diferente entre las fases IH e IE. La fase IE fue más sensible que la IH. Este incremento en la sensibilidad desde la fase vegetativa a reproductiva temprana esta fuertemente demostrado por Kernich et al. (1997) con fotoperíodos de 13 h y coincidiendo con Rahman et al. (1977) y Rahman, (1980). Las diferentes fases de desarrollo presentan distinta sensibilidad al fotoperíodo, por lo que ambas fases están ampliamente independizadas (Slafer et al., 1994 y Kernich et al., 1995). Cuando el total del período desde la siembra a la iniciación de aristas fue considerado hubieron respuestas bilíneales o curvilíneales al fotoperíodo (Rahman et al., 1977).

Roberts et al. (1988), en cebada determinaron que entre un fotoperíodo crítico (debajo del cual se atrasa la floración) y un fotoperíodo techo (debajo del cual no hay un atraso de la floración), hay una relación lineal entre el fotoperíodo y el tiempo que le lleva florecer (emergencia de aristas). Para todos los genotipos estudiados el fotoperíodo techo fue mayor o igual a 10 h; y el fotoperíodo crítico superior a 13 h, y alcanzando algunas veces valores mayores a 16 h.

Aspinall et al. (1963), encontraron respuestas en el desarrollo y crecimiento del ápice a las variaciones del fotoperíodo o intensidad de luz, estando estrechamente relacionadas, sugiriendo un mecanismo de control combinado. Dichos autores, determinaron que incrementos en la intensidad de luz incrementan la tasa de producción y el número de primordios, independientemente de la duración del fotoperíodo utilizado

(10-14 h). La tasa de diferenciación de primordios disminuyó con una reducción en la intensidad de luz o longitud del día, siendo extremadamente lenta en días cortos con bajas intensidades lumínicas. Tingle et al. (1969), encontraron que bajas intensidades lumínicas reducen el número de espiguillas por espiga, siendo esta reducción más drástica debido a un menor macollaje.

Otro factor que podría afectar la tasa de desarrollo es la tasa de cambio del fotoperíodo. El efecto de este factor en cebada no ha sido considerado, sin embargo efectos significativos han sido sugeridos en el tiempo a anthesis y número final de primordios para otros cultivos como maíz (*Zea mays* L.), trigo (*Triticum aestivum* L.) y soja (*Glycine max* L.) (Bonhomme et al., 1991; Stapper et al., 1990; Constable et al. 1988, citado por Kernich et al., 1995). Kernich et al. (1995), concluyen que las tasa de cambio del fotoperíodo no tiene ningún efecto en la duración de las fases, o número de primordios, independientemente de los efectos producidos por el propio fotoperíodo.

A nivel nacional en cebada, Ernst et al. (1993) y Benítez et al. (1996), determinaron el efecto del atraso de la fecha de siembra sobre el ciclo a espigazón, explicando el acortamiento del ciclo al efecto de una mayor temperatura en épocas de siembra más tardías.

Benítez et al. (1996), reportaron que a media que se atrasa la época de siembra desde junio a agosto el número de granos por espiga disminuye de 14.5 a 8. En este trabajo ocurrieron elevadas temperaturas próximas a espigazón en todas las épocas de siembra, lo que determinó altos porcentajes de esterilidad.

En cebada, Mailhos et al. (1995), encontraron una reducción del número de granos por espiga desde 20.3 a 19.8, aunque no significativa, en respuesta al atraso en la época de siembra.

En experimentos con diferentes fechas de siembra, años y variedades, la tasa de iniciación de espiguillas disminuyó en respuesta al adelanto en la época de siembra, siendo explicado por importantes reducciones de la temperatura (Jones et al., 1986). Bajas temperaturas reducen la velocidad de crecimiento de hojas y tallos, la competencia por asimilados es menor y los primordios florales alcanzan mayor tamaño, aumentando así su sobrevivencia y, por tanto el número de granos por espiga (García del Moral et al., 1989).

En trigo, Friend (1965), encontró que bajas temperaturas prolongan el desarrollo de la espiga resultando en espigas con más espiguillas a floración. A 10 °C el número de espiguillas sigue incrementándose hasta la emergencia de la espiga, mientras que a 30 °C cesa el incremento de las mismas cuando se desarrollan las anteras.

En cebada, Guitard (1960); citado por Tingle et al. (1969), encontró una reducción del número de flores por espiga cuando incrementó la temperatura de 13 a 24 °C. El número de flores por planta se reduce de forma significativa con temperaturas de 24 °C, debido a una disminución del tamaño de la espiga y a una disminución en el número de macollos.

El fotoperíodo y la temperatura interaccionan en el desarrollo de la espiga. Así, la disminución del número de granos por espiga provocada por fotoperíodos largos puede ser amortiguada con temperaturas frías (García del Moral et al., 1989).

Experimentos realizados por Cottrell et al. (1985), en dos localidades y dos fechas de siembra, detectaron que cada estado se alcanzó 1 a 2 semanas antes para aquella localidad, donde la temperatura media fue 3 °C superior, con fotoperíodos menores. Las plantas en la segunda época de siembra (intervalo de dos semanas entre siembras) alcanzaron cada estado más rápido en comparación con la primer época de siembra. En la segunda época se alcanza antes el NMP en tiempo térmico, siendo también superior la tasa de iniciación de espiguillas.

Diversos autores reportaron que el ambiente también estaría influyendo en la sobrevivencia de espiguillas. Tingle et al. (1969), encontraron una mayor sobrevivencia de espiguillas con 16 h que con 24 h de fotoperíodo, siendo también mayor a 18 °C en comparación con 12 y 24 °C. Sin embargo Kirby et al. (1980), citado por Cottrell et al. (1985), determinaron una mayor sobrevivencia cuando las temperaturas eran menores en el período comprendido entre el NMP y la emergencia de la espiga.

Según Jones et al. (1986), la fase crítica de sobrevivencia de espiguillas, comprendida entre el momento en el cual se alcanza el NMP y la antesis, es determinada por la emergencia de un número específico de hojas, el cual puede ser alterado a través de la fecha de siembra.

2. Cultivar

Diferentes cultivares de cebada presentan variaciones significativas en el NMP y el NEF (Kernich et al., 1997). Aunque en términos relativos existe mayor variación entre cultivares en la tasa y duración de IE que en el NMP, también existen variaciones entre diferentes genotipos de cebada en la tasa de desarrollo y duración de las sub fases IE y CE (Kernich et al., 1997).

El efecto causado por el fotoperíodo, la temperatura y la interacción de estos con el genotipo en trigo, podrían afectar la duración del período de crecimiento de la espiga, siendo posible su manipulación genética (Abbate et al. 1997). Una alta sensibilidad fotoperiódica de determinados genotipos tendría consecuencias importantes en la

determinación del número de granos ante cambios en la latitud y fecha de siembra (Abbate et al. 1997).

García del Moral et al. (1989), en cebada, reportaron para diferentes ambientes y cultivares que la sobrevivencia de espiguilla desde el NMP hasta la antesis, fueron muy similares para todos los cultivares en ambos ambientes, sugiriendo que el aborto floral se encuentra controlado principalmente por factores internos, siendo en gran medida independiente de las condiciones ambientales durante el crecimiento de la inflorescencia. Sin embargo, Kirby et al. (1980), citado por Cottrell et al. (1985), encontraron variación en el porcentaje de aborto de espiguillas entre cultivares.

Según Cottrell et al. (1985), el aborto de espiguillas no estaría influenciado por el ambiente, pero sí por controles genéticos de desarrollo. La rápida elongación de los tallos y el rápido crecimiento de las espiguillas, los cuales ocurren simultáneamente, sugieren que la demanda de asimilados para éstos procesos sea sustancial, y por lo tanto la causa de aborto de espiguillas podría ser el resultado de esta intensa competencia por metabolitos.

3. Tipo de tallo

A nivel de una misma planta, el tipo de tallo también puede afectar el número de primordios de espiguilla. Experimentos realizados por Cottrell et al. (1985), no detectaron diferencias en la tasa de iniciación de espiguillas, ni en la duración de los distintos periodos de desarrollo entre el tallo principal y los macollos uno y dos, aunque existió una tendencia a que los macollos formados más tardíamente mostraron una menor tasa de iniciación.

Los mismos autores, comparando distintas fechas de siembras, no encontraron diferencias en el número de espiguillas iniciadas entre tallos, pero si hubo diferencias cuando se compararon distintas localidades. El tallo principal tubo una mayor cantidad de espiguillas iniciadas que el macollo uno y éste más que el macollo dos, siendo en madurez el número de granos por espiga similar entre tallos, para épocas de siembra y localidades distintas.

Existe poca información a cerca del grado de sobrevivencia de espiguillas en los macollos comparados con el tallo principal. Cottrell et al. (1985), no reportaron diferencias significativas en el porcentaje de sobrevivencia de espiguillas entre tallos. Sin embargo, Gallagher et al. (1976), citado por Cottrell et al. (1985), encontraron un porcentaje de sobrevivencia apenas superior en el tallo principal que en el primer macollo. Mientras que Tingle et al. (1969), reportaron que los tallos principales tuvieron mayor fertilidad que los macollos en varios cultivares de cebada. Cottrell et al. (1985), determinaron que los macollos producen menos espiguillas por espiga que el tallo

principal. Produciendo las espigas del tallo principal no más de 4.2 granos respecto a las espigas de los macollos.

A nivel nacional, Hoffman et al. (1992), en dos variedades de cebada, en diferentes densidades de siembra, determinaron que el número de granos por espiga del tallo principal fue superior al del macollo uno y éste fue mayor al del macollo dos.

III. MATERIALES Y METODOS

A. CARACTERISTICAS GENERALES

El trabajo experimental fue realizado en la Estación Experimental M. A. Cassinonni (EEMAC) de la Facultad de Agronomía, ubicada en el departamento de Paysandú (32°20'S, 58°2'W), dentro del programa de investigación de siembras tempranas perteneciente al área de fisiología y manejo del cultivo de cebada cervecera a través del convenio Mesa Nacional de Cebada.

Durante el año 1998 fueron sembrados a campo ocho cultivares de cebada cervecera de dos carreras, en dos épocas de siembra, una época de siembra temprana, el 16 de mayo (época 1) y otra época de siembra normal, el 29 de junio (época 2).

Los cultivares utilizados fueron CLE 178, Dephra, Perún (ciclo emergencia-espigazón más largo), Bowman, Clipper, FNC 6-1, Estanzuela Quebracho y Quilmes Palomar (ciclo emergencia-espigazón más corto). Los cultivares con mayor tamaño de espiga son FNC 6-1 y Quilmes Palomar y los de menor tamaño de espiga son Clipper y Quebracho.

Los ensayos fueron fertilizados con nitrógeno y fósforo a niveles suficientes, además fueron mantenidos libre de malezas, plagas y enfermedades durante todo su ciclo de desarrollo.

Se realizó un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones, donde cada tratamiento se ubicó en parcelas de 12 surcos de 8 m de largo, distanciados a 0.15 m cada uno. La población objetivo para cada ensayo fue de 200 plantas por m².

A lo largo del experimento, fue monitoreada la temperatura máxima, mínima y media, a partir de una casilla meteorológica ubicada a 500 m de los ensayos.

El fotoperíodo promedio y acumulado durante las diferentes etapas del ciclo de desarrollo, se determinaron a partir del día siguiente a la fecha promedio de emergencia (DPE) del ensayo para cada época de siembra. Las horas de luz acumuladas se calcularon a partir de la sumatoria de las horas de luz diarias.

I. Determinaciones

Se realizaron muestreos semanales en un solo bloque de cada ensayo, donde se seleccionaron al azar cinco plantas de cada tratamiento, teniendo en cuenta que las mismas fueran representativas de la parcela, evitando los bordes de la misma. Los muestreos se realizaron desde el inicio de macollaje (Zadoks 2.1) hasta una semana

posterior a la floración (Zadoks 6.5) de cada variedad. Las plantas de cada tratamiento se identificaron, se guardaron en bolsas plásticas, y se conservaron en frío hasta su posterior medición.

En cada planta se determinó para el tallo principal el estado de desarrollo de acuerdo a Zadoks et al. (1982). El número de hojas fue cuantificado en el tallo principal de acuerdo a Haun, (1973).

Se realizó además una disección del meristemo apical del tallo principal (TP) y los dos macollos de mayor edad (M_1 y M_2) donde se contabilizó el número de primordios florales y el estado de desarrollo según la escala de Waddington et al. (1983), utilizando un estereomicroscopio. Mediante esta escala fue posible estudiar el progreso del desarrollo ontogénico del ápice. De esta manera se registraron los diferentes momentos en que se alcanzan los diferentes estadios, y especialmente los estadios de doble arruga, iniciación de aristas y antesis para cada una de las variedades estudiadas.

La duración de las distintas fases de desarrollo fue expresada en tiempo térmico (tt) acumulado a partir del día siguiente al de la fecha de siembra (DPS), calculado a partir de la siguiente ecuación:

$$tt (^{\circ}\text{Cd}) = ((t_{\text{máx}} + t_{\text{mín}})/2) - t_b$$

donde $t_{\text{máx}}$ y $t_{\text{mín}}$ son las temperaturas máximas y mínimas diarias, y t_b es la temperatura base ($t_b = 0$, Baker et al., 1986; Cao et al., 1989a; Kernich et al., 1995 y 1997).

El periodo siembra-floración fue dividido en tres sub fases: siembra-diferenciación floral (IH), diferenciación floral-número máximo de primordios de espiguilla (IE) y número máximo de primordios de espiguilla-floración (CE), de acuerdo a lo propuesto por Appleyard et al. (1982). La duración de las sub fases de desarrollo pre antesis se calcularon para cada cultivar y época de siembra, a partir de los modelos de regresión cuadrática con los datos obtenidos de evolución del número de primordios de espiguilla (P) en función del tiempo térmico (tt): $P = a + b \text{ tt} + c \text{ tt}^2$, para poder estimar el momento en el cuál el meristemo apical es inducido para florecer ($P=0$), y determinar además el momento en el que se alcanza el número máximo de primordios ($P = -b/(2*c)$).

Para los datos obtenidos de evolución del número de hojas Haun (Y), se ajustaron modelos de regresión lineal en función del tiempo térmico (tt): $Y(\text{tt}) = a + b \text{ tt}$, para el tallo principal de cada cultivar, época de siembra y etapas de desarrollo de hoja. La determinación de las dos etapas de desarrollo de hoja se realizó según lo descrito por Baker et al. (1986) y Kernich et al. (1995). Con los modelos de regresión lineal se calculó el filocrón ($^{\circ}\text{Cd hoja}^{-1}$), como la inversa de la pendiente de la regresión lineal, o sea la inversa de la tasa de aparición de hojas (Cao et al., 1989).

2. Análisis de la información obtenida

Para el cálculo de las medias, máximos, mínimos y desvíos, como para los ajustes de los modelos de regresión lineal y cuadrática aplicados a la evolución entre número de hojas y número de primordios de espiguilla por espiga en función del tiempo térmico, para cada variedad y época de siembra, se utilizaron los procedimientos respectivos del programa estadístico SAS. Además se determinaron las correlaciones entre variables estudiadas y los intervalos de confianza de cada modelo propuesto, para cada época de siembra, cultivar y tipo de tallo. Para las determinaciones de las diferencias mínimas significativas entre las variables estudiadas se utilizó la prueba Tukey ($\alpha= 0.05$).

Para determinar el efecto de la tres variables estudiadas (época de siembra, cultivar y tipo de tallo), sobre el número máximo de primordios, número de espiguillas a floración y fertilidad de espiguillas, se ajustaron modelos lineales a partir de los valores observados y se incorporaron las interacciones simples entre las variables.

