

UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA

FACULTAD DE AGRONOMIA

**CRECIMIENTO INICIAL Y ABSORCION DE NUTRIENTES DE CEBADA
CERVECERA BAJO DISTINTOS NIVELES DE COMPACTACION, TEMPERATURA
Y DISPONIBILIDAD DE NITROGENO.**

por

**Armen KEMANIAN CHAKERIAN
Laura LEITES BARRIOS**

**TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo.
(Orientación Agrícola Ganadera)**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
1996**

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. Oswaldo Ernst

.....
Nombre completo y firma

Ing. Agr. (MSc) Luis Viega

.....
Nombre completo y firma

Ing. Agr. (MSc) Daniel Martino

.....
Nombre completo y firma

Fecha:

25 de Noviembre de 1996

Autor:

Armen Kemanian Chakerian

.....
Nombre completo y firma

Laura Leites Barrios

.....
Nombre completo y firma

Dedicado al recuerdo de Julia y Verónica.

AGRADECIMIENTOS

Al Ingeniero Agrónomo Oswaldo Ernst por la dirección de este trabajo en su planificación y ejecución.

Al Ingeniero Agrónomo Luis Viega por el asesoramiento brindado en las sucesivas etapas de este trabajo.

Al Ingeniero Agrónomo Daniel Martino por las correcciones y sugerencias realizadas al manuscrito.

A los estudiantes y amigos Juan Manuel Soares de Lima y Mario Lema por su invaluable colaboración en el trabajo de campo.

A la Ingeniera Agrónoma Edith Elliot y al Bachiller Eugenio Pose por la determinación de nitratos en suelo.

Al personal de biblioteca de la Facultad de Agronomía.

A nuestras familias por el apoyo incondicional que nos brindaron.

A todos aquellos que de una manera u otra colaboraron con el presente trabajo.

TABLA DE CONTENIDOS.

	Página
PAGINA DE APROBACION.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	IV
1. INTRODUCCION.....	
2. REVISION BIBLIOGRAFICA.....	2
2.1. INTRODUCCIÓN.....	2
2.2. CRECIMIENTO, DESARROLLO Y NUTRICION DE LA PLANTA DE CEBADA EN SUS ESTADIOS INICIALES.....	2
2.2.1. Parte Aérea.....	2
2.2.1.1. Desarrollo y crecimiento foliar.....	2
2.2.1.2. El proceso de macollaje.....	4
2.2.2. Raíz.....	5
2.2.3. Generalidades de la nutrición mineral.....	6
2.2.4. Relaciones parte aérea-raíz.....	7
2.3. CARACTERISTICAS DE UN SUELO COMPACTADO.....	9
2.3.1. Resistencia mecánica.....	9
2.3.2. Oxígeno.....	11
2.3.3. Disponibilidad y movilidad de los nutrientes y agua.....	12
2.4. EFECTO DE LA COMPACTACION EN LA FISIOLOGIA DE LA PLANTA..	12
2.4.1. Anatomía de raíz.....	13
2.4.1.1. Efecto de la resistencia mecánica en la anatomía radical....	13
2.4.1.2. Efecto del nivel de oxígeno en la anatomía radical.....	14
2.4.2. Extensión del sistema radical.....	15
2.4.2.1. Resistencia mecánica y exploración radical.....	15
2.4.2.2. Resistencia mecánica y el proceso de crecimiento.....	17
2.4.2.3. Oxígeno y exploración radical.....	19
2.4.3. Tasa de absorción.....	19
2.4.4. Crecimiento y desarrollo de la parte aérea.....	20
2.4.4.1. Efecto de la compactación en el crecimiento aéreo.....	20
2.4.4.2. Efecto de la compactación en el desarrollo.....	22
2.4.5. Balance hormonal.....	22
2.5. EFECTO DE LA TEMPERATURA DEL SUELO EN LA FISIOLOGIA DE LA PLANTA.....	24
2.5.1. Crecimiento y desarrollo de la parte aérea.....	25
2.5.1.1. Tasa de elongación foliar.....	26
2.5.2. Crecimiento y desarrollo de la raíz.....	27
2.5.2.1. Crecimiento Radical.....	27
2.5.2.1.1. Largo radical.....	28

2.5.2.1.2. Producción raíces primarias.....	28
2.5.2.1.3. Producción de raíces laterales.....	29
2.5.2.2. Morfología radical.....	29
2.5.3. Absorción de agua y nutrientes.....	30
2.5.3.1. Absorción de agua.....	30
2.5.3.2. Absorción de nutrientes.....	30
2.5.4. Meristemo apical.....	32
2.5.5. Balance hormonal.....	32
2.5.6. Relación parte aérea/raíz.....	32
3. MATERIALES Y METODOS.....	33
3.1. MATERIAL EXPERIMENTAL.....	33
3.2. DETERMINACIONES REALIZADAS.....	34
3.3. DISEÑO Y ANALISIS ESTADISTICO.....	36
4. RESULTADOS Y DISCUSION.....	37
4.1. DESCRIPCION DE LOS AMBIENTES GENERADOS EN EL EXPERIMENTO.....	37
4.1.1. Temperatura del aire y del suelo.....	37
4.1.2. Densidad aparente.....	38
4.1.3. Disponibilidad de N-NO ₃ en el suelo.....	39
4.1.4. Síntesis.....	40
4.2. DESARROLLO.....	40
4.2.1. Secuencia de macollaje.....	40
4.2.2. Desarrollo de cada tallo.....	42
4.2.3. Síntesis de desarrollo.....	46
4.3. NUTRICIÓN NITROGENADA Y CRECIMIENTO.....	47
4.3.1. Estado nutricional y nitrógeno en parte aérea.....	47
4.4. CRECIMIENTO Y NUMERO DE MACOLLOS.....	51
4.4.1. Evolución del número de macollos por planta.....	51
4.4.2. Peso seco de la parte aérea.....	54
4.4.3. Síntesis de crecimiento y número de macollos.....	58
4.5. CRECIMIENTO RADICAL.....	59
4.5.1. Evolución del peso fresco de raíces.....	59
4.5.2. Síntesis de evolución del peso radical.....	64
4.6. ANALISIS CONJUNTO DEL DESARROLLO, CRECIMIENTO AEREO Y RADICAL Y ESTADO NUTRICIONAL.....	64
5. CONCLUSIONES.....	67
6. RESUMEN.....	68
7. SUMMARY.....	69
8. BIBLIOGRAFIA.....	70

9. APENDICE.....

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.

Cuadro N°		Página
1.	Temperatura media, media mínima y máxima del aire para los períodos comprendidos entre los muestreos de plantas.	38
2.	Temperaturas mínimas y máximas absolutas de suelo registradas para los tratamientos de temperatura en distintos rangos horarios.	38
3.	Cuadrados medios y nivel de significación de la variable densidad aparente (DAP) en dos condiciones de suelo (C), en las dos secciones en que fue dividido el perfil de suelo.	39
4.	Cuadrados medios y nivel de significación de la concentración de nitrato en el suelo en tres momentos (13, 23 y 36 DPE), dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N), en las dos secciones en que fue dividido el perfil de suelo.	39
5.	Porcentaje de plantas con macollo t0, t1, t2, t3 o t4, para los efectos principales temperatura (T1 y T2), condición de suelo (LC y SD) y agregado o no de nitrógeno (N2 y N1), en dos mediciones sucesivas (DPE) a partir de su aparición.	41
6.	Cuadrados medios ($\times 10^{-3}$) y nivel de significación de la variable Haun del tallo principal en distintos DPE a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).	42
7.	Estado de desarrollo (escala Haun) del tallo tp y los macollos t1 y t2 a los 23 DPE para las combinaciones de condiciones de suelo (SD y LC) y agregado o no de nitrógeno (N1 y N2).	44
8.	Cuadrados medios y nivel de significación de la variable Haun del macollo t1 en distintos DPE a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).	44

9.	Cuadrados medios y nivel de significación de la variable Haun del macollo t2 en distintos DPE a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).	45
10.	Cuadrados medios y nivel de significación de la variable Haun del macollo t3 en distintos DPE a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).	45
11.	Estado de desarrollo (escala Haun) del tallo principal y los macollos 1, 2 y 3, en dos regímenes térmicos y condiciones de suelo y a dos niveles de nitrógeno, a los 36 DPE.	46
12.	Estado de desarrollo (escala Haun) del tallo principal y los macollos 1, 2 y 3, en las combinaciones de dos regímenes térmicos, dos condiciones de suelo y a dos niveles de nitrógeno, a los 36 DPE.	47
13.	Cuadrados medios ($\times 10^{-5}$) y nivel de significación del porcentaje de nitrógeno en planta en tres momentos (13, 23 y 36 DPE), a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).	48
14.	Cuadrados medios y nivel de significación de los contenido de nitrógeno en parte aérea por planta en tres momentos (13, 23 y 36 DPE), a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).	48
15.	Medias de porcentaje de nitrógeno (PN), contenido de nitrógeno (MGN) y peso seco (PS) de parte aérea, a los regímenes térmicos de suelo T1 y T2, y de las condiciones de suelo LC y SD, a los 23 DPE.	49
16.	Medias corregidas y sin corregir por la covariable (c/cov y s/cov) de porcentaje de nitrógeno, miligramos de nitrógeno y peso seco de parte aérea, de todas las combinaciones de régimen térmico (T1 y T2), condición de suelo (LC y SD) y nivel de nitrógeno (N1 y N2), a los 36 DPE.	50

17. Cuadrados medios y nivel de significación de la variable número de macollos por planta en distintos DPE a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N). 52
18. Medias del número de macollos, corregidas y sin corregir por la covariable Haun de tp, y medias de Haun del tp, para las combinaciones de régimen térmico (T1 y T2), condición de suelo (LC y SD) y nivel de nitrógeno (N1 y N2) a los 36 DPE. 52
19. Cuadrados medios y nivel de significación para peso seco de parte aérea (g) y del tallo tp en tres momentos (13, 23 y 36 DPE), a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N). 55
20. Cuadrados medios y nivel de significación para peso seco de los macollos t1, t2 y t3 (g) en distintos momentos (23 y 36 DPE), a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N). 55
21. Medias para cada régimen térmico (T1 y T2) del estado de desarrollo (escala Haun), peso corregido (c/covariable) y sin corregir (sin/covariable) por el estado de desarrollo, para el tallo principal, macollos 1, 2 y 3 y peso aéreo total, a los 36 DPE. 57
22. Medias para cada condición de suelo (LC y SD) del estado de desarrollo (escala Haun), peso corregido (c/covariable) y sin corregir (sin/covariable) por el estado de desarrollo, para el tallo principal, macollos 1, 2 y 3 y peso aéreo total, a los 36 DPE. 58
23. Cuadrados medios y nivel de significación para peso fresco de raíces (g) en distintos momentos (13, 23 y 36 DPE), a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N), a dos profundidades: 0-15 cm (A) y más de 15 cm (B). 59

24. Medias de peso fresco de raíz por planta corregidas y sin corregir por estado de desarrollo, tasa de crecimiento entre 23-36 DPE y estado de desarrollo (escala Haun) para todas las combinaciones de temperatura (T1 y T2), condición de suelo (LC y SD) y nivel de nitrógeno (N1 y N2) a los 36 DPE. 62

Figura N°		Página
1.	Temperatura del aire entre mediciones sucesivas de desarrollo (escala Haun).	37
2.	Temperatura del suelo a 4 cm de profundidad en un día representativo del período del ensayo (desde las 8.30 hs. del 7/9 a las 7.30 hs. del 8/9).	37
3.	Evolución de nitratos en el suelo en dos condiciones de suelo (LC y SD) y a dos profundidades: de 0-15 cm (a) y + de 15 cm (b).	40
4.	Evolución del estado de desarrollo del tallo principal (escala Haun) a dos regímenes térmicos de suelo (T1 y T2, régimen térmico bajo laboreo convencional y siembra directa respectivamente) según los grados día de crecimiento calculados con la temperatura del aire (temperatura base = 0 °C).	43
5.	Evolución del porcentaje de nitrógeno en planta según temperatura y condición del suelo (a) y condición de suelo y nivel de nitrógeno (b).	49
6.	Relación entre número de macollos/planta y estado de desarrollo (escala Haun) a los 36 DPE a los regímenes térmicos T1 y T2.	53
7.	Número de macollos por planta (NM) en función de la densidad aparente (DAP) en régimen térmico T2 y en la condición de suelo SD, a los 23DPE.	54

8.	Peso de parte aérea, tallo principal (tp) y macollos 1 y 2 (t1 y t2) a los 23 DPE a los dos regímenes térmicos de suelo impuestos en el ensayo (T1 y T2).	56
9.	Peso fresco de raíz en los primeros 15 cm de suelo a los 13, 23 y 36 DPE, para las combinaciones de régimen térmico (T1 y T2) y condición de suelo (LC y SD).	60
10.	Tasa de crecimiento de raíces entre los 13-23 y 23-36 DPE para las combinaciones de régimen térmico (T1 y T2) y condición de suelo (LC y SD).	60
11.	Peso fresco de parte aérea y de raíz para las combinaciones de los tratamientos temperatura (T1 y T2) y condición de suelo (LC y SD).	61
12.	Estado de desarrollo del tallo principal (Haun), peso seco de parte aérea y peso fresco de raíz ($\times 10^{-1}$), de los tratamientos que representan el laboreo convencional (T1LCN1 – A) y la siembra directa (T2SDN1 – B), a los 13, 23 y 36 DPE.	65
13.	Evolución del estado nutricional (%N) de los tratamientos que representan el laboreo convencional (T1LCN1 – A) y la siembra directa (T2SDN1 – B) y evolución de N-NO ₃ de los tratamientos LC y SD a los 13, 23 y 36 DPE.	65

1. INTRODUCCION.

En la última década, la agricultura extensiva de nuestro país ha comenzado a adoptar el sistema de siembra directa. La superficie sembrada con esta técnica ha incrementado desde cero en 1989 a unas 18000 ha de cultivos graníferos invernales y 3000 ha de cultivos de verano en 1995, que significan aproximadamente un 6 y 10% del área de invierno y verano, respectivamente.

Dentro de las opciones de siembra invernal, la cebada cervecera (*Hordeum vulgare*) ocupa un lugar muy importante en nuestro país. Su principal destino es la exportación como cebada malteada o cruda.

La siembra directa de dicho cultivo ha presentado rendimientos menores que en el cultivo convencional. Con la finalidad de desarrollar tecnologías apropiadas para este sistema de siembra, la Cátedra de Cereales y Cultivos Industriales inició una línea de investigación tendiente a identificar las causas de esos menores rendimientos.

En trabajos preliminares, se ha detectado que el menor rendimiento estaría asociado a un menor crecimiento y/o desarrollo en los estadios tempranos del cultivo. Este hecho genera la necesidad de identificar los factores que están ocasionando estos resultados. Entre los posibles se citan: una menor temperatura del suelo, mayor compactación y una dinámica del nitrógeno diferente que afectaría la nutrición de la planta.

El presente trabajo tiene como objetivo establecer cuales de estos factores y a través de qué variables están influyendo en el desarrollo y/o crecimiento inicial de cebada cervecera. Esto es, conocer la respuesta vegetal a las condiciones de crecimiento que impone la siembra directa.

2. REVISION BIBLIOGRAFICA.

2.1. INTRODUCCION.

La Cátedra de Cereales y Cultivos Industriales esta llevando a cabo un conjunto de trabajos de tesis con la finalidad de analizar distintos aspectos relacionados a la siembra directa de cultivos graníferos. En este marco, las revisiones bibliográficas de cada trabajo profundizan en diferentes temas.

En esta revisión se enfatiza el conocimiento de la fisiología de la planta y su respuesta a variaciones en el régimen térmico y compactación del suelo, como elementos característicos del ambiente edáfico desde el punto de vista físico.

2.2. CRECIMIENTO, DESARROLLO Y NUTRICIÓN DE LA PLANTA DE CEBADA EN SUS ESTADIOS INICIALES.

2.2.1. Parte Aérea.

La característica esencial en el crecimiento de una planta es el crecimiento reiterativo de una unidad morfológica (Nemoto et al., 1995). En el caso de las gramíneas, dicha unidad se denomina fitómero. En el año 1879, Gray citado por Nemoto et al. (1995), la describió como un nudo asociado con una hoja, el entrenudo subyacente y la yema del macollo en la base del entrenudo.

El crecimiento aéreo de gramíneas por unidad de superficie tiene dos componentes: el número de unidades (tallos) y el crecimiento de cada tallo. El número de tallos depende del número de plantas y del macollaje de cada una de ellas; es decir del desarrollo de la yema de cada fitómero.

El crecimiento de cada tallo en la fase inicial de desarrollo, va a ser función de la tasa de emisión de hojas. El crecimiento de cada hoja está determinado por la tasa de elongación segmental y el largo de la zona de elongación (Skinner y Nelson, 1995).

2.2.1.1. Desarrollo y crecimiento foliar.

La sucesión de eventos fenológicos en el ciclo de las gramíneas, están controlados principalmente por la temperatura y el fotoperíodo (Kirby, 1995). El tiempo en que se repite determinado evento de una planta se denomina plastocrón. El plastocrón entre la emergencia de dos hojas sucesivas por encima de las vainas, se llama filocrón (Skinner y Nelson, 1995). Debido a la importancia de la temperatura como determinante de los procesos, los plastocrones se expresan como tiempo térmico (°C día).

Factores tales como la resistencia a la penetración del suelo, también afectan el desarrollo; por ejemplo, al filocón (Masle y Passioura, 1987). Estos factores distorsionan la respuesta al efecto mayor y son importantes desde un punto de vista agronómico (Kirby, 1995).

En el caso de los cereales, el meristemo apical y la zona de crecimiento foliar se encuentran justo por debajo de la superficie del suelo hasta Z.30. Por tanto, la temperatura del aire y del suelo afectan el desarrollo del ápice (formación de fitómeros) y de la hoja.

En fotografías de Silvy (1982a), se observa que el embrión de cebada encerrado en el cariopse posee 4 primordios foliares. Luego de la emergencia de la primera hoja de una plántula, el ápice meristemático prosigue la formación de nuevos fitómeros (i.e. primordios foliares y su yema axilar, etc.). En trigo, la iniciación de hojas (en el ápice) se da al doble de tasa que la emergencia de hojas y determina que cuando han emergido 2.5-6.5 hojas (dependiendo del número final de hojas), la iniciación de primordios haya cesado (Kirby, citado por Kirby, 1995).

El potencial de crecimiento y el tamaño final de la hoja puede ser fijado tempranamente en la ontogenia, por lo tanto el ambiente determina patrones de desarrollo distintos al estado de plántula que sólo serán medidos cuando terminen de desarrollarse las hojas (Kirby, 1995).

El crecimiento se debe a la existencia de un meristemo intercalar en la base de cada hoja. La parte inferior de este meristemo se caracteriza por la citoquinesis y la parte superior por la elongación celular, siendo difuso el límite entre ambas.

En arroz, desde iniciación hasta alcanzar el máximo desarrollo de la hoja transcurren cinco plastocrones (Kaufman, Yamasaki, Matsuba, citados por Nemoto et al., 1995):

- plastocron 1: el primordio es una protuberancia.
- comienzo de plastocron 2: la hoja ya encapuchó al domo apical.
- plastocron 3: formación de lígula y aurícula.
- plastocron 4: extensión de la lámina.
- plastocron 5: extensión de la vaina.

En el desarrollo de la hoja de festuca, Skinner y Nelson (1995) definieron cuatro estados caracterizados por las distintas tasas de elongación:

- 1^{ra}: elongación caracterizada por la formación de células uniformes en tamaño a una tasa baja (Skinner y Nelson, citados por Skinner y Nelson, 1995).
- 2^{da}: zona de alta tasa de elongación; se alcanza la máxima tasa relativa.
- 3^{ra}: crecimiento lineal, tasa de elongación absoluta más alta, la tasa relativa de elongación disminuye debido al aumento en longitud de la hoja.
- 4^{ta}: cesa la división celular en la base de la hoja; en este estado la hoja posee el 65% de su largo máximo.

