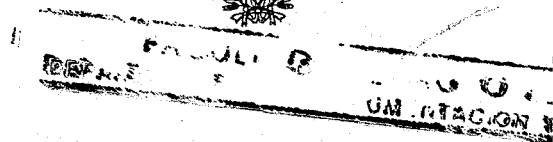


Universidad de la República.
FACULTAD DE AGRONOMIA



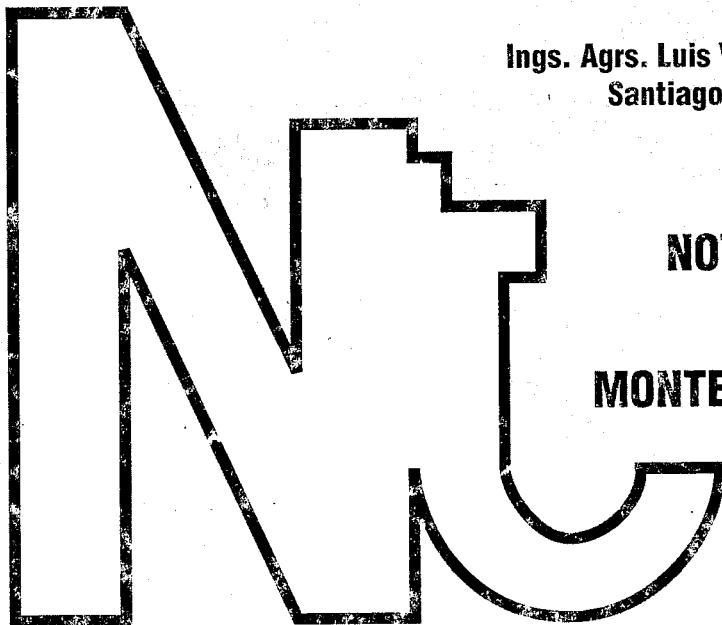
**POTENCIAL DE PRODUCCIÓN DE
CEBADA CERVECERA EN URUGUAY**
Definición del número de granos
por espiga

Ings. Agrs. Luis Viega, Esteban Hoffman,
Santiago González, Natalia Olivo

NOTAS TECNICAS

N° 52

MONTEVIDEO - URUGUAY



Las solicitudes de adquisición y de intercambio con esta publicación deben dirigirse al Departamento de Documentación, Facultad de Agronomía. Garzón
Montevideo - URUGUAY

Comisión de Publicaciones

Ing. Agr. Omar Borsani
Ing. Agr. Graciela Romero
Ing. Agr. Guillermo Galván
Ing. Agr. Gustavo Uriarte (Editor)
Bach. Liliana Malutin
Bach. Pablo Haubman

Potencial de producción de cebada cervecera en Uruguay. Definición del número de granos por espiga / Luis Viega, Esteban Hoffman, Santiago González, Natalia Olivo.- Montevideo : Facultad de Agronomía. 2006. - 17 p. - (Nota Técnica : 52)

I. Viega, Luis

II. Hoffman, Esteban

III. González, Santiago

IV. Olivo, Natalia

1. CEBADA CERVECERA

2. PRODUCCION POTENCIAL

3. GRANOS

CDU 633.16

FACULTAD DE AGRONOMÍA
DEPARTAMENTO DE DOCUMENTACIÓN Y BIBLIOTECA

POTENCIAL DE PRODUCCION DE CEBADA CERVECERA EN URUGUAY. DEFINICION DEL NUMERO DE GRANOS POR ESPIGA¹

Luis VIEGA², Esteban HOFFMAN³, Santiago GONZÁLEZ², Natalia OLIVO²

1. INTRODUCCIÓN

El número de granos por espiga es el resultado de eventos que se inician tempranamente en el desarrollo del cultivo y que pasan inadvertidos hasta el momento de espigazón. Estos eventos transcurren en cada uno de los tallos e implican el pasaje del ápice meristemático del estado vegetativo al estado reproductivo, a partir de la inducción floral y la progresiva diferenciación de primordios de espiguillas y su crecimiento o aborto.

En cebada cervecera este componente del rendimiento se lo considera menos variable por poseer espiguillas unifloras, en contraposición con el trigo y altamente determinado por la variedad. Sin embargo, tanto la época de siembra como la población y la fertilización nitrogenada ejercen modificaciones importantes en el tamaño de espiga que pueden resultar en cambios en los niveles de rendimiento del cultivo.

¹ Trabajo financiado por la Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera. Uruguay.

² Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Agronomía. Universidad de la República Oriental del Uruguay.

³ Departamento de Producción Vegetal, Facultad de Agronomía. Universidad de la República Oriental del Uruguay.

Recibido el 8 de marzo, 2005

Aprobado el 6 de octubre, 2005

La presente publicación pretende dar difusión a los principales resultados y conclusiones de una serie de trabajos efectuados dentro del marco de la Mesa Nacional de Cebada durante los años 1998 al 2001. El propósito de dichos trabajos fue profundizar el conocimiento de los procesos fisiológicos involucrados en la determinación del número de granos por espiga y su relación con las principales prácticas de manejo del cultivo de cebada en el Uruguay

2. ANTECEDENTES

Teniendo en cuenta los eventos que ocurren en el ápice de cada tallo, el ciclo desde la siembra hasta la "floración" o antesis puede ser dividido en tres sub fases: iniciación de hojas (IH), iniciación de espiguillas (IE), y crecimiento de espiguillas (CE). Durante estas sub fases se determina: el número potencial de tallos a partir del número de hojas en el tallo principal (durante la subfase IH), el número potencial de espiguillas por espiga (durante la subfase IE), y la sobrevivencia de tallos y primordios de espiguilla, quienes determinan el número de granos por unidad de área (durante la subfase CE) (Appleyard *et al.* 1982).

Siendo la cebada una especie de respuesta cuantitativa a días largos (Elliset *et al.*, 1989), el momento de ocurrencia y la duración de estos eventos están gobernados por la interacción entre los factores fotoperíodo y temperatura. Cada variedad posee a su vez diferentes requerimientos de uno u otro factor del ambiente lo que establece las diferencias en ciclo de cada cultivar.