A los efectos de eliminar las fuentes de variación, para conocer el efecto puro de cada una de las variables, se calcularon los residuales a partir de los modelos lineales descriptos anteriormente.

La información fue registrada sin repeticiones, lo que limita en cierta medida el análisis estadístico de los datos y su validación para otras condiciones de crecimiento del cultivo.

IV. RESULTADOS Y DISCUSION

Las condiciones de temperatura y fotoperíodo durante el transcurso de las dos épocas de siembra se describen en la figura 1. En la misma se aprecia que las temperaturas medias y extremas (mínimas y máximas) no variaron entre épocas para el ciclo siembra-floración, donde la temperatura media fue de 13.3 y 13.7 °C, épocas 1 y 2 respectivamente. La evolución del fotoperíodo en la primer época de siembra parte de valores de 11.0 h para luego descender hasta 10.6 h y posteriormente aumenta hasta 12.2 h al momento de floración. Mientras que en la segunda época el fotoperíodo es siempre creciente desde 10.6 a 12.8 h (Figura 1).

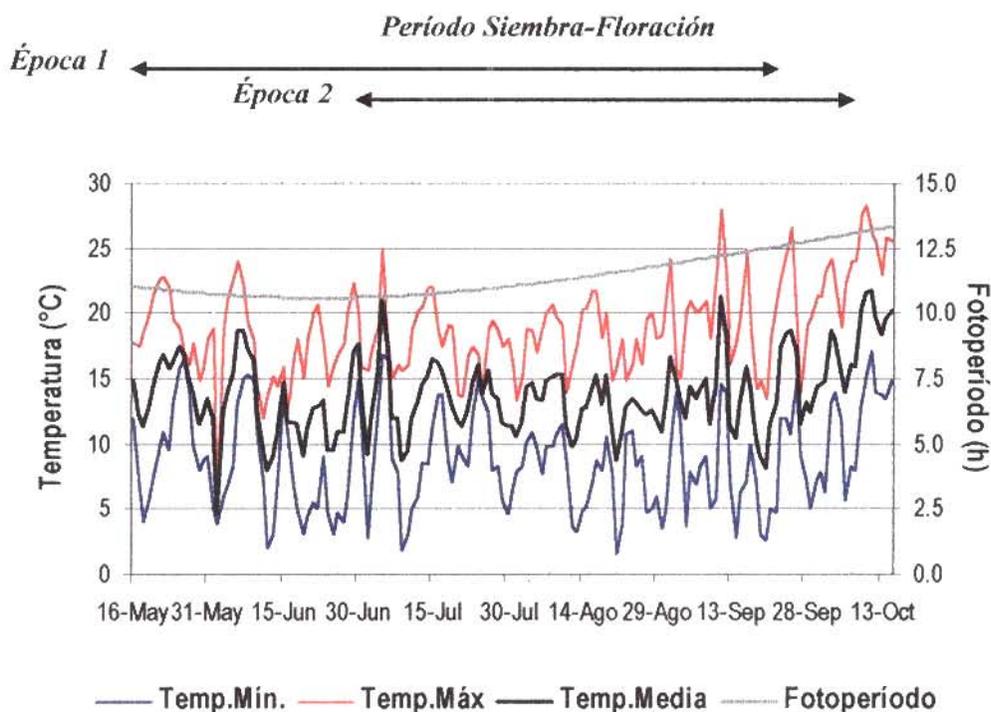


Figura 1: Evolución diaria de la temperatura media, máxima y mínima (°C) y del fotoperíodo (h) para el período siembra-floración de ambas épocas de siembra.

Las variaciones en el ambiente obtenidas entre épocas de siembra resultaron en un acortamiento del ciclo siembra-floración y de las distintas sub fases de desarrollo pre antesis, en la fecha de siembra más tardía. El cuadro 1 sintetiza para el promedio de los cultivares los valores del momento de ocurrencia de los principales eventos del ciclo siembra-floración y los correspondientes estados de desarrollo para cada época de siembra.

Cuadro 1: Momento de ocurrencia de los principales estados fenológicos en el tiempo (°Cd, días) y escalas de desarrollo de planta (Haun – Zadoks) y desarrollo del meristemo apical (Waddington) para el promedio de los ocho cultivares en las dos épocas de siembra.

<i>Estadios Fenológicos</i>	<i>Iniciación Floral</i>		<i>Doble Arruga</i>		<i>Nº Máx. Prim. Espiguilla</i>		<i>Floración</i>	
EPOCA 1								
Tiempo °Cd	446	7.12*	622		1203	15.56*	1561	23.87*
Tiempo días	32		46		90		117	
Haun	4.1	0.09*	5.3		9.7	0.12*		
Zadoks					3.3	0.16*		
Waddington			2		5	0.14*	10	
EPOCA 2								
Tiempo °Cd	411	6.27*	531		915	24.23*	1260	23.08*
Tiempo días	29		38		68		92	
Haun	4.2	0.17*	5.5		8	0.11*		
Zadoks			2.2		3.2	0.20*		
Waddington			2		5	0.21*	10	

(*) Error estándar de la media.

A continuación se presentan los resultados obtenidos en forma comparativa entre épocas de siembra agrupados en cuatro capítulos, donde se analizan aspectos relacionados al desarrollo de las hojas y al desarrollo del meristemo apical y su influencia sobre el número final de espiguillas por espiga.

A. DESARROLLO FOLIAR

En cebada el desarrollo foliar presenta una relación lineal con el tiempo térmico acumulado desde la siembra. Cuando se analizó la relación entre las unidades de crecimiento Haun en función del tiempo térmico acumulado desde la siembra para todos los cultivares, se observó en la primer época de siembra dos tasas de aparición de hojas diferentes (Figura 2). Las hojas formadas tempranamente (primera etapa) aparecieron a tasas mayores que las hojas formadas más tardíamente (segunda etapa). Esta discontinuidad ocurrió en todos los cultivares aproximadamente al momento de la formación de la doble arruga en el meristemo apical (Cuadro 1). Se desarrollaron aproximadamente cinco hojas antes de la formación de la doble arruga en todos los cultivares en las dos épocas de siembra. Este comportamiento bifásico no pudo ser determinado en la segunda época de siembra dado que los muestreos comenzaron a realizarse muy próximo al momento de diferenciación del ápice, punto que marca la transición de las dos etapas, no pudiendo ser determinada la primera etapa en ésta época de siembra.

Los resultados reportados por Kernich et al. (1995) en cebada y Baker et al. (1986) en trigo, muestran que la reducción de la tasa de aparición de hojas coincide con el momento donde se visualiza en el ápice el estado de doble arruga.

De acuerdo a ello y asumiendo que la formación de la doble arruga ocurrió a los 622 °Cd pos siembra en la primer época (Cuadro 1), se realizaron regresiones lineales separadamente para los dos períodos. Los valores de R^2 de las regresiones anteriores y posteriores a la formación de la doble arruga variaron desde 0.81 a 0.92 y 0.82 a 0.94, respectivamente (Figura 2).

En la segunda época de siembra la formación de la doble arruga se visualizó a los 531 °Cd pos siembra (Cuadro 1), a partir de donde se realizaron regresiones lineales, cuyos valores de R^2 variaron desde 0.82 a 0.91, con excepción de los cultivares Bowman y Clipper cuyos R^2 fueron más bajos debido a la menor disponibilidad de información (Figura 2).

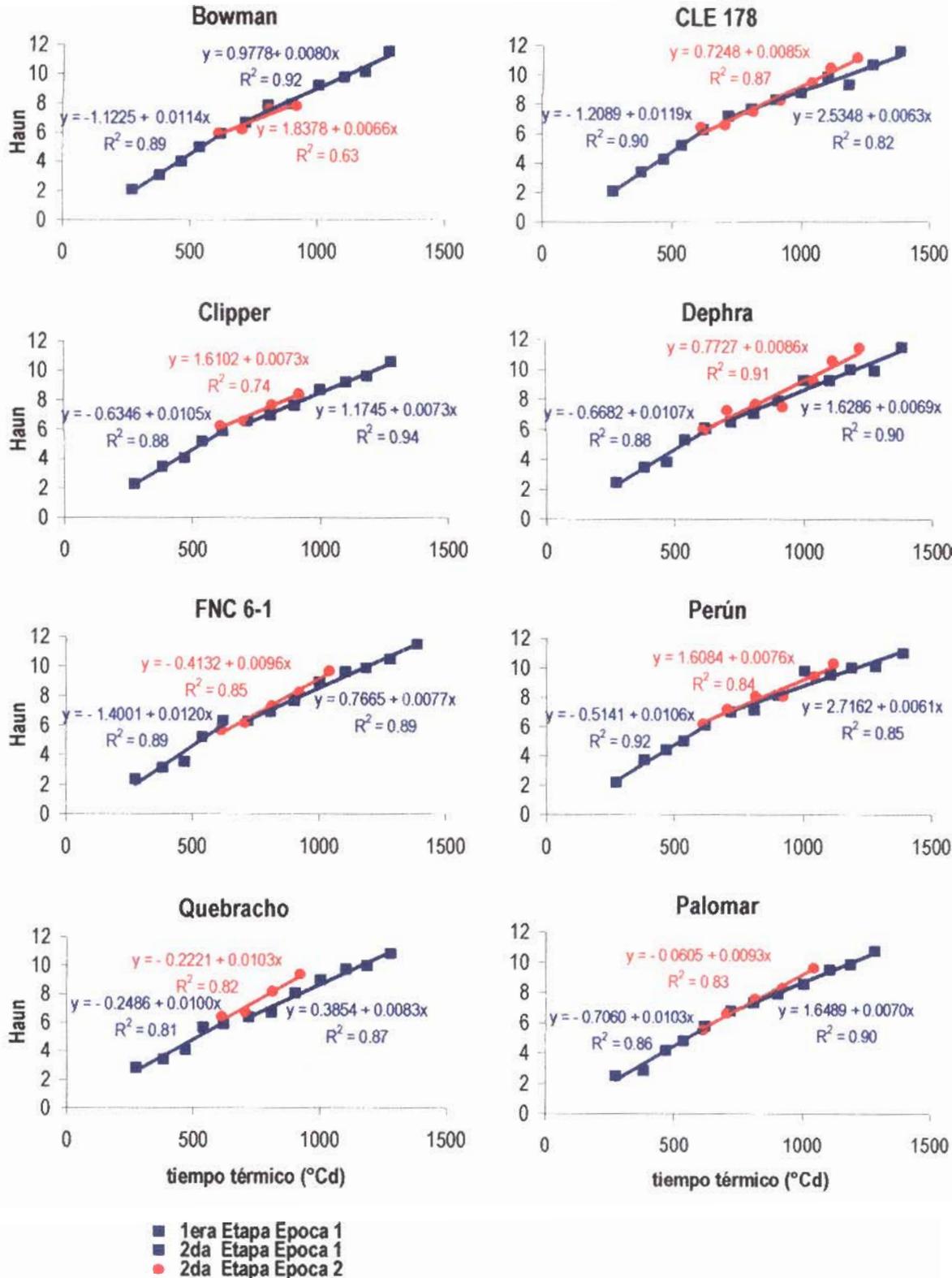


Figura 2: Evolución del número de hojas desarrolladas (Haun) del tallo principal en función del tiempo térmico (°Cd) acumulado pos siembra, para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra y las ecuaciones de regresión correspondientes a la primera y segunda etapa en la época 1 y a la segunda etapa en la época 2.

El filocrón ($^{\circ}\text{Cd hoja}^{-1}$), parámetro que mide los grados días requeridos para desarrollar una hoja, se calculó a partir de la inversa de la tasa de aparición de hojas en cada etapa.

En la primer época de siembra, el filocrón promedio previo a la formación de la doble arruga (primera etapa) fue menor, en comparación con el filocrón posterior a la doble arruga (segunda etapa) (Cuadro 2).

Cuadro 2: Valores de filocrón estimados, para la etapa anterior (etapa 1) y posterior (etapa 2) a la formación de la doble arruga en la primer época de siembra y la etapa 2 en la segunda época de siembra para los ocho cultivares y el promedio de las etapas en ambas épocas.

Cultivar	EPOCA 1		EPOCA 2
	ETAPA 1	ETAPA 2	ETAPA 2
	FILOCRON ($^{\circ}\text{Cd Hoja}^{-1}$)		
<i>Bowman</i>	88	125	152
<i>CLE 178</i>	84	158	117
<i>Clipper</i>	95	138	137
<i>Dephra</i>	93	144	116
<i>FNC 6-1</i>	84	129	105
<i>Perún</i>	95	164	132
<i>Quebracho</i>	100	121	97
<i>Palomar</i>	97	143	108
Promedio	92	140	120

El filocrón promedio de los cultivares de la primera etapa de la época 1 fue de $92^{\circ}\text{Cd hoja}^{-1}$, variando desde 84 a $100^{\circ}\text{Cd hoja}^{-1}$ (Cuadro 2). Kernich et al. (1997), en cultivares de cebada, creciendo bajo condiciones ambientales controladas, estimaron valores de filocrón que variaron desde 141 a $154^{\circ}\text{Cd hoja}^{-1}$, para el período comprendido entre la aparición de la primer hoja hasta el final de la fase de iniciación de hoja (primera etapa).

En la segunda etapa de la época 1, el filocrón promedio fue $48^{\circ}\text{Cd hoja}^{-1}$ superior, respecto a la primera etapa. La razón de este incremento del filocrón de la segunda etapa, no parece ser efecto de la temperatura, ni del fotoperíodo, ya que ambos son similares en los períodos considerados (Figura 1). Aspinall et al. (1963), sugirieron que el estímulo floral podría actuar como inhibidor del crecimiento de hoja, lo que puede estar explicando el enlentecimiento de la tasa de aparición de hojas evidenciada.

En la época 2 el filocrón promedio de los ocho cultivares en la segunda etapa fue $20^{\circ}\text{Cd hoja}^{-1}$ inferior al de la época 1. Estos resultados podrían ser explicados por diferencias del fotoperíodo, consecuencia de la distinta época de siembra (11.3 y 11.9 h,

época 1 y 2 respectivamente) (Figura 1). Slafer et al. (1995), encontraron una reducción del filocrón en trigo de 96 a 83 °Cd hoja⁻¹ ($T_b=0$) pero con aumentos del fotoperíodo de 12 a 18 h. Sin embargo Kernich et al. (1995), reportaron que la tasa de aparición de hojas no fue significativamente afectada por cambios en el fotoperíodo al atrasar la época de siembra.

A partir de los modelos de regresión lineal entre las “unidades Haun” y el tiempo térmico, se estimó el número de hojas al momento de iniciación floral, siendo en promedio, cuatro hojas para todos los cultivares en ambas épocas de siembra. La visualización de la doble arruga se presentó entre la aparición de la quinta y sexta hoja en todos los cultivares y en ambas épocas de siembra. En trigo, Slafer (1998), determinó que el cambio de tasa de aparición de hojas coincidió con la aparición de la hoja seis-siete. Dado que cebada presenta una mayor tasa máxima y menor temperatura óptima que trigo (Cao et al., 1989a), es posible que el estado de doble arruga sea alcanzado a un menor estado de desarrollo Haun. En el Cuadro 3 se presenta para cada cultivar y época de siembra, el número de hojas (Haun) en los estados fenológicos más importantes.

Cuadro 3: Número de hojas desarrolladas (Haun), en diferentes momentos del desarrollo pre antesis para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra.