Inmediatamente después que comienza la elongación y antes que se forme la lígula, se separa la zona que será vaina de la que será lámina (Skinner y Nelson, 1995).

Silvy (1982a,b) describió un patrón similar para cebada. Según este autor, después de la formación de la lígula, se produce la elongación de la lámina y cuando ésta cesa, lo hace la vaina (correspondería a la fase lineal descrita por Skinner y Nelson, 1995). Esto significa que la división que genera la lígula, origina dos meristemas intercalares distintos (por arriba el de lámina y por debajo el de la vaina), ambos en la base de la hoja (Silvy, 1982b).

La zona de elongación celular de la hoja es fosa de carbohidratos y nutrientes pudiendo acumular 78% de la deposición de la hoja. El nitrógeno es también preferentemente depositado en la zona de elongación (Skinner y Nelson, 1995).

Frank y Bauer (1995), presentaron un rango de filocrón para cebada primaveral de 69.8 a 85.3 °C día, teniendo el cultivar Bowman una media de 74 °C día. Según Kirby (1987), el filocrón para trigo es de aproximadamente 105 °C día con un rango entre 99 y 125 °C día dependiendo del genotipo y la fecha de siembra. Bauer et al. (1984), reportaron valores entre 73 y 81 °C día para trigo primaveral.

2.2.1.2. El proceso de macollaje.

El desarrollo de una secuencia de tallos en cereales está controlado por el tiempo térmico (Klepper et al., 1982). El primer macollo en emerger puede ser el T0 o el T1, dependiendo del genotipo (Hoffman et al., 1993), del ambiente y del tamaño de la semilla (Peterson et al., 1982). De ser el T0, el inicio del macollaje en cebada primaveral se da entre las 2.35 y 2.88 hojas; de ser el T1, la emergencia de éste se da entre las 3.1 y 3.3 hojas, existiendo diferencias varietales (Hoffman et al., 1993).

Concordando con esto, Katayama citado por Nemoto et al. (1995), generaliza que cualquier macollo emerge 3 filocrones después de la aparición de la hoja del mismo nudo. Por tanto, la aparición sucesiva de macollos de una planta, resulta de la formación de fitómeros, maduración de la yema axilar y posterior crecimiento de la misma.

Murphy y Briske, citados por Skinner y Nelson (1995), cuestionan las interpretaciones tradicionales sobre dominancia apical explicando la iniciación del macollaje en gramíneas perennes, presentando ejemplos en los que la remoción del ápice, no estimula el macollaje.

Skinner y Nelson, citados por Skinner y Nelson (1995), sugieren que la dominancia apical tiene una importancia relativa menor en monocotiledóneas que en dicotiledóneas, en controlar el macollaje.

Bajo ciertas condiciones desfavorables, muchas yemas de macollos permanecen en dormición. En tales yemas, la tasa de crecimiento declina marcadamente después que se produce el segundo primordio foliar (Hanada, citado por Nemoto et al., 1995).

Posiblemente, el balance hormonal (dominancia apical) actúe como señal del potencial del ambiente para permitir el crecimiento de un nuevo tallo, regulando de esa manera el macollaje, pero supeditado al desarrollo fenológico de la planta (sucesión de fitómeros).

Respecto a la coordinación del crecimiento de los distintos órganos de la planta, Kirby, citado por Skinner y Nelson (1995), reconocieron que hay conexión entre la emergencia de una hoja y el desarrollo del ápice, sugiriendo que uno puede controlar al otro.

Skinner y Nelson, citados por Skinner y Nelson (1995) encontraron que si se consideran tres nudos consecutivos del tallo principal, el fin de la división celular de la hoja del nudo más viejo coincide con la iniciación de la división y elongación del macollo de dicho nudo. Al mismo tiempo, en el siguiente nudo ocurre la iniciación de la lígula y en el otro nudo comienza la división y elongación del primordio foliar.

2.2.2. Raíz.

La raíz es un órgano con diversas funciones: absorción de nutrientes, síntesis de hormonas, transporte de nutrientes y hormonas, anclaje, órgano de reservas (Gregory, 1988), reproducción vegetativa y coordinación del crecimiento de la parte aérea.

En las gramíneas el sistema radical está compuesto por las raíces seminales y nodales. Las primeras son las que se desarrollan de los primordios de raíz existentes en el embrión. Las segundas, lo hacen más tardíamente y nacen de la corona de la planta, concretamente de los entrenudos de los tallos. La primera raíz nodal se desarrolla cuando la plántula de trigo tiene 3 hojas (Keppler, 1991). Nemoto et al. (1995) presenta datos similares en arroz.

La formación, emergencia, elongación y ramificación de las raíces adventicias en cada fitómero de arroz procede secuencialmente con las sucesivas emergencias de las hojas. El desarrollo de la hoja, de la yema del macollo y de las raíces de cada fitómero se correlaciona con la tasa de iniciación de hojas en el ápice del tallo y depende del número de plastocrón (Nemoto et al., 1995). Eso explica que el número de raíces nodales se relacione con las hojas y con los tallos (Keppler, 1984).

Esencialmente, las raíces crecen "por donde pueden", siendo afectadas por restricciones mecánicas, temperatura, aereación, disponibilidad de agua y nutrientes (Salisbury y Ross, 1992).

La forma filamentososa y cilíndrica de las raíces es muy importante para el crecimiento y la absorción de agua y nutrientes. Junto con la cofia, permiten que las raíces en su crecimiento fuercen las partículas del suelo sin romperse (Salisbury y Ross, 1992).

Los pelos radicales contribuyen con la absorción de iones y agua (Salisbury y Ross, 1992). Mantienen el contacto con el suelo y aumentan la superficie de absorción de 5 a 18

veces (Dittmer, citado por Gregory, 1988). Las propiedades mecánicas del suelo afectan su crecimiento.

Anderson-Taylor y Marshal, citados por Keppler (1991), registraron crecimiento de raíces en longitud y materia seca durante todo el ciclo de crecimiento de trigo. A cosecha, las raíces seminales representaron el 40% del peso total de raíces. En Uruguay, se ha encontrado que luego de la floración la cantidad de raíces que mueren comienza a superar la aparición de nuevas raíces, causando un descenso en la longitud y masa de las raíces por unidad de volumen (Martino, comunicación personal).

2.2.3. Generalidades de la nutrición mineral.

Esquemáticamente, la nutrición de la planta depende de la demanda de nutrientes y de la satisfacción de dicha demanda (absorción neta). La misma, es establecida por el potencial de crecimiento de la planta y su capacidad de realizar consumo de lujo.

La absorción, es función de la demanda, de la concentración de nutrientes en la solución del suelo y de la capacidad de la raíz de absorberlos (superficie radical y tasa de absorción por unidad de raíz). La regulación de la misma es aparentemente específica para cada nutriente (de Willigen y van Noordwijk, 1987):

Según la movilidad del nutriente será de mayor importancia el tiempo o el espacio donde se encuentre, es decir mayor será la importancia de la localización y sincronización del suministro de nutrientes y la demanda del mismo por parte del cultivo (de Willigen y van Noordwijk, 1987).

Cultivos con similares requerimientos en determinados elementos, necesitan diferentes cantidades de los mismos en el suelo. Esto se debe a diferencias entre los sistemas radiculares tales como tamaño, y/o absorción de nutrientes por unidad de raíz (de Willigen y van Noordwijk, 1987).

Si la absorción se realizara sólo por las partes jóvenes de la raíz, éstas lo harían a tasas muy altas. En cambio si toda la raíz fuera funcional, la tasa sería moderada. Como resultado de esto, la renovación de raíces se daría por agotamiento de los recursos del medio circundante, más que por una pérdida de habilidad fisiológica (de Willigen y van Noordwijk, 1987).

En cualquier situación donde esté limitada la exploración radicular, también lo está la renovación radicular en ese lugar, con el consecuente perjuicio en la nutrición de la planta. Esto no impide que haya proliferación de raíces en otras zonas del suelo.

Por otra parte, Troughton, citado por de Willigen y van Noordwijk (1987), indicó que si se inhibe el crecimiento de las raíces nuevas, la absorción de nitrógeno, fósforo y potasio continúa, pero la de calcio y magnesio se ve afectada. Esto se debe a que estos últimos son absorbidos a nivel de tejidos en crecimiento (cerca del ápice) y el resto en toda la raíz.

Existen diferencias estructurales y funcionales entre raíces (Waisel y Eshel, 1991). Taylor y Klepper (1975), sugirieron que la resistencia al flujo de agua está afectada por la edad de las raíces, magnitud de suberización y por la resistencia de la endodermis. Sin embargo, la edad de las raíces no afectaría el flujo de agua en plantas de algodón.

Los patrones de distribución de nutrientes desde la raíz a la parte aérea varían con la raíz considerada. Keppler (1991), indicó que si se induce la absorción de fósforo radioactivo por las raíces seminales, el mismo se distribuye en toda la planta. En cambio si se marca la raíz adventicia del T1, el fósforo se distribuye principalmente entre el T1 y sus macollos.

El porcentaje de nitrógeno en la parte aérea de gramíneas anuales varía a lo largo del ciclo y es diferente entre órganos (hojas y tallo). Frank et al. (1989) encontraron en trigo primaveral que el porcentaje de nitrógeno en hoja descendió desde 6% (Haun 3.6) hasta 4% (Haun 8.8). El tallo presenta el mismo patrón descendente, pero con valores inferiores (3.5% en Haun 6.3 y 1.8% en Haun 8.8).

En las condiciones del Uruguay, un cultivo de cebada genera hasta inicio de encañazón (Z.31) 2000 kg de materia seca (MS) ha⁻¹. Para lograr un porcentaje de nitrógeno en el tejido de 4% (valor de suficiencia, Hoffman y Ernst, 1996), el cultivo debería absorber hasta ese momento 80 kg ha⁻¹ de dicho nutriente. Dependiendo de factores de manejo como densidad de siembra, cultivar y fertilización, este valor puede oscilar entre 50 y 95 kg ha⁻¹ (García, 1993a,b). Resultados similares presenta Baethgen (1992).

Considerando una población de 225 plantas m⁻², se calcula una absorción de 35.6 mg de nitrógeno por planta hasta Z.31 (plantas con 4.4 tallos). Con una duración de 45 días desde emergencia hasta Z.31 y suponiendo una absorción constante, la tasa diaria de absorción sería de 0.79 mg de nitrógeno por planta, lo cual significa 1.78 kg ha⁻¹.

2.2.4. Relaciones parte aérea-raíz.

La comprensión de la coordinación del crecimiento de toda la planta, ha evolucionado con la generación conocimientos. De Willigen y van Noordwijk (1987) revisaron tres concepciones claramente diferenciables.

La hipótesis del "equilibrio morfogénético" (ley Hellriegel) plantea que a más raíces, mayor crecimiento de planta. Dicho de otra manera, hay una respuesta cuantitativa directa entre ambas partes de la planta.

Por otra parte, el "determinismo ambiental" sostiene que el ambiente determina el crecimiento radical. Este criterio tiene su origen en interpretaciones del crecimiento tales como que el fósforo estimula el crecimiento radicular y el agua atrae a las raíces.

La concepción más moderna es la del "equilibrio funcional". Se basa en que la coordinación del crecimiento esta regulada por la eficiencia con que cada una de las partes cumple sus funciones. Tiene implícita una visión más completa de las relaciones que hay entre el ambiente y las distintas partes de la planta.

La diferencia esencial con el equilibrio morfogenético es que no asume que la raíz o parte aérea responden de acuerdo al tamaño de la otra, y sí responden a la efectividad con que la otra parte adquiere las necesidades básicas del ambiente. La principal diferencia con el determinismo ambiental es que sostiene que la respuesta al ambiente depende también, de las condiciones internas de la planta.

En términos agronómicos, este concepto ha sido aplicado para plantear que sistemas radicales pequeños pueden ser suficientes para el máximo crecimiento de una planta, cuando ésta crece bajo condiciones de suministro de agua y nutrientes óptima. Una situación concreta que represente este planteo, es la de suelos compactados con fertilizaciones suplementarias (Schuurman, citado por de Willigen y van Noordwijk, 1987). Esa interpretación en particular considera las funciones de la raíz en un sentido muy estricto (proveer agua y nutrientes). No considera que la interacción raíz-ambiente, pueda afectar el crecimiento del conjunto de la planta vía una alteración del balance hormonal.

En términos de parte aérea/raíz en peso, las anuales tienen una baja relación durante la germinación y el establecimiento, que aumenta progresivamente durante la estación de crecimiento. Anderson-Taylor y Marshall, citados por Keppler (1991), encontraron que la relación parte aérea/raíz en plantas de trigo pasó de 3.33 a la semana de emergido hasta 10 a las 11 semanas. Barraclough, citado por Keppler (1991), encontró una relación de 1.43 durante el macollaje y de 8.33 y 11.11 en antesis, en año soleado y nublado respectivamente.

Aunque las raíces son genéticamente controladas, las condiciones edáficas influyen en su crecimiento (Klepper, 1987 citada por Salisbury y Ross, 1992). Muchas plantas invierten sólo el 20-50% de su peso total en raíces; en algunos casos (especialmente cuando están estresadas por déficit de nutrientes del suelo), puede llegar a invertir el 90%. Cuando los suelos están secos algunas especies invierten relativamente más biomasa en raíces y por eso la relación parte aérea/raíz baja con respecto a cuando el suelo es húmedo (Salisbury y Ross, 1992). El nitrógeno estimula el crecimiento de la parte aérea aumentando dicha relación (Brower et al., citado por Klepper, 1991).

La síntesis de citoquininas se vincula a la regulación del desarrollo de la parte aérea en respuesta al ambiente (Itai and Birbaum, 1991). Por tanto, es esperable que actúe en la regulación de la relación parte aérea/raíz.

Según Lambers, citado por Keppler (1991), la homeostasis entre raíz y parte aérea es muy marcada, pero poco se sabe sobre los mecanismos involucrados. La continua recirculación de aminoácidos y de ciertos cationes como Magnesio y Potasio en el floema

desde la parte aérea y en el xilema desde la raíz, pueden ser parte del control de la relación parte aérea/raíz (Cooper, Jeschke, citados por Klepper, 1991).

Cuando por alguna razón hay una menor exploración radical, los tallos quedan más cortos. Carmi y Hauer (1981), plantearon un posible mecanismo hormonal del que participarían giberelinas y citoquininas.

2.3. CARACTERÍSTICAS DE UN SUELO COMPACTADO.

El proceso de compactación de un suelo genera cambios en algunas de sus propiedades. Entre ellas se podrían mencionar mayor resistencia mecánica, menor aereación y conductividad hidráulica, cambios en el potencial hídrico, mayor tortuosidad en el camino de difusión de iones, cambios en la difusión térmica y capacidad calórica (Carrasco, 1989; Russell y Goss, 1974). Muchas de estas variables interactúan entre sí.

El crecimiento de la planta es afectado por estos cambios. En este apartado se describirán brevemente la resistencia mecánica a la penetración, la aereación y la movilidad de los nutrientes.

2.3.1. Resistencia mecánica.

La compactación de un suelo, se refleja en la porosidad y en la matriz del mismo. Las raíces crecen a través del sistema poroso del suelo dislocando parcialmente las partículas sólidas del mismo. Por tanto, la resistencia mecánica a la penetración de las raíces, está afectada por el tamaño de los poros y la rigidez de la matriz (Carrasco, 1989).

Hamblin (1985) resume información de varios autores respecto del tamaño, distribución y significado de los poros del suelo. Por ejemplo, los de tamaño entre 0.5 y 3.5 mm serían generados por lombrices (Barley citado por Hamblin, 1985), entre 0.3 y 10 mm crecerían raíces de cereales y dicotiledóneas, entre 0.1 y 1 mm las raíces seminales de cereales (Nye y Tinker, Russell, citados por Hamblin, 1985; Hamblin, 1985).

Cuando un suelo es compactado, los poros más afectados son los de diámetro mayor a 0.1 mm (Russell y Goss, 1974), limitando entonces el crecimiento de las raíces.

Raíces de tomate con ápices de 0.3 mm de diámetro, penetraron una matriz con poros entre 0.2 y 0.5 mm, pero fueron incapaces de hacerlo entre 0.15 y 0.2 mm (Wiersum, citado por Barley y Greacen, 1967).

Aubertin y Kardos (1965a), encontraron que las raíces de maíz no crecieron en una matriz rígida de poros de 0.138 mm de diámetro y que aún a 0.412 mm, hubo alguna

reducción en el crecimiento. Estos efectos desaparecieron en una matriz flexible, independientemente del diámetro de los poros.

En las condiciones naturales de un suelo, el crecimiento de las raíces genera cierto grado de desplazamiento de las partículas sólidas (Aubertin y Kardos, 1965a). Por tanto, la flexibilidad de la matriz constituye el factor más importante en determinar la resistencia mecánica (Carrasco, 1989). Barley y Greacen (1967) también reconocieron la importancia de la compresibilidad del suelo, poniendo énfasis en la necesidad de conocer los mecanismos de crecimiento de la raíz.

El factor flexibilidad (compresibilidad) está afectado por las fuerzas de unión y de fricción dentro de la matriz y por el tamaño de las partículas. Las primeras están afectadas por la unión suelo-agua, agua-agua y cementación interpartícula, y las segundas por la orientación de las partículas, grado de compactación, rugosidad de la superficie, cantidad de suelo por encima y contenido de agua (Bennie, 1991).

Dexter (1987) planteó que la tasa de crecimiento de la raíz depende entre otras cosas, del potencial osmótico de las células de la raíz, del potencial hídrico del suelo y de la resistencia mecánica del mismo.

Tomando algunos datos promedio de otros autores para su modelo de crecimiento radical y haciendo variar en forma independiente el nivel hídrico del suelo (potencial hídrico) y la resistencia a la penetración, Dexter (1987) demostró que a medida que el suelo tiene menos agua, la raíz es capaz de vencer una resistencia a la penetración cada vez menor.

Pero el nivel hídrico del suelo y la resistencia a la penetración no son variables independientes. Como plantea Taylor, citado por Carrasco (1989), cualquier suelo puede presentar problemas de penetrabilidad cuando está seco y un suelo compactado, mejora su penetrabilidad al aumentar el contenido de humedad.

En síntesis, cuando la humedad del suelo baja, el mismo se vuelve más duro y la raíz puede ejercer menos presión.

Consecuencia de la pérdida de porosidad, disminuye la fracción de suelo por la que se da el crecimiento radicular, obligando a la raíz a deformar una mayor porción de suelo. A su vez, esta menor porosidad hace que disminuya el lugar en el que se puede deformar la matriz para dar paso a la raíz (Carrasco, 1989). Un aumento en la porosidad permitiría crecer a la raíz con niveles hídricos por debajo de los planteados por Dexter (1987), porque aumentaría la proporción de camino en el que no hay que vencer la resistencia a la penetración del suelo.

Es en ese sentido que ha sido planteado que después de varios años en siembra directa, las restricciones a la extensión de la raíz se minimizan o desaparecen, aunque la densidad aparente del suelo permanezca elevada (Cannel et al., citado por Russell y Goss, 1974). Esto se debería al desarrollo de un sistema poroso continuo en el suelo. Por ejemplo, Elkins et al.

citados por Unger (1994), encontraron que las raíces de *Paspalum notatum* Flüggé cv. Pensacola, penetraron un suelo en que el algodón no logró crecer. Sin embargo, este último fue capaz de crecer en ese suelo, después que el *Paspalum notatum* hubo crecido en él.

La cantidad y continuidad del sistema poroso del suelo, se analizará con mayor detalle en el siguiente apartado, enfatizando su importancia en la oxigenación de la raíz.