La forma de manejar el ciclo de un cultivo es a través de la elección de un cultivar y su época de siembra (Ernst, *et al.*, 1993). Ello determinará la capacidad potencial del mismo de generar un mayor o menor crecimiento vegetativo y un mayor o menor número de estructuras florales (número de granos posibles por espiga), lo que se traduce en distintas relaciones fuente - fosa. Por ello otros factores de manejo como la población interactúan con el cultivar viabilizando la mejor expresión o concreción de los potenciales de cada variedad.

3. PROCESO DE FORMACIÓN DE UNA ESPIGA.

La evolución del número de primordios de espiguillas, comienza con la transformación del ápice meristemático de vegetativo a reproductivo (doble arruga), donde se dejan de diferenciar primordios foliares para comenzar a diferenciarse primordios florales (espiguillas). Estas etapas transcurren al inicio del desarrollo de la planta cuando la misma posee uno o dos macollos y se prolonga en cada uno de los tallos hasta el momento en que se alcanza el número máximo de primordios (NMP). Sin embargo solo una proporción de estas estructuras logran sobrevivir

⁴ Relación entre la capacidad de un cultivo de producir fotoasimilados y la capacidad de demandarlos (cantidad de granos)

dando como resultado un número de espiguillas finales al momento de antesis (NEF) inferior al valor de NMP. Por lo dicho NEF se puede expresar como el producto entre NMP y el porcentaje de espiguillas fértiles (PEF) (Figura 1).

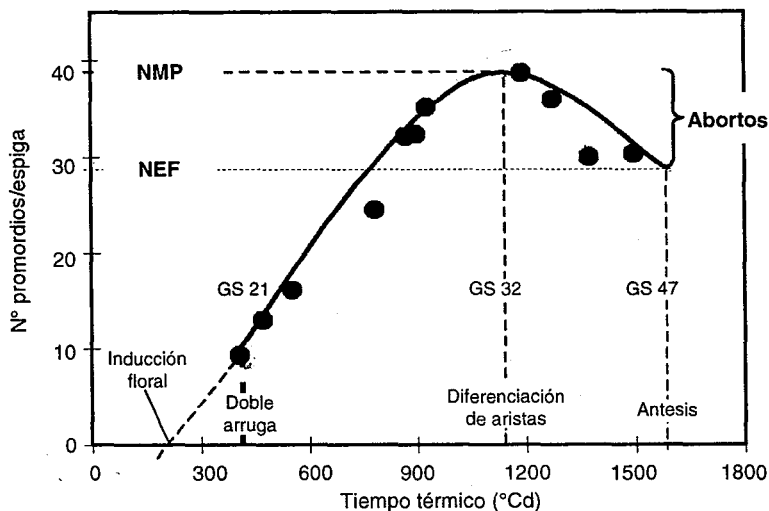


Figura 1. Evolución del número de primordios de espiguilla por espiga (promedio de los tres tallos principales y dos densidades de siembra 150 y 200 pl.m²) cv. Perún, zafra 1999. Las líneas punteadas indican el tiempo térmico para cada evento del desarrollo y su correspondiente estado en la escala de Zadok (ver texto) (Viega *et al.*, 2000).

Diversos autores describen los cambios que ocurren en el ápice meristemático hasta la formación de la espiga. Waddington *et al.* (1983), presentan una escala cuantitativa para el desarrollo de cebadas y trigos de primavera comenzando en la «transición del ápice» y continuando a través de la morfogénesis floral hasta la polinización, sin involucrar atributos de crecimiento y tamaño de la planta o sus órganos. Otras descripciones detalladas del desarrollo del ápice se pueden encontrar en Bonnett (1966) y García del Moral *et al.* (1989).

Desde la germinación de una semilla y hasta el momento de inducción floral, el meristemo apical del tallo principal define el número de primordios foliares y en consecuencia el número de hojas de dicho tallo. A partir de la inducción se produce la transformación del ápice de vegetativo a reproductivo por lo que en ese momento comienza la diferenciación de los primordios florales, en cebada primordios de espiguillas y futuros granos.

Una de las dificultades que existen es determinar con exactitud el momento en que ocurre la transición. La inducción floral es un proceso fisiológico a nivel de las células que componen el domo

apical, que implica cambios metabólicos como resultado de las señales percibidas desde el ambiente. La primera evidencia morfológica a nivel del ápice es la aparición de la doble arruga. Este 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, los primordios foliares de la base se transforman al parecer en los entrenudos del raquis (Bonnett, 1966 y García del Moralet *et al.*, 1989).

Este momento coincide aproximadamente con la aparición de la quinta a sexta hoja del tallo principal (4.5 - 5.5 en la escala de Haun)⁵ (Haun, 1973) y el estado GS 21 - 22 (inicio del macollaje) (Zadok *et al.*, 1974), para el promedio de las situaciones analizadas en nuestro país por González y Xavier (2000). Al mismo tiempo que transcurre el proceso de macollaje, en el ápice de cada tallo sigue ocurriendo la diferenciación de nuevas espiguillas y en cada una de ellas las distintas estructuras florales a partir del estado de triple lomo.

El estado de triple lomo (Waddington 2.25), es cuando cada arruga ha diferenciado tres protuberancias o lóbulos, cada una de las cuales dará lugar a una hilera de espiguillas (Bonnett, 1966; Waddington *et al.*, 1983). Posteriormente solo se desarrollarán las espiguillas centrales en cebada de dos carreras. En cada una de ellas se detecta la aparición de las diferentes estructuras en la siguiente secuencia: glumas, lemmas, estambres, carpelo, 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 y queda fijado en cebada el número potencial de granos por espiga (Bonnett, 1966; Waddington *et al.* 1983).

En cebada el eje no termina en una espiguilla, por lo que se la 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 están adelantadas a las basales y éstas a las del ápice, que es la última parte de la espiga en diferenciarse. Estas diferencias se reflejan en la espiga madura donde los granos más desarrollados y normalmente más pesados se ubican en la porción media de la espiga (Kemanian y Viega, 1998).

Para las condiciones de nuestro país, el estado de iniciación de aristas, donde se verifica el NMP, se alcanza entre los estados GS 32 - GS 33 (entre 2 y 3 nudos palpables en el tallo principal por sobre el suelo), dependiendo de la época de siembra y el cultivar (Figura 1). O sea que la diferenciación de primordios de espiguillas continúa una vez finalizado el macollaje y cesa cuando en el tallo principal ya se han elongado los primeros dos a tres entrenudos (González y Xavier 2000). El rango de valores de NMP por espiga, alcanzados en dicho trabajo, se ubicó entre los 33.4 y 42.7 primordios/espiga (para ocho cultivares y dos épocas de siembra) (Cuadro 1).