<i>Estados Fenológicos</i>	<i>Iniciación Floral*</i>		<i>Doble Arruga**</i>		<i>Número Máximo de Primordios*</i>	
	Época 1	Época 2	Época 1	Época 2	Época 1	Época 2
	“ Unidades Haun “					
<i>Cultivar</i>	Época 1	Época 2	Época 1	Época 2	Época 1	Época 2
<i>Bowman</i>	3.4	4.5	5.0	5.2	10.1	7.4
<i>CLE 178</i>	4.0	4.4	5.2	5.7	10.6	9.2
<i>Clipper</i>	4.0	4.5	5.2	5.3	9.7	7.7
<i>Dephra</i>	4.1	4.4	5.3	5.4	10.2	9.4
<i>FNC 6-1</i>	4.2	3.6	5.2	5.2	10.2	8.4
<i>Perún</i>	5.5	4.8	6.1	5.9	10.2	9.0
<i>Quebracho</i>	4.3	4.0	5.6	5.6	9.9	8.5
<i>Palomar</i>	4.1	3.5	5.5	5.5	10.1	8.2

(*) Valores estimados

(**) Valores observados

El número de hojas promedio de los cultivares al momento en que se alcanza el número máximo de primordios de espiguilla (NMP), es mayor en la primer época de siembra, presumiblemente debido a una mayor duración de las fases de iniciación de hoja (IH) y principalmente de la fase de iniciación de espiguilla (IE), ya que el número de hojas a NMP se correlacionó positivamente con la duración de ambas sub fases (0.78 y 0.94, IH e IE respectivamente), por lo que las plantas tuvieron la posibilidad de desarrollar un mayor número de hojas.

Cuando se analizaron las dos épocas de siembra por separado, el número de hojas a número máximo de primordios se correlacionó positivamente con la duración de la fase IH en la época 2 ($r = 0.82$). En la época 1 dicha correlación no fue significativa, posiblemente porque el número de hojas a NMP fue similar entre cultivares (Cuadro 3). Por las determinaciones efectuadas en el ensayo no es posible concluir, si el número de hojas al momento de NMP es producto de un menor número de primordios diferenciados o que las hojas aún no se hallan desarrollado. La duración de las fases pre antesis se analizaran posteriormente.

El número de hojas a número máximo de primordios también se correlacionó positivamente con la duración de la sub fase IE en ambas épocas, presentando valores de r de 0.83 y 0.75 para la época 1 y 2, respectivamente. Estos resultados sugieren que el mayor número de hojas desarrolladas a NMP en la primer época de siembra es consecuencia de una mayor duración del período siembra-NMP (IH+IE). En la segunda época de siembra la mayor tasa de desarrollo foliar no logra compensar la menor duración del período siembra-NMP, por lo que el número de hojas desarrolladas a NMP es menor (Cuadro 3). Sin embargo, el número de hojas a NMP no se correlacionó con el NMP, por lo que el número de hojas desarrolladas en ese momento no sería limitante para la diferenciación de un mayor número de primordios de espiguillas por espiga.

Existen además diferencias entre cultivares en cuanto a la sensibilidad de los mismos a los cambios en el ambiente, ya que los cultivares Clipper, Perún y Palomar son los que acortan en mayor medida la duración de la sub fase IH en la segunda época de siembra y como consecuencia podría estar diferenciando un menor número de primordios foliares, acortando el ciclo a floración.

La información sugiere que es posible incrementar el número de primordios de hoja a través de un aumento en la duración de la fase de iniciación de hoja. Al incrementar el número de primordios de hoja, se alargaría el ciclo a floración, para las condiciones del experimento, esto es alcanzable con siembras de mayo. Durante el desarrollo de los siguientes capítulos se analizarán los efectos de la modificación de la duración del período siembra-floración, sobre el número potencial de primordios de espiguilla y el número de espiguillas por espiga a floración.

B. DESARROLLO DE LA ESPIGA

1. Evolución del número de primordios de espiguilla por espiga

El número de primordios de espiguilla por espiga evoluciona linealmente hasta un valor máximo de primordios. Luego solo una proporción de ellos sobrevive y crece convirtiéndose en espiguillas potencialmente fértiles en ambas épocas (Figura 3 y 4).

El número de primordios de espiguilla de los tres tipos de tallos analizados, tallo principal (TP), macollo uno (M_1) y macollo dos (M_2) evolucionaron de forma similar. Si bien los macollos comienzan su etapa reproductiva más tarde que el tallo principal, generarían menos primordios de hojas durante la sub fase IH, acortando su ciclo a floración, por lo que el desarrollo de la espiga del tallo principal y los macollos tienden a sincronizarse, llegando a la floración al mismo tiempo.

A partir de los valores observados de la evolución del número de primordios de espiguilla por espiga de los tres tallos, se ajustaron modelos de regresión cuadrática para los ocho cultivares en cada época de siembra, hasta que se estabiliza el número de espiguillas por espiga (Figuras 3 y 4). El número de primordios de espiguillas evolucionó de forma diferente entre épocas de siembra luego de alcanzado el NMP. Mientras que en la época 1 el número final de espiguillas se estabilizó próximo al momento de floración, en la segunda época de siembra ello ocurrió dos a tres semanas previas a la misma, dependiendo del cultivar.

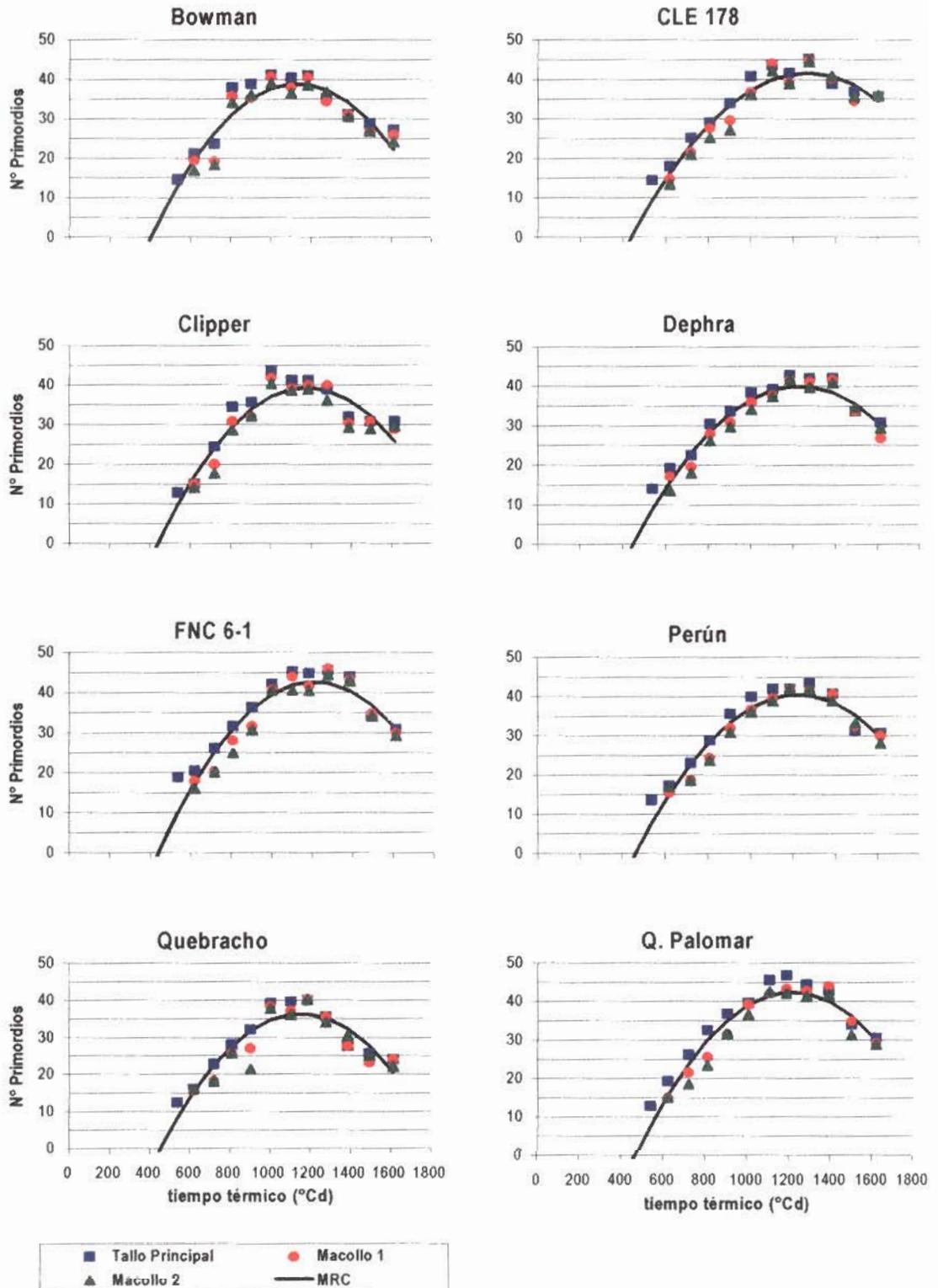


Figura 3: Evolución del número de primordios de espiguilla por espiga observado en función del tiempo térmico (°Cd) acumulado pos siembra para los ocho cultivares y tipos de tallo (TP, M₁ y M₂) y los respectivos modelos de regresión cuadrática (MRC) de la primer época de siembra.

En los cuadros 4 y 5 se presentan los coeficientes de los modelos de regresión cuadrática correspondientes para cada uno de los cultivares estudiados y épocas de siembra. A partir de estos modelos se estimó para cada cultivar el momento de inducción floral del ápice y el número máximo de primordios de espiguilla por espiga. Para el ajuste de la función se tomaron en cuenta los muestreos efectuados desde la doble arruga hasta el momento de estabilización del número final de primordios.

Cuadro 4: Parámetros de los modelos de regresión cuadrática entre el número de primordios de espiguillas por espiga y tiempo térmico para los ocho cultivares en la primer época de siembra.

<i>Cultivar</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>R</i> ²	<i>Pr > F</i>
Bowman	-55.1396	0.1656	-0.000073	0.73	0.0001
CLE 178	-55.2940	0.1521	-0.000060	0.79	0.0001
Clipper	-61.0538	0.1700	-0.000072	0.76	0.0001
Dephra	-59.0362	0.1610	-0.000065	0.82	0.0001
FNC 6-1	-63.2531	0.1748	-0.000072	0.78	0.0001
Perún	-64.7917	0.1722	-0.000070	0.83	0.0001
Quebracho	-62.7187	0.1718	-0.000074	0.69	0.0001
Palomar	-71.1802	0.1873	-0.000077	0.80	0.0001

Cuadro 5: Parámetros de los modelos de regresión cuadrática entre el número de primordios de espiguillas por espiga y tiempo térmico para los ocho cultivares en la segunda época de siembra.

<i>Cultivar</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>R</i> ²	<i>Pr > F</i>
Bowman	-90.8942	0.2983	-0.000175	0.68	0.0001
CLE 178	-87.6851	0.2594	-0.000131	0.67	0.0001
Clipper	-87.5621	0.2936	-0.000176	0.73	0.0001
Dephra	-73.3422	0.2195	-0.000109	0.72	0.0001
FNC 6-1	-96.2628	0.2973	-0.000162	0.66	0.0001
Perún	-85.1979	0.2562	-0.000132	0.67	0.0001
Quebracho	-94.4011	0.3019	-0.000178	0.59	0.0001
Palomar	-80.1681	0.2647	-0.000148	0.69	0.0001

2. Definición del número potencial de granos por espiga

El número máximo de primordios de espiguilla definidos al finalizar la sub fase de iniciación de espiguilla (IE) depende de la duración y de la tasa de aparición de primordios en dicho período (Appleyard et al., 1982; Kernich et al., 1995).

El número máximo de primordios de espiguillas se alcanzó entre los estados 4.5 y 5.5 de la escala de Waddington, momento en que se detectó la iniciación de aristas en las espiguillas centrales, independientemente de la época de siembra y del tipo de tallo (Cuadro 1). En la figura 5 se presenta la evolución del número de primordios de espiguilla y el estado de desarrollo del ápice (Waddington) en función del tiempo cronológico, solamente para el tallo principal a los efectos de una mejor interpretación. Waddington et al. (1983), determinaron en cebada, bajo condiciones controladas de temperatura y fotoperíodo, que en el estado 6 se detiene la producción de primordios de espiguillas. El rango de temperatura utilizado por Waddington, et al. (1983), fue inferior en comparación al obtenido durante nuestro ensayo, por lo el NMP lo alcanza en un estado posterior de desarrollo del ápice. Friend (1965), en trigo encontró que con bajas temperaturas el número de primordios de espiguillas sigue incrementándose hasta la emergencia de la espiga.

El rango de variación observado en el NMP promedio de los tres tallos de cada cultivar analizado se situó entre 40.1 y 45.3 en la época 1, mientras que en la época 2 dicho rango se situó entre 35.6 y 42.6 (Figura 6). Estos valores son similares con los reportados por Cottrell et al. (1985), Jones et al. (1986), Wright et al. (1987) y Kernich et al. (1997), en cebadas de dos carreras, quienes encontraron variaciones en el NMP en diferentes localidades, épocas de siembra, años y cultivares entre 36.6-48.9, 34.3-42.8, 34.9-40.5 y 36.8-42.3, respectivamente.

Los resultados del experimento evidencian que los potenciales de producción de primordios alcanzados para las condiciones del ensayo se encuentran en niveles similares a los alcanzados en otras regiones.

La duración de la fase de iniciación de primordios de espiguilla fue más corta en las plantas de la segunda época de siembra, como se discutirá más adelante. Los ápices de todos los tallos y cultivares analizados en la época 2 alcanzaron en promedio el número máximo de primordios con 288 °Cd acumulados menos y menor tiempo en días (22 días), respecto a la época 1 (Cuadro 1). Al atrasar la fecha de siembra se modificaron las condiciones ambientales para el desarrollo de los primordios, acelerándose así los distintos estados fenológicos.