2.3.2. Oxígeno.

El funcionamiento de la raíz exige un adecuado suministro de oxígeno. A un nivel de porosidad dado, el contenido de aire de un suelo está en relación inversa con el contenido de agua. La densidad aparente (DAP) y el tamaño de los agregados *per se*, tienen escaso efecto en la difusión de gases a través del suelo. Su influencia radica en los cambios provocados en las propiedades hídricas del mismo (Grable y Siemer, 1968). Como la disminución en el espacio poroso producto de la compactación se da principalmente en los macroporos, la falta de oxígeno, es un problema facilitado por esa condición del suelo.

Russell (1977), citado por Carrasco (1989), señala que el consumo de oxígeno de la planta sumado al de los microorganismos del suelo pueden agotar en un día el contenido de oxígeno de un suelo con un 20% de espacio poroso ocupado por aire.

El suministro de oxígeno a la raíz y a los microorganismos del suelo, no depende exclusivamente de la capacidad del suelo de almacenar aire sino también de la tasa de difusión de oxígeno. Por tanto, interesa no solo la cantidad sino la continuidad del sistema poroso (Carrasco, 1989).

Un suelo arcillo limoso con 6.8% de materia orgánica, debe tener entre un 10-12% de espacio poroso ocupado por aire, para que la tasa de difusión de oxígeno sea mayor que cero (Grable y Siemer, 1968).

La importancia de la continuidad de los macroporos, también aumenta el interés en la actividad de la mesofauna del suelo como lombrices (Bowen, Ehlers et al., Logdson y Allmaras, citados por Unger, 1994), grillotopos, etc.

Aún en suelos bien aereados, la existencia de micrositios anaeróbicos es mayor de lo esperado. En el centro de algunos agregados, la concentración de oxígeno es cero, aún cuando su superficie esté circundada por una atmósfera con 21% de oxígeno (Stolzy et al., 1981).

En conclusión, en el mediano y largo plazo del funcionamiento de un sistema de siembra directa, el sistema poroso que se genera por la actividad de las raíces y la mesofauna del suelo, eliminaría las restricciones a la aereación del suelo. Sin embargo, es un problema real durante los primeros años del sistema, en especial en invierno, cuando los suelos están con frecuencia con un nivel hídrico por encima de capacidad de campo. Martino (1994),

encontró que la tasa de difusión de oxígeno a 10 cm de profundidad en un suelo en el primer año en siembra directa, tres días después de una lluvia, fue de $0.13 \text{ ug O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$, valor que está por debajo del crítico de 0.2 (Kramer, 1974; Martino, 1994).

2.3.3. Disponibilidad y movilidad de los nutrientes y agua.

En un suelo sin laborear y con el rastrojo en superficie, es esperable encontrar mayor nivel de humedad debido a menores pérdidas por evaporación y a una mayor infiltración del agua de lluvia.

El suelo se encontraría saturado con mayor frecuencia, lo que podría disminuir la mineralización de materia orgánica y por tanto, la disponibilidad de nutrientes (ej. nitrógeno y fósforo). Inclusive, De Willigen y Van Noordwijk (1987), sugieren que podría aumentar la denitrificación.

Un suelo húmedo desde la superficie, favorece las pérdidas de solutos por lixiviación consecuencia de una lluvia, debido al flujo del agua a través de los macroporos (Thomas et al., 1973). La más rápida infiltración observada en suelos sin laborear (Ehlers, citado por Russell y Goss, 1974), ha sido atribuida por estos últimos a la existencia de un sistema continuo de poros. Atwell (1990), opinó que la intercepción de nutrientes móviles por las raíces, puede verse disminuido por la lixiviación en suelos con alta conductividad hidráulica.

Sin embargo, cuando un suelo se compacta perdiendo estructura, se interrumpen o se rompen los poros de diámetro mayor a 0.05 mm, disminuyendo el crecimiento de las raíces y la movilidad del agua (Hamblin, 1985). Se deduce que es posible que disminuya la movilidad de nutrientes por flujo masal y que aumente la tortuosidad en el camino de difusión de los iones, enlenteciendo o dificultando la llegada de los mismos a la superficie de la raíz.

2.4. EFECTO DE LA COMPACTACIÓN EN LA FISIOLOGÍA DE LA PLANTA.

El crecimiento en condiciones de compactación se expresa en una sintomatología que se podría resumir en reducción del crecimiento de la raíz (largo, volumen, peso) (Aubertin y Kardos, 1965a,b), mayor ramificación, engrosamiento y densidad radical (Oussible et al., 1992; Russel y Goss, 1974), esclerificación de tejido cortical y vascular (Prihar et al., 1971), menor altura de planta (Carrasco, 1989) y menor relación PAVR (Ernst et al., 1992).

Algunos de estos síntomas coinciden (o se confunden) con los generados por anegamiento (detención del alargamiento del tallo y engrosamiento celular); otros son exclusivos de la falta de oxígeno (epinastia en las hojas, manchas cloróticas en hojas inferiores y emisión de raíces adventicias por encima del nivel del agua, en el tallo) (Bradford y Yang, 1981).

Existen síntomas contrarios, como la disminución de la porosidad de la raíz por resistencia a la penetración (Schumacher y Smucker, 1981) y aumento de la misma por anoxia (Kawase, 1981).

En este apartado se analizan los efectos de la compactación y anoxia asociada, en la fisiología de la planta. Se enfatiza la capacidad de absorción de nutrientes del sistema radical y posibles cambios en el balance hormonal que expliquen tanto el crecimiento radicular como el aéreo y sus interrelaciones.

2.4.1. Anatomía de raíz.

2.4.1.1. Efecto de la resistencia mecánica en la anatomía radical.

Las raíces que crecen en horizontes compactados, son más gruesas y de mayor densidad (Oussible et al., 1992; Ernst et al., 1992) y disminuyen el espacio poroso interno (Schumacher y Smucker, 1981).

El cambio de grosor se explica por un aumento del diámetro del cilindro central y la corteza (Wilson y Robards, 1977). Las células corticales quedan más cortas y más anchas. Atwell (1990a), determinó que la sección transversal de estas células fue de 5030 um^2 en un horizonte compactado y de 2550 um^2 en uno descompactado. El largo fue de 89 y 258 um en tanto que el volumen celular fue de 4.5 y $6.6 \times 10^5 \text{ um}^3$ para compactado y descompactado, respectivamente.

Sin embargo, la variación en ancho celular tiene un patrón complejo. Atwell (1990a), indica que las células de la corteza externa tienen más respuesta a la resistencia mecánica que las de la corteza interna.

El incremento en diámetro de corteza y cilindro central en cebada (Wilson and Robards, 1977), ha sido interpretado como un aumento conjunto de la superficie de raíz por unidad de largo y el área de conducción. Sin embargo, en raíces de algodón, el diámetro de los vasos secundarios de xilema se reducen a la mitad debido a la presión lateral y las células del floema son dañadas porque la división celular continúa después que se alcanzó el diámetro máximo de raíz (Mathers, 1967).

Prihar et al. (1971), encontraron una esclerificación del tejido vascular y cortical en raíces que crecieron en suelo compactado. Esto evitaría posibles deformaciones debidas a la resistencia del suelo.

El engrosamiento de la raíz tiene un significado muy importante en la mecánica de crecimiento. Misra et al. (1986a,b) demostraron que las raíces de arveja, algodón, y girasol puede ejercer más fuerza cuanto mayor sea su diámetro.

Si bien los mecanismos fisiológicos involucrados permanecen desconocidos, las causas de estas respuestas a la compactación estarían en parte explicadas por el efecto del etileno (Russel, 1981).

Kays et al. (1974), establecieron que la concentración endógena de etileno en *Vicia faba*, aumentó 6 veces en aproximadamente 10 horas, producto de la aplicación de una resistencia mecánica, pero volvió a niveles normales al eliminar la resistencia.

Esta hormona, detendría el alargamiento e induciría el engrosamiento celular (Salisbury, 1992) y explicaría la sensibilidad de la raíz a leves cambios en la resistencia mecánica del suelo (Carrasco, 1989).

No queda claro porqué disminuye la porosidad de la raíz. Tal vez este explicado por un cambio en la geometría de las células. Sin embargo, en las fotografías de raíces de maíz en condiciones de compactación y laboreo que presentan Prihar et al. (1971), se puede observar que en las segundas, las células de la corteza son de tamaño más regular y tienen un arreglo más compacto.

2.4.1.2. Efecto del nivel de oxígeno en la anatomía radical.

La anoxia generada por un anegamiento, desencadena una secuencia de eventos que llevan a la planta a mostrar síntomas típicos de la acción del etileno (Turkova, citado por Kawase, 1981).

Un suelo sin plantas aumenta la producción de etileno si se produce anegamiento (Smith y Dodwell, citados por Carrasco, 1989). Desde que este proceso es favorecido por el aumento de la temperatura, es posible que en invierno su importancia sea menor.

Si bien la anoxia inhibe el pasaje de ACC a etileno, Jackson (1994) propuso que el nivel de oxígeno de la corteza radicular en esas condiciones, aunque bajo (hipoxia), resulta suficiente para mantener el pasaje de ACC a etileno. A su vez, un medio anegado se caracteriza por su lenta difusión de gases y agua. Como consecuencia, el etileno existente queda atrapado porque el agua reduce el factor de difusión 10^4 veces (Salisbury, 1992).

Kawase (1981), indica que este etileno genera una porosidad de tipo esquizógena (aerénquima). La célula se plasmoliza, muere y la pared celular es eliminada por una mayor actividad celulasa. Este proceso es sufrido en forma programada por células blanco de la corteza interna (Jackson, 1994). Por tanto, la propia raíz densificada por la compactación del suelo, tendría que revertir esa condición para permitir la oxigenación del tejido.

Por otra parte, las raíces hipóxicas aumentan la producción de ACC. Este es transportado vía xilema a la parte aérea donde es transformado en etileno, generando síntomas como epinastia, clorosis y senescencia (Bradford y Yang, 1981; Jackson, 1994).

Queda planteada una aparente contradicción en la acción del etileno. Si el estímulo externo es un aumento en la resistencia a la penetración, el tejido disminuye su porosidad. La anoxia en cambio, aumenta la porosidad de la raíz. Su resolución exigiría un conocimiento más profundo del desarrollo de ambos procesos y del rol del etileno. Sin embargo, no sería esperable la ocurrencia conjunta de ambos procesos.

En un suelo compactado, es claro que domina el efecto de la resistencia mecánica a la penetración, porque son esos los síntomas más evidentes que presenta la raíz. Como se mencionó anteriormente, el suelo ofrece mayor resistencia cuando esta seco. En esa situación, no habría problemas de aireación pero la raíz se densificaría (disminución de la porosidad del tejido y del tamaño celular).

La saturación hídrica del suelo producto de una lluvia, favorece la ocurrencia de hipoxia. La raíz enfrenta en ese caso, una menor resistencia a la penetración pero un aporte restringido de oxígeno, tanto externo como por difusión interna, debido a que la formación de aerénquima no es instantánea y el tejido radical estaba densificado. Por tanto, la raíz estaría en pésimas condiciones para enfrentar la anoxia. Como se verá posteriormente, esto limita la capacidad de crecer y de absorber nutrientes de la raíz.

Este efecto sería más grave en estadios tempranos de crecimiento debido a que, como demuestran Luxmoore y Stolzy (1969), las raíces adventicias de maíz y arroz tienen mayor porosidad que las seminales, lo que significa que la porosidad del sistema radical aumenta con el tiempo debido al crecimiento de las nodales.

2.4.2. Extensión del sistema radical.

2.4.2.1. Resistencia mecánica y exploración radical.

Desde la óptica de la absorción de nutrientes, el lograr un sistema radical bien desarrollado contribuye a estabilizar los rendimientos. Esto se debe a que cuando la concentración de nutrientes en el suelo es alta, no afecta el rendimiento pero cuando es baja se vuelve un factor de gran importancia en la posibilidad de captarlos (de Willigen y van Noordwijk, 1987). Del mismo modo, permite una mayor eficiencia en la utilización de fertilizantes.

La raíz para crecer debe vencer la resistencia mecánica ofrecida por el suelo y por esa razón, tiende a desarrollarse en la parte del mismo que no está compactada. En ese sentido, Carrasco (1989), señala que el efecto del laboreo es aumentar la frecuencia de zonas de suelo descompactadas.

Fischer et al. (1994), encontraron que en siembra directa, la exploración radical fue menor y más lenta que en una situación de laboreo convencional. Este efecto se agravó en condiciones de falta de humedad y pobre continuidad de poros en el suelo.

La menor exploración radical va a estar explicada en cierta medida por una disminución en el largo de las raíces. Como fue explicado anteriormente, esta disminución, respondería a una menor elongación celular más que a una menor división celular.

La longitud de la raíz y la tasa de elongación axial están inversamente relacionados con la resistencia a la penetración, en tanto que la tasa de extensión radial esta directamente relacionado con ésta (Bennie, 1991). Para Atwell (1990a), esto se refleja claramente en la forma de las células de la corteza (véase Prihar et al., 1971).

Concordando con esto, Oussible et al. (1992), encontró que el largo de raíz (cm/cm^3 de suelo) se vió disminuído en un horizonte compactado al aumentar la resistencia mecánica. Sin embargo, no varió el peso total de las mismas (raíces más gruesas y más densas).

Ernst (1992), no encontró diferencias en largo de raíz (cm cm^3 de suelo) a los 6 y 28 días de crecimiento de cebada pero si a los 43 días, entre 6-12 cm de profundidad. Tanto raíces seminales como adventicias tuvieron un mayor peso por centímetro de raíz.

Si bien el crecimiento axial se ve restringido, aumenta la ramificación de raíces (Castillo et al., 1982). Si la raíz se curva por efecto de una restricción mecánica, se desarrolla una raíz lateral en el lado convexo de la curva (Russel y Goss, 1974). Asociado a esto, cuando el diámetro de los poros es intermedio entre el de las raíces primarias y laterales (157 μm), hay una proliferación de estas últimas (que nacen muy cerca del ápice) y un acortamiento de las primeras. Las laterales, pasan a constituir una fracción importante del sistema radical (Russel y Goss, 1974).

Por tanto, en un suelo con adecuado suministro de agua y nutrientes, la mayor ramificación podría compensar la menor longitud y no causar necesariamente una reducción del rendimiento (Russel y Goss, 1974).

La existencia de horizontes compactados modifica el patrón de distribución de raíces en el perfil del suelo. Un horizonte compactado a 10 cm de profundidad, provocó una mayor ramificación de raíces en el horizonte inmediatamente superior (Oussible et al., 1992). Es decir que por mayor resistencia a la penetración y/o por menor contenido de oxígeno, la existencia de un horizonte compactado modifica sustancialmente la forma en que el sistema radical explora el suelo.

El engrosamiento lateral de las raíces citado anteriormente, comprime el suelo que le circunda y consecuentemente, impediría el desarrollo normal de raíces laterales (Dexter, citado por Bennie, 1991).

Según Tardieu (1988), las raíces exploran un volumen de suelo "desde arriba", siendo de menor importancia la exploración lateral. Siendo así, la capacidad compensatoria de las raíces de proliferar en las zonas del suelo con menor resistencia a la penetración (Russell,

1981), se vería limitada por la geometría que adquiere esta variable en un volumen dado de suelo. No se encontró una cuantificación de este efecto, a fin de ponderar su importancia real.

Se podría concluir que la exploración del suelo en condiciones de compactación es menor porque las raíces son más cortas. Si bien hay un efecto compensatorio por mayor ramificación, esta también se encuentra limitada por las características físicas del suelo. Inclusive, existirían sitios del suelo inaccesibles para el sistema radical. Esta exploración no sólo es menor sino que es más lenta.

Resulta difícil si no imposible, separar el efecto de la resistencia mecánica de la falta de oxígeno. Como se señaló anteriormente, el efecto de la resistencia a la penetración se hace patente en la anatomía de la raíz, pero es muy posible que la exploración de ciertos lugares del suelo se vea limitada por un efecto conjunto de la resistencia y la anoxia.

El conjunto de elementos expuestos permitiría plantear que la concentración óptima de nutrientes en un suelo compactado sería mayor que en uno descompactado.

Esto no significa que la fertilización por sí sola permita superar las limitantes impuestas por un suelo compactado, porque éstas también se deberían a la anoxia (De Willigen y van 't Noordwijk, 1987), a la vez que a factores que serán analizados más adelante (ej. balance hormonal de la planta) y posiblemente a factores menos estudiados como relaciones ecológicas en la rizósfera, desarrollo de patógenos, acumulación de metabolitos tóxicos, etc. (Smucker, 1984).

2.4.2.2. Resistencia mecánica y el proceso de crecimiento.

Dexter (1987), elaboró un trabajo en el que planteó que la tasa de extensión radical estaría determinada por un coeficiente de extensibilidad de la pared celular ($\text{mm seg}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), por el potencial osmótico de las células de la raíz, por el potencial hídrico del suelo y por la resistencia mecánica del mismo.

Se desprende de este planteo que la capacidad de la raíz de ejercer presión sobre la matriz del suelo estará condicionada en parte por la turgencia de sus células.

En acuerdo con lo antedicho, la presión de turgencia en la zona de expansión de la raíz es mayor en un suelo compactado (0.73 MPa) que en uno descompactado (0.52 MPa) (Atwell y Newsome, citados por Atwell, 1990b). Sin embargo, este autor, trabajando en el centímetro terminal de raíz, no encuentra soluto al que pueda atribuírsele efecto osmótico, aunque la concentración de glúcidos totales fue mayor en ápices de raíz creciendo en condiciones de compactación, hecho atribuído a la menor tasa de expansión volumétrica de las células de la misma.

Por otra parte, según Gill, citado por Carrasco (1989), la eficiencia del proceso de crecimiento disminuye en condiciones de compactación. La respiración por unidad de peso fresco de raíz aumenta, sin embargo la misma crece menos.

Pero, como determinaron Schumacher y Smucker (1981), si bien aumenta la respiración por unidad de peso fresco, esta permanece constante por unidad de peso seco, lo que implica que la raíz tiene menos agua (citoplasma más denso). Más que una ineficiencia en el proceso, el crecimiento en esas condiciones genera un tejido de características diferentes. Aún así, los mismos autores sugirieron que la eficiencia en el uso de los fotoasimilados puede ser alterada por la exudación de compuestos orgánicos por parte de la raíz que crece en esas condiciones. Smucker (1985), resumió de varios autores que las pérdidas por respiración y exudación de la raíz oscilarían entre 5 y 45%.

Accesoriamente, la exudación de compuestos orgánicos aumentaría la respiración de la flora microbiana adyacente, pudiendo consumir entre 10 y 40% del oxígeno total respirado (Schumacher y Smucker, 1981). Cabe señalar que estos autores trabajaron en un "suelo" (sustrato) artificial de bolillas de vidrio.

Atwell (1990c), con una metodología diferente, midió la respiración en diferentes secciones de la raíz. El resultado fue que en condiciones de compactación (comparado con un suelo descompactado), la respiración fue menor por unidad de peso fresco en el centímetro apical de raíz, fue muy similar en los 4 cm siguientes y fue mayor por encima de los 5 cm terminales.

También calculó que el ápice de una raíz seminal de trigo creciendo, requiere para crecimiento y respiración $0.385 \text{ mg día}^{-1}$ de materia seca en un suelo compactado y $0.536 \text{ mg día}^{-1}$ en un suelo descompactado. Consideró despreciables las pérdidas por exudación e inexistente la retraslocación desde las raíces.

El consumo estrictamente en respiración por día del ápice, fue el triple en el suelo descompactado (0.064 vs. $0.021 \text{ mg día}^{-1}$). Sin embargo, los requerimientos de materia seca por centímetro de nueva raíz fueron 0.642 mg en compactado y 0.301 mg en descompactado mientras que el consumo en respiración por centímetro fue muy similar, 0.032 mg en compactado y 0.036 mg en descompactado (en base a Atwell, 1990c).