⁵La escala de Haun es utilizada para conocer el estado de desarrollo del tallo principal y combina dos dígitos el primero es la cantidad de hojas totalmente desarrolladas y el segundo expresa la proporción del desarrollo de la nueva hoja en relación a la anterior.

Desde este momento hasta la antesis se evidencia una pérdida de estructuras por aborto de los primordios apicales principalmente. Si bien la completa diferenciación y el crecimiento de las primeras espiguillas iniciadas (futuros granos centrales) comienza poco días después de doble arruga y continúa hasta el momento de antesis, los primordios que se diferencian en las últimas etapas solo disponen para su total desarrollo y crecimiento del tiempo que resta hasta la antesis (sub fase CE). La proporción de espiguillas fértiles es variable y dependiente de varios factores como se verá más adelante. Para nuestras condiciones, González y Xavier (2000), determinaron un valor promedio de $71.7 \pm 5.8\%$, pero el rango de variación fue de 58 al 85 % de espiguillas fértiles, para ocho cultivares y dos épocas de siembra.

Idéntico proceso ocurre tanto en el tallo principal (TP) como en los macollos uno (M₁) y dos (M₂), observándose un retraso en la ocurrencia de los primeros estadios en los ápices de los macollos. De todas formas en la medida que la tasa de desarrollo de los primordios en los ápices de los macollos se acelera, el momento de iniciación de aristas y antesis generalmente ocurre al mismo tiempo que en el tallo principal (González y Xavier, 2000).

4. DETERMINANTES DEL NÚMERO DE GRANOS POR ESPIGAA “FLORACIÓN”

Como ya fue explicado el número de granos definido al momento de antesis (comienzo del llenado de grano), es el resultado de los procesos de diferenciación y crecimiento o aborto de primordios de estructuras florales. Los resultados que se resumen en la figura 2 , muestran que es posible aumentar el número de espiguillas fértiles al momento de antesis tanto a través de un mayor NMP como de un mayor PEF (Viega *et al.*, 2000 y Viega *et al.* 2001). En los trabajos citados se concluye que los efectos son multiplicativos y que la proporción de espiguillas fértiles tiene una importancia relativa mayor (60%) en explicar las variaciones de NEF

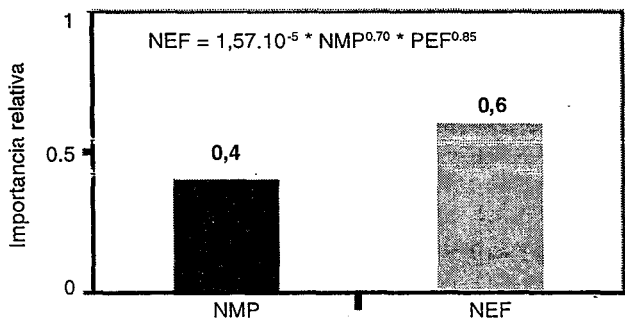


Figura 2. Importancia relativa del número máximo de primordios (NMP) y el porcentaje de espiguillas fértiles (PEF), en la determinación del número de espiguillas fértiles al momento de antesis (NEF) (Viega *et al.*, 2000).

González y Xavier (2000), muestran una fuerte asociación entre la proporción de espiguillas fértiles y el número de espiguillas en antesis ($r = 0.91$, $p < 0.001$) (Figura 3). Por su parte, el NMP se correlacionó negativamente con el PEF, ($r = -0.74$, $p < 0.001$) indicando que en las situaciones donde se logra alto número de primordios la proporción de aborto de los mismos se incrementa.

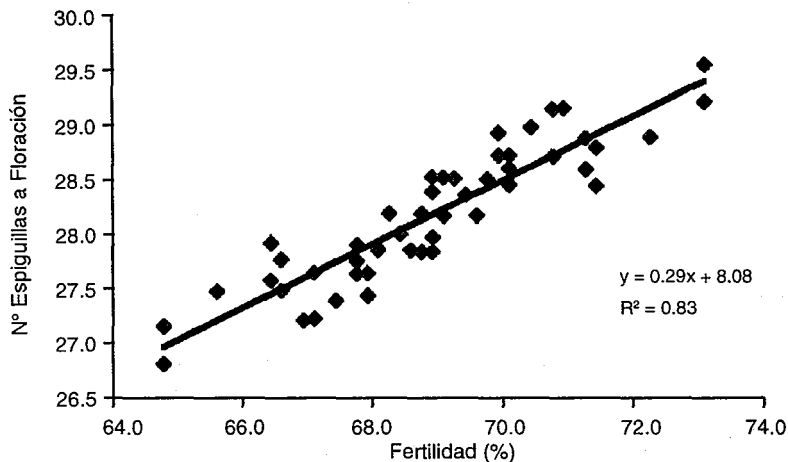


Figura 3. Relación entre el número de espiguillas por espiga a floración y el porcentaje de fertilidad de espiguillas (González y Xavier, 2000).

Teniendo en cuenta que los abortos de espiguillas ocurren desde GS 33 hasta antesis, estos resultados establecen una ventana crítica en la definición del rendimiento por espiga en dicho período. Se reafirma además la importancia de establecer altas tasas de crecimiento del cultivo durante el encañado. No solo por que de ello depende la sobrevivencia de los tallos sino también porque con ello se logra aumentar el tamaño de espiga. Es por tanto una etapa crítica en cuanto a la *concreción del potencial* y es la base de respuesta a prácticas de manejo como el agregado de N a GS 30, control de enfermedades y a la situación de bienestar hídrico del cultivo.

5. EFECTO DEL CULTIVAR Y LA ÉPOCA DE SIEMBRA

Las diferencias existentes entre cultivares en cuanto al tamaño de espiga son el resultado de la interacción genotipo ambiente. Dentro de las prácticas de manejo, la fecha de siembra es la que principalmente afecta la evolución del número de primordios siendo a través de ella que se modifican los niveles de temperatura y fotoperíodo en los cuales transcurren las distintas fases del desarrollo de la espiga. En el trabajo de González y Xavier (2000), se discuten los efectos

sobre la evolución del número de primordios de espiguillas en dos fechas de siembra: 15 de mayo (E1) y 30 de junio (E2), en ocho cultivares representativos del espectro varietal utilizado en el país. Los principales resultados se resumen a continuación.