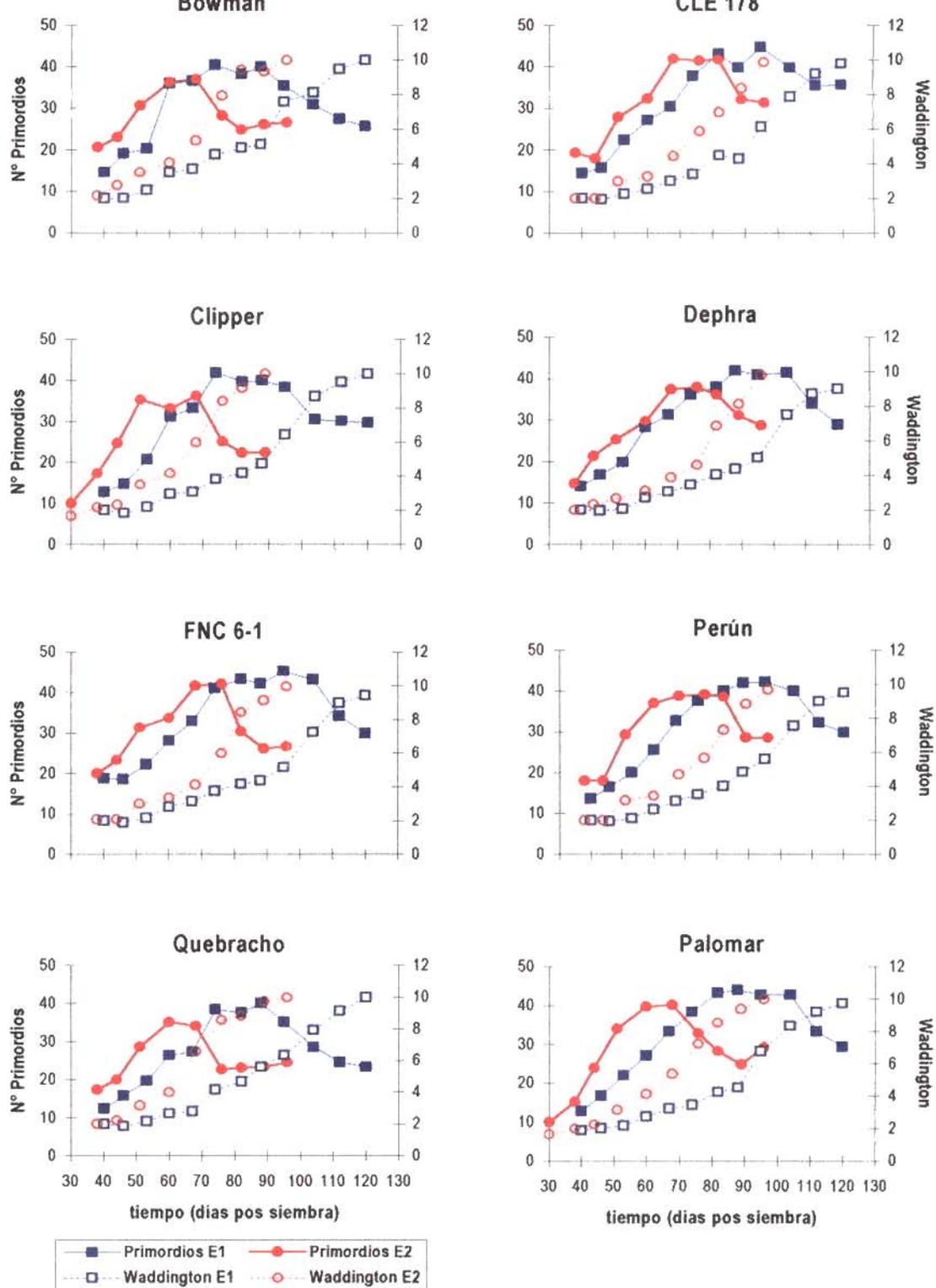


Figura 5: Evolución del número de primordios de espiguilla por espiga del tallo principal y evolución de los estados de desarrollo del ápice (Waddington) en función de los días pos siembra, para los ocho cultivares, en la época 1 (E₁) y en la época 2 (E₂).

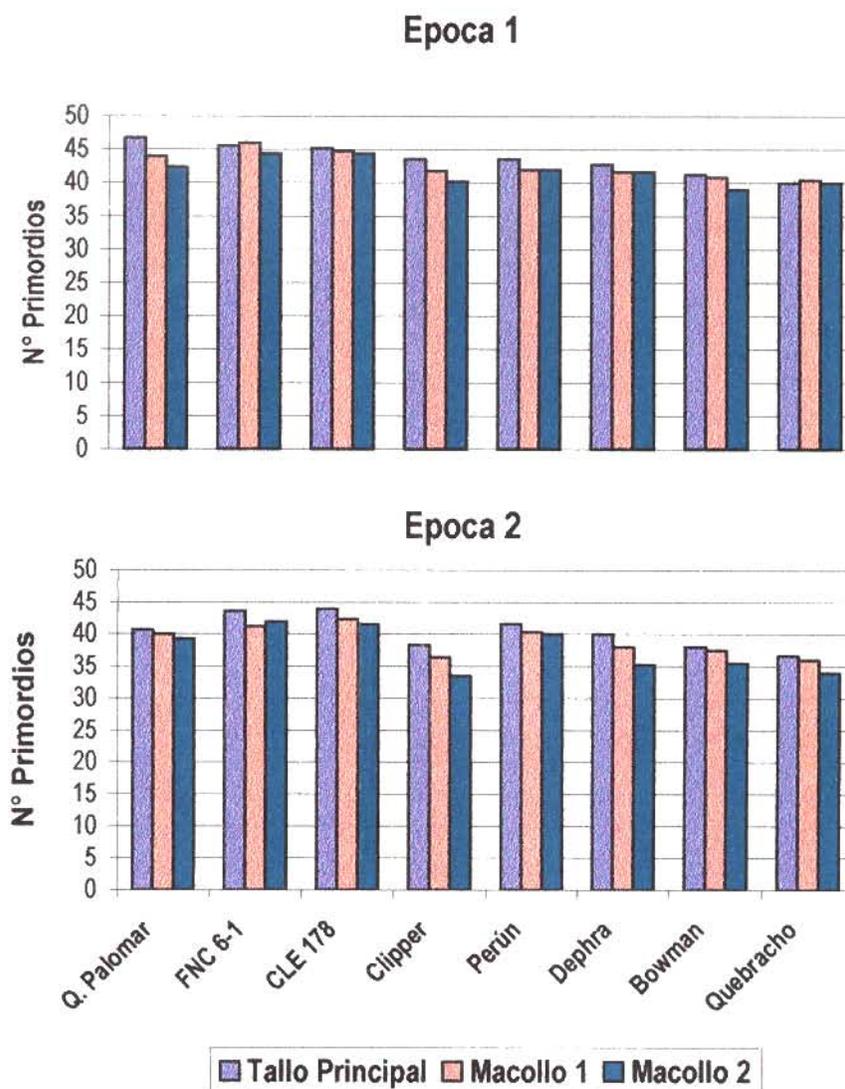


Figura 6: Número máximo de primordios de espiguilla por espiga observado para los ocho cultivares y tipos de tallo en las dos épocas de siembra.

A partir de los valores estimados del número máximo de primordios y la duración de la fase de iniciación de espiguillas, se calcularon las tasas de producción de primordios para cada cultivar en ambas épocas de siembra.

La tasa de producción de primordios fue 0.019 espiguilla $^{\circ}\text{Cd}^{-1}$ superior en la época 2 (Cuadro 6). En el ensayo la temperatura promedio fue similar en ambas épocas de siembra (Figura 1), por lo que posiblemente el fotoperíodo pudiera ser el factor que explique las mayores tasas de iniciación de espiguillas en la segunda época, concordando con Cottrell et al (1985) y Kernich et al. (1995). A pesar de que la tasa de iniciación de espiguillas fue mayor en la segunda época el valor de NMP fue inferior

dado que ese incremento no logra compensar la menor duración de IE, existiendo una correlación negativa entre tasa y duración de la sub fase IE ($r = -0.93$).

Cuadro 6: Tasa de iniciación de espiguillas por espiga para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra y el promedio para cada época de siembra.

<i>Cultivar</i>	EPOCA 1	EPOCA 2
	<i>Tasa de iniciación de primordios de espiguilla (espiguilla °Cd¹)</i>	
Bowman	0.054	0.080
CLE 178	0.051	0.070
Clipper	0.055	0.075
Dephra	0.051	0.063
FNC 6-1	0.055	0.076
Perún	0.054	0.070
Quebracho	0.053	0.082
Palomar	0.059	0.071
<i>Promedio</i>	0.054	0.073

A los efectos de comparar los valores estimados de NMP alcanzados por los distintos cultivares en una misma época y cada uno de ellos entre épocas, se calcularon los intervalos de confianza para dicho momento a partir de los modelos de evolución del número de primordios de los tres tallos principales (Cuadro 7).

Cuadro 7: Número máximo de primordios de espiguilla estimado por cultivar en las dos épocas de siembra.

<i>Cultivar</i>	EPOCA 1	EPOCA 2
	NMP	NMP
<i>Bowman</i>	38.8 c* A**	36.0 C* B**
<i>CLE 178</i>	41.5 ab A	40.8 A A
<i>Clipper</i>	39.3 c A	35.0 C B
<i>Dephra</i>	39.9 bc A	36.9 bc B
<i>FNC 6-1</i>	42.7 a A	40.3 A A
<i>Perún</i>	40.4 bc A	39.2 ab A
<i>Quebracho</i>	36.3 d A	33.4 C A
<i>Palomar</i>	42.3 a A	38.1 ac B

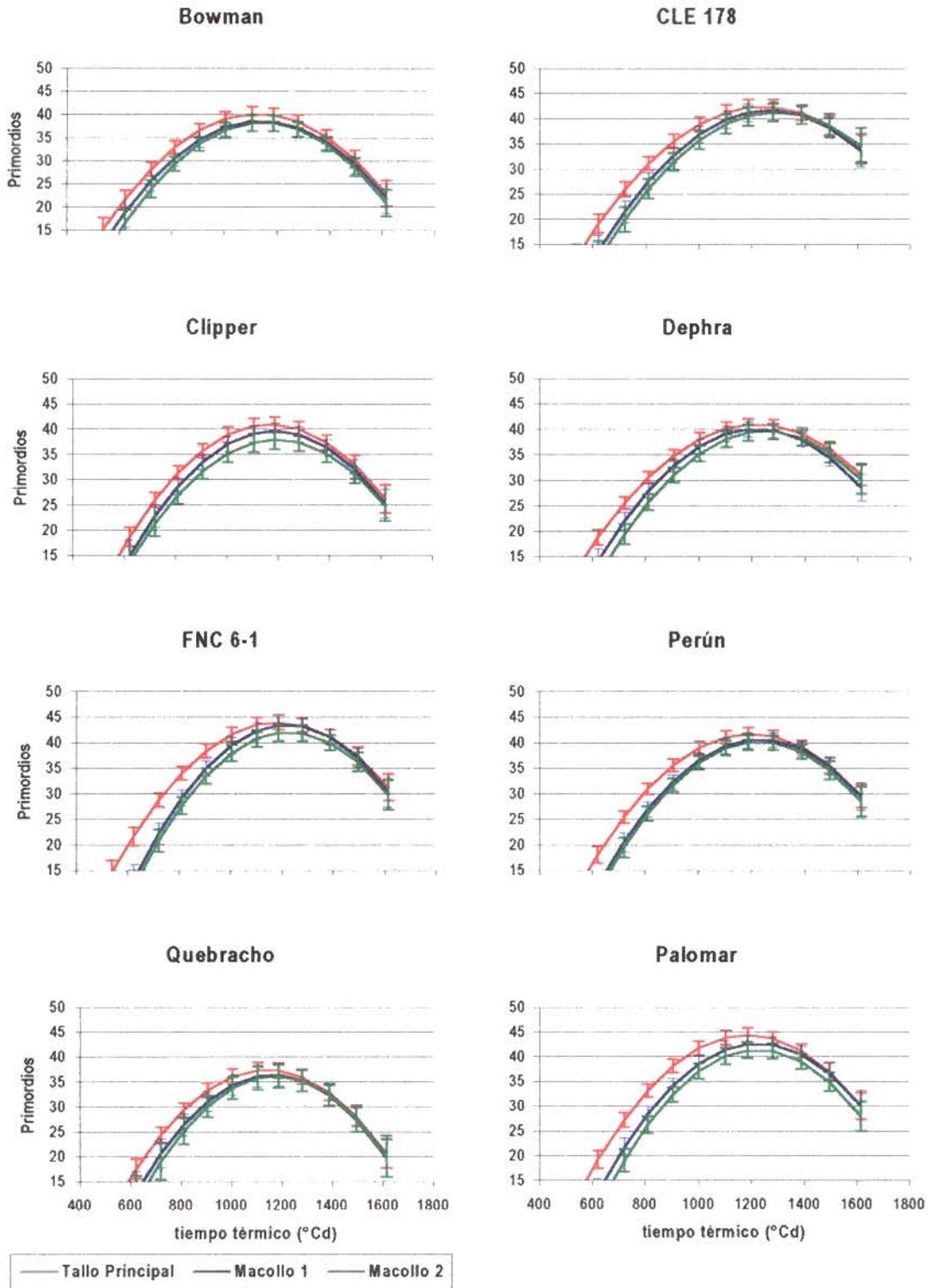
(*) Los valores seguidos de letras minúsculas distintas son diferentes significativamente para $\alpha < 0.05$, comparación de variedades por época de siembra a partir de los intervalos de confianza.

(**) Los valores seguidos de letras mayúsculas distintas son diferentes significativamente para $\alpha < 0.05$, comparación de cada variedad entre épocas de siembra a partir de los intervalos de confianza.

En el cuadro 7 se observa que en ambas épocas, los cultivares CLE 178, FNC 6-1 y Palomar, fueron los que presentaron un mayor número potencial de primordios de espiguilla, agregándose el cultivar Perún en la segunda época. Quebracho fue el único que mostró menor número potencial en las dos épocas, mientras que en la segunda época se le suman los cultivares Bowman y Clipper.

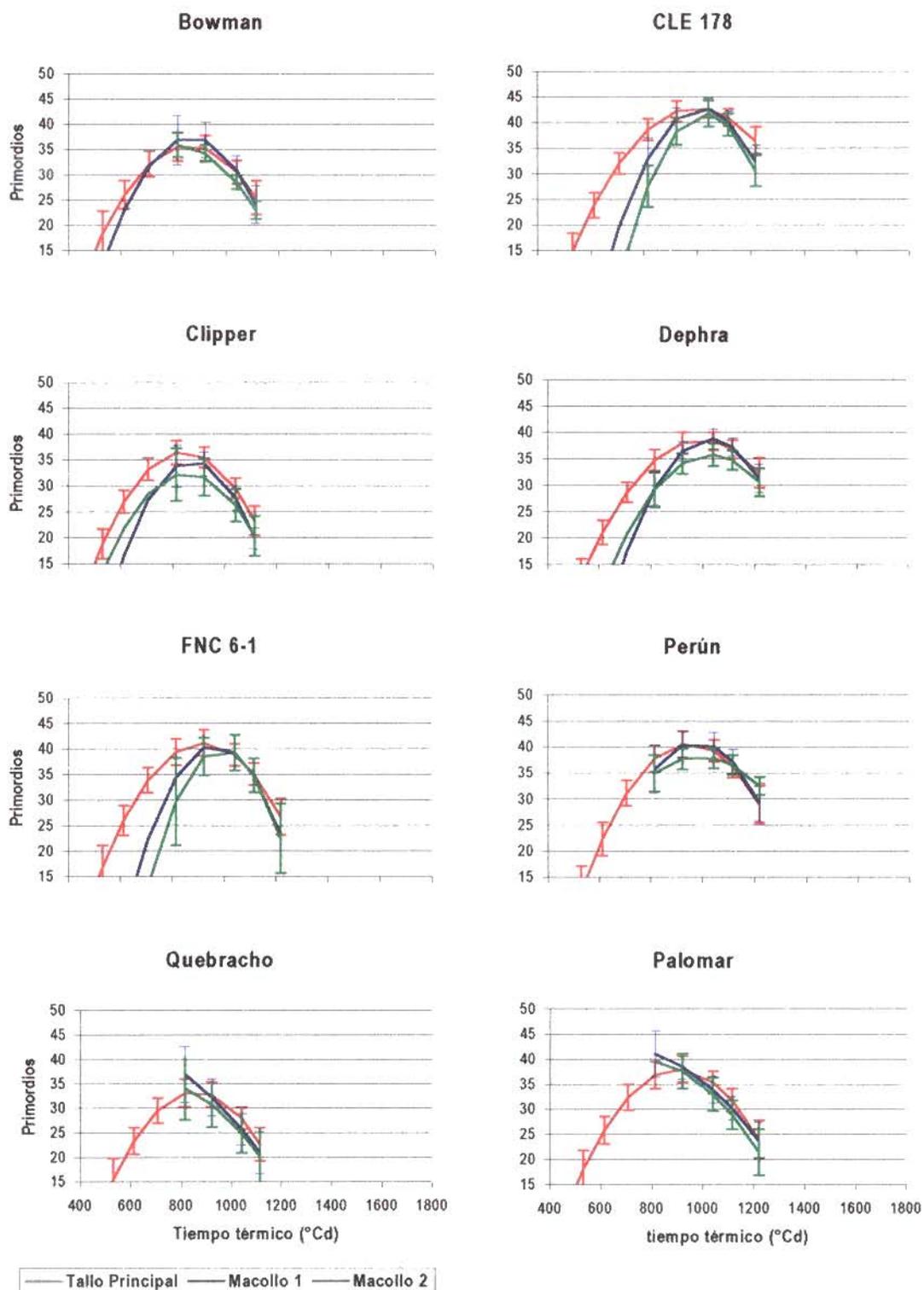
Comparando el comportamiento de cada cultivar en los dos ambientes, los resultados del experimento indicaron que los cultivares CLE 178, FNC 6-1, Perún y Quebracho no modificaron el número máximo de primordios de espiguilla con la época de siembra. En cambio el número potencial de primordios de los cultivares Bowman, Clipper, Dephra y Palomar presentaron una reducción significativa del NMP en la segunda época (Cuadro 7).