En síntesis, generar el mismo largo radical en el suelo compactado que en el descompactado, tiene un costo energético mayor debido a que el primero requiere más materia seca por cm de nueva raíz.

Sin embargo, no requirió de más sustrato para respiración. Suponiendo que la deposición de materia seca tiene la misma eficiencia en ambas raíces, el ápice de la que crece en suelo descompactado destinaría una mayor proporción de la energía generada por respiración a otros procesos.

Una posibilidad que no manejó el autor es que la menor respiración se deba a un menor aporte de oxígeno a la raíz, que obliga a una menor actividad metabólica. Los datos suministrados en ese trabajo no permiten concluir al respecto.

Según los resultados expuestos, si bien se puede describir la mecánica del crecimiento, la base fisiológica del mismo es poco conocida. Inclusive, es pobre el conocimiento sobre procesos metabólicos básicos en condiciones de compactación, en especial respecto de la resistencia mecánica y su interacción con la falta de oxígeno.

Es evidente que la generación de superficie radical es menos económica en condiciones de compactación porque se hace en base a raíces más gruesas. Pero poco más se puede aportar a esta conclusión.

La falta de trabajos o de resultados concretos en el tema, está explicado por las dificultades metodológicas que implica el trabajo in situ con raíces. Actualmente, se está asignando importancia creciente a la interacción con otros factores como estreses bióticos, adaptaciones metabólicas, etc. (Fischer, 1994; Smucker, 1984).

2.4.2.3. Oxígeno y exploración radical.

La fuerza que las raíces puedan ejercer depende en cierta medida de la concentración de oxígeno del medio circundante. Concentraciones menores al 5% no permiten crecer a la raíz, aún con una baja restricción mecánica (Barley, 1962).

Schumacher y Smucker (1981), usando el modelo de Lemon (1962), calcularon la concentración de oxígeno necesaria en la superficie de la raíz para que la concentración en el centro de la misma sea cero. Consecuencia de ser más gruesas y con mayor demanda de oxígeno por unidad de peso fresco, este valor es mayor para raíces creciendo en un medio con poros de 0.15 mm (compactado) que en uno de 0.45 mm (sin compactar), siendo un 43 y 24% del valor natural de oxígeno de la solución del suelo, respectivamente. Estos cálculos no incluyeron el efecto de la porosidad interna, lo que podría magnificar las diferencias.

Esto significa que la menor disponibilidad de oxígeno producto de una menor difusión, menor porosidad y mayor consumo microbiano en las proximidades de la raíz, aunado a un mayor consumo por unidad de peso fresco de raíz, facilita la generación de deficiencias locales de este gas. Esto impediría a la raíz disponer de la energía necesaria para crecer.

2.4.3. Tasa de absorción.

La absorción de nutrientes es un proceso que requiere energía. Esa energía es provista por la actividad mitocondrial en las células de la raíz. De ahí que la falta de oxígeno afecte directamente la capacidad de absorber nutrientes.

Según Drew y Saker, citados por de Willigen y van Noordwijk (1987), cambios en la morfología de la raíz tendrían poco efecto en la tasa de absorción ya que con un 20% de la corteza intacta, la absorción era normal. El sitio crítico para la absorción estaría a nivel de la endodermis y por tanto la integridad del tejido por fuera tendría una importancia menor.

Por otra parte, el crecimiento compensatorio de raíces en algunas zonas del suelo, genera en esos lugares una mayor absorción de agua y iones, y una mayor respiración. El efecto combinado de estos factores resulta en un mayor consumo de oxígeno por catión (+23%) y por anión (+7%) absorbido (Schumacher and Smucker, citados por Smucker, 1985). No se especifica porqué se produce este fenómeno.

Esto significa que la capacidad compensatoria del sistema radicular podría estar limitada por el suministro de oxígeno a los sitios con crecimiento compensatorio.

Según Atwell (1990b), no hay información acerca del transporte de nutrientes a través de raíces impedidas mecánicamente.

2.4.4. Crecimiento y desarrollo de la parte aérea.

2.4.4.1. Efecto de la compactación en el crecimiento aéreo.

La respuesta a la resistencia mecánica puede ser muy temprana en la ontogenia de la planta. Masle y Passioura (1987) detectaron efectos en el crecimiento de la primera hoja de trigo a los 2 días post emergencia, cuando no había alcanzado el 20 % de su longitud final.

Carrasco (1989), reportó una disminución en la altura de girasol por efecto de la compactación del suelo (139.7 vs. 149.4 cm en compactado y descompactado respectivamente). La correlación altura de planta y resistencia mecánica a 15 cm de profundidad fue negativa. Sin embargo, al corregir los datos de altura por covarianza con resistencia a la penetración, el análisis de varianza siguió marcando efectos significativos de los tratamientos, indicando que operaron otros factores además de la resistencia a la penetración (Carrasco, 1989). El autor no intentó una explicación de cual(es) pudo ser esa variable pero se especula que pudo haber anaerobiosis u otros factores menos estudiados, como los que citan otros autores ya mencionados. Tampoco sugirió un mecanismo a través del cual se afectó la altura.

En experimentos conducidos en condiciones de siembra directa, Ernst et al. (1992), encontraron un menor rendimiento de cebada por disminución del número de espigas y de los granos por espiga, comparado con un laboreo convencional. Esto se asoció a un lento crecimiento aéreo en los primeros 43 días post emergencia (DPE) del cultivo, pero mayor inversión en biomasa radicular, determinado una relación parte aérea/raíz de 2.11 en siembra directa y 7.07 en siembra convencional.

Oussible et al. (1992), generando en forma artificial un horizonte compactado entre 0.1 y 0.2 m (resistencia a la penetración 1.96 vs 1.56 MPa, porosidad con aire 18 vs 29%, compactado y testigo respectivamente), encontraron una reducción en el número de espigas (205 vs. 236 espigas m⁻²), producto de un menor macollaje, en especial en la fase inicial del mismo. Este resultado fue atribuido por los autores a una falta de nitrógeno, inducida por una menor movilidad del nitrato por flujo masal en el suelo.

También Atwell (1990b), sugirió que parte del menor crecimiento en suelos compactados se debe a problemas en la nutrición nitrogenada. Este autor encontró una menor concentración de aminoácidos y nitrato en los últimos 5 cm de raíz en condiciones de compactación. A los 47 días post-siembra, la concentración de nitrógeno en la parte aérea en compactado fue 3.37% y en descompactado 3.93% (Atwell, 1990a).

En ensayos realizados con una metodología similar, Oussible et al. (1993), verificaron la menor producción de tallos a macollaje y menor número final de espigas, sin haber diferencias en la sobrevivencia de tallos. Esto resultó en una menor producción de biomasa, pero se mantuvieron los índices de cosecha total y de cosecha de nitrógeno. El porcentaje de nitrógeno en planta fue el mismo para compactado y descompactado durante todo el ciclo del cultivo, en tres ensayos.

Como fue discutido anteriormente, la dinámica de los nutrientes es diferente en un suelo compactado, pudiendo generar deficiencia de alguno de ellos como ser nitrógeno o fósforo. Sin embargo, los resultados presentados permiten concluir que la compactación impone una limitación al macollaje que es independiente del nivel nutricional de la planta y que por tanto no se levanta con mayor fertilización.

En concordancia con esto, el menor crecimiento descrito por Masle y Passioura (1987), no se debió a problemas nutricionales, porque al momento que se detectaron los primeros síntomas, la nutrición dependía de las reservas de la semilla. Además, el porcentaje de nitrógeno de las plántulas (2-3 hojas) fue de 5.7%.

Masle y Passioura (1987), no encontraron correlación entre la concentración de glucosa y fructosa en parte aérea con la resistencia a la penetración, argumentando que los fotoasimilados no fueron limitantes al crecimiento. De forma similar, Atwell (1990b), encontró en parte aérea, una mayor concentración de azúcares solubles totales (expresado como unidades glucosa) en condiciones de compactación que en un suelo normalmente laboreado (205 vs. 169 $\mu\text{mol/g}$ de peso fresco).

Masle y Passioura (1987), concluyeron que la raíz controla el crecimiento de la parte aérea vía la producción de hormonas, descartando en base a sus resultados, que hubiese un menor suministro de agua o nutrientes, o una excesiva demanda de carbohidratos por las raíces, o que el efecto derive de anaerobiosis en el suelo (la aereación fue controlada en este trabajo).

Esta conclusión de Masle y Passioura de un posible control hormonal del crecimiento aéreo, resulta consistente con lo discutido para altura de planta y macollaje, y es coherente también con la opinión de Fischer et al. (1994), de que las restricciones que la siembra directa impone al crecimiento radicular afectan a la parte aérea.

Plantas con menor macollaje, tenían mayor número de bacterias inhibidoras del crecimiento en sus raíces (Chan et al., 1987). Este puede ser uno de los estreses bióticos a los que se refieren Fischer et al. (1994), cuando describen el ambiente en el que crecen las plantas en siembra directa.

2.4.4.2. Efecto de la compactación en el desarrollo.

Trabajando con suelos compactados artificialmente, Masle y Passioura (1987) establecieron que en un rango de resistencia a la penetración de 1.5 a 5.4 MPa, el crecimiento aéreo disminuyó más que el radical en los primeros 22 DPE. Esta disminución se verificó en el peso seco y área foliar por planta, explicado este último por una menor tasa de expansión foliar ya que el filocón aumentó con la resistencia mecánica (4.9 y 7.6 días a 1.5 y 5.4 MPa).

Atwell (1990a) reportó que en trigo no hubo efecto de la compactación en el número de hojas, pero se dilató la aparición de los macollos. Por ejemplo, a los 60 días post siembra, un 46% de las plantas en suelo compactado presentaban el macollo t3, en tanto en el descompactado lo hacían el 78% de las plantas.

Estos efectos en la fenología de la planta tienen importancia desde un punto de vista tecnológico porque, como se desarrolla en otro apartado, la siembra directa en las condiciones de R.O.U. está asociada a menor temperatura de los primeros cm de suelo, hecho que también afectaría el desarrollo de las plantas, en especial de los cereales en los primeros estadios.

2.4.5. Balance hormonal.

El estímulo ambiental que significa la resistencia a la penetración y la anoxia, es advertido por la planta, la que posiblemente lo traduce en cambios en el balance de los diferentes grupos hormonales.

Estos cambios pueden explicar algunas de las respuestas a estas variables en lugares lejanos a donde se da el estímulo, o modificar la respuesta a otra variable, sea interna o ambiental.

Se han discutido síntomas muy notorios del crecimiento en compactación que aún no han sido explicados. El descenso en la altura de planta, la mayor ramificación de raíces y el menor macollaje, son algunos de ellos. El engrosamiento radical fue discutido anteriormente.

La mayor ramificación de las raíces y el menor macollaje en suelos compactados, requeriría teóricamente el mismo balance hormonal: aumentar la relación auxinas/citoquininas.

Ese balance puede lograrse por dos vías no excluyentes. La primera, sería aumentar la síntesis de auxinas a nivel aéreo (no se encontraron citas bibliográficas que lo avalen) o disminuir su utilización y/o destrucción (Leopold, citado por Carrasco). La segunda sería disminuir el nivel de citoquininas, y por lo tanto, se impone analizar el efecto de la compactación en los principales sitios de síntesis o en el transporte de esta hormona.

El tejido apical de la raíz, incluida la coña, se encuentra particularmente sujeta a las distorsiones ocasionadas por las fuerzas mecánicas (Russel y Goss, 1974).

Como señaló Mathers (1967), la división celular continúa aún cuando la raíz no aumente su longitud por acción de la resistencia mecánica. Este trabajo fue realizado en algodón y el meristema al que se refiere el autor es el cambial y no el apical.

Aún así, el hecho de que la división celular continúe es importante desde el punto de vista de la actividad metabólica del ápice meristemático, porque es ahí donde se sintetizan las citoquininas (Carrasco, 1989). Más aún, el hecho de que proliferen las raíces laterales (Russel y Goss, 1974) implica que se mantengan cierto número de ápices en actividad. Por tanto, desde ese punto de vista, el nivel de esta hormona no se vería mayormente alterado a causa de la resistencia mecánica (Carrasco, 1989).

Sin embargo, si bien la respiración por unidad de peso fresco de todo el sistema radical puede ser mayor en el suelo compactado (Atwell, 1990c; Schumacher y Smucker, 1981), en el ápice la respiración es mayor en el suelo descompactado (Atwell, 1990c), hecho que cuestiona la mencionada actividad metabólica del ápice.

No se dispone entonces de información suficiente para describir qué es lo que sucedería con el nivel de citoquininas en esa situación.

Como se analizó anteriormente, si bien no se citan síntomas típicos de anegamiento para plantas en suelo compactado, el balance hormonal que explica el crecimiento en esas condiciones aporta elementos para comprender el crecimiento en suelos compactados.

Burrows y Carr, citados por Carrasco (1989), indican que la citoquinina aplicada en forma exógena revierte los procesos de proteólisis y pérdida de clorofila, sugiriendo que esta hormona sea la que explique parte de los síntomas de la anoxia.

Además, el etileno reduce el transporte de giberelinas y citoquininas al tallo (Salisbury, 1992), lo que contribuiría a aumentar esa relación y a explicar también la menor altura de planta.

Respecto a las auxinas, cuando hay anegamiento habría una mayor concentración de auxinas en la base del tallo producto de una menor degradación oxidativa a nivel de las raíces (Phillips, citado por Carrasco, 1989) y a una disminución del transporte polar basípeto en condiciones de anaerobiosis (Leopold, citado por Carrasco 1989).

Se concluye entonces, que si bien no hay evidencias determinantes respecto de la relación auxinas/citoquininas, tampoco hay pruebas que contradigan el planteo realizado.

Como se señaló anteriormente, el ACC es transportado a la parte aérea en corto plazo de tiempo cuando se generan condiciones de anegamiento (Bradford y Yang, 1981), pudiendo el etileno actuar como inhibidor del crecimiento.

En condiciones de compactación, es posible que la anoxia no sea total y por tanto no se manifiestan síntomas claros de anegamiento. Pero, pequeños aumentos en el nivel de ACC ayudarían a explicar el menor crecimiento de la parte aérea.

En ese sentido, también ha sido probado que durante la anoxia radicular aumenta la concentración de ABA en las hojas. Esta hormona provoca el cierre estomático disminuyendo el intercambio gaseoso con la atmósfera y por tanto la toma de CO₂ para la realización de fotosíntesis.

Además, esta hormona tendría efectos opuestos a nivel radicular (promotor) y aéreo (inhibidor). Este hecho ha servido de soporte para explicar la lógica de sobrevivencia en condiciones de estrés hídrico (menor crecimiento aéreo y mayor exploración radicular) (Zeevaart y Creelman, 1988).

En condiciones de compactación la exploración radical se ve restringida. Un aumento en la concentración de ABA actuaría modificando el patrón de crecimiento de la planta, favoreciendo el crecimiento radical pero inhibiendo el aéreo. Esta hormona disminuiría el crecimiento por inhibición del aflojamiento de la pared celular, afectando el proceso de elongación celular (Kutschera, 1986).

En síntesis, sea por el balance auxinas/citoquininas, por la falta de giberelinas y citoquininas (Carmi y Heuer (1981), o por efectos inhibitorios del etileno y/o ABA, es posible que el balance hormonal esté aportando explicaciones en el crecimiento de la planta en condiciones de compactación.

2.5. EFECTO DE LA TEMPERATURA DEL SUELO EN LA FISIOLÓGÍA DE LA PLANTA.

Al tratar el tema temperatura del suelo los distintos investigadores hacen referencia a temperaturas distintas: del suelo, radicular y meristemática. A pesar de que algunos autores consideran que varían en importancia, las tres están ligadas y unas influyen sobre las otras. La temperatura del suelo influye en la temperatura radicular y en la meristemática, ya que el

meristemo se encuentra a nivel del suelo en los primeros estadios de desarrollo de la gramíneas. Por su parte, la temperatura radicular afecta a la meristemática en plantas transpirando, debido al agua absorbida que circula por la planta (Watts, 1971).

Los efectos producidos por las bajas temperaturas en el crecimiento y desarrollo de la planta, parecen estar más identificados que los mecanismos fisiológicos involucrados. Sobre este aspecto existen muchas hipótesis pero no datos experimentales que las confirmen.

2.5.1. Crecimiento y desarrollo de la parte aérea.

La temperatura del suelo afecta todos los aspectos del desarrollo vegetativo temprano de gramíneas: la emergencia de plántulas y la iniciación, aparición y número final de hojas y macollos (Ong, 1983).

Hay (1977), Aston y Fischer (1986) también afirmaron que la temperatura del suelo es el factor principal en determinar el crecimiento temprano en trigo. Aston y Fischer (1986), encontraron que en trigo al estado 4.5 hojas, las plantas crecidas en laboreo convencional tenían mayor peso seco de parte aérea que las de siembra directa. Los autores atribuyen estos resultados a las diferencias en temperatura de suelo. Las mediciones mostraron que la siembra directa con rastrojo en superficie, experimentó una menor temperatura por debajo de 1 cm de profundidad.

Sharratt (1991), trabajando en cebada, determinó al estado de espigazón un mayor número de tallos y altura de plantas al pasar de una temperatura radicular de 5 a 10 y 15 °C.

También Boatwright et al. (1976) encontraron que la altura de las plantas aumentó al incrementar la temperatura del suelo. Durante el período comprendido entre los 7 y 18 días post emergencia, las plantas crecieron 4.4, 8.8, 12.7, 14.3 cm a 11, 14, 19 y 22 °C respectivamente.

Para casi todos los estadios de desarrollo de plantas de cebada, los mayores pesos secos de tallos ocurrieron a 15.5 °C de temperatura del suelo, respecto a 9 y 22 °C (Power et al., 1967). Temperaturas de suelo (0-3 cm de profundidad) por debajo de 19 °C disminuyeron el peso seco de los tallos y el largo de las hojas para igual edad calendario (Boatwright et al., 1976).

Todos estos parámetros demuestran un menor crecimiento de la planta a temperaturas por debajo de la óptima.

En el trabajo presentado por Power et al. (1970), se observó una menor tasa de crecimiento a lo largo del ciclo, a una temperatura del suelo de 9 °C respecto de 15.5 y 22 °C. Estas diferencias en tasa se hicieron mayores si se observan para una misma edad calendario y disminuyeron al comparar a igual estado de desarrollo. Aunque las diferencias decrecieron,

éstas aún persistieron lo que indicaría que además del retraso en el desarrollo, hubo un menor crecimiento.

Según Power et al. (1970), en experimentos en los cuales se comparan plantas de igual edad calendario, los efectos de la temperatura del suelo en el crecimiento de la planta y la nutrición son confundidos con efectos en la madurez fisiológica y morfológica (desarrollo). Plantas creciendo a 9 °C de temperatura de suelo llegaron a espigazón a los 65 días post siembra mientras que a 15.5 y 22 °C, las plantas alcanzaron dicho estado a los 50 días post siembra (modificado de Power et al., 1970).

Sharrat (1991) concluyó que el desarrollo y crecimiento de la cebada es similar a temperaturas radicales de 10 y 15 °C y disminuye a 5 °C.

En síntesis, a bajas temperaturas radicales se observa un enlentecimiento en el desarrollo de la planta y un menor crecimiento de la misma.

Una posible forma de incidencia de la temperatura de suelo en la performance del tallo es la presentada por Bowen (1991), quien sostiene que el meristemo apical del tallo, provocaría modificaciones en el balance de sustancias de crecimiento y afectaría la absorción de agua y nutrientes.

También Keppler (1991), establece que la baja temperatura del suelo baja la traslocación de carbohidratos desde la parte aérea a la raíz; los mecanismos de absorción son más lentos, y se modifica la concentración y composición del fluido xilemático (hormonas y otras sustancias orgánicas) (Atkin et al., citados por Keppler, 1991).

Brouwer, citado por Kramer (1974) atribuye la disminución del crecimiento a bajas temperaturas radicales, a la tensión hídrica causada por la menor absorción de agua.