Como se aprecia en el cuadro 1, el NMP promedio por época desciende al atrasar la fecha de siembra (40.2 vs 37.5). Sin embargo dicha reducción no es significativa para todos los cultivares. Cle 178, FNC6-1, Perún, mostraron valores altos en ambas fechas, en cambio Quebracho presentó valores inferiores a los demás cultivares en los dos casos.

Cuadro 1: Efecto del cultivar y la época de siembra sobre el número máximo de primordios de espiguilla por espiga (NMP), número de espiguillas fértiles a floración (NEF) y porcentaje de espiguillas fértiles (PEF) (González y Xavier, 2000)

	NMP		NEF	
	Epoca 1	Epoca 2	Epoca 1	Epoca 2
Bowman	38.8 c A	36.0c B	22.2 d A	24.2 bc A
CLE 178	41.5 ab A	40.8 a A	34.5 a A	34.5 a A
Clipper	39.3 c A	35.0 c B	25.8 c A	21.4 c B
Dephra	39.9 bc A	36.9 bc B	30.3 b A	32.1 a A
FNC 6-1	42.7 a A	40.3 a A	31.0 b A	25.7 bc B
Perún	40.4 bc A	39.2 ab A	29.7 b A	23.9 bc B
Quebracho	36.3 d A	33.4 c A	20.6 d A	20.9 c A
Q.Palomar	42.3 a A	38.1 ac B	29.9 b A	22.5 bc B
Promedio	40.2	37.5	28.0	25.7

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

El NMP es función de la tasa o velocidad con que se diferencian los primordios y la duración de la fase IE. La tasa promedio de iniciación de espiguillas durante la sub-fase IE se incrementó en E2 (0.054 y 0.073 espiguilla °Cd⁻¹, E1 y E2, respectivamente) mientras que la duración de dicha fase se redujo en todos los cultivares (Figura 4). El mayor NMP en época temprana se correlacionó con una mayor duración de la fase de iniciación de espiguillas (IE) y fue independiente de la duración de la fase de iniciación de hojas (IH).

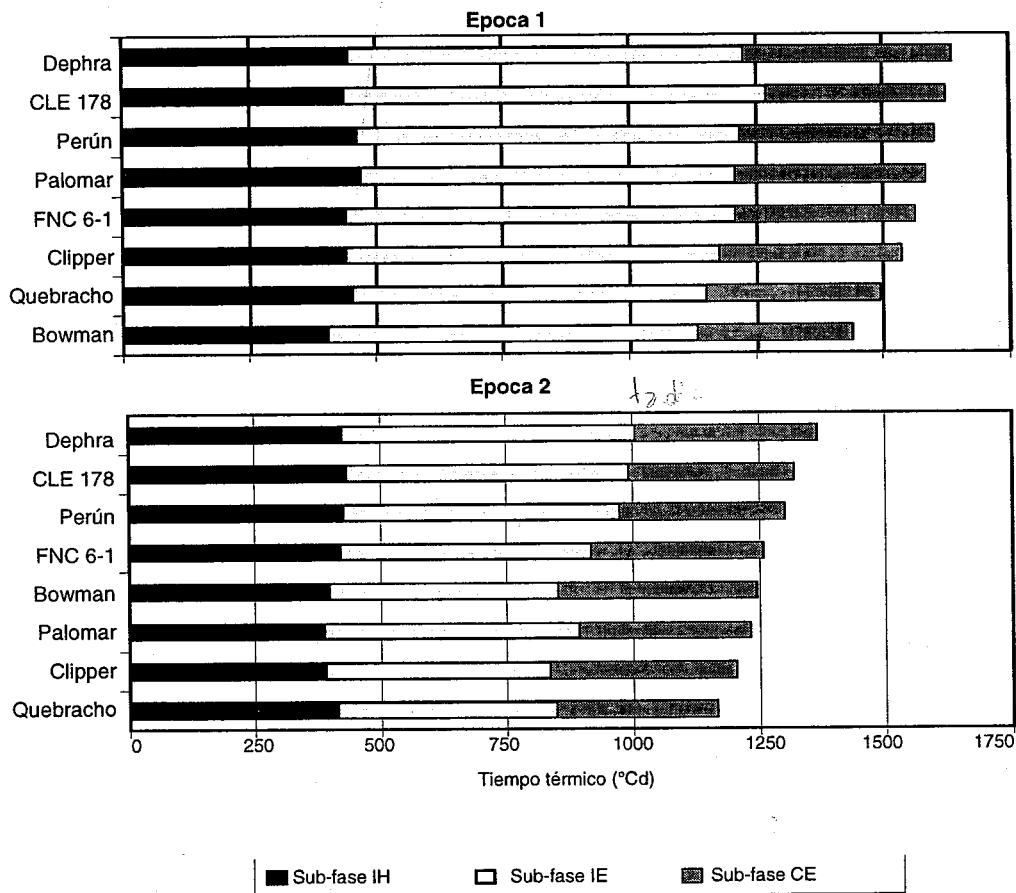


Figura 4. Duración del ciclo siembra floración y de las sub-fases iniciación de hojas (IH), iniciación de espiguillas (IE) y crecimiento de espiguillas (CE), según cultivar y época de siembra en el año 1998 (González y Xavier, 2000).

Este efecto, atribuido principalmente al fotoperíodo, genera diferencias en la respuesta de los distintos cultivares de acuerdo a sus requerimientos. En la figura 4, se aprecia como cambia entre épocas la ubicación de algunos cultivares en relación a la duración total del período siembra – antesis. En todos los casos existió una reducción del período explicado por una reducción de la fase IE, en la época tardía. Sin embargo cultivares tales como Clipper, muestran una mayor reducción de dicha fase indicando su mayor sensibilidad al fotoperíodo

Cabe mencionar que como ha sido reportado para trigo (Slafer y Rawson, 1994), la cantidad de ciclos inductivos (días con fotoperíodo dentro de la ventana crítica) requeridos por parte de una planta de mayor edad fisiológica (número de hojas) podría ser menor. Ello conlleva a que el número de primordios aumente en el caso de la fecha temprana, en forma independiente de la duración del período.