A los efectos de establecer posibles diferencias entre tipos de tallos de una misma planta se ajustaron modelos de regresión cuadrática por tipo de tallo en cada uno de los cultivares. A partir de los intervalos de confianza calculados con los modelos se observa para cada cultivar que el tallo principal y los dos macollos de mayor edad (M_1 y M_2), diferenciaron igual NMP. Este comportamiento se verificó en ambas épocas de siembra. Si bien se observa para cada cultivar una tendencia a que el tallo principal genere un mayor número potencial de espiguillas respecto a los macollos, dichas diferencias no fueron estadísticamente significativas (Figuras 7 y 8).



(*) Las barras verticales indican los intervalos de confianza ($\alpha < 0.05$) de los respectivos modelos de regresión cuadrática.

Figura 7: Evolución del número de primordios de espiguilla por espiga estimados a partir de los modelos de regresión cuadrática en función del tiempo térmico (°Cd) acumulado pos siembra para los ocho cultivares y tipos de tallo en la primer época de siembra.



(*) Las barras verticales indican los intervalos de confianza ($\alpha < 0.05$) de los respectivos modelos de regresión cuadrática.

Figura 8: Evolución del número de primordios de espiguilla por espiga estimados a partir de los modelos de regresión cuadrática en función del tiempo térmico ($^{\circ}\text{Cd}$) acumulado pos siembra para los ocho cultivares y tipos de tallo en la segunda época de siembra.

Con el objetivo de lograr conocer el efecto de las tres variables estudiadas (época, cultivar y tipo de tallo) sobre el NMP se ajustó un modelo lineal con los valores observados, que incorporó las interacciones simples entre variables (Cuadro 8). Con las limitaciones impuestas al no existir repeticiones de cada observación, los resultados muestran que los factores época de siembra, tipo de tallo y cultivar, están afectando significativamente el número máximo de primordios. Ello permitiría afirmar, como ya se mencionó, que la época 1 generó un mayor NMP que la época 2 (42.7 y 39.0, NMP promedio por época, respectivamente).

A su vez, el tallo principal diferenció mayor cantidad de primordios de espiguilla respecto al macollo uno y dos, y el macollo uno más que el macollo dos, en el promedio de los ocho cultivares y las dos épocas de siembra (42.0, 40.8 y 39.7, para el TP, M₁ y M₂, respectivamente).

Cuadro 8: Fuentes de variación, grados de libertad (GL), cuadrados medios (CM) y nivel de significancia del modelo lineal para NMP.

Fuente de variación	GL	CM	p > F
<i>Época</i>	1	162	0.0001
<i>Tipo de tallo</i>	2	21	0.0001
<i>Cultivar</i>	7	32	0.0001
<i>Época * Tipo de tallo</i>	2	0.79	0.3519
<i>Época * Cultivar</i>	7	2.6	0.0181
<i>Tipo de tallo * Cultivar</i>	14	0.62	0.5845

El análisis del modelo reafirma, a su vez, que los cultivares mostraron un comportamiento diferencial de acuerdo a la época de siembra lo que se avala al ser significativa la interacción entre los efectos cultivar y época de siembra.

3. Número de espiguillas a floración

Luego de definido el número potencial de espiguillas por espiga, comienza la fase de crecimiento de las espiguillas (CE) formadas en la fase previa, aunque no todas culminan su desarrollo.

El rango de variación del NEF promedio de los tres tallos de cada cultivar analizado se situó entre 23.3 y 35.7 en la época 1, y 22.2 y 31.3 en la época 2 (Figura 9). Estos valores son similares a los reportados por Cottrell et al. (1985) y Kernich et al. (1997), en otras regiones, quienes encontraron variaciones del NEF en la espiga del tallo principal entre 22.3-23.6 y 23.9-36.6, respectivamente.

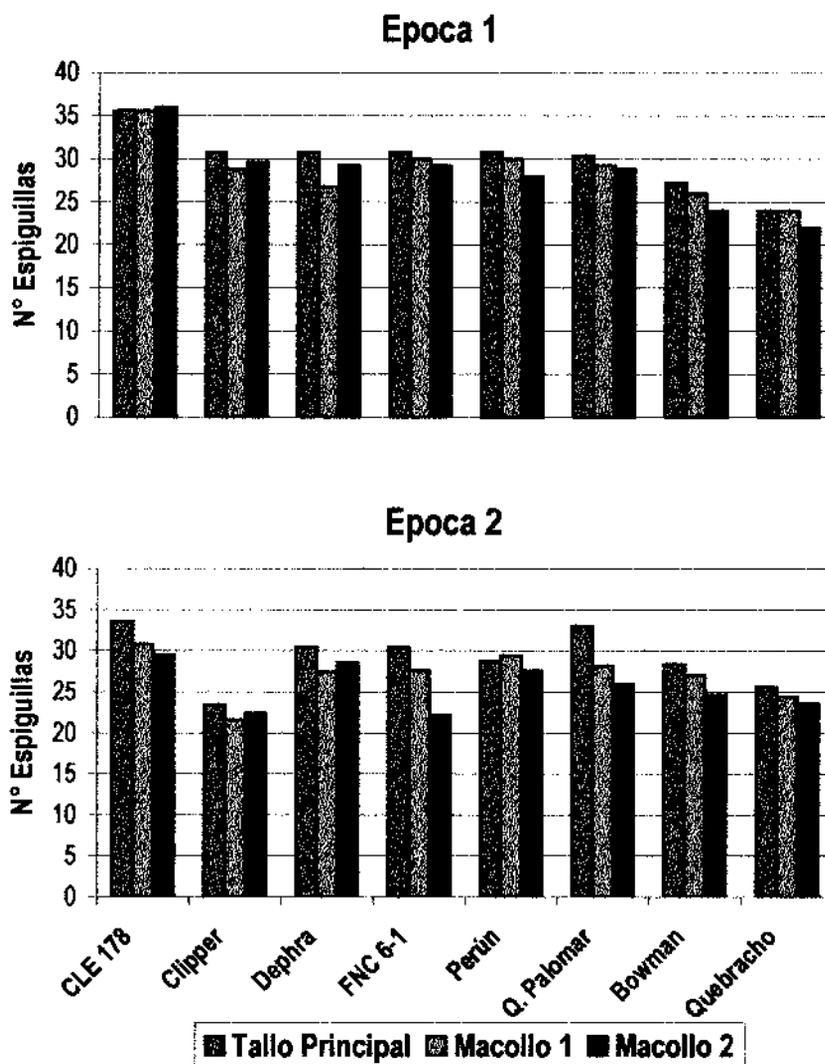


Figura 9: Número de espiguillas por espiga a floración (NEF) observado para los ocho cultivares y tipos de tallo en las dos épocas de siembra.

La duración promedio de la sub fase CE fue similar entre épocas de siembra, como se discutirá en el próximo capítulo.

A partir del análisis de la evolución del número de primordios en función del tiempo térmico (Figuras 3 y 4), se observó un comportamiento diferencial entre épocas de siembra y entre cultivares respecto a la velocidad de aborto de las espiguillas. La velocidad o tasa de aborto de espiguillas, promedio de los ocho cultivares y tipos de tallo, fue -0.0128 espiguillas $^{\circ}\text{Cd}^{-1}$ mayor en la segunda época de siembra, respecto a la

primer época (Cuadro 9). La misma fue calculada como la pendiente de la regresión lineal entre número de primordios y tiempo térmico, desde el momento que se alcanza el NMP y hasta que se estabiliza el número de espiguillas.

Cuadro 9: Tasa de aborto de espiguillas por espiga promedio de los tres tallos para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra y el promedio para cada época de siembra.

	EPOCA 1	EPOCA 2
<i>Cultivar</i>	<i>Espiguilla °Cd⁻¹</i>	
Bowman	-0.0338	-0.0415
CLE 178	-0.0428	-0.0550
Clipper	-0.0261	-0.0422
Dephra	-0.0313	-0.0371
FNC 6-1	-0.0495	-0.0576
Perún	-0.0327	-0.0618
Quebracho	-0.0407	-0.0477
Palomar	-0.0363	-0.0525
Promedio	-0.0367	-0.0494

Los cultivares Bowman, CLE 178, Dephra, FNC 6-1 y Quebracho presentaron similares tasas de aborto en ambas épocas de siembra, sin embargo el resto de los cultivares casi duplicaron la tasa en la segunda época de siembra respecto a la primera.

La duración de la sub fase CE se correlacionó negativamente con la tasa de aborto de espiguillas ($r = -0.53$), mientras que ésta no se correlacionó con el NEF, por lo que la velocidad con que disminuye el número de espiguillas no estaría modificando el NEF para las condiciones del experimento.

Con el objetivo de realizar la comparación del NEF entre cultivares en una misma época de siembra y cada uno de ellos entre épocas, se calcularon los intervalos de confianza en el momento donde se estabiliza el número de espiguillas por espiga, a partir de los modelos de evolución del número de primordios de los tres tallos principales de la planta (Cuadro 10).

En ambas épocas de siembra, el cultivar CLE 178 fue el que concretó mayor NEF, agregándose el cultivar Dephra en la segunda época. El cultivar Quebracho fue el único que presentó menor NEF en las dos épocas, mientras que en la época 1 se le sumó Bowman y en la época 2 Clipper (Cuadro 10).

Cuadro 10: Número de espiguillas a floración estimado por cultivar en las dos épocas de siembra.

Cultivar	EPOCA 1		EPOCA 2	
	NEF		NEF	
<i>Bowman</i>	22.2	d* A**	24.2	bc* A**
<i>CLE 178</i>	34.5	a A	34.5	a A
<i>Clipper</i>	25.8	c A	21.4	c B
<i>Dephra</i>	30.3	b A	32.1	a A
<i>FNC 6-1</i>	31.0	b A	25.7	bc B
<i>Perún</i>	29.7	b A	23.9	bc B
<i>Quebracho</i>	20.6	d A	20.9	c A
<i>Palomar</i>	29.9	b A	22.5	bc B

(*) Los valores seguidos de letras minúsculas distintas son diferentes significativamente para $\alpha < 0.05$, comparación de variedades por época de siembra a partir de los intervalos de confianza.

(**) Los valores seguidos de letras mayúsculas distintas son diferentes significativamente para $\alpha < 0.05$, comparación de cada variedad entre épocas de siembra a partir de los intervalos de confianza.

Comparando el NEF, en los dos ambientes, los cultivares Clipper, FNC 6-1, Perún y Palomar fueron significativamente afectados por la época de siembra, mostrando una mayor sensibilidad a los cambios ambientales, presumiblemente al fotoperíodo, siendo invariable el NEF en el resto de los cultivares con la época de siembra (Cuadro 10).

Resumiendo el comportamiento de los diferentes cultivares con la época de siembra, se pudieron realizar cuatro grupos en función de su respuesta a las condiciones ambientales. Un primer grupo integrado por Clipper y Palomar donde en la época 1 definen un mayor NMP y concretan un mayor NEF. Un segundo grupo compuesto por Bowman y Dephra que expresan un mayor potencial de producción de primordios en la época 1, el cual no es capaz de concretarse, presentando igual NEF en ambas épocas. Un tercer grupo donde el NMP de los cultivares FNC 6-1 y Perún no difieren entre épocas, pero en la época 1 logran concretar un mayor NEF y por último los cultivares CLE 178 y Quebracho, donde la época de siembra no modifica ninguna de las dos variables (Cuadros 7 y 10).

A los efectos de determinar posibles diferencias entre tipos de tallos de una misma planta se calcularon los intervalos de confianza estimados con los modelos de regresión cuadrática por tipo de tallo en cada uno de los cultivares y épocas de siembra. El tallo principal y los dos macollos de mayor edad (M_1 y M_2), definieron igual NEF, este comportamiento se verificó para todos los cultivares en ambas épocas de siembra. Si bien se observa para cada cultivar una tendencia a que el tallo principal defina un

mayor NEF respecto a los macollos, dichas diferencias no son significativas (Figuras 7 y 8).

A partir de un modelo lineal, que involucró las mismas fuentes de variación que para el caso de la variable NMP, se pudo determinar que los factores época de siembra, tipo de tallo y cultivar estarían afectando significativamente el NEF (Cuadro 11). Esto permitiría afirmar que en la época 1 se concretó en promedio un mayor NEF (29.1 y 27.3, épocas 1 y 2 respectivamente).

Cuadro 11: Fuentes de variación, grados de libertad (GL), cuadrados medios (CM) y nivel de significancia del modelo lineal para NEF.

Fuente de variación	GL	CM	p > F
<i>Época</i>	1	38.7	0.0001
<i>Tipo de tallo</i>	2	29.2	0.0001
<i>Cultivar</i>	7	49.1	0.0001
<i>Época * Tipo de tallo</i>	2	3.8	0.0910
<i>Época * Cultivar</i>	7	13.0	0.0002
<i>Tipo de tallo * Cultivar</i>	14	2.0	0.2405

El tallo principal concretó mayor cantidad de espiguillas por espiga respecto al macollo uno y dos, y el NEF de los macollos uno y dos fueron estadísticamente iguales, en el promedio de los ocho cultivares y las dos épocas de siembra (29.6, 27.9 y 27.0, TP, M₁ y M₂ respectivamente). Similares resultados reportaron Cottrell et al. (1985), donde el NEF fue siempre superior en el tallo principal.

El análisis del modelo reafirma, a su vez, que los cultivares mostraron un comportamiento diferencial de acuerdo a la época de siembra lo que se corrobora al ser significativa la interacción entre los efectos cultivar y época de siembra.

4. Supervivencia de espiguillas

La muerte de espiguillas se hizo visible por la pérdida de "turgencia" de las espiguillas menos desarrolladas del extremo superior del ápice y en menor proporción por las espiguillas de la base del meristemo apical. El aborto de espiguillas coincidió con el rápido crecimiento de tallos, posterior al estado 3.2-3.3 de la escala Zadoks (Cuadro 1).

La fertilidad de espiguillas expresada en porcentaje, fue calculada como la relación entre el NMP diferenciados durante la sub fase IE y el NEF definidos al finalizar la sub fase CE.

El rango de variación calculado del porcentaje de fertilidad de las espiguillas promedio de los tres tallos de cada cultivar en la época 1 se situó entre 58.0 y 79.7. Mientras que en la época 2 la fertilidad varió entre 62.3 y 76.3 % (Figura 10).

Resultados similares reportaron Gallagher, et al. (1976), citado por Cottrell et al. (1985) y Appleyard et al. (1982), donde los porcentajes de fertilidad fueron de 69 y 58, respectivamente para el promedio de los cultivares. A su vez Kirby et al. (1980), citado por Cottrell et al. (1985) y Kernich et al. (1997), reportaron rangos de porcentaje de fertilidad de espiguillas entre 63-83 y 59-88, respectivamente. Siendo mayor la supervivencia de las mismas cuando las temperaturas eran menores durante el período comprendido entre el NMP y la emergencia de la espiga.