Otra razón del lento crecimiento es una menor tasa de elongación foliar que se traduce en hojas más cortas y por lo tanto en menor área foliar.

2.5.1.1. Tasa de elongación foliar.

Beauchamp y Lathwell; Kleinendorst y Brouwer citados por Watts, (1971), han indicado que la temperatura del meristemo apical del tallo es más importante que la temperatura de la raíz en determinar la tasa de elongación de la hoja.

Hay y Tunnicliffe, citados por Aston (1987) encontraron que la tasa de elongación de la hoja en trigo estuvo linealmente relacionada con la acumulación de temperatura a una profundidad de suelo de 5 cm.

A los trece días de crecimiento, plantas a temperatura del suelo de 8 a 12 °C, no habían desarrollado la segunda hoja mientras que plantas a 19 y 26 °C de temperatura de suelo ya presentaban 10 cm de crecimiento en la misma (Boatwright et al., 1976).

Al aumentar la temperatura del meristemo apical de maíz, Watts (1971) observó una duplicación en la tasa de elongación de la hoja cada 10 °C de aumento entre 5 a 30 °C.

En plantas transpirando, la temperatura de la zona radicular afectó la tasa de elongación de la hoja ya que la circulación de agua fría en la planta disminuyó la temperatura del meristemo apical (Watts, 1971).

Existen diferentes opiniones respecto a las posibles causas de la menor tasa de elongación a bajas temperaturas.

En el trabajo realizado por Watts (1971) en maíz, se varió la temperatura radicular y la meristemática. Al disminuirlas, la tasa de elongación de la hoja disminuía en los tres minutos siguientes y volvía a un valor constante a los 15 minutos. El autor sostiene que la respuesta a cambios en temperatura radicular y meristemática fue demasiado rápida como para ser atribuida a cambios en los patrones de absorción de nutrientes o en la distribución de hormonas de crecimiento y señala que sí coincide con la restricción en la absorción de agua encontrada por Kuiper, citado por Watts (1971).

Aston (1987) encuentra que la extensión de la hoja está relacionada con la concentración de carbohidratos solubles en agua en la parte aérea. A menor temperatura del suelo aumenta la concentración de carbohidratos y disminuye la tasa de extensión de las hojas.

Azcon-Bieto (1983) concluye que la baja traslocación y cambios en los niveles hormonales pueden ser causa de la baja tasa de extensión foliar a bajas temperaturas radicales.

2.5.2. Crecimiento y desarrollo de la raíz.

2.5.2.1. Crecimiento Radical.

El crecimiento del sistema radicular está condicionado por la temperatura del suelo. En términos generales, el mínimo de temperatura para que la raíz crezca está alrededor de los 5 °C y la máxima a 35-40 °C, con un óptimo de 25 °C (Bowen, 1991).

Mason et al., citados por Wraith y Ferguson (1994), notaron que la progresión de la raíz de soja en el crecimiento a campo seguía aproximadamente el avance de la isoterma de 15-17 °C. Bland, citado por Wraith y Ferguson (1994), encontró una asociación similar entre máxima profundidad de progresión del sistema radicular e isotermas de temperatura, durante parte del crecimiento de algodón y soja.

Entz et al., citado por Wraith y Ferguson (1994), reportaron que en preantesis, las raíces de trigo primaveral e invernal estuvieron confinadas a una región de temperaturas mayores a 15 °C.

En el caso de suelos con temperaturas subóptimas y que no presenten isothermas favorables al crecimiento radicular, sería esperable una menor exploración radicular que disminuiría la captación de nutrientes.

2.5.2.1.1. Largo radical.

Mackay y Barber (1984), encontraron que con una temperatura aérea de 25 °C, plantas de maíz tuvieron por lo menos el doble de largo de raíces a una temperatura de suelo de 25 °C que a una de 18 °C. Además, absorbieron un 60% más de fósforo a la mayor temperatura del suelo.

Abbas Al-Ani y Hay (1983), encontraron que el largo radicular de la cebada se incrementó al aumentar la temperatura de 5 a 25 °C. La magnitud del incremento estuvo relacionada con el medio en el cual crecían las mismas.

El largo radicular puede ser un mejor indicador de los efectos de la temperatura de suelo que el peso de raíces. Esto es porque las grandes diferencias que se dan entre longitud de raíces y peso radical a distintas temperaturas de suelo ocurren como resultado de mayor desarrollo de raíces laterales a las temperaturas óptimas (con un alta relación largo/peso radical debido a los pequeños diámetros en los órdenes sucesivos de las raíces laterales) (Bowen, 1991).

Sharrat (1991), también indicó que el peso radical no es afectado por la temperatura, pero sí la densidad radical. Esta última aumentaría al elevarse la temperatura.

2.5.2.1.2. Producción de raíces primarias.

La producción de los ejes primarios en cereales es afectada por la temperatura (Gregory, citado por Bowen, 1991).

Al mismo tiempo está relacionada con el crecimiento del tallo y la ontogenia de la planta. Ambos procesos están ampliamente controlados por el meristemo apical, el cual está usualmente a nivel del suelo (por lo tanto, a similar temperatura), por lo menos en estadios tempranos del crecimiento (Bowen, 1991).

Gregory (citado por Bowen, 1991) señaló que la producción de ejes radiculares primarios a los 16 DPE fue 2, 5 y 8 para las temperaturas radiculares de 19, 25 y 35 °C respectivamente.

2.5.2.1.3. Producción de raíces laterales.

Al aumentar la temperatura, se incrementa el número de raíces laterales (Gregory, 1986).

Gregory (1986) sugirió que el mayor efecto en la iniciación de raíces laterales es por asimilación o suministro de hormonas desde el meristemo hacia las raíces. También sostuvo que como las raíces laterales surgen de los primordios diferenciados del periciclo, puede esperarse un efecto directo de la temperatura del suelo en la iniciación de dichas raíces.

Por otra parte, encontró buenas relaciones entre la producción de raíces laterales y temperatura del meristemo apical del tallo y sugirió que el mayor efecto en la iniciación de raíces laterales fue por asimilación o suministro de hormonas hacia las raíces.

Las auxinas influyen en la formación de raíces laterales (Torrey, 1950), y son producidas por división activa de las células. Este hecho podría explicar los efectos de la temperatura en la morfología.

No es simple una explicación de la producción diferencial de raíces laterales; entre las posibles causas Bowen (1991) cita: temperatura del suelo, asimilación/suministro de hormonas y grado de dominancia apical de las raíces a distintas temperaturas.

2.5.2.2. Morfología radicular.

La temperatura afecta la morfología de la raíz, la cual se vuelve más fina y menos ramificada al aumentar el frío (Ketellapper, citado por Nielsen y Humphries, 1966), posiblemente por la acción de sustancias de crecimiento.

Temperaturas bajas también afectan la anatomía y diferenciación de la raíz (Kramer, 1974). Como ejemplo, en la raíz de poroto, el alargamiento se ve limitado y las raíces se diferencian hasta el ápice. Las paredes de las células endodérmicas y de las que forman superficies externas de las raíces se suberifican fuertemente y se vuelven menos permeables al agua (Kramer, 1974).

Es común que la suberización de las raíces ocurra muy cerca del ápice radicular cuando éstas crecen a bajas temperaturas (Bowen, 1991).

El diámetro radical también es afectado por la temperatura, relacionándose directamente con la temperatura del suelo (Bowen, 1991). Clarkson y Warner, citados por Bowen (1991) encontraron que los ejes nodales nuevos de raigrás (*Lolium perenne*) fueron 40 y 60% más delgados a 7 °C y a 13 °C que a 29 °C.

Sin embargo, Abbas Al-Ani y Hay (1983) cuestionaron la magnitud de tales diferencias entre especies de cereales estudiados (trigo, centeno, cebada y avena). Concluyen que ha sido sobreestimado y posiblemente no sea más de un 10% por debajo del rango usual.

En maíz se observó un 30% de disminución del diámetro a 16 °C comparado con 29 °C (Pahlavanian y Silk, citados por Bowen, 1991).

2.5.3. Absorción de agua y nutrientes.

2.5.3.1. Absorción de agua.

El suelo frío disminuye la absorción de agua por las plantas, con una gran variación entre especies (Bowen, 1991).

De los factores involucrados en la menor absorción, Kramer (1974) sostuvo que los principales son los que provocan efecto físico sobre la resistencia de la raíz a la entrada de agua: una viscosidad mayor del agua y menor permeabilidad de las membranas celulares. La menor permeabilidad es resultado de cambios en la estructura de la membrana celular (Kramer, 1974).

Otros factores como menor crecimiento radical, conductividad hidráulica y metabolismo de la raíz, son de importancia secundaria (Kramer, 1974).

En cuanto a la relación entre el menor crecimiento de la planta y la menor absorción de agua a bajas temperaturas, Kramer (1974) aportó que la disminución de la tasa de crecimiento es causada por menor absorción de agua.

Sin embargo, en los trabajos realizados por Power et al. (1970) se sostiene que, aunque a bajas temperaturas del suelo disminuye la tasa de uso del agua y la tasa de crecimiento, sólo ocurre una leve disminución del agua total usada. Opinan que este resultado disminuye la validez del argumento de que el menor crecimiento de la parte aérea de plantas creciendo a bajas temperaturas radicales se deba a menores cantidades de agua que entra a la planta.

2.5.3.2. Absorción de nutrientes.

La temperatura del suelo puede afectar la nutrición mineral por el cambio de concentración de nutrientes solubles en el mismo, o afectando la habilidad de la planta para absorber y usar los nutrientes (Nielsen y Humphries, 1966).

La temperatura afecta la absorción y el transporte de iones a través de la planta de forma similar porque ambos son procesos energéticos dependientes y éstos se enlentecen con el frío (Nielsen y Humphries, 1966). Sin embargo, este enlentecimiento no siempre es limitante para el crecimiento de la planta.

Clarkson et al., citado por Bowen (1991), encontraron que por debajo de 5 °C el nitrógeno es preferentemente absorbido como NH_4 . Esto significa, que la absorción de NO_3 es mucho más dependiente de la temperatura. Por debajo de 9 °C, más del 85% del N es absorbido bajo forma de NH_4 . Esta preferencia por NH_4 ha sido reportada para un rango de plantas incluyendo: trébol rojo, cebada de primavera, tomate, frutilla (Clarkson et al., Ganmore et al., citados por Bowen, 1991).

La absorción de fósforo desde el suelo es particularmente dominada por el largo de la raíz y producción de pelos absorbentes. La disminución del crecimiento radicular es la primera razón para reducir un 40% de la absorción de fosfatos en maíz a 18 °C comparado con 25 °C (Mackay y Barber, 1984).

Si una planta creciendo a bajas temperaturas de suelo, tuviera deficiencias en la absorción o traslocación de nutrientes, ésta se manifestaría a través de la concentración de nutrientes en el tejido vegetal. Boatwright et al. (1976), no observaron diferencias en la concentración de nutrientes (medidas como porcentaje del peso) en parte aérea y raíz para las distintas temperaturas de corona usadas (11-14-19-22 °C).

La traslocación de Rb marcado en trigo primaveral desde las raíces a los tallos fue tres veces mayor cuando la temperatura de la corona fue de 22 °C que cuando fue de 11 °C (Boatwright et al., 1976). Los autores concluyen que el menor crecimiento (medido en menor peso seco de parte aérea y hojas más cortas) fue debido a una menor absorción de nutrientes, hecho que no concuerda con el nivel de nutrientes en la planta.

De los datos del trabajo de Power et al. (1970) se puede concluir que los porcentajes de N y P en parte aérea y raíz son muy similares para temperaturas de suelo de 9, 15.5 y 22 °C; es decir, no existen diferencias en el estado nutricional de las plantas, y por lo tanto no se esperaría un problema de absorción o traslocación de nutrientes.

Power et al. (1970) concuerdan con que, desde que la absorción total de nutrientes no es muy afectada por la temperatura del suelo, no se debería atribuir a distintas tasas de absorción el retraso observado en el crecimiento a bajas temperaturas (9 °C). Sin embargo, los autores lo atribuyen a una menor traslocación de nutrientes desde las raíces a los tallos, aseveración que no concuerda con los porcentajes de nutrientes en planta.

Boatwright et al. (1976) señalan que la fertilización modifica pero no anula el efecto de las bajas temperaturas superficiales del suelo. La baja temperatura superficial (11 °C), disminuyó el rendimiento de trigo un 60% en el tratamiento sin fertilizar y 24% en el fertilizado (N, P y K).

2.5.4. Meristemo apical.

Como se menciona en los ítems anteriores, varios autores atribuyen al meristemo apical del tallo, el efecto de la baja temperatura del suelo en el desarrollo y crecimiento de las plantas (Ong, 1983; Watts, 1971; Bowen, 1991; Gregory, 1986).

Entre los efectos provocados por la baja temperatura del meristemo apical se citan: menor tasa de elongación de la hoja (Watts, 1971), menor cantidad de ejes radiculares primarios y menor producción de raíces laterales (Gregory, citado por Bowen, 1991).

El meristemo influiría en la planta por medio de sustancias de crecimiento (Bowen, 1991). Otra posibilidad, es que influya a través del enlentecimiento de la división celular provocado por las bajas temperaturas, con el consecuente retraso en el desarrollo de la planta.

2.5.5. Balance hormonal.

Cuando los autores señalan al meristemo como responsable de la respuesta a la baja temperatura del suelo, opinan que lo hace a través de cambios en el balance hormonal. Sin embargo, no se presentan datos que permitan afirmarlo.

Como la baja temperatura del suelo provoca un menor crecimiento aéreo, los cambios esperados en el balance hormonal implicarían un aumento en el nivel de inhibidores y/o un descenso en el de promotores del crecimiento.

El nivel de citoquininas en el exudado de xilema de plantas creciendo en un suelo a 8 °C, fue un 0.5% del nivel encontrado a 28 °C; las giberelinas fueron 0.03% y el ácido abscísico fue el 116% (Atkin, 1973 citado por Bowen, 1991).

Bowen (1991), sostiene que la hipótesis de que las sustancias de crecimiento son responsables del menor crecimiento inicial de la planta a bajas temperaturas, no explica completamente este hecho.

2.5.6. Relación parte aérea-raíz.

El crecimiento del tallo y de la raíz están usualmente correlacionados positivamente, pero la relación P/R puede variar considerablemente con cambios en las condiciones ambientales y nutricionales (Nielsen y Humphries, 1966).

La relación P/R en cebada disminuye al pasar de temperaturas de suelo de 5 °C a 15 °C y 25 °C. Esto significa un menor sistema radicular a bajas temperaturas (Abbas Al-Ani y Hay, 1983). Aldous y Kaufman (1979), sostienen que las bajas temperaturas disminuyen la relación parte aérea/raíz. Cooper, citado por Bowen, (1991) indica que la respuesta más común es una baja relación parte aérea/raíz, tanto a bajas como a altas temperaturas.

3. MATERIALES Y METODOS.

3.1. MATERIAL EXPERIMENTAL.

El ensayo fue realizado en la Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni (EEMAC) de la Facultad de Agronomía, en el período Agosto-Octubre de 1994.

La especie utilizada fue cebada (*Hordeum vulgare* L.) variedad Stirling, siendo la fecha de siembra el 21 de Agosto.

Las condiciones del ensayo fueron semicontroladas. Para cubrir los objetivos planteados en este trabajo, se aisló el régimen térmico en siembra directa de las propiedades físico-químicas del suelo. Por esa razón, los tratamientos consistieron en combinaciones de:

- dos manejos de suelo (condición del suelo), siembra directa (SD) y laboreo convencional (LC);
- dos regímenes térmicos de suelo, que simulaban las oscilaciones diarias de temperatura en un suelo con cobertura en superficie (en nuestro caso se refiere a la situación de un suelo bajo siembra directa sin retiro del rastrojo, T1) y un suelo sin cobertura (suelo bajo laboreo convencional, T2);
- dos niveles de nitrógeno: sin y con agregado exógeno del mismo (N1 y N2 respectivamente).

Para obtener los manejos de suelos deseados, se tomaron 58 cilindros de suelo de una chacra laboreada convencionalmente durante el otoño-invierno 1994 (LC), que había tenido cuatro cultivos (2 años) posteriores a una pradera vieja (más de 10 años), y 58 cilindros del mismo suelo pero que había tenido cuatro cultivos en siembra directa sobre la pradera (SD). Dichos cilindros se obtuvieron enterrando en forma vertical tubos de PVC de 7.5 cm de diámetro por 55 cm de altura, que fueron retirados con el perfil de suelo dentro de los mismos. El suelo correspondió a un Brunosol eútrico típico de la Unidad San Manuel (sobre la formación Fray Bentos).

Para lograr las variaciones de temperatura, se utilizaron dos cajones de madera de 1.0 m de largo, 0.5 m de ancho y 0.7 m de altura, en los cuales se colocaron en forma regular los tubos con suelo (29 de cada condición de suelo por cajón), rellenando el espacio entre ellos con arena.

En el cajón T1, la temperatura varió de acuerdo con las condiciones ambientales. El cajón que simuló T2 se cubrió con un mulch de paja seca. Los espacios entre tubos se regaron con agua entre 0 y 4 °C de temperatura y se cubrieron con trozos de hielo que ayudaban a mantener una menor temperatura. Esta operación se realizó diariamente durante el período que abarcó el ensayo, tres veces al día entre las 10 y 16 hs, de manera de disminuir la magnitud del aumento de temperatura del suelo en las horas del mediodía.

El nitrógeno se manejó de manera que uno de los tratamientos evolucionara en forma natural a partir del contenido inicial de cada suelo (N1), mientras que al otro se le agregaron 17.6 mg de nitrógeno por tubo en forma de urea disuelta en agua y fraccionado en dos momentos: 19 y 28 DPE (N2). Esto equivalió a dos fertilizaciones de 20 kg N ha⁻¹.

Fue sembrada una semilla por tubo, excepto en 32 de ellos (16 de cada condición de suelo) en los cuales se sembraron dos semillas, debido a que serían los primeros en muestrearse y una sola planta sería insuficiente para algunos análisis. El dato utilizado en los análisis fue el promedio de las dos plantas.

En los tubos con laboreo convencional la semilla se sembró a 4 cm de profundidad. En el suelo imperturbado se imitó el trabajo de los discos de la sembradora de siembra directa, haciendo un corte de 4 cm de profundidad con una navaja.

Para homogeneizar la emergencia de las plántulas, se utilizó semilla pregerminada en agua tibia durante 24 hs, seleccionándose para la siembra sólo aquellas que asomaron la radícula.

Los tubos se mantuvieron con un nivel de humedad adecuado para el crecimiento de las plantas. Los riegos se realizaban con un vaso graduado de manera que cada tubo recibiera la misma cantidad de agua.

3.2. DETERMINACIONES REALIZADAS.

Las mediciones para cuantificar los efectos de las variables en el crecimiento, desarrollo y nutrición de las plantas, se realizaron a dos niveles:

a) sobre las plantas creciendo.

- desarrollo en escala de Haun (1973), para cada tallo a intervalos de 3 días;
- número de macollos por planta a intervalos de 3 días.

b) sobre las plantas muestreadas a los 13, 23 y 36 DPE:

- peso fresco y seco de la parte aérea de cada planta (total y por tallo);
- peso fresco de raíces para cada planta;
- porcentaje de nitrógeno en parte aérea (Kjeldhal);

En el suelo fueron medidas las siguientes variables:

- nivel de N-NO₃ en los sucesivos muestreos;
- densidad aparente entre 0-15 y a más de 15 cm de profundidad de los tubos muestreados;
- seguimiento de la temperatura durante seis días para verificar que se logran las diferencias deseadas entre tratamientos.

La determinación del peso fresco se realizó inmediatamente después del muestreo de las plantas. Las mismas se cortaron incluyendo la corona como parte aérea. Se identificaron los macollos y se pesaron individualmente. Posteriormente se secaron en estufa a 60 °C durante 72 hs y fueron pesadas para la determinación del peso seco.