A nivel de un cultivo un factor que determina el tamaño de espiga es el número de tallos por planta. Los efectos del tipo de tallo (TP, M1 y M2) sobre el NMP, fueron independientes de la época de siembra y del cultivar, si bien existieron diferencias entre tallos (42, 40.2 y 39.7, para TP, M1 y M2, respectivamente). Dichas diferencias se explican por una menor duración de la fase IE ya que los M1 y M2 comienzan a diferenciar primordios algo más tarde que el TP, aunque con tasas de iniciación más altas, lo que implica que el momento al cual se alcanza el NMP es similar para los tres tallos analizados.

Como es de esperar el valor promedio de NEF también es afectado por la época de siembra. El atrasar la fecha de siembra (15 de mayo a 30 de junio) significó una reducción en el tamaño de espiga pasando de 28 a 25.7 espiguillas/espiga al momento de antesis, a pesar que el PEF fue similar entre épocas (68 y 70%, E1 y E2, respectivamente) (Cuadro 1).

También para este parámetro el comportamiento de los cultivares fue diferente, mientras Clipper, FNC 6-1, Perún y Palomar fueron afectados por la época, el resto de los cultivares mostraron igual NEF en ambas fechas de siembra (Cuadro 1).

La caída en el número de primordios durante la fase CE puede ser explicada por una mayor duración de la fase o una tasa de aborto más rápida. La duración promedio de la sub fase CE fue similar entre épocas de siembra, sin embargo la caída del número de primordios, mostró un comportamiento diferencial entre épocas y entre cultivares (Figura 4)

La tasa de aborto de espiguillas promedio de los ocho cultivares y tipos de tallo aumentó en 0.0128 espiguillas °Cd⁻¹ en la segunda época de siembra. Los cultivares Bowman, CLE 178, Dephra, FNC 6-1 y Quebracho presentaron similares tasas de aborto en ambas épocas de siembra, el resto de los cultivares casi duplicaron la tasa en E2. De ello se desprende que salvo el caso de FNC 6-1, los cultivares que logran adecuar en forma rápida el número de primordios logran mantener una mayor proporción de espiguillas fértiles.

Para las condiciones del trabajo el número de espiguillas finales al momento de antesis se correlacionó tanto con la duración total del período siembra - antesis como con la duración de la fase IE ($r = 0.52$ y 0.53 , $p < 0.05$, respectivamente), siendo independiente de las duraciones de las otras dos fases. Parte de los efectos de la época de siembra y su interacción con el cultivar sobre el tamaño de espiga pueden ser explicados a través de los efectos sobre el ciclo a floración, el que a su vez es fuertemente dependiente de la duración de IE ($r = 0.97$, $p < 0.001$).

Teniendo en cuenta los valores de NMP y NEF de los cultivares en cada época, se lograron identificar cuatro grupos en función de su respuesta a las condiciones ambientales. (Cuadro 2). Si bien diferir la época de siembra estaría determinando en promedio un menor número potencial

de primordios y menores valores finales de espiguillas a antesis, el impacto sobre cada grupo de cultivares es diferente. Los cultivares del grupo 1 y 3 se verían perjudicados por utilizar fechas de siembra tardías, mientras que los de los otros dos grupos no modifican el tamaño de espiga por efecto de la época de siembra.

Cuadro 2. Grupos de respuesta de los cultivares a la época de siembra en función de las variaciones en número máximo de primordios (NMP) y número de espiguillas finales (NEF) de acuerdo a González y Xavier (2000).

GRUPO	CULTIVAR	NMP	NEF	SENSIBILIDAD*
I	Clipper Palomar	> E1**	> E1	SI
II	Bowman Dephra	> E1	=***	NO
III	FNC 6-1 Perún	=	> E1	SI
IV	CLE 178 Quebracho	=	=	NO

(*) Sensibilidad refiere a si se afectó o no el número de espiguillas finales.

(**) > E1: valores mayores ($P < 0.05$) en época temprana en relación a época tardía de siembra.

(***) = : valores iguales ($P > 0.05$) en ambas épocas de siembra.

5. EFECTO DE LA POBLACIÓN

En virtud de lo expuesto, el tamaño de espiga puede ser afectado por las relaciones fuente-fosa que se establezcan en cada cultivo, de allí que las prácticas de manejo que modifican dichas relaciones tienen efecto sobre el número de granos por espiga. En particular el efecto de la población y su interacción con el cultivar ha sido estudiado en profundidad en los últimos años (Hofman *et al.*, 2001 y Hoffman y Benítez, 2004). Como resultado de dichos estudios es clara la asociación que existe entre el crecimiento inicial y las características asociadas con la dinámica de macollaje del cultivar. Aílas poblaciones incrementan las relaciones de competencia entre plantas y en general para todos los cultivares redunda en una menor fertilidad de tallos, menor número de espigas por superficie y de menor tamaño. En particular la reducción severa del número final de granos por espiga frente a incrementos en las relaciones de competencia dado por poblaciones mayores a las 38 - 40 plantas por metro lineal, se observan en cultivares con mayor tamaño de plantas en estadios iniciales (GS 20), alto potencial de macollaje y sobre todo elevada desincronización (aparición tardía del primer macollo en relación al tallo principal) (Hoffman *et al.*, 2002b).

Los trabajos que aquí se resumen de Viega *et al.* (2000) y Viega *et al.* (2001), evaluaron los efectos de la competencia entre plantas sobre la evolución del número de primordios por espiga y el tamaño final de espigas, en dos grupos de cultivares. Un grupo representado por CLE 178

y Perún de espigas grandes (> 25 granos/espiga) y otro representado por cultivares de espigas más chicas (< 25 granos/espiga) (Clipper, Carumbé y Quebracho) en dos años (1999 y 2000). En el año 1999, se compararon poblaciones de 150 y 200 pl.m² y una fecha de siembra temprana, a los efectos de evaluar en que medida la competencia entre plantas puede condicionar la expresión del número máximo de primordios o su fertilidad.