Como la temperatura promedio durante la sub fase CE fue relativamente similar entre épocas de siembra (13.2 y 14.0 °C, épocas 1 y 2 respectivamente), posiblemente esto estaría explicando que la fertilidad de espiguillas promedio entre épocas fueran parecidas.

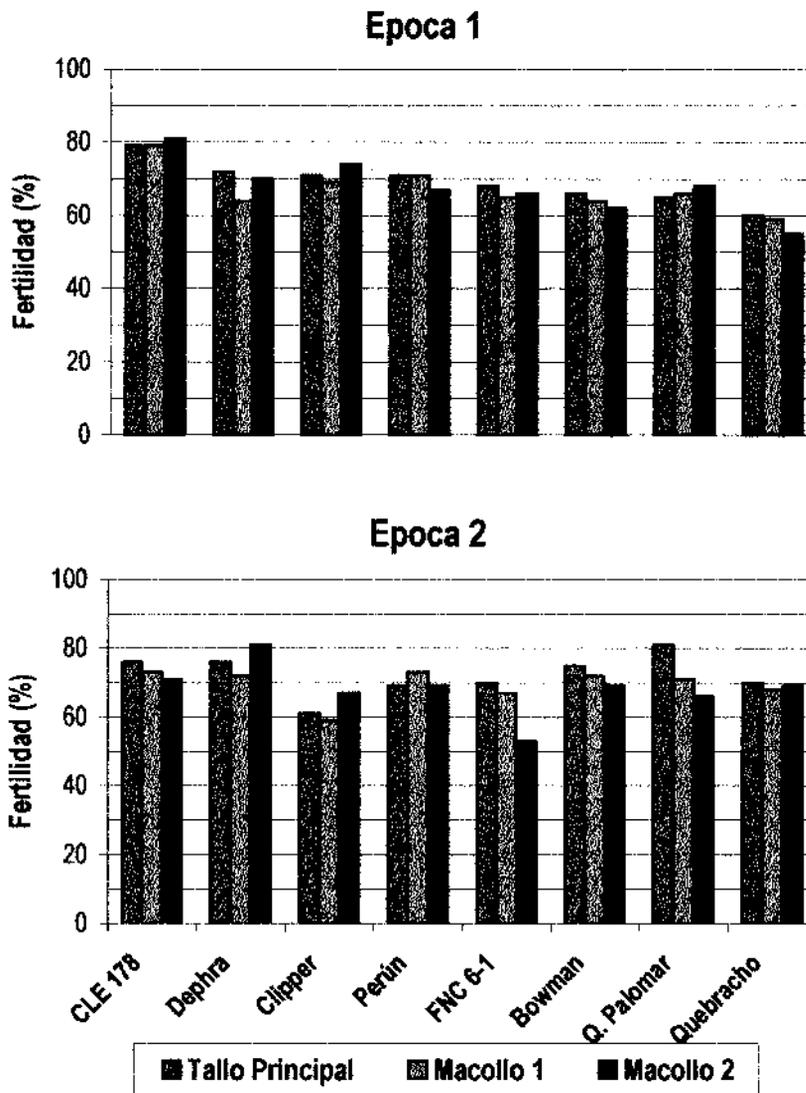


Figura 10: Proporción de espiguillas fértiles por espiga para los ocho cultivares y tipos de tallo en las dos épocas de siembra.

La fertilidad de espiguillas promedio por tipo de tallo de todos los cultivares de la época 1, fue de 69.0, 67.1 y 67.9 % para el TP, M₁ y M₂, respectivamente. Mientras que en la época 2, la misma fue de 72.3, 69.4 y 68.1 % para el TP, M₁ y M₂, respectivamente (Figura 10). Similares resultados fueron encontrados por Gallagher et al. (1976) citado por Cottrell et al. (1985), donde el porcentaje de fertilidad fue apenas superior en el tallo principal respecto al primer macollo.

En la segunda época de siembra los cultivares FNC 6-1 y Palomar, presentaron una mayor variación de la fertilidad entre sus tallos. Es probable que esta diferencia sea consecuencia de una mayor tasa de crecimiento producto del atraso en la época de siembra (Figura 10). Según Hoffman et al., 1993, existe una mayor competencia entre tallos de la misma planta en este tipo de cultivares por su lenta velocidad de macollaje y la mayor diferencia de crecimiento entre sus tallos.

A partir del modelo lineal de la fertilidad de espiguillas, se pudo determinar que el factor cultivar estaría afectando significativamente dicha variable. Mientras que época de siembra y tipo de tallo no tuvieron efecto (Cuadro 12).

Cuadro 12: Fuentes de variación, grados de libertad (GL), cuadrados medios (CM) y nivel de significancia del modelo lineal para fertilidad de espiguillas por espiga.

Fuente de variación	GL	CM	p > F
<i>Época</i>	1	44.1	0.0850
<i>Tipo de tallo</i>	2	33.6	0.1083
<i>Cultivar</i>	7	105.5	0.0005
<i>Época * Tipo de tallo</i>	2	9.3	0.5006
<i>Época * Cultivar</i>	7	82.5	0.0016
<i>Tipo de tallo * Cultivar</i>	14	16.2	0.3353

La fertilidad de espiguillas promedio observada entre épocas de siembra fue de 68 ± 6.3 y 70 ± 6.3 %, épocas 1 y 2 respectivamente.

El porcentaje promedio de fertilidad de espiguillas del experimento por tipo de tallo fue 70.6 ± 6.0 , 68.3 ± 5.3 y 68.0 ± 7.4 , para el TP, M₁ y M₂, respectivamente.

El análisis permite confirmar que existe interacción entre los factores época y cultivar para la presente variable al igual que lo ya expuesto y discutido para las variables NMP y NEF.

C. DURACION DE LAS FASES PRE-ANTESIS

En la medida que se atrasa la fecha de siembra el ciclo a floración se acorta debido a cambios en las condiciones ambientales imperantes durante el crecimiento del cultivo. Durante el experimento la temperatura promedio en las tres sub fases de desarrollo pre antesis no presentaron variaciones importantes entre épocas de siembra. Si bien y en especial en la sub fase IH la temperatura promedio tiende a valores un poco más altos en la época 2 el factor de cambio tiende a ser el fotoperíodo, asumiendo que otros factores del ambiente como la disponibilidad de agua hayan permanecido inalterados entre épocas (Cuadro 13).

La duración del período siembra-floración (SF) promedio de los cultivares fue de 1561 °Cd en la primer época de siembra y 1260 °Cd en la segunda época. La menor duración del período SF en la segunda época de siembra, determina un acortamiento en la duración de las diferentes sub fases de desarrollo pre antesis afectando en forma diferencial a los distintos cultivares (Figura 11).

La mayor duración de SF en ambas épocas de siembra lo presentaron los cultivares Dephra y CLE 178, 121 días en la primer época, y en la segunda época, 99 y 96 días, respectivamente. Los cultivares Clipper y Quebracho fueron los que presentaron la menor duración del ciclo a floración, 115 y 111 días en la época 1, y 88 y 86 días en la época 2, respectivamente (Cuadro 13).

El cultivar Bowman fue el que acortó en menor medida su ciclo a floración al atrasar la época de siembra (14 días). Posiblemente éste cultivar presente un umbral de fotoperíodo crítico superior o un grado de sensibilidad al fotoperíodo menor a los demás cultivares, por lo que su tasa de desarrollo no se vio mayormente modificada por la época de siembra. El cultivar Palomar en cambio fue el que acortó más dicho período con la época de siembra (28 días), hecho que podría estar indicando que el umbral fotoperiódico de este cultivar sea menor o que presente un grado de sensibilidad mayor al fotoperíodo.

Cuadro 13: Duración de las fases de iniciación de hoja (IH), iniciación de espiguilla (IE) y crecimiento de espiguilla (CE) y temperatura media (°C) y fotoperíodo (h) durante las tres sub fases de desarrollo pre antesis para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra.

Cultivar	Sub Fases	Época 1	Época 2	Época 1	Época 2	Época 1	Época 2
		Días		Temperatura media		Fotoperíodo	
<i>Bowman</i>	IH	29	28	13.7	14.0	10.7	10.8
	IE	55	35	13.2	13.7	10.8	11.4
	CE	24	28	12.7	14.1	11.6	12.3
<i>CLE 178</i>	IH	31	30	13.7	13.9	10.7	10.8
	IE	64	43	13.2	13.0	10.9	11.6
	CE	26	23	13.3	14.3	11.9	12.6
<i>Clipper</i>	IH	31	27	13.7	14.0	10.7	10.8
	IE	56	35	13.3	12.7	10.8	11.4
	CE	28	26	12.9	14.0	11.7	12.3
<i>Dephra</i>	IH	32	29	13.6	14.0	10.7	10.8
	IE	60	45	13.1	13.2	10.9	11.6
	CE	29	25	13.4	14.2	11.9	12.6
<i>FNC 6-1</i>	IH	32	29	13.6	14.0	10.7	10.8
	IE	58	39	13.1	13.0	10.9	11.5
	CE	27	24	13.1	13.9	11.8	12.4
<i>Perún</i>	IH	34	30	13.4	13.9	10.7	10.8
	IE	57	38	13.2	12.9	10.9	11.5
	CE	28	27	13.6	14.0	11.8	12.5
<i>Quebracho</i>	IH	32	29	13.6	14.0	10.7	10.8
	IE	53	34	13.3	12.7	10.8	11.4
	CE	26	23	12.8	13.7	11.6	12.3
<i>Palomar</i>	IH	34	27	13.4	14.0	10.7	10.8
	IE	56	39	13.2	13.0	10.9	11.4
	CE	28	24	13.6	14.0	11.8	12.4

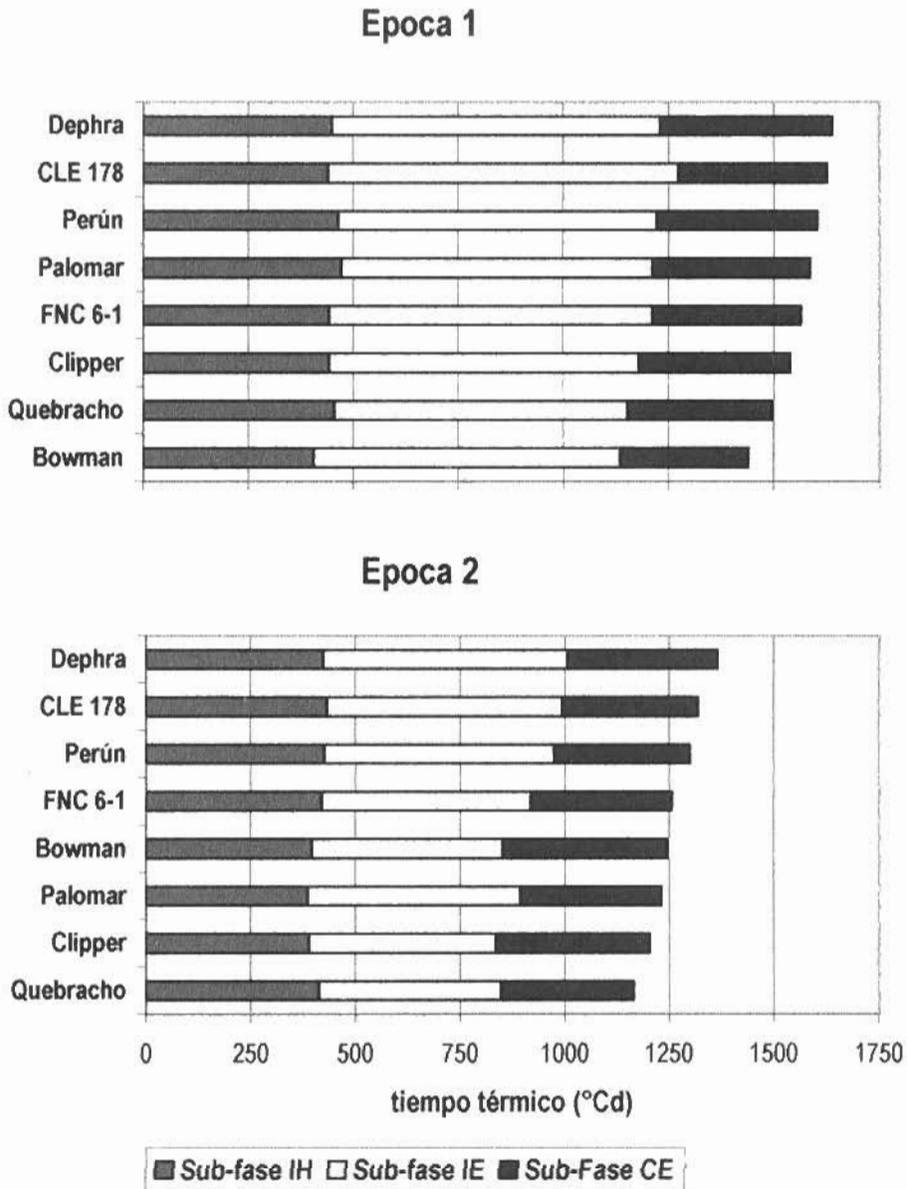


Figura 11: Duración de las tres sub fases de desarrollo pre antesis, iniciación de hojas (IH), iniciación de espiguillas (IE) y crecimiento de espiguillas (CE) en tiempo térmico (°Cd) acumulado pos siembra para los ocho cultivares en las dos épocas de siembra.

A los efectos de un mayor entendimiento de la duración del período SF, se presentarán y discutirán las duraciones de las sub fases IH, IE y CE.

La duración de la sub fase IH para el promedio de los cultivares estudiados fue de 446 y 411 °Cd (32 y 29 días), épocas 1 y 2 respectivamente. El rango de variación en la duración de IH de los cultivares en la época 1 se situó entre 29 y 34 días y en la época 2 entre 27 y 30 días (Cuadro 13).

El cultivar Perún fue el que comenzó la etapa reproductiva más tarde, sumándose Palomar en la época 1 y CLE 178 en la época 2. En la época 1 el cultivar Bowman y en la época 2 Clipper y Palomar fueron los que se indujeron antes.

Palomar, fue el cultivar que presentó un mayor acortamiento en la duración de la sub fase IH entre épocas (7 días) mientras que para Bowman y CLE 178, esa reducción fue de solamente un día (Cuadro 13).

La sub fase IE fue la de mayor duración en comparación con las otras dos sub fases y la de mayor variación en su duración entre épocas de siembra, acortándose en el promedio de los ocho cultivares 229 °Cd (18 días) en la época 2 (Cuadro 13 y Figura 11). La duración de IE varió desde 53 a 64 días en la época 1 y desde 34 a 45 días en la época 2.

El cultivar Quebracho presentó la menor duración de IE y los cultivares CLE 178 y Dephra los de mayor duración, en ambas épocas de siembra.

Los cultivares CLE 178 y Clipper acortaron en mayor medida la duración de la sub fase IE entre épocas de siembra (21 días) y el cultivar Dephra presentó la menor reducción en la duración de dicha sub fase (15 días).

La sub fase CE fue la más corta del período SF en ambas épocas, siendo la duración promedio de los ocho cultivares en tiempo térmico de 358 y 345 °Cd (27 y 24 días), épocas 1 y 2 respectivamente (Cuadro 13 y Figura 11). Estos resultados contrastan con los obtenidos por Kernich et al. (1997) donde la duración de la sub fase CE fue la más larga y más variable de las tres sub fases de desarrollo, (ei. la duración de la fase CE para el cultivar Clipper fue de 1100°Cd, $t_b=0$). En dicho trabajo la amplitud térmica fue mayor durante todo el experimento, lo que implica una temperatura media inferior para la sub fase CE, y quizás por ello una mayor duración en comparación con nuestros resultados.