Para la obtención de las raíces se cortó longitudinalmente el PVC de los tubos retirando intacto el cilindro de suelo conteniendo las raíces. Estos se remojaron 24 hs en agua con NaCl para facilitar la remoción de la fracción de suelo adherida a las raíces. Estas se terminaron de limpiar bajo agua corriente y con pinzas se retiraron todos los restos de vegetales (otras raíces, rastrojo, estolones de malezas, etc.). Fueron mantenidas en frascos con agua hasta medir su peso fresco (1 h aproximadamente), el cual se determinó luego de quitarles el exceso de agua con papel absorbente. A partir del muestreo 2 (23 DPE) los tubos se separaron en dos profundidades: de 0 a 15 cm y a más de 15 cm, cortándolos transversalmente antes de retirar los cilindros de suelo del PVC.

El porcentaje de nitrógeno en parte aérea en los muestreos a los 13 y 23 DPE se determinó juntando repeticiones (plantas) de cada tratamiento ya que el peso individual era insuficiente para ser procesado. A los 36 DPE el análisis fue hecho para cada planta.

Para obtener el nivel de N-NO₃ se tomó una muestra de suelo de aproximadamente 200 g a lo largo del perfil en cada tubo y en cada sección (0 a 15 cm y a más de 15 cm). Las muestras fueron secadas en estufa (60 °C durante 72 hs) y molidas. La concentración de N-NO₃ fue determinada por la técnica del electrodo de nitratos con un equipo Orion modelo 93-07 con sulfato de cobre como floculante.

La densidad aparente se calculó pesando los tubos intactos y el PVC del mismo para obtener el peso del suelo húmedo. Además, se midió el porcentaje de humedad del suelo (con lo que se obtuvo peso del suelo seco), el largo y el área de la sección transversal del tubo. Con esta información se calcularon los g de suelo cm⁻³ en las dos profundidades consideradas.

La temperatura del suelo fue determinada con un termómetro electrónico con termocupla Fluke 52. Se realizaron cinco mediciones a 4 cm de profundidad, en seis días a lo largo del experimento, distribuidas de la siguiente manera: una a primera hora de la mañana (7.30 a 8.30 hs), dos alrededor del mediodía (10.00 a 14.00 hs), una en la tarde (16.30 a 18.30 hs) y una en la noche (20.30 a 23.30 hs). En cada medición se registraron los valores de siete tubos al azar de cada condición de suelo en cada cajón a diferente régimen térmico y ocho mediciones en la arena que circundaba los tubos en cada cajón.

El desvío estándar de las mediciones de temperatura dentro de cada cajón osciló entre ±0.2 °C en las primeras horas de la mañana y ±1.0 °C sobre el mediodía. A su vez, las distintas condiciones de suelo en cada cajón no se diferenciaron en más de 0.4 °C (rango 0.0 a 1.7 °C).

3.3. DISEÑO Y ANALISIS ESTADISTICO.

El diseño utilizado fue un factorial completo de dos regímenes térmicos de suelo (T1 y T2), dos condiciones de suelo (LC y SD) y dos niveles de nitrógeno (N1 y N2).

Las combinaciones de condiciones de suelo y nitrógeno se dispusieron totalmente al azar dentro de cada cajón de temperatura. Se supuso que esta distribución de los tubos o unidades experimentales (UE) no afectó la independencia del error experimental, ya que ambos cajones estuvieron en el mismo ambiente y poseían las mismas dimensiones. Esta separación se realizó con el criterio práctico de lograr los regímenes térmicos deseados.

Cuando se realizó el muestreo a los 13 DPE el nitrógeno no había sido aplicado y por tanto no fue una fuente de variación. Los tratamientos en ese muestreo fueron sólo 4 y el número de repeticiones fue 8 (32 tubos). A los 23 DPE fue 5 (40 tubos) y a los 36 DPE fue variable: T1LCN1 =6, T1LCN2 =5, T1SDN1 =7, T1SDN2 =5, T2LCN1 =7, T2LCN2 =4, T2SDN1 =6, T2SDN2 =4 (44 tubos).

La variable porcentaje de nitrógeno en los muestreos a los 13 y 23 DPE tuvo 2 repeticiones. Esto se debió a que, como fue explicado anteriormente, el peso era insuficiente para el procesamiento. Por esa razón, se formaron dos grupos de plantas aleatoriamente dentro de cada tratamiento. Las plantas de cada grupo fueron molidas conjuntamente para realizar el análisis de nitrógeno.

Los análisis estadísticos se realizaron con los procedimientos GLM y CORR de SAS (SAS Institute Inc., 1985).

Para los análisis, las variables que representaban proporciones (porcentajes) fueron transformadas matemáticamente (arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción) para normalizar su distribución. Otras variables que no presentaron distribución normal y tuvieron alto coeficiente de variación fueron transformadas como raíz cuadrada o logarímicamente.

El pregerminado de la semilla permitió concentrar la emergencia de las plántulas en tres días. Los efectos provocados por esta dispersión en la emergencia fueron controlados considerando a los días post-emergencia de la plántula como una covariable.

Otra covariable que se utilizó en algunos análisis de varianza fue el estado de desarrollo de las plantas en escala Haun. En los muestreos a los 13 y 23 DPE, ésta disminuyó en forma consistente el cuadrado medio del error experimental (CMEE) y el coeficiente de variación (CV). A los 36 DPE, los tratamientos tuvieron efecto significativo sobre esta variable, por lo cual cuando se usó como covariable los datos fueron interpretados a través de los análisis de varianza con la covariable y sin ella.

Los valores de correlación presentados fueron calculados sobre los residuales de las variables y corresponden a los coeficientes de correlación de Pearson.

4. RESULTADOS Y DISCUSION.

4.1. DESCRIPCION DE LOS AMBIENTES GENERADOS EN EL EXPERIMENTO.

4.1.1. Temperatura del aire y del suelo.

La temperatura del aire para el período del ensayo, se presenta como promedio de los intervalos de tiempo entre mediciones de desarrollo (Haun) y entre muestreos.

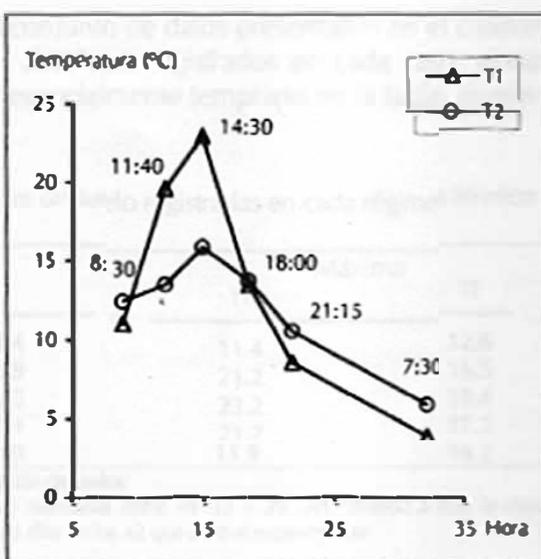
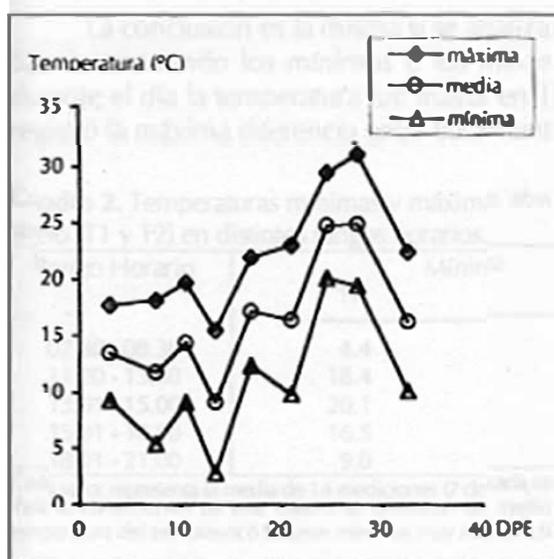


Figura 1. Temperatura del aire entre mediciones sucesivas de desarrollo (escala Haun, 1973). Cada punto corresponde al promedio de DPE y temperatura entre mediciones.

Figura 2. Temperatura del suelo a 4 cm de profundidad en un día representativo del período del ensayo (desde las 8.30 hs del 7/9 a las 7.30 hs del 8/9).

La temperatura aumentó progresivamente desde los primeros DPE a las últimas mediciones de desarrollo, registrándose valores muy elevados entre los 24 y 29 DPE. Este período tuvo temperaturas máximas por encima de los 30 °C (figura 1).

Las temperaturas medias, mínimas y máximas fueron similares para los períodos emergencia-13 DPE y 13-26 DPE (Cuadro 1). Entre 0 y 13 DPE la temperatura media osciló entre 10 y 15 °C, mientras que entre 14 y 23 DPE tuvo tendencia al ascenso, aunque las medias fueron iguales al período anterior. El tercer período tomó valores similares a los de un mes estival, con medias por encima de 20 °C (figura 1).

La evolución diaria de la temperatura del suelo (figura 2), coincidió con la encontrada para ambos tipos de manejo en las condiciones de Uruguay por Olarán y Piñeyrúa (1996), y con la medida por Aston y Fischer (1986) en Australia a la misma latitud que nuestro país.

Cuadro 1. Temperatura media, media mínima y máxima del aire para los períodos comprendidos entre los muestreos de plantas.

Período DPE	Media	Mínima °C	Máxima
0 - 13	13.5	8.7	18.2
14 - 23	14.0	8.4	19.5
24 - 36	20.6	14.6	26.5

En T2 la temperatura varió en un rango más estrecho que en T1; dicho de otra manera tuvo una amplitud térmica menor. Esto determinó que durante el día la temperatura fuera mayor en T1 que en T2, invirtiéndose esta relación en la noche (figura 2).

La conclusión es la misma si se analiza el conjunto de datos presentados en el cuadro 2. Sea considerando los mínimos o los máximos absolutos registrados en cada caso, siempre durante el día la temperatura fue mayor en T1, especialmente temprano en la tarde, donde se registró la máxima diferencia entre tratamientos.

Cuadro 2. Temperaturas mínimas y máximas absolutas de suelo registradas en cada régimen térmico de suelo (T1 y T2) en distintos rangos horarios.

Rango Horario	Mínima		°C	Máxima	
	T1	T2		T1	T2
07.30 - 08.30	4.4	6.4		11.4	12.8
11.00 - 13.00	18.4	13.9		21.2	16.5
13.01 - 15.00	20.1	16.3		23.2	18.4
15.01 - 18.00	16.5	14.9		21.7	17.3
18.01 - 21.00	9.0	10.0		13.9	14.2

Cada valor representa la media de 14 mediciones (7 de cada condición de suelo).

Para la construcción de este cuadro se omitieron las mediciones realizadas entre los 23 y 29 DPE, debido a que la elevada temperatura del aire provocó lecturas máximas muy altas en sólo tres días de los 42 que duró el experimento.

4.1.2. Densidad aparente.

Otra variable que diferencia un suelo en SD de uno en LC es la densidad aparente (DAP). Las condiciones de suelo seleccionadas tuvieron DAP distintas (cuadro 3), habiendo sido las medias entre 0 y 15 cm de 0.94 y 1.12 g cm⁻³ para LC y SD, respectivamente.

Gregory (1989), mencionó que 1.55 g cm⁻³ resultó un impedimento severo en suelos arcillo-limosos. Esto podría llevar a la conclusión de que el suelo de mayor DAP en el ensayo, no generaría problemas al crecimiento. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que además de la DAP, son importantes otras propiedades físicas de suelo como la capacidad de aereación y la resistencia a la penetración, como fue presentado en la revisión bibliográfica (Gable y Siemer, 1968; Russel y Goss, 1974).

A más de 15 cm también fueron distintas las DAP pero sus valores absolutos fueron más próximos (1.17 y 1.22 g cm⁻³ para LC y SD respectivamente). La diferencia seguramente se debió a que se laboreó por debajo de los primeros 15 cm de suelo, quizás hasta los 20 cm.

Cuadro 3. Cuadrados medios y nivel de significación de la variable densidad aparente (DAP) en dos condiciones de suelo (C), en las dos secciones en que fue dividido el perfil de suelo. El análisis fue realizado con los datos de los tubos muestreados a los 23 y 36 DPE.

Fuente de Variación	0-15 cm	+ 15 cm
C	0.6519**	0.0638**
Media	1.03	1.20
CMEE	0.0027	0.0044
C.V. (%)	5.06	5.53
n	84	84

** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.01.

4.1.3. Disponibilidad de N-NO₃ en el suelo.

La evolución del nivel de N-NO₃ en el suelo entre 0-15 cm, mostró un claro efecto de la condición del suelo y del momento de muestreo (cuadro 4 y figura 3a).

A los 13 DPE, la interacción T*C fue significativa debido a que el nivel de N-NO₃ en LC fue mayor a T1 que a T2 (105.6 y 30.2 mg kg⁻¹), mientras que en SD no fue afectado por la temperatura (12.4 y 12.9 mg kg⁻¹ a T1 y T2 respectivamente). Más allá de este resultado, en LC se estuvo en niveles considerados de suficiencia (más de 15 mg kg⁻¹), en tanto que en SD e independientemente de la temperatura del suelo, se estuvo por debajo de ese valor.

Cuadro 4. Cuadrados medios y nivel de significación de la concentración de N-NO₃ en el suelo en tres momentos (13, 23 y 36 DPE), dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N), en las dos secciones en que fue dividido el perfil de suelo.

Fuente de Variación	13 DPE (0-15 cm)	23 y 36 DPE (0-15 cm)	23 y 36 DPE (+ 15 cm)
M	-	5.421 **	4.572 **
T	0.536 **	0.000 ns	0.129 ns
C	3.268 **	5.728 **	4.258 **
N	-	0.004 ns	0.039 ns
M*T	-	0.028 ns	0.060 ns
M*C	-	0.070 ns	0.155 ns
M*N	-	0.478 ns	0.019 ns
T*C	0.606 **	0.001 ns	0.001 ns
T*N	-	0.012 ns	0.216 ns
C*N	-	0.074 ns	0.072 ns
M*T*C	-	0.160 ns	0.012 ns
M*T*N	-	0.164 ns	0.120 ns
M*C*N	-	0.037 ns	0.010 ns
T*C*N	-	0.051 ns	0.000 ns
M*T*C*N	-	0.018 ns	0.019 ns
Media	(25.6)	(10.2)	(4.7)
CMEE	0.058	0.116	0.074
GLE	27	66	67
CV (%)	17.13	33.64	40.34
n	31	83	84

Los datos a 23 y 36 DPE se analizaron conjuntamente incluyendo en el modelo la fuente de variación Momento (M). El ANOVA fue realizado sobre los log₁₀ de los niveles de N-NO₃ medidos en el suelo.

*, ** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01 respectivamente; ns = no significativo.

0 Valores entre paréntesis representan medias geométricas.

El mayor impacto en la evolución de $N-NO_3$ estuvo dado por la condición del suelo. Los cuadrados medios (CM) de la misma fueron mayores que los de las otras fuentes de variación excepto el momento de muestreo (figura 3).

En los dos primeros muestreos, LC tuvo más de 15 mg kg^{-1} de $N-NO_3$ en los primeros 15 cm. En SD siempre se estuvo por debajo de ese valor, aún en los casos en que se fertilizó con urea como fuente de nitrógeno (figura 3a). A más de 15 cm de profundidad la tendencia fue similar, con un descenso del día 23 al 36 y un nivel más bajo en SD (Figura 3b).

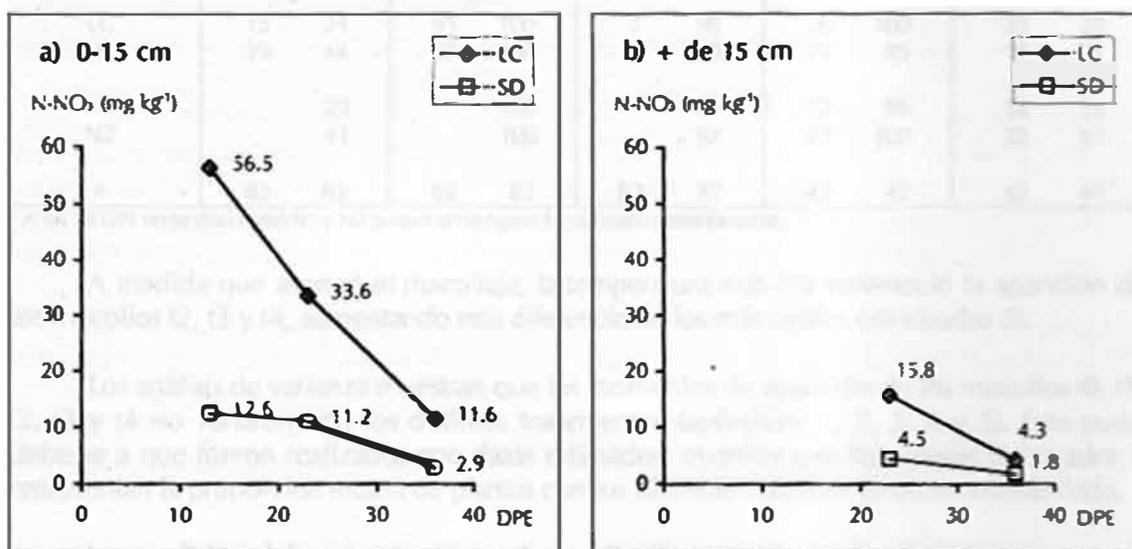


Figura 3. Evolución del nivel de $N-NO_3$ en el suelo en dos condiciones de suelo (LC y SD) y a dos profundidades: de 0-15 cm (a) y a más de 15 cm (b). Cada punto representa la media geométrica del nivel de $N-NO_3$ de 16-20 tubos.

4.1.4. Síntesis.

Las disponibilidades de $N-NO_3$, los regímenes térmicos y las DAP del experimento, coincidieron con las descripciones de campo de los suelos bajo laboreo convencional y siembra directa realizadas por otros autores (Ernst y Hoffman, 1992; Olarán y Piñeyría, 1996).

4.2. DESARROLLO.

Los resultados sobre el desarrollo se presentarán analizando en primer término los DPE a la emisión de los macollos t0, t1, t2, t3 y t4. Posteriormente se describirá el desarrollo de cada uno de estos macollos utilizando la escala Haun.

4.2.1. Secuencia de macollaje.

La proporción de plantas con t0 aumentó en T2 y SD. El 53% de las plantas T2SD tuvieron t0, mientras que en T1LC lo tuvieron un 25% (cuadro 5).

Cuadro 5. Porcentaje de plantas con macollo (t0, t1, t2, t3 o t4, para los efectos principales temperatura (T1 y T2), condición de suelo (LC y SD) y agregado o no de nitrógeno (N2 y N1), en dos mediciones sucesivas (DPE) a partir de su aparición.

Tratamiento	Macollo considerado y días post-emergencia									
	t0		t1		t2		t3		t4	
	19'	23	19	23	19	23	26	29	29	36
T1	21	31	95	100	12	95	83	100	35	61
T2	33	38	93	100	3	100	63	95	11	24
LC	15	24	95	100	7	98	76	100	33	59
SD	39	44	93	100	7	98	71	95	14	27
N1		29		100		99	72	96	16	31
N2		41		100		97	77	100	32	61
n	82	82	82	82	82	82	42	42	42	44

¹ A los 19 DPE no se discriminó N1 y N2 porque el nitrógeno fue aplicado posteriormente.

A medida que avanzó el macollaje, la temperatura más fría enlenteció la aparición de los macollos t2, t3 y t4, aumentando esta diferencia en los más tardíos (t4) (cuadro 5).