Si bien existieron diferencias para los parámetros NMP, PEF y NEF, dichas diferencias no se explicaron por efecto de la población sino que se atribuyeron exclusivamente al efecto varietal (Cuadro 3). Los cultivares mostraron el comportamiento ya manifestado en ensayos anteriores, remarcándose el efecto de la duración de la fase IE en la explicación de las diferencias. La variedad Carumbé se destacó por su sensibilidad a la población pero expresada a través de las diferencias en NEF de los tres tallos en ambas densidades. En baja competencia alcanzó valores similares e intermedios al resto de los cultivares, mientras en alta población existió una reducción apreciable en las espigas de los tallos de menor edad (Cuadro 4).

Cuadro 3: Efecto del cultivar sobre el número máximo de primordios de espiguilla por espiga (NMP), número de espiguillas fértiles a floración (NEF) y porcentaje de espiguillas fértiles (PEF). Promedio de dos poblaciones (Vieget al., 2000).

	NMP		NEF		PEF	
CLE 178	40,6	a	31,9	a	78	a
Carumbé	39,5	a	26,5	c	67	c
Perún	38,8	a	29,6	b	76	ab
Clipper	36,5	b	25,9	c	71	c
Quebracho	34,5	c	25,1	c	73	abc

Cuadro 4. Efecto de la población sobre el número de espiguillas fértiles por espiga en los tres tallos de mayor edad del cv. Carumbé, año 1999. (Vieget al., 2000).

	NEF	
	Población (plantas m ²)	
	150	200
Tallo principal	28	26
Macollo 1	27	24
Macollo 2	26	22
Promedio	27	24

Cuadro 5. Efecto de la población sobre el número máximo de primordios (NMP) y número de espiguillas fértiles (NEF) para el promedio de los tres tallos de mayor edad, año 2000 (Viega et al., 2001).

Población	150 plantas m ²		250 plantas m ²	
	NMP	NEF	NMP	NEF
Cultivares				
CLE 178	42.9	31.3	38.1	29.9
Perún	40.8	30.0	38.9	28.9
Quebracho	34.0	27.6	34.5	25.7
Carumbé	35.5	29.2	35.4	27.2

Los resultados anteriores no se explicaron por diferencias en el peso seco/planta en respuesta a la población, por lo que otros factores como partición de asimilados hacia la espiga en formación durante el encañado pueden ser responsables de las diferencias entre cultivares (Vega et al., 2000). Esta información es ampliamente coincidente con la generada en el programa de caracterización de cultivares de cebada cervecera en donde para cultivares como Nortaña Carumbé (NE 240), las poblaciones entorno a las 150 pl.m² fueron las óptimas. Este comportamiento estuvo explicado por mayor número de espigas asociado a una mayor fertilidad de tallos y un número más elevado de granos por espiga (Hoffman y Benítez, 1999).

Una mayor población de plantas en el año 2000 (150 y 250 pl.m²), generó un menor NMP en los cultivares de mayor tamaño de espiga (CLE 178 y Perún), mientras que Carumbé y Quebracho fueron independientes de la población, lo que explicó la existencia de una interacción cultivar x población significativa ($p < 0.001$) (Cuadro 5). En este caso el efecto principal de una mayor población, en el caso de CLE 178 y Perún, fue la reducción en tamaño de planta, evidenciándose un descenso en el peso seco promedio. Mientras que en el caso de Quebracho y Carumbé, dichos efectos se manifestaron en una reducción en el número de tallos por planta (datos no presentados). En cuanto al NEF, todos los cultivares fueron igualmente afectados por la población, manteniéndose las diferencias entre variedades (Cuadro 5).

El establecer una alta competencia temprana condicionó la expresión del número potencial de granos por espiga en cultivares con tamaños de espiga grande (CLE 178 y Perún). Mientras que cultivares con menor tamaño de espiga (Quebracho y Carumbé) lograron definir igual NMP aunque incrementaron la proporción de granos que abortaron con el incremento de la población (18 y 24% baja y alta población, respectivamente, promedio de ambos cultivares). Ello pone de manifiesto diferentes estrategias de adaptación de los cultivares a la competencia. Mientras que el primer grupo ajusta el tamaño de espiga en forma temprana, el segundo lo hace durante el encañado cuando las relaciones de competencia entre y dentro de cada tallo son determinantes del tamaño final.

6. EFECTO DEL NITRÓGENO

El otro factor de manejo que interviene modificando las relaciones fuente fosa es la disponibilidad de nitrógeno. En el año 2000, se efectuaron muestreos de plantas en los estados GS 33 y GS 47, en un ensayo perteneciente a la red de nitrógeno para conocer los efectos de este factor en el NMP y NEF. El ensayo fue instalado sobre una chacra de alto potencial de rendimiento, sin limitantes a la siembra y sembrado con la variedad Perún.

La fertilización con nitrógeno en GS 22, modificó el NMP en función de la dosis (0, 30, 60 UN) y el tipo de tallo (Viega *et al.*, 2001 y Viega *et al.* 2002). A mayor disponibilidad de nitrógeno los valores de NMP a nivel de los tres tallos aumentaron, aunque estas diferencias no fueron significativas en los tallos de menor edad (Figura 5a). Si bien los mayores niveles de nitrógeno aplicados en GS 22, posiblemente garantizaron un mayor crecimiento foliar, los requerimientos por fotosíntesis de la espiga en formación no justifican por sí mismos estos resultados, en condiciones de competencia adecuadas. En condiciones no limitantes de nitrógeno para el crecimiento, incrementos en los parámetros NMP y NEF pueden ser atribuibles a efectos directos del nitrógeno sobre la formación y sobrevivencia de primordios florales (Viega *et al.* 2002).