La duración de la sub fase CE varió desde 24 a 29 días en la época 1 y desde 23 a 28 días en la época 2. En la época 1 los cultivares Clipper, Dephra, Perún y Palomar presentaron la mayor duración de la sub fase CE, mientras que Bowman presentó la menor duración. Sin embargo, en la segunda época de siembra Bowman fue el único

cultivar que incrementó la duración de CE. A su vez, fue el cultivar con mayor duración de dicha sub fase, mientras que los CLE 178 y Quebracho fueron los de menor duración.

A continuación se presentaron y analizaron las relaciones entre las duraciones de las diferentes sub fases y como cada una de ellas podrían estar modificando el número de granos por espiga.

La duración de IH se correlacionó positivamente con las duraciones de IE y SF. A partir de éste resultado, el número de primordios foliares diferenciados durante la segunda época podría ser menor, determinando como consecuencia un acortamiento del ciclo a floración. Además se encontró una correlación positiva entre la duración de IE y SF (Cuadro 14).

La duración de las sub fases IE y CE no se correlacionaron. Sin embargo, Appleyard et al. (1982) y Kernich et al. (1997), encontraron que la duración de dichas sub fases se correlacionan negativamente (-0.90 y -0.58, respectivamente). Esto estaría indicando que por más que se genere un mayor NMP durante la sub fase IE, éstas no van a tener el tiempo suficiente para poder completar su desarrollo y por ende no logran sobrevivir durante la fase de crecimiento.

Cuadro 14: Coeficientes de correlación entre la duración de la fase siembra-floración, sus respectivas sub fases y los valores NMP y NEF, para el conjunto de situaciones estudiadas.

<i>Características de los cultivares</i>	<i>Coefficientes de Correlación (r)</i>
SF vs. NMP	0.66 **
SF vs. NEF	0.52 *
IH vs. SF	0.82 ***
IH vs. IE	0.74 ***
IE vs. SF	0.97 ***
IE vs. NMP	0.67 **
IE vs. NEF	0.53 *

* P < 0.05; ** P < 0.01; *** P < 0.001.

La duración del período SF se correlacionó positivamente con el NMP y con el NEF. Los cultivares que presentaron mayor duración de la sub fase IE, lograron definir un mayor potencial de espiguillas y concretaron un mayor NEF, lo que es corroborado al ser significativas las correlaciones entre la duración de IE con el NMP y con el NEF (Cuadro 14). Appleyard et al. (1982), encontraron una correlación alta y significativa entre la duración de IE y el NMP ($r = 0.87$).

Con la elección de épocas de siembra más tempranas y cultivares con ciclos SF más largos como CLE 178 y Dephra, se lograría que la duración de la sub fase IE sea más larga, y por lo tanto se estaría aumentando el NEF. Cottrell et al. (1985), encontraron que el número final de granos por espiga depende de la tasa y duración de IE y de la proporción de espiguillas que sobrevivan y se conviertan en granos.

A partir de lo reportado por otros autores, la duración de la sub fase CE para las condiciones del ensayo fue menor, por lo que las espiguillas que se diferenciaron más tarde en el tiempo no podrían culminar su desarrollo. Sin embargo el porcentaje de sobrevivencia reportado por Kernich et al. (1997), es similar al del experimento, por lo que la duración de esta sub fase no parece estar explicando el mayor o menor NEF. La duración de la sub fase CE en el experimento no se correlacionó con el NEF, ni con la fertilidad de espiguillas.

1

D. DETERMINANTES DEL NUMERO DE ESPIGUILLAS A FLORACION

Siendo el objetivo en producción incrementar el número de granos por metro cuadrado y el número de espiguillas a floración uno de sus componentes, en este capítulo se intentará identificar dentro de las variables estudiadas cuáles podrían explicar en mayor medida las variaciones en dicho componente del rendimiento.

La figura 12 muestra un primer análisis de las relaciones entre el número máximo de primordios de espiguilla y el número final de las mismas para el conjunto de observaciones realizadas, indicando una tendencia general a incrementar NEF con incrementos en NMP. Se observa, sin embargo, la dependencia de dicha relación de los efectos época de siembra, cultivar y tipo de tallo.

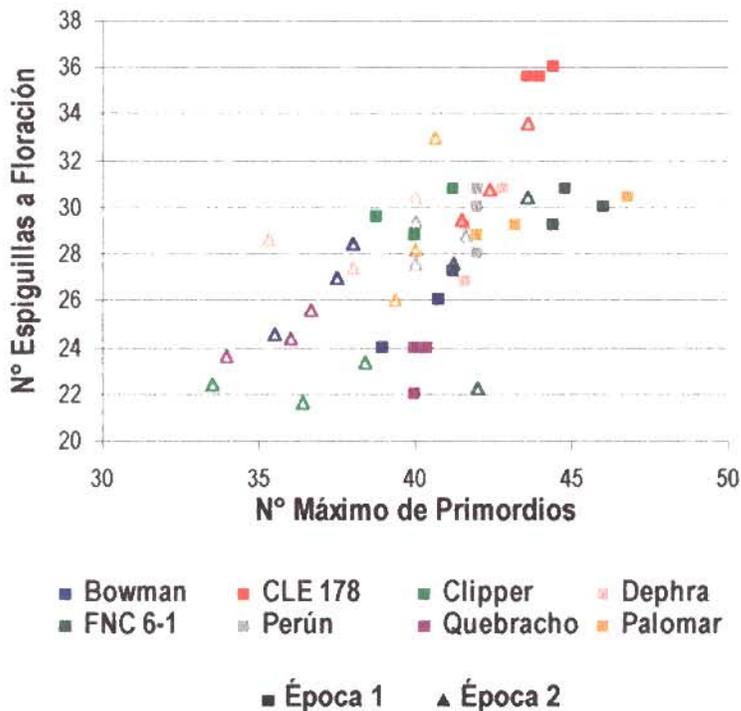


Figura 12: Relación entre el número máximo de primordios de espiguillas por espiga y el número de espiguillas por espiga a floración para todos los cultivares y tipos de tallo en ambas épocas de siembra.

De forma de eliminar los efectos de las distintas fuentes de variación y así lograr conocer el efecto puro de cada variable, se calcularon los valores residuales a partir de los modelos lineales de NMP, NEF y fertilidad de espiguillas. A los valores residuales se les sumaron las respectivas medias para poder realizar una mejor interpretación de los

resultados. Con la información obtenida se realizaron correlaciones y modelos de regresión lineal entre ellas.

En la figura 13 se presenta el modelo de regresión lineal entre las variables NEF y NMP. El modelo muestra una relación negativa, es decir que un aumento del NMP determina un decremento del NEF, si bien la regresión explica pobremente la variación del NEF. La correlación entre las variables NEF y NMP fue baja y negativa (Cuadro 15).

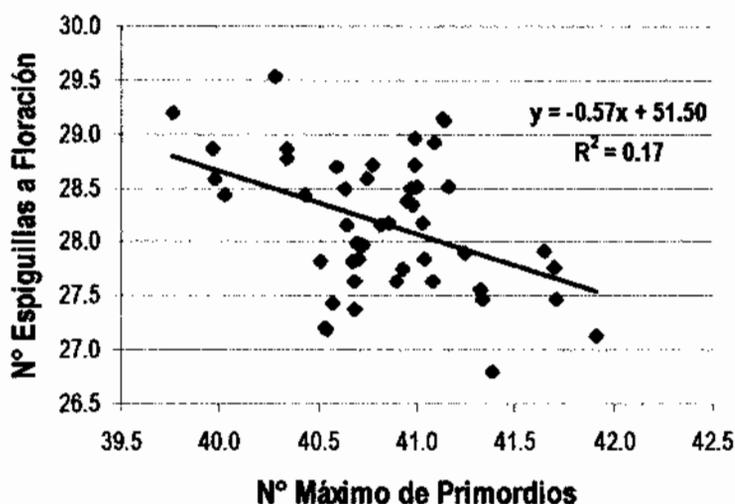


Figura 13: Relación entre el número de espiguillas por espiga a floración y el número máximo de primordios de espiguillas por espiga. Los valores corresponden a los residuales obtenidos en los modelos lineales más la media general de cada una de las variables.

Cuadro 15: Coeficientes de correlación entre las variables NMP, NEF y fertilidad de espiguillas, a partir de los valores residuales de los respectivos modelos lineales.

Variables	Coeficientes de Correlación (r)	
	NEF	Fertilidad de Espiguillas
Fertilidad de Espiguillas	0.91**	—
NMP	-0.42*	-0.74**

*P < 0.05; ** P < 0.001.

Un análisis similar para la relación entre NMP y fertilidad de espiguillas mostró también que estas variables se asocian negativamente (Figura 14 y cuadro 15). Ello sugiere que un aumento del número máximo de primordios de espiguilla por espiga tiene como consecuencia una reducción de la sobrevivencia de las mismas, sobre todo de aquellas espiguillas que se diferenciaron sobre el final de la sub fase IE y que durante la siguiente fase de crecimiento no logran completar su desarrollo y mueren (Figura 14).

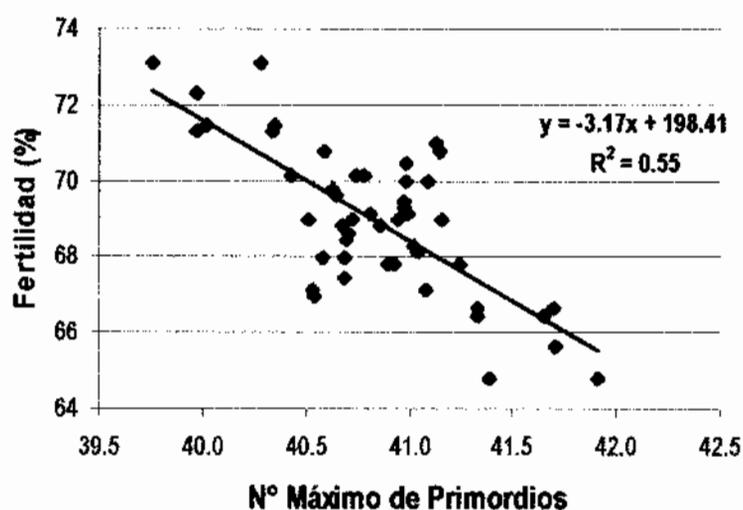


Figura 14: Relación entre el porcentaje de fertilidad de espiguillas por espiga y el número máximo de primordios de espiguillas por espiga. Los valores corresponden a los residuales obtenidos en los modelos lineales más la media general de cada una de las variables.

Por último se realizó el modelo de regresión lineal y la correlación entre las variables NEF y fertilidad de las espiguillas (Figura 15 y cuadro 15). Dichos análisis muestran una relación positiva con un R^2 alto, por lo que se puede afirmar para las condiciones del experimento, que la fertilidad de las espiguillas explican en gran proporción la variación del número de espiguillas a floración.

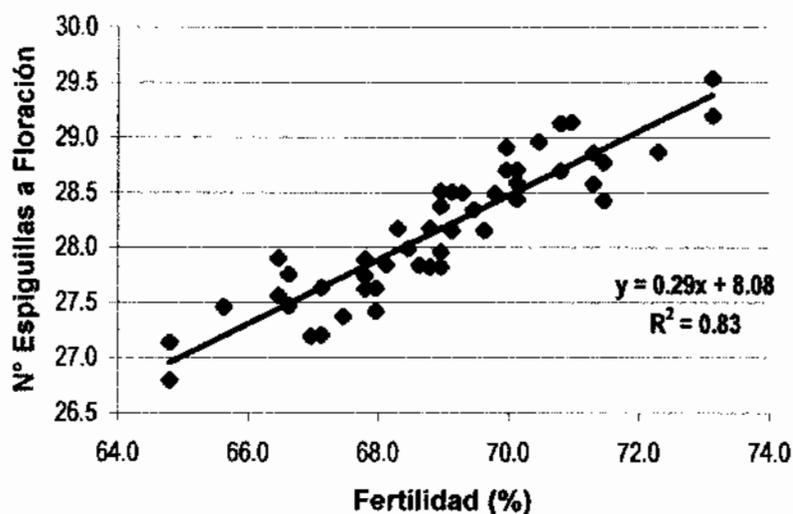


Figura 15: Relación entre el número de espiguillas por espiga a floración y el porcentaje de fertilidad de espiguillas. Los valores corresponden a los residuales obtenidos en los modelos lineales más la media general de cada una de las variables.

Los resultados del experimento coinciden con Kernich et al. (1997), quienes sugieren que un incremento del número de espiguillas por espiga no necesariamente se obtiene por un aumento en el NMP.

Aumentar la duración de la sub fase IE, permite obtener un alto número de primordios de espiguillas mejor desarrolladas. La mayor duración de la sub fase IE estaría explicando en parte una mejora en la fertilidad de las espiguillas, ya que la duración de la sub fase IE se correlacionó positivamente con el NEF. Esto surge a través de la hipótesis de que al incrementar la duración de ésta sub fase, las espiguillas diferenciadas en etapas avanzadas de IE tendrían la oportunidad de poder completar su desarrollo y sobrevivir hasta la antesis.

Tratando de realizar un análisis general del ensayo, con las limitantes planteadas inicialmente desde el punto de vista estadístico, se puede concluir que el parámetro que estaría determinando en mayor proporción el número de espiguillas a floración podría ser la fertilidad de las mismas.

Una vez identificado los factores que influyen en la definición del NEF, se deberían conocer para nuestras condiciones de producción, aquellos factores ambientales o genéticos que logren mejorar o estabilizar la sobrevivencia de espiguillas, que en definitiva estarían incrementando el número de espiguillas a floración y por lo tanto el número de granos por espiga.

Una posible hipótesis acerca de cómo el ambiente podría influir sobre la fertilidad de las espiguillas, sería que aquellos cultivares que reciban mayor cantidad de radiación podrían realizar más fotosíntesis y por lo tanto tendrían más energía disponible para el desarrollo y crecimiento de las espiguillas, determinando una mayor sobrevivencia de las mismas. La cantidad de horas de sol acumuladas podría ser un estimador indirecto de la cantidad de radiación interceptada por el cultivo. Para ello se calcularon las horas de sol acumuladas desde la siembra hasta la floración, a partir del fotoperíodo diario. En la figura 16, se observa que los cultivares que recibieron mayor cantidad de horas de sol acumulada fueron los que presentaron mayor número de espiguillas por espiga a floración. El cultivar CLE 178, en la primera época de siembra y los cultivares CLE 178 y Dephra en la segunda época.

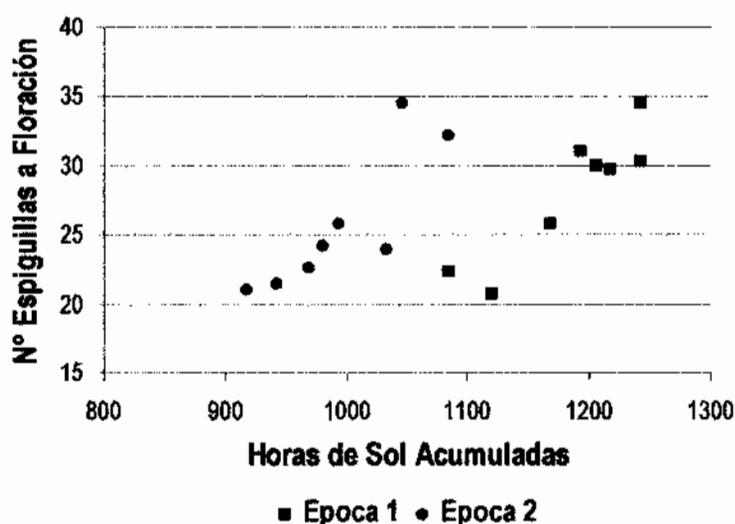


Figura 16: Relación entre el número de espiguillas por espiga a floración y las horas de sol acumuladas desde la siembra hasta la floración para todos los cultivares en ambas épocas de siembra.