Los análisis de varianza muestran que los momentos de aparición de los macollos t0, t1, t2, t3 y t4 no variaron con los distintos tratamientos (apéndices 1, 2, 3, 4 y 5). Esto pudo deberse a que fueron realizados con datos estimados, mientras que los valores del cuadro 5 representan la proporción exacta de plantas con los distintos macollos en un momento dado.

La condición del suelo ejerció en el macollo t4 un efecto similar al de la temperatura, pero menos marcado. Las plantas en SD demoraron más en emitir el macollo t4, siendo coincidente en ese sentido con lo reportado por Atwell (1990a), respecto de la influencia de la compactación sobre el momento de aparición de los macollos.

Debido a que las plantas fueron muestreadas, no fue posible saber cuando se alcanzaría el 100% de la emergencia de los macollos t4 en cada tratamiento, si es que efectivamente hubo un atraso y no una inhibición por efectos nutricionales, dado el pobre estado nutricional que presentaron las plantas en SD (apartado 4.3.1.).

En síntesis, la menor temperatura del suelo provocó un atraso en la emisión de los macollos t2, t3 y t4 (cuadro 5), aunque los análisis de varianza no lo detectaron (apéndices 3, 4 y 5). Este retraso fue reportado por otros autores (Ong, 1983), y se explica por el efecto de la temperatura sobre los meristemas axilares que en gramíneas se encuentran a nivel del suelo en los primeros estadios de desarrollo.

Según la literatura consultada sería esperable una disminución de la proporción de plantas con t0 en ambientes menos favorables (Peterson et al, 1982). Sin embargo, los resultados indicaron un aumento de las plantas con t0 en T2SD, condiciones consideradas restrictivas para el crecimiento.

4.2.2. Desarrollo de cada tallo.

El efecto del régimen térmico fue significativo ($P < 0.05$) en seis de las nueve fechas de medición de desarrollo del tp. Los efectos se detectaron tempranamente (6 DPE), y se mantuvieron hasta los 19 DPE (cuadro 6).

Las diferencias a los 6 DPE detectadas por el análisis de varianza fueron importantes, dado el corto período de tiempo en que hizo efecto el tratamiento y la magnitud relativa al estado de desarrollo. Sin embargo, a partir de ese momento las diferencias se mantuvieron, disminuyendo progresivamente su importancia relativa al estado de desarrollo.

Con respecto a los 26 y 29 DPE, la no existencia de efectos significativos pudo deberse a la alta temperatura del aire registrada en ese período (apartado 4.1.1.), minimizando las variaciones en temperatura del suelo a nivel de los meristemos foliares (Watts, 1971) y borrando el efecto que se había detectado hasta ese momento. Pasado ese período, el control de la temperatura del suelo volvió a influir en el desarrollo del tp (cuadro 6 y figura 4).

Aunque no se realizaron pruebas para probar que las pendientes de las regresiones presentadas en la figura 4 son significativamente distintas, la relación entre ellas indicaría que la menor temperatura de suelo enlenteció levemente el desarrollo dado, que la temperatura del aire fue la misma para ambos tratamientos. El fotón a T1 y a T2 fue 80.6 y 82.6 °C día respectivamente. Estos valores están en el rango mencionado por Frank y Bauer (1995), para cebada primaveral.

La estrecha relación entre el estado de desarrollo y la suma térmica calculada con la temperatura del aire, evidenciaría que fue ésta la que determinó mayormente la tasa de desarrollo foliar. La temperatura del suelo afectó en menor grado y fue responsable de las pequeñas diferencias observadas.

Cuadro 6. Cuadrados medios ($\times 10^3$) y nivel de significación de la variable Haun del tallo principal en distintos DPE, a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).

Fuente de Variación	Días post-emergencia								
	6	9	12	15	19	23	26	29	36
T	521 **	360 **	239 **	328 **	304 *	282 ns	035 ns	273 ns	1767 **
C	017 ns	069 *	002 ns	023 ns	064 ns	007 ns	007 ns	035 ns	342 ns
N	-	-	-	-	-	445 *	326 ns	130 ns	161 ns
T°C	017 ns	020 ns	008 ns	005 ns	022 ns	190 ns	167 ns	002 ns	013 ns
T*N	-	-	-	-	-	000 ns	305 ns	094 ns	205 ns
C*N	-	-	-	-	-	418 *	116 ns	304 ns	236 ns
T°C*N	-	-	-	-	-	000 ns	043 ns	037 ns	179 ns
DPE				116 *		568 *			
Media	1.12	1.49	2.01	2.31	3.40	4.43	5.29	5.94	6.97
CMSE	011	015	012	034	053	103	149	155	190
GLE	109	110	110	77	78	73	34	34	34
CV (%)	9.48	8.18	5.44	7.96	6.81	7.25	7.28	6.64	6.27
n	113	114	114	82	82	82	42	42	42

*, ** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente; ns - no significativo.

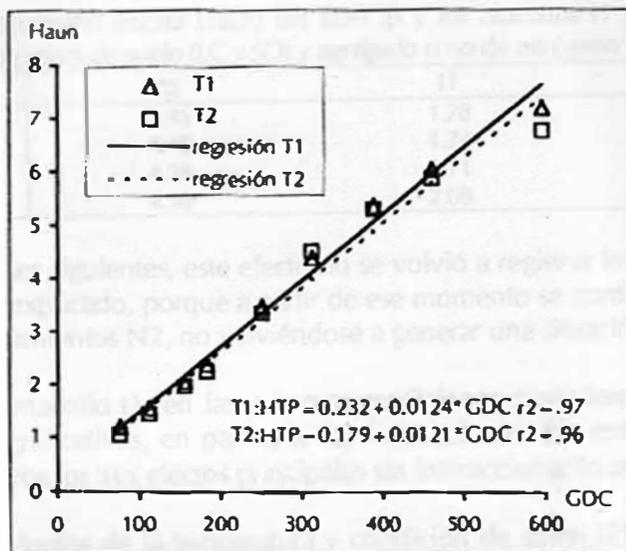


Figura 4. Evolución del estado de desarrollo del tallo principal (escala Haun) a dos regímenes térmicos de suelo (T1 y T2, régimen térmico bajo laboreo convencional y siembra directa respectivamente) según los grados día de crecimiento calculados con la temperatura del aire (temperatura base = 0 °C).

El efecto de la condición de suelo fue significativo ($P < 0.05$) a los 9 DPE. El índice de Haun para LC y SD fue 1.52 y 1.47 respectivamente y es coincidente con lo presentado por Masle y Passioura (1987), que reportaron un incremento en el filocón al aumentar la resistencia a la penetración. Debido a que, entre otros factores, el rango de variación que significó utilizar SD y LC fue más estrecho que el utilizado por estos autores, la magnitud de la diferencia en este experimento fue menor. Cabe destacar que las diferencias detectadas por el análisis de varianza no son perceptibles a nivel de planta (0.05 puntos de Haun).

La interacción C*N resultó significativa a los 23 DPE para el tallo principal y también para los macollos t1 y t2 (cuadros 6, 7, 8 y 9). Esta se debió a que hubo respuesta al nitrógeno en SD y no en LC (tp y t1) o hubo en las dos condiciones de suelo pero fue mayor en SD (t2) (cuadro 7). Se resalta que este efecto desapareció en las siguientes mediciones.

El nivel de $N-NO_3$ en el suelo laboreado fue siempre superior al de la SD. Como ha sido reportado para maíz por Uhart y Andrade (1995), el nitrógeno tiene un efecto positivo sobre la tasa de expansión foliar y consecuentemente sobre la longitud final. Por esa razón, es posible que el agregado de nitrógeno a los 19 DPE haya provocado un leve aumento en la tasa de expansión de la hoja que estaba elongándose en ese momento en las plantas en SD. Como la lectura de Haun referencia la lámina de la última hoja que está creciendo con la inmediatamente anterior, es posible que al haber aumentado la primera su tasa de expansión y haber sido medida sobre una lámina quizás más corta, la lectura de Haun fuera mayor que cuando no se agregó nitrógeno (SDN1). Aunque esta es una explicación posible para ese efecto, también se señala que el contenido de nitrógeno y el tamaño de las plantas T2SD fue mayor que el resto de los tratamientos (23 DPE) (apartado 4.3.1.).

Cuadro 7. Estado de desarrollo (escala Haun) del tallo tp y los macollos t1 y t2, 23 DPE para las combinaciones de condiciones de suelo (LC y SD) y agregado o no de nitrógeno (N1 y N2).

Tratamientos		tp	t1	t2
LC	N1	4.45	1.78	0.87
	N2	4.45	1.74	0.99
SD	N1	4.28	1.71	0.74
	N2	4.58	2.08	0.98

En las mediciones siguientes, este efecto no se volvió a registrar lo cual está de acuerdo con lo anteriormente explicado, porque a partir de ese momento se continuó con el agregado de nitrógeno a los tratamientos N2, no volviéndose a generar una situación como la descrita.

En el caso del macollo t1, en las primeras mediciones posteriores a su aparición hay numerosos efectos significativos, en particular las interacciones. Sin embargo, a los 36 DPE sólo fueron significativos los tres efectos principales sin interactuar (cuadro 8).

Los efectos conjuntos de la temperatura y condición de suelo (T*C) se manifestaron a los 19 y 23 DPE, cuando el t1 tenía aproximadamente entre 3 y 6 días de emergido y fueron exclusivos de este macollo. En ambas fechas, el tratamiento T2SD tuvo el índice de Haun mayor y el T2LC el menor, estando las plantas a T1 en posición intermedia. Por ejemplo, a los 23 DPE éstos fueron 2.09 y 1.78 respectivamente. Resultó notable que el peso del tp y del t1 tuvieran este mismo comportamiento a los 23 DPE. Por esa razón, en el apartado referido al crecimiento se profundiza el análisis de esta interacción.

A los 36 DPE fue significativa la temperatura sobre el índice de Haun de todos los tallos, la condición del suelo sobre el t1, t2 y t3, y el nitrógeno sobre el t1 (cuadros 6, 8, 9 y 10).

Esto estaría indicando que la temperatura del suelo en el rango de variación del ensayo (figura 2), fue capaz de diferenciar el desarrollo de las plantas.

Cuadro 8. Cuadrados medios y nivel de significación de la variable Haun del macollo t1 en distintos DPE a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).

Fuente de Variación	Días post-emergencia				
	19	23	26	29	36
T	0.024 ns	0.023 ns	0.065 ns	0.070 ns	0.530 *
C	0.195 *	0.330 ns	0.013 ns	0.019 ns	0.540 *
N	-	0.559 *	0.176 ns	0.363 ns	0.675 *
T*C	0.312 **	0.438 *	0.096 ns	0.012 ns	0.058 ns
T*N	-	0.132 ns	0.103 ns	0.408 ns	0.131 ns
C*N	-	0.827 *	0.000 ns	0.137 ns	0.321 ns
T*C*N	-	0.037 ns	0.027 ns	0.009 ns	0.075 ns
DPE	0.357 **	0.784 *	0.587 *		0.593 *
Media	(0.73)	1.81	2.64	3.25	4.27
CME	0.042	0.120	0.153	0.139	0.135
GLE	72	73	33	34	35
CV (%)	24.11	19.16	14.80	11.47	8.63
n	77	82	42	42	44

Para los 19 DPE el análisis se realizó sobre la raíz cuadrada de la variable.

*, ** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente, ns = no significativo.

0 cuadrado de la media de los valores de la raíz cuadrada de las lecturas de Haun.

Cuadro 9. Cuadrados medios y nivel de significación de la variable Haun del macollo t2 en distintos DPE a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).

Fuente de Variación	Días post-emergencia			
	23	26	29	36
T	0.028 ns	0.097 ns	0.280 ns	2.187 **
C	0.022 ns	0.000 ns	0.286 ns	0.503 *
N	0.195 *	0.021 ns	0.380 ns	0.374 ns
T*C	0.092 ns	0.007 ns	0.043 ns	0.012 ns
T*N	0.021 ns	0.008 ns	0.127 ns	0.216 ns
C*N	0.351 *	0.011 ns	0.074 ns	0.290 ns
T*C*N	0.022 ns	0.007 ns	0.000 ns	0.093 ns
DPE			0.504 *	
Media	(0.88)	(1.82)	2.50	3.49
CMEE	0.051	0.026	0.115	0.132
GLE	72	34	33	36
CV (%)	24.12	11.86	13.53	10.40
n	60	42	42	44

Para los 23 y 26 DPE el análisis se realizó sobre la raíz cuadrada de la variable.

*, ** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente; ns = no significativo.

0 cuadrado de la media de los valores de la raíz cuadrada de las lecturas de Haun.

Cuadro 10. Cuadrados medios y nivel de significación de la variable Haun del macollo t3 en distintos DPE a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).

Fuente de Variación	Días post-emergencia		
	26	29	36
T	0.144 ns	0.064 ns	1.735 **
C	0.079 ns	0.118 ns	0.769 *
N	0.227 ns	0.046 ns	0.377 ns
T*C	0.085 ns	0.020 ns	0.044 ns
T*N	0.015 ns	0.013 ns	0.084 ns
C*N	0.032 ns	0.030 ns	0.468 ns
T*C*N	0.009 ns	0.122 ns	0.007 ns
Media	(0.68)	(1.22)	2.32
CMEE	0.095	0.068	0.194
GLE	23	33	35
CV (%)	37.33	23.605	18.98
n	31	41	43

Para los 26 y 29 DPE el análisis se realizó sobre la raíz cuadrada de la variable.

*, ** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente; ns = no significativo.

0 cuadrado de la media de los valores de la raíz cuadrada de las lecturas de Haun.

La condición del suelo retrasó levemente el desarrollo de los macollos t1, t2 y t3, siendo coincidente con la información presentada con Masle y Passioura (1987). En el caso del t4, que no pudo ser analizado, este efecto estaría agravado por el retraso que la condición del suelo ejerció sobre su aparición.

Por otra parte, el nitrógeno incidió significativamente en la lectura de Haun del macollo t1, y aunque no fue significativo en los otros macollos, los valores medios siguieron las mismas tendencias. Similar a lo reportado por Longnecker et al. (1993), las plantas sin agregado de nitrógeno presentaron un leve enlentecimiento de la tasa de emergencia foliar.

Comparativamente y a excepción del macollo t1, el efecto de la temperatura fue mayor que el de la condición de suelo, como lo denotan los valores de los CM.

El desarrollo del macollo t0 no se vio influenciado por ninguno de los tratamientos. Debe tenerse en cuenta que el número de plantas con dicho macollo fue bajo (cuadro 5) y el desbalance entre tratamientos no permitió analizar todas las fuentes de variación.

Cuadro 11. Estado de desarrollo (escala Haun) del tallo principal y los macollos 1, 2 y 3, en dos regímenes térmicos y condiciones de suelo y a dos niveles de nitrógeno, 36 días post emergencia.

Tratamientos	tallo principal	macollo 1	macollo 2	macollo 3
Régimen térmico T1	7.19 **	4.40 *	3.73 **	2.52 **
Régimen térmico T2	6.76	4.17	3.27	2.11
Laboreo conv.	7.07	4.40 *	3.61 *	2.45 *
Siembra directa	6.88	4.17	3.39	2.18
sin nitrógeno	6.91	4.16 *	3.41	2.22
con nitrógeno	7.04	4.41	3.59	2.41

*,** Indican que las diferencias fueron significativas en el análisis de varianza con un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente.

4.2.3. Síntesis de desarrollo.

En respuesta a la baja temperatura del suelo hubo un retraso en el desarrollo del t₀ hasta los 19 DPE, reapareciendo a los 36 DPE y manifestándose a su vez en los macollos t₁, t₂ y t₃, cuando tenían promedialmente 19, 16 y 11 días de emergidos, respectivamente. Fortin y Pierce (1990) encontraron efectos similares en el crecimiento temprano de maíz.

A su vez, la temperatura retrasó la emisión de los macollos t₂ y t₃ (cuadro 5). Se podría proponer que la temperatura afectó a los tallos más tardíos atrasando levemente su aparición y también su desarrollo posterior.

Si bien la escasa magnitud de estas diferencias contrasta con lo citado en la bibliografía, esta estaría justificada por las variaciones de temperatura que implicaron los tratamientos utilizados. En los trabajos de otros autores, distintas temperaturas eran mantenidas constantes en un rango de 5 a 30 °C cada 5 °C aproximadamente. Coincidiendo con lo expresado por Abbas Al-Ani y Hay (1983), en el campo las temperaturas fluctúan y por lo tanto se consideró acertado comparar regímenes donde las diferencias dependieron del momento del día (figura 2).

La condición de suelo provocó cambios pequeños en el desarrollo de las plantas y participó en algunas interacciones con el nitrógeno. A los 36 DPE, las plantas en LC presentaron un mayor desarrollo que en SD, lo cual se detectó significativamente en los macollos. Como fue explicado, también retrasó la aparición del macollo t₄.

Si consideramos conjuntamente el efecto de la temperatura y la condición de suelo en los tallos analizados, al no haber interacción y actuar en consecuencia en forma aditiva, encontramos que el tratamiento que representó la situación de la SD (T2SDN1) tuvo el menor desarrollo y el que representó al LC (T1LCN1) tuvo el mayor, cualquiera haya sido el tallo considerado (cuadro 12).

Cuadro 12. Estado de desarrollo (escala Haun) del tallo principal y los macollos 1, 2 y 3, en las combinaciones de dos regímenes térmicos, dos condiciones de suelo y a dos niveles de nitrógeno, a los 36 DPE.

Tratamiento	tallo principal	macollo 1	macollo 2	macollo 3
T1LCN1	7.32	4.53	3.87	2.67
T1LCN2	7.28	4.58	3.84	2.58
T1SDN1	7.07	4.13	3.54	2.27
T1SDN2	7.08	4.36	3.66	2.56
T2LCN1	6.84	4.20	3.33	2.26
T2LCN2	6.83	4.30	3.40	2.30
T2SDN1	6.40	3.78	2.88	1.68
T2SDN2	6.97	4.40	3.48	2.20

El agregado de nitrógeno a T2SD tuvo una media de Haun mayor que sin agregado, igualándose a los valores de T2LC con y sin nitrógeno, en todos los tallos. A su vez, dentro de T1 el agregado de nitrógeno no modificó los valores dentro de cada condición de suelo. Las diferencias entre LC y SD fueron pequeñas comparadas con las generadas por el régimen térmico.

Por último, es importante señalar que el desarrollo ha sido medido utilizando sólo la escala Haun, sin registrar la evolución del ápice de cada planta, lo que pudo haber arrojado resultados diferentes.

4.3. NUTRICION NITROGENADA Y CRECIMIENTO.

Para los análisis de varianza de las variables de crecimiento y nutrición nitrogenada se ha utilizado como covariable el estado de desarrollo de las plantas (escala Haun). En algunos análisis esta variable no funcionó estrictamente como una covariable ya que el estado de desarrollo estuvo afectado por los tratamientos. En esos casos, la interpretación de los resultados estuvo sujeta a esos efectos y fue complementada con los análisis de varianza sin la covariable.

4.3.1. Estado nutricional y nitrógeno en parte aérea.

A los 13 DPE (Haun promedio 2.2) no hubo diferencias entre tratamientos para las variables porcentaje (PN) y miligramos (MGN) de nitrógeno en parte aérea. El nivel nutricional promedio fue de 5.47 %, valor próximo a los 5.7 y 6.0 % reportados por Masle y Passioura (1987) y Frank et al. (1989) respectivamente, para trigo primaveral con Haun cercano a 3. A medida que las plantas crecieron se detectaron diferencias significativas en esta variable.

Como muestra el cuadro 13, a los 23 DPE (Haun promedio 4.5) la temperatura y la condición del suelo afectaron el estado nutricional de las plantas. Las plantas a T1 tuvieron un estado nutricional mejor que a T2 (5.80 y 5.52%). A su vez, dentro de cada temperatura, las plantas en LC tuvieron mayor PN que en SD. Se destaca que en T2, el estado nutricional en LC fue similar al de T1SD (figura 5).