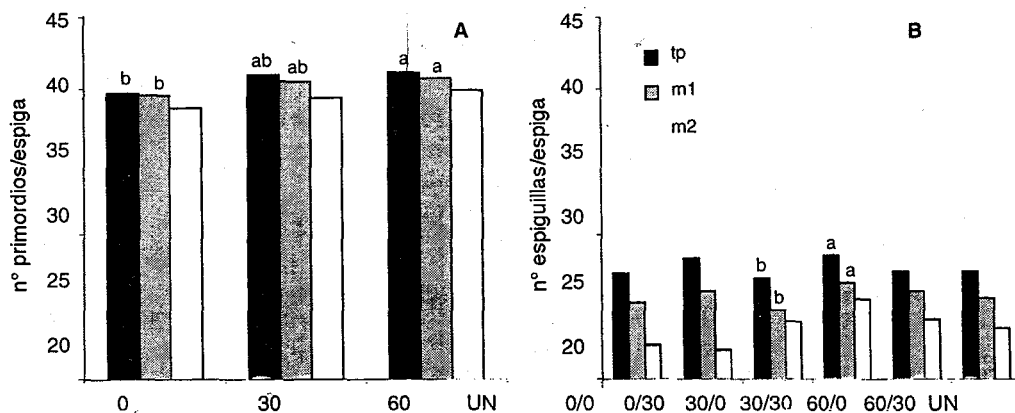


Figura 5. Número de primordios de espiguilla promedio por espiga en GS 33 del tallo principal (tp), macollos 1 (m1) y 2 (m2) para cada tratamiento de nitrógeno aplicado en GS 22 (A) y el número de espiguillas por espiga en GS 47 para los tratamientos de refertilización con nitrógeno en GS 30 (B). Las letras minúsculas en A, corresponden a diferencias significativas entre tratamientos para cada tipo de tallo ($p < 0.01$). Las letras minúsculas en B, corresponden a los contrastes entre los tratamientos de cada nivel en GS 22 y cada tipo de tallo (Viega *et al.* 2002).

La refertilización con nitrógeno GS 30 (0,30 UN), determinó respuestas diferentes en términos de fertilidad de espiguillas de acuerdo a los niveles previos. El agregado de 30 UN en GS 30 a los tratamientos con 0 UN, no logró establecer un mayor NEF en ninguno de los tres tallos estudiados. Mientras que cuando se parte de 30 UN, la posibilidad de mantener el mayor potencial depende de nuevos aportes de nitrógeno (TP y M1). En el caso de 60 UN, la situación no es modificada por el nuevo aporte, mostrando en ambos casos un menor porcentaje de sobrevivencia de primordios (Figura 5b).

En la figura 6, se observa que aquellas plantas que no fueron fertilizadas en GS 22, presentaron tasas de crecimiento medias y por tanto niveles de fertilidad medios con respecto al resto de los tratamientos. Las plantas que eran fertilizadas en GS 22 con 60 UN, respondieron diferencialmente a la refertilización. Si eran refertilizadas, presentaban bajas tasas de crecimiento por planta y por tanto menor porcentaje de fertilidad. Cuando no fueron refertilizadas, aumentaban la tasa de crecimiento por planta, resultados similares a las plantas que no eran fertilizadas en GS 22.

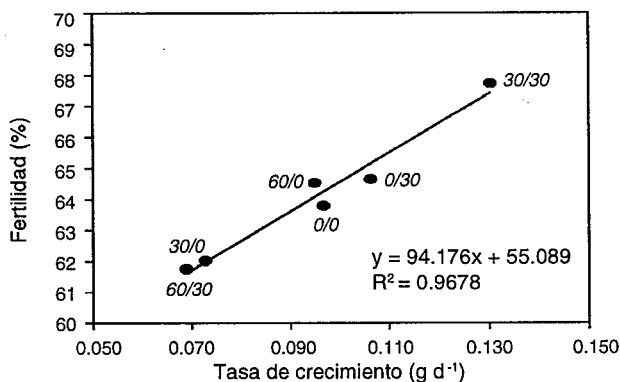


Figura 6. Relación entre el porcentaje de fertilidad de primordios de espiguillas y la tasa de crecimiento, promedio por planta, entre GS 33 y GS 47. En cursiva se corresponden los resultados con cada uno de los tratamientos. (Viega et. al. 2002).

El tratamiento que evidenció la mayor tasa de crecimiento pre-antesis y la mayor fertilidad de espiguillas fue 30/30 UN en GS 22 y en GS 30. Estos resultados pueden ser interpretados por el tamaño de planta que se alcanza con dosis muy elevadas. Aumentar la dosis de nitrógeno puede implicar que las plantas se vuelvan más dependientes de la condición hídrica del suelo a partir de una mayor área foliar por tallo o que los niveles de competencia entre tallos aumenten, explicando una menor fotosíntesis y por tanto una menor tasa de crecimiento por planta. Esto es lo que lleva a que exista respuesta al agregado de N solo bajo situación de deficiencia estimada objetivamente y que agregados por encima de las necesidades pueden no solo no mostrar respuesta, sino respuesta negativa, sobre todo en primaveras secas.

Los efectos del nitrógeno sobre el número potencial y final de granos por espiga parecen estar asociados a efectos directos del N sobre la diferenciación de primordios y a efectos indirectos a través del incremento en la tasa de crecimiento por planta preantesis.

7. CONSIDERACIONES FINALES

Es posible aumentar el número de granos por espiga a través de la utilización de cultivares y épocas de siembra que aseguren una mayor duración del período siembra-floración, fundamentalmente de la sub-fase de iniciación de espiguillas (GS 22 a GS 33), lo que posibilita un mayor número máximo de primordios por espiga.

El manejo correcto del nitrógeno y de la población permiten evitar deficiencias hídricas y de N y reducir los niveles de competencia entre plantas durante la fase de encañado evidenciando una mejor disponibilidad y partición de carbohidratos, a través de una mayor tasa de crecimiento en el período pre-antesis (ventana crítica); lo cual permite disminuir la tasa de mortalidad de tallos y abortos de primordios. Es por ello que la estrategia de manejo ajustada al cultivar es, el ajuste de la época y la población para cada cultivar evitando las deficiencias de N en primavera frescas y sin deficiencias hídricas lo cual permite la máxima expresión del potencial.