A partir de la información generada en el experimento, surgen diferencias entre los materiales genéticos evaluados acerca de los potenciales de producción de espiguillas por espiga. Lo que permitirían a través de su utilización aumentar los tamaños de espiga y por lo tanto el rendimiento, a través del incremento del número de granos por metro cuadrado.

V. CONCLUSIONES

En función de los objetivos planteados al inicio de este trabajo y con las limitantes antes mencionadas desde el punto de vista estadístico, se podría concluir para las condiciones del ensayo que:

El número potencial de primordios de espiguilla por espiga de los cultivares utilizados en el experimento son comparables con los alcanzados en otras regiones del mundo.

NMP y NEF fueron mayores en la primer época de siembra asociados a una mayor duración del período siembra-floración y en particular de la sub fase IE.

Existen diferencias entre los materiales genéticos evaluados acerca de los potenciales de producción de espiguillas por espiga y número final de las mismas.

El tallo principal presenta un mayor potencial de producción de primordios de espiguillas y un mayor número final de espiguillas por espiga que los macollos.

El incremento del NMP determina una reducción del NEF.

El factor que explica en mayor proporción el NEF es la fertilidad de las espiguillas. Para nuestras condiciones de producción se deberían conocer aquellos factores genéticos o ambientales que mejoren la sobrevivencia de las mismas.

VI. RESUMEN

El presente trabajo analiza la evolución del número de hojas y su tasa de desarrollo como también pretende conocer el potencial tamaño de espiga alcanzable, con cultivares comerciales en el ambiente de producción de Uruguay. Además se pretende identificar la importancia relativa de los factores genéticos y ambientales en la definición del número final de espiguillas por espiga. El trabajo experimental fue realizado en la EEMAC, departamento de Paysandú, (32°20'S, 58°2'W). Durante el año 1998 fueron sembrados a campo ocho cultivares de cebada cervecera, en dos épocas de siembra (16/5 y 29/6). La población objetivo para cada ensayo fue de 200 plantas m⁻² y fueron fertilizados con nitrógeno y fósforo a niveles suficientes, además fueron mantenidos libres de malezas, plagas y enfermedades durante todo su ciclo de desarrollo. Semanalmente se determinó en cinco plantas el estado de desarrollo de acuerdo a Zadoks et al. (1982) y el número de hojas (Haun, 1973). En el meristemo apical de los tres tallos principales se contabilizó el número de primordios florales y el estado de desarrollo según Waddington et al. (1983). En cebada, el número de granos por espiga (NGE), comienza a definirse una vez establecido el número máximo de primordios de espiguillas (NMP), siendo el NGE final dependiente de la proporción que logren desarrollar una estructura floral fértil. El período siembra-floración (SF) fue dividido en tres sub fases: iniciación de hojas (IH), iniciación de espiguillas (IE) y crecimiento de espiguillas (CE). La evolución del número de hojas mostró una tendencia bifásica en la primer época de siembra, siendo también mayor el número de hojas por tallo cuando se define el NMP. El NMP de los cultivares utilizados en el experimento son comparables con los alcanzados en otras regiones del mundo. El NMP y el NEF fueron mayores en la primer época asociados a una mayor duración del período SF y en particular de la sub fase IE. Existen diferencias entre los materiales genéticos evaluados acerca de los potenciales de producción de espiguillas por espiga y número final de las mismas. El tallo principal presenta un mayor NMP y un mayor NEF que los macollos uno y dos. Un incremento de NMP determina una reducción de NEF. El factor que explica en mayor proporción el NEF es la fertilidad de las espiguillas.

VII. SUMMARY

The present work analyzes the evolution of the number of leaves and its development rate as well as its seeks to know the potential size of spike, with commercial cultivar in the environment of production of Uruguay. It is also sought to identify the relative importance of the genetic and environmental factors in the definition of the final number of spikelets for spike. The experimental work was carried out in the EEMAC, department of Paysandú, (32°20'S, 58°2'W). During the year 1998 they were sowed to field eight cultivar of barley, in two sowings dates (16/5 and 29/6). The population objective for each treatment was of 200 plants m⁻² and they were fertilized with nitrogen and phosphor at enough levels, they were also maintained free of overgrowths, plagues and illnesses during all its development cycle. Weekly it was determined in five plants the development state according to Zadoks et al. (1982) and the number of leaves (Haun, 1973). In the apex of the three mains steels it was counted the number of floral primordial and the development state according to Waddington et al. (1983). In barley, the number of grains for spike (NGE), begins to be defined once established the maximum number of spikelets (NMP), being the dependent final NGE of the proportion that are able to develop a fertile floral structure. The period sow-anteses (SF) it was divide in three sub phases: initiation of leaves (IH), spikelets initiation (IE) and spikelets growth (CE). The evolution of the number of leaves showed a two-phase tendency in the first sowing date, being also higher the number of leaves for steam when the NMP is defined. The NMP of the cultivars used in the experiment is comparable with those reached in other regions of the world. The NMP and the NEF were higher in the first sawing date associated to a higher duration of the period SF and in particular of the sub phase IE. Differences exist among the genetic materials evaluated about the potentials of spikelets production by spike and final number of the same ones. The main steam presents a higher NMP and higher NEF that the tillers one and two. An increment of NMP determines a reduction of NEF. The factor that explains in more proportion the NEF is the fertility of the spikelets.

VIII. BIBLIOGRAFIA

- ABBATE, P. E.; LAZARO, L.; ANDRADE, F. H. (1998). Es posible incrementar el número de granos por unidad de superficie. En: Explorando altos rendimientos de trigo. La Estanzuela, Uruguay, Octubre 20 al 23, 1997. Uruguay; CIMMYT-INIA, 339 p.
- APPLEYARD, M.; KIRBY, E. J. M.; FELLOWES, G. (1982). Relationships between the Duration of Phases in the Pre-Anthesis Life Cycle of Spring Barley. *Aust. J. Agric. Res.*, 33, 917-25.
- ASPINALL, D.; PALEG, L. G. (1963). Effect of daylength and light intensity on growth of barley. I. Growth and development of apex with a fluorescent light source. *Botanical gazette*, 124, 429-437.
- BAKER, J. T.; PINTER, P. J.; JR., REGINATO, R. J.; KANEMASU, E. T. (1986). Effect of Temperature on Leaf Appearance in spring and Winter Wheat Cultivars. *Agronomy Journal*, 78, 605- 613.
- BENITEZ, A.; LECUONA, H. (1996). Efecto de la época de siembra, población y manejo de la fertilización nitrogenada sobre un cultivo de cebada cervecera en siembra directa. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía. 90 p.
- BONNETT, O. T. (1966). Inflorescences of Maize, Wheat, Rye, Barley and Oats: Their Initiation and Development. University of Illinois College of Agriculture, Agriculture Experiment Station, Urbana – Champaign, E.U.A., Bulletin 721.
- CAO, W.; MOSS, D. N. (1989a). Temperature Effect on Leaf Emergence and Phyllochron in Wheat and Barley. *Crop Science*, 29, 1018-1021.
- _____. (1989b). Daylength Effect on Leaf Emergence and Phyllochron in Wheat and Barley. *Crop Science*, 29, 1021-1024.
- _____. (1989c). Temperature and Daylength Interaction on Phyllochron in Wheat and Barley. *Crop Science*, 29, 1046-1048.
- COTTRELL, J. E.; EASTON R. H.; DALE, J. E.; WADSWORTH, A. C.; ADAM, J. S.; CHILD, R. D.; HOAD, G. V. (1985). A comparison of spike and spikelet survival in main stem and tillers of barley. *Annual. Applied Biologists* (1985), 106, 365-377.

- ELLIS, R. H.; SUMMERFIELD, R. J.; ROBERTS, E. H.; COOPER, J. P. (1989). Environmental control of flowering in barley. III. Analysis of potential vernalization responses, and methods of screening germoplasm for sensitivity to photoperiod and temperature. *Annals of Botany*, 63, 687-704.
- ERNST, O.; HOFFMAN, E.; BRASSETTI, D.; SIRI, G. (1993). Efecto de la época de siembra en el ciclo de cebada cervecera. In: Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera (4ta., 1995, Montevideo, Uruguay) pp. 49-51.
- FRIEND, D. J. C. (1965). Ear length and spikelet number of wheat grown at different temperatures and light intensities. *Canadian Journal of Botany*, 43; 345-353.
- GARCIA DEL MORAL, L. F., RAMOS, J. M. (1989). V. Fisiología de la producción de grano. En: La cebada. Morfología, fisiología, genética, agronomía y usos industriales. Madrid, ediciones Mundi-Prensa. pp 137-178.
- GARDNER, J. S.; HESS, W. M.; TRIONE, E. J. (1985). Development of the Young Wheat Spike: A Sem Study of Chinese Spring Wheat. *American Journal Botany*, 72(4), 548-559.
- HAUN, J. R. (1973). Visual Quantification of Wheat Development. *Agronomy Journal* 65, 116-119.
- HOFFMAN, E.; ERNST, O. (1991). Efecto de la defoliación sobre el rendimiento en grano y calidad industrial en Cebada Cervecera. In: Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera. (2da., 1991, Colonia, Uruguay) pp. 144-151.
- HOFFMAN, E.; ERNST, O.; BRASSETTI, D.; SIRI, G.; ESPASANDIN, A. (1992). Modificación por manejo de la curva de crecimiento, su influencia sobre rendimiento, componentes y calidad industrial de cebada cervecera. In: Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera. (3ra., 1992, Minas, Uruguay) pp. 124-133.
- HOFFMAN, E.; BRASSETTI, D.; SIRI, G.; ESPASANDIN, A. (1992). Comportamiento del macollo del coleoptile para dos variedades de cebada cervecera frente a variaciones en la densidad de siembra. In: Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera. (3ra., 1992, Minas, Uruguay) pp. 5-9.
- HOFFMAN, E.; ERNST, O., BRASSETTI, D.; BENTANCUR, O. (1993). Análisis y caracterización de patrones de crecimiento inicial en 11 variedades de Cebada

- Cervecera. In: 4ta. Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera, pp. 19-32.
- HOFFMAN, E.; ERNST, O., CASTRO, A. (1993). Rendimiento de grano y sus componentes. I. Bases fisiológicas y evolución histórica a nivel mundial. In: Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera. (4ta., 1993, Palmar, Uruguay) pp. 52-59.
- HOFFMAN, E.; ERNST, O.; SIRI, G.; CONDON, F. (1995). Aportes sobre la esterilidad de espiga en Cebada Cervecera. In: Reunión Nacional de Investigadores de Cebada. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera. (6ta., 1995, Montevideo, Uruguay) pp. 69-77.
- JONES, J. L.; ALLEN E. J. (1986). Development in Barley (*Hordeum sativum*). Journal Agricultural Science, Cambridge, 107, 187-213.
- KERNICH, G. C.; SLAFER, G. A.; HALLORAN, G. M. (1995 b). Barley development as affected by rate of change of photoperiod. Journal of Agricultural Science, Cambridge, 124, 379-88.
- KERNICH, G. C.; HALLORAN, G. M.; FLOOD R. G. (1997). Variation in duration of pre-anthesis phases of development in barley (*Hordeum vulgare*). Australian Journal of Agricultural Research, 48, 59-66.
- KIRBY, E. J. M. (1995). Factors Affecting Rate of Leaf Emergence in Barley and Wheat. Crop Science, 35, 11-19.
- KITCHEN, B. M.; RASMUSSEN D. C. (1983). Duration and Inheritance of Leaf Initiation, Spike Initiation, and Spike Growth in Barley. Crop Science, 23, 939-943.
- MAILHOS, M. J.; URRUTY, J. F. (1995). Alternativas tecnológicas en cultivos de invierno, trigo y cebada cervecera. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de agronomía. 131 p.
- MANUPEERAPAN, T.; DAVIDSON, J. L.; PEARSON, C. J.; CHRISTIAN, K. R. (1992). Differences in Flowering Responses of Wheat to Temperature and Photoperiod. Australian Journal of Agricultural Research, 43, 575-584.
- MOLINA CANO, J. L. (1989). La cebada. Morfología, fisiología, genética, agronomía y usos industriales. 252 p.

- RAHMAN, M. S. (1980). Effects of Photoperiod and Vernalization on the Rate of Development and Spikelet Number per Ear in 30 Varieties of Wheat. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*, 46, 68-70.
- RAHMAN, M. S.; WILSON, J. H. (1977). Determination of Spikelet Number in Wheat. I. Effect of Varying Photoperiod on Ear Development. *Aust. J. Agric. Res.*, 28, 565-74.
- RITCHIE, NeSMITH, (1991). Modelling Plant and soil systems Agronomy monograph N° 31) Madison: ASA CSSA SSSA, 5-29.
- ROBERTS E. H.; SUMMERFIELD, R. J.; COOPER, J. P.; ELLIS, R. H. (1988). Environmental Control of Flowering in Barley (*Hordeum vulgare* L.). I. Photoperiod Limits to Longday Responses, Photoperiod - insensitive Phases and Effects of Low - Temperature and Short - day Vernalization. *Annual of Botany*, 62, 127-144.
- SLAFER, G. A. (1998). In: XXII Reunión Argentina de Fisiología Vegetal: Sensibilidad reproductiva del trigo al fotoperíodo en condiciones de campo, pp. 222.
- SLAFER, G. A.; CONNOR, D. J.; HALLORAN, G. M. (1994). Rates of leaf appearance and final number of leaves in wheat: Effects of duration and rates of changes of photoperiod. *Annals of Botany*, 74, 427-436.
- SLAFER, G. A.; RAWSON, H. M. (1994). Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: A re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Australian Journal Plant Physiology*, 21, 393-426.
- SLAFER, G. A.; RAWSON, H. M. (1995). Base and optimum temperatures vary with genotype and stage of development in wheat. *Plant, Cell and Environment*, 18, 671-679.
- SLAFER, G. A.; SAVIN, R. (1991). Developmental base temperature in different phenological phases of wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Experimental Botany*, 42, 1077-1082.
- TINGLE, J. N.; FARIS, D. G.; ORMROD, D. P. (1969). Effects of temperature, light, and variety in controlled environments on floret number and fertility in barley. Contribution from the Division of Plant Science, University of British Columbia. Part of the author's thesis presented to the faculty of Graduate Studies, University of British Columbia, in partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science.

- WADDINGTON, S. R.; CARTWRIGHT, P. M.; WALL P. C. (1983). A Quantitative Scale Initial and Pistil Development in Barley and Wheat. *Ann. Bot.* 51, 119-130.
- WALL, P.C.; CARWRIGHT P. M. (1974). Effects of photoperiod, temperature and vernalization on the phenology and spikelet numbers of spring wheats. *Annual applied Biology*, 76, 299-309.
- WILHELM, W. W.; MCMASTER, G. S. (1995). Importance of the Phyllochron in Studying Development and Growth in Grasses. *Crop Science*, 35, 1-3.
- WRIGHT, D.; HUGHES, LL. G. (1987). Relationship between time, temperature, daylength and development in spring barley. *Journal Agricultural Science, Cambridge*, 109, 365-373.
- ZADOKS, J. C.; CHANG T. T.; KONZAK C. F. (1974). A decimal code for the growth stage of cereals. *Weed Res.* 14, 415-421.