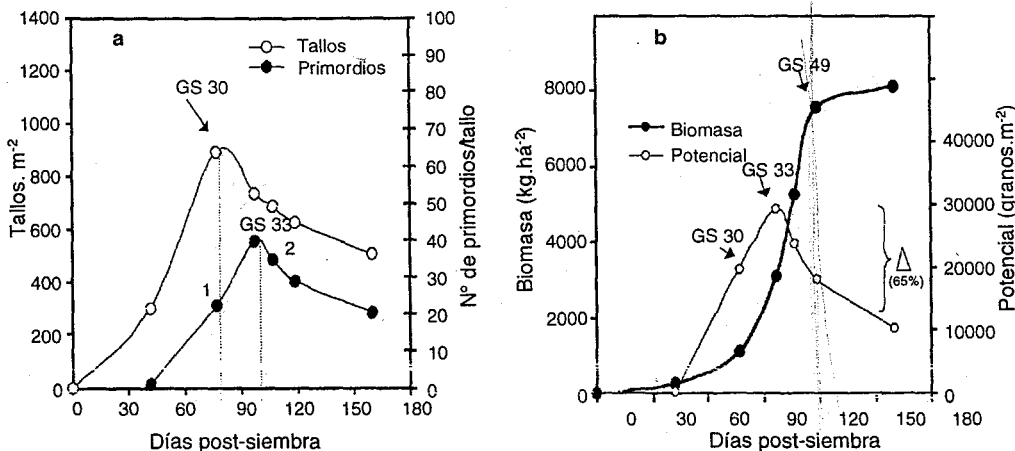


Figura 7. Evolución del número de tallos por m² (observado) y el número de primordio/tallo estimado (según el modelo para la variedad Perún de González y Xavier, 2000) a GS 30 (1), observado a GS 33 y GS 49 e interpolado para GS 40 (2) (a) y crecimiento de parte aérea (kg.há⁻²) y potencial de rendimiento (granos.m⁻²) (b) (Hoffman *et al.*, 2002)

Bajos niveles de competencia inicial y altas tasas de crecimiento durante el encañado aseguran un mayor potencial y concreción del número de granos por espiga al momento de antesis. Teniendo en cuenta estas consideraciones el potencial del cultivo (medido a través del número de granos.m²) en nuestras condiciones puede alcanzar valores cercanos a los 30000 granos.m², al estado GS 33. Sumados los efectos de mortalidad de tallos y primordios de espiguillas el 65% de dicho potencial se puede perder entre los estados GS 33 y cosecha (Figura 7) (Hofman *et al.*, 2002a). La mayor parte de estas pérdidas son atribuibles a la caída en el número de granos por espiga, la cual puede continuar durante el llenado de grano, por lo que a nivel del cultivo la concreción del potencial no finaliza al momento de antesis. En el trabajo de Hofman *et al.* (2002), el 21% de las pérdidas del potencial número de granos por espiga ocurrió durante el llenado de grano. Ello significa la necesidad de profundizar en las causas que originan dichas pérdidas, que no han sido consideradas en el alcance del presente trabajo.

8. REFERENCIAS

- Appleyard, M.; Kirby, E. J. M.; Fellowes, G. 1982. Relationships between the Duration of Phases in the Pre-Antesis Life Cycle of Spring Barley. *Aust. J. Agric. Res.*, 33, 917-25.
- 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.
- 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.
- García 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.
- González, S.; Xavier, A. 2000. Definición del número de hojas por tallo y del número de granos por espiga en cebada cervecera (*Hordeum vulgare* L.). Tesis de graduación Ing. Agr. Facultad de Agronomía. Montevideo, Uruguay. 69 pp.
- Haun, J. R. 1973. Visual Quantification of Wheat Development. *Agronomy Journal* 65, 116-119.
- Hoffman, E. y Benítez A. 1999. Caracterización de cultivares de Cebada Cervecera. Caracterización de Norteña Carumbé, Perún y Norteña Cangue. En Informe de resultados a CYMPY SA. Facultad de Agronomía.
- Hoffman, E.; Benítez, A.; Cadenazzi, M. 2001. Caracterización del crecimiento inicial de nuevas variedades de cebada cervecera (NCL94088 y NE 5993-13, NE 1695, CLE 202, Q. Ayelén,

- Q. Palomar, Reg.936, Reg. 16). In: Informe a la Mesa Nacional de Cebada, EEMAC, Facultad de Agronomía.
- Hoffman, E.; Borghi, E.; Castro, A.; Olivo, N.; González, S. y Viega, L. 2002a. Definición y concreción del potencial de rendimiento de Cebada cervecera en ambientes sin limitantes hídricas y de nitrógeno en primavera. Actas XI Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal. Punta del Este. Uruguay.
- Hoffman, E.; Ernst, O.; Benítez, A.; Castro, A.; Cadenazzi, M. 2002b. Caracterización de cultivares. Una herramienta para la toma de decisión en trigo y cebada. Seminario Técnico. EEMAC - Facultad de Agronomía. Universidad de la República. Uruguay.
- Hoffman, E.; Benítez, A. 2004. Caracterización de cultivares de cebada. Segundo año de NE 1695 y primer año de NE 0296 y U 5293. En: Informe Preliminar a Empresas Malterías y Cerveceras (MUSA y MOSA). Facultad de Agronomía.
- Kemanian, A. y Viega, L. 1998. Concreción del peso y concentración de nitrógeno del grano de cebada cervecera. Actas VII Reunión de investigadores de cebada. Minas. Uruguay
- 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.
- Viega, L.; Kemanian, A.; González, S.; Meroni, G. y Olivo, N. 2000. Determinación del número de granos por espiga en cebada cervecera (*Hordeum vulgare* L.). En: Actas XXIII Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. Rio Cuarto, Argentina. pp.78 -79.
- Viega, L.; Kemanian, A.; González, S.; Olivo, N. y Meroni, G. 2001. Factores que afectan el número de granos por espiga en cebada cervecera. Actas XXI Reunión Anual de Pesquisa de Cevada. Guarapuava. Brasil. pp. 173 – 180.
- Viega, L.; Olivo, N. y González S. 2002. ¿Cuál es el efecto de la disponibilidad de nitrógeno sobre el número de granos por espiga en cebada cervecera (*Hordeum vulgare* L.)?. Actas XI Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal. Punta del Este. Uruguay.
- 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.
- Zadoks, J. C.; Chang T. T.; Konzak C. F. 1974. A decimal code for the growth stage of cereals. Weed Res. 14, 415-421.

9. AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer especialmente a la Sra. Myriam Ponticorbo por su dedicación y responsabilidad en el manejo y procesamiento de muestras que permitió arribar a la mayoría de los resultados experimentales que aquí se presentan. Se hace extensivo a los funcionarios del campo experimental de la EEMAC, donde se llevaron a cabo la mayoría de los experimentos.