Cuadro 13. Cuadrados medios ($\times 10^3$) y nivel de significación del porcentaje de nitrógeno en planta en tres momentos (13, 23 y 36 DPE), a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).

Fuente de Variación	13 DPE	23 DPE	36 DPE
T	0.358 ns	15.502 *	471.397 **
C	0.716 ns	21.988 *	942.198 **
N	-	7.816 ns	60.328 *
T*C	0.127 ns	0.386 ns	115.927 **
T*N	-	0.098 ns	2.231 ns
C*N	-	1.326 ns	124.643 **
T*C*N	-	2.206 ns	12.942 ns
HTP	-	-	277.994 **
Media (%)	(5.47)	(5.66)	(3.75)
CMEE	0.557	2.638	11.894
GLE	4	8	33
CV (%)	1.00	2.14	5.60
n	8	16	42

El ANOVA fue realizado sobre el arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción de nitrógeno en planta.

*, ** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente; ns = no significativo.

() Valores entre paréntesis representan la transformación de la media de los valores de arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción de nitrógeno en planta, de manera de expresar la media como porcentaje de nitrógeno en planta.

Cuadro 14. Cuadrados medios y nivel de significación del contenido de nitrógeno en parte aérea por planta en tres momentos (13, 23 y 36 DPE), a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).

Fuente de Variación	13 DPE	23 DPE	36 DPE
T	0.006 ns	14.625 *	43.630 ns
C	0.000 ns	1.874 ns	506.110 **
N	-	10.582 *	58.998 ns
T*C	0.000 ns	3.502 ns	278.254 **
T*N	-	0.388 ns	55.072 ns
C*N	-	38.804 **	22.780 ns
T*C*N	-	2.585 ns	181.546 *
HTP	0.022 *	-	1128.531 **
Media	1.82	8.08	27.27
CMEE	0.002	1.643	31.203
GLE	3	8	33
CV (%)	2.64	15.86	20.48
n	8	16	42

*, ** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente; ns = no significativo.

Se interpreta que hasta este estado de desarrollo (23 DPE), hubo un efecto aditivo de la temperatura y la condición del suelo que determinó que las plantas con peor estado nutricional fueran las T2SD (5.37%). En ese tratamiento, el agregado de nitrógeno 4 días antes, elevó promedialmente el PN de 5.14 a 5.60%, sin detectarse efectos significativos (cuadro 13 y figura 5b).

El efecto de la temperatura estuvo explicado por una mayor absorción de nitrógeno en T1 (cuadro 15), ya que tanto los análisis de varianza de MGN y peso de planta en este muestreo, indicaron valores más altos en T1. Por lo tanto, en ese régimen térmico las plantas no sólo fueron de mayor peso sino que el nitrógeno absorbido fue suficiente para determinar un mejor estado nutricional (cuadro 15).

Cuadro 15. Medias del porcentaje de nitrógeno (PN), contenido de nitrógeno (MGN) y peso seco (PS) de parte aérea, de los regímenes térmicos T1 y T2 y de las condiciones de suelo LC y SD, a los 23 DPE.

Tratamiento	PN	MGN	PS
	%	mg	
T1	5.80 a	9.04 a	159 a
T2	5.52 b	7.13 b	122 b
LC	5.83 a	7.74	130 b
SD	5.49 b	8.43	151a

Letras distintas entre T1 y T2 y entre LC y SD, indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

En cuanto a la condición de suelo, el mejor estado nutricional logrado en LC con respecto a SD se debe que se mantuvo la absorción de nitrógeno (diferencia no significativa entre los valores) y el peso de planta fue menor (cuadro 15).

El análisis de varianza del contenido de nitrógeno a los 23 DPE, marcó efecto significativo (además de la temperatura), del N y de la interacción C*N (cuadro 14).

La interacción C*N se explicó por la diferencia en la respuesta que generó el nitrógeno en SD y en LC (8.49, 7.00, 6.06 y 10.80 mg de nitrógeno para LCN1, LCN2, SDN1 y SDN2 respectivamente). Sin embargo, este contenido diferencial no se reflejó en el estado nutricional de los tratamientos, aunque estuvo asociado al comportamiento del peso seco de planta en los mismos (137, 124, 140 y 162 mg de parte aérea por planta para LCN1, LCN2, SDN1 y SDN2 respectivamente, probabilidad de la interacción 0.13).

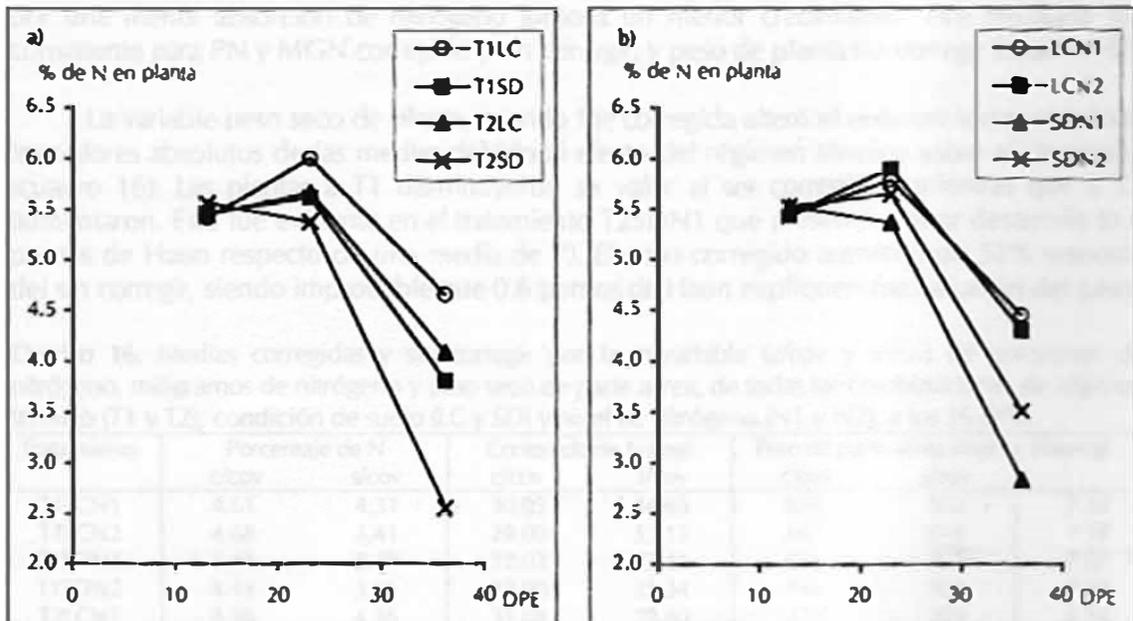


Figura 5. Evolución del porcentaje de nitrógeno en planta en combinaciones de regímenes térmicos (T1 y T2) y condiciones de suelo (LC y SD) (a) y condiciones de suelo y niveles de nitrógeno (N1 y N2) (b).

A los 36 DPE, tanto para el análisis de la variable PN como para MGN, se utilizó el Haun del tallo principal como covariable, sabiendo que el mismo había sido afectado por el régimen térmico. Por esa razón, en la discusión de los resultados se presentan las medias corregidas y sin corregir por la covariable, lo que permite evaluar descriptivamente el efecto directo del tratamiento sobre la variable o el efecto indirecto a través de la covariable. Los ANOVA sin covariable se presentan en los apéndices 6 y 7.

En este muestreo (Haun promedio 7.0, 36 DPE) y más allá del descenso natural de PN respecto del muestreo a los 23 DPE, fue significativa la temperatura, la condición de suelo, el nitrógeno y las interacciones T*C y C*N (cuadro 13). El CM de la condición del suelo duplicó el del régimen térmico, fue 16 veces mayor que el del nitrógeno y ocho veces mayor que las interacciones T*C y C*N. Por otra parte, la variable MGN tuvo efecto significativo de la condición del suelo, T*C y T*C*N (cuadro 14). El CM de la primera duplicó el de la interacción T*C y triplicó el de T*C*N.

El estado nutricional estuvo determinado básicamente por la condición del suelo (SD). Este efecto estuvo agravado por el régimen térmico; el estado nutricional de SD fue peor en T2 que en T1 (figura 5a). Por esa razón, el agregado de nitrógeno mejoró más el estado nutricional de las plantas SD que de las LC (figura 5b). La corrección no interfirió en la interpretación de los resultados dado que disminuyó el CMEE, no varió las significancias (apéndice 6) y no alteró el ordenamiento de las medias (cuadro 16).

En el caso de la interacción T*C, el peor estado nutricional de T2SD, estaría explicado por una menor absorción de nitrógeno junto a un menor crecimiento. Este resultado fue consistente para PN y MGN corregido y sin corregir, y peso de planta sin corregir (cuadro 16).

La variable peso seco de planta, cuando fue corregida alteró el ordenamiento y también los valores absolutos de las medias debido al efecto del régimen térmico sobre el desarrollo (cuadro 16). Las plantas a T1 disminuyeron su valor al ser corregidas, mientras que a T2 aumentaron. Esto fue evidente en el tratamiento T2SDN1 que presentó menor desarrollo (0.6 puntos de Haun respecto de una media de 7). El peso corregido aumentó un 52% respecto del sin corregir, siendo improbable que 0.6 puntos de Haun expliquen esa variación del peso.

Cuadro 16. Medias corregidas y sin corregir por la covariable (c/cov y s/cov) de porcentaje de nitrógeno, miligramos de nitrógeno y peso seco de parte aérea, de todas las combinaciones de régimen térmico (T1 y T2), condición de suelo (LC y SD) y nivel de nitrógeno (N1 y N2), a los 36 DPE.

Tratamiento	Porcentaje de N		Contenido de N (mg)		Peso de parte aérea (mg)		Haun tp
	c/cov	s/cov	c/cov	s/cov	c/cov	s/cov	
T1LCN1	4.61	4.31	30.03	34.65	626	802	7.32
T1LCN2	4.68	4.41	29.00	33.13	661	818	7.28
T1SDN1	3.48	3.40	22.03	23.41	651	703	7.07
T1SDN2	4.14	3.95	32.90	35.34	794	902	7.08
T2LCN1	4.26	4.36	31.04	29.40	771	709	6.84
T2LCN2	3.91	4.02	33.94	32.07	877	806	6.83
T2SDN1	2.22	2.58	21.08	13.61	824	541	6.40
T2SDN2	2.91	2.90	18.33	19.23	637	668	6.97
CMEE	0.0001	0.0002	31.203	60.794	0.0315	0.0759	
CV %	5.60	7.11	20.48	28.43	24.37	37.38	

En la interacción C*N, el peor estado nutricional de las plantas en SDN1, también estuvo explicado por una menor absorción de nitrógeno y fue parcialmente cubierta por el agregado exógeno (cuadro 16).

Si consideramos las medias de MGN sin corregir, las plantas en T1SDN1 tuvieron 23.4 mg de nitrógeno. Al agregarse (en dos veces) 17.6 mg de nitrógeno por tubo, recuperaron 11.9 mg del fertilizante, esto es el 68% del agregado. El mismo cálculo para T2SD indica que las plantas N1 lograron 13.6 mg de nitrógeno y cuando fueron fertilizadas recuperaron 5.6 mg de nitrógeno, esto es el 32% del agregado.

Estos resultados estarían evidenciando una limitación ejercida por el régimen térmico. Al comparar T1SDN1 y T2SDN1 se detecta una menor capacidad de las plantas a T2 de tomar $N-NO_3$ del suelo, dado que éste no varió entre T1SD y T2SD en ninguno de los muestreos (cuadro 4, apartado 4.3.1.). Además, cuando se agregó nitrógeno se absorbió menos a T2 que a T1.

El régimen térmico de siembra directa (T2) podría estar ocasionando una menor accesibilidad del nutriente para las plantas por una menor exploración radicular o por modificaciones en la dinámica de los nutrientes (Nielsen y Humphries, 1966; Clarkson et al. citado por Bowen, 1991).

Si se considera que a los 36 DPE el nivel nutricional de suficiencia debería ser próximo al 4% de nitrógeno en planta (Hoffman y Ernst, 1996), surgen dos estrategias para mejorar el estado nutricional de las plantas en SD .

La primera sería modificar únicamente el régimen térmico del suelo, por ejemplo eliminando el rastrojo. Esta práctica debería acompañarse con agregado de nitrógeno (segunda opción), que en este ensayo logró mejorar el estado nutricional de las plantas en SD y no en LC porque ya era bueno.

La fertilización realizada no permitió saber si el estado nutricional puede mejorar más que lo logrado en este ensayo en T2SD (cuadro 16), o si existieron problemas de absorción del nutriente que implicarían una complejidad mayor del problema. Sería necesario utilizar dosis mayores que 40 kg N ha^{-1} y/o adelantar la fertilización para verificarlo, porque esa combinación régimen térmico y condición del suelo (T2SD) ni siquiera llegó a superar el 3% de nitrógeno en planta.

4.4. CRECIMIENTO Y NUMERO DE MACOLLOS.

4.4.1. Evolución del número de macollos por planta.

El análisis de varianza del número de macollos fue realizado utilizando el estado de desarrollo del tp y los días de emergidas las plantas como covariable, ya que se sabe de su influencia en el macollaje.

Cuadro 17. Cuadrados medios y nivel de significación de la variable número de macollos planta⁻¹ a distintos DPE, regímenes térmicos de suelo (T), condiciones de suelo (C) y niveles de nitrógeno (N).

Fuente de Variación	Días post-emergencia					
	15	19	23	26	29	36
T	0.026 ns	1.056 ns	0.019 ns	0.129 ns	0.365 ns	11.492 *
C	0.019 ns	0.642 ns	1.867 ns	0.002 ns	0.064 ns	0.696 ns
N			0.953 ns	0.099 ns	2.627 ns	1.257 ns
T*C	0.061 ns	0.094 ns	0.372 ns	5.175 ns	3.963 ns	8.289 ns
T*N			0.281 ns	6.335 ns	4.599 ns	0.591 ns
C*N			0.123 ns	0.169 ns	1.080 ns	0.181 ns
T*C*N			0.448 ns	0.219 ns	1.374 ns	14.054 *
Htp	0.331 **	18.127 **			148.132 **	134.512 **
Htp*DPE			50.731**	111.497 **		
Media	(1.10)	2.32	4.04	6.10	7.33	7.88
CMEF	0.0168	0.305	0.702	1.885	1.407	2.510
GLE	77	77	73	33	33	33
CV (%)	12.36	23.83	20.76	22.53	16.18	20.10
n	82	82	82	42	42	44

*, ** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente; ns = no significativo; Htp = Haun del tallo principal.

Al igual que para otras variables la corrección tuvo un peso importante sobre la variación total (ver el CM de la covariable). En parte, esto se atribuye a un efecto de los tratamientos sobre el desarrollo (analizado anteriormente), pero al graficar el número de macollos por planta en función de esta variable para cada tratamiento, se observó una relación lineal entre ambas dentro y entre tratamientos. Comparado con el análisis sin covariable, el CV descendió desde más de un 40% a valores en torno al 20%.

La información presentada, fue consistente en mostrar menos N-NO₃ en el suelo y peor estado nutricional en SD comparado con LC. A su vez, a los 23 DPE el estado nutricional fue afectado por el régimen térmico; consecuentemente, el peor tratamiento fue T2SD. A los 36 DPE los efectos principales interactuaron determinando que el peor estado nutricional lo tuvieran nuevamente las plantas T2SD.

Sin embargo, la interacción triple a los 36 DPE no siguió un patrón definido, ni se relacionó a las variaciones en estado nutricional descriptas anteriormente (cuadro 18).

Cuadro 18. Medias del número de macollos, corregidas y sin corregir por la covariable Haun de tp, y medias de Haun del tp, para las combinaciones de régimen térmico (T1 y T2), condición de suelo (LC y SD) y nivel de nitrógeno (N1 y N2), a los 36 DPE.

Tratamiento	Número de macollos		Haun del tp
	c/covariable	s/covariable	
T1LN1	7.24	8.83	7.32
T1LN2	6.77	8.20	7.28
T1SDN1	6.81	7.29	7.07
T1SDN2	8.51	9.40	7.08
T2LN1	8.42	7.86	6.84
T2LN2	9.89	9.25	6.83
T2SDN1	8.58	6.00	6.40
T2SDN2	7.33	7.75	6.97
CMEF	2.510	6.184	
CV %	20.10	31.17	

El efecto "aparentemente" significativo del régimen térmico a los 36 DPE, resultaría de un menor macollaje en las plantas a T1, que tuvieron 7.33 macollos por planta mientras que a T2 tuvieron 8.56. Sin embargo, este resultado está condicionado al efecto de la covariable, que al haber sido afectada por los tratamientos (cuadro 6), hace que aquellos menos desarrollados presenten valores más altos al corregir sus medias. Por ejemplo, las medias de T1 y T2 sin corregir fueron 8.43 y 7.71; esto es opuestas a las corregidas y en acuerdo con su estado de desarrollo, pero sin ser significativamente distintas (apéndice 8).

Se concluye que la temperatura no influenció directamente el número de macollos, aunque pudo haber un efecto indirecto a través de la incidencia en el estado de desarrollo, como lo sugiere la figura 6.

Además de esta conclusión, y exceptuando el tratamiento T2SD debido a lo afectado que estuvo por la covariable al tener menor Haun, es posible observar que no hubo respuesta al nitrógeno en T1LC y si hubo en T1SD y en T2LC, esto es donde el nivel de $N-NO_3$ fue menor (SD) y/o donde el estado nutricional fue más bajo (T2).

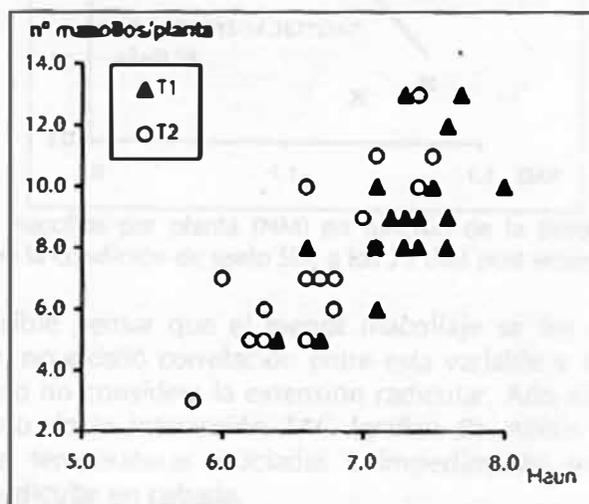


Figura 6. Relación entre número de macollos/planta y estado de desarrollo del tallo principal (escala Haun) a los 36 DPE a los regímenes térmicos T1 y T2.

Por otra parte, si bien la condición del suelo como variable de clasificación no generó diferencias en el macollaje de las plantas en ningún momento, a los 23 DPE se encontró una correlación negativa entre DAP de 0 a 15 cm y número de macollos por planta, sólo en T2SD ($r = -0.77$, $P = 0.015$, $n = 9$) (figura 7, apéndice 9).

Oussible et al. (1992) reportó un efecto depresor de la resistencia mecánica a la penetración sobre el macollaje de trigo. Si bien en este trabajo no se realizaron medidas de esa variable, resultó notable que este rango de variación de la DAP (de 1.06 a 1.17 $g\ cm^{-3}$) haya sido capaz de determinar, por lo menos en parte, un menor macollaje (figura

7). Nótese que el rango de DAP es similar a la diferencia entre la media de LC y SD (0.94 y 1.12 g cm⁻³, respectivamente).

Aunque el número de datos es bajo, en la figura 7 también se puede visualizar que más que haber un descenso lineal del número de macollos, después de 1.10 g cm⁻³ aparecen plantas con menos de cuatro macollos. Se puede interpretar que los niveles de DAP comunes de encontrar en SD resultan perjudiciales al macollaje cuando se unen a otro factor que directa o indirectamente actúa negativamente sobre el crecimiento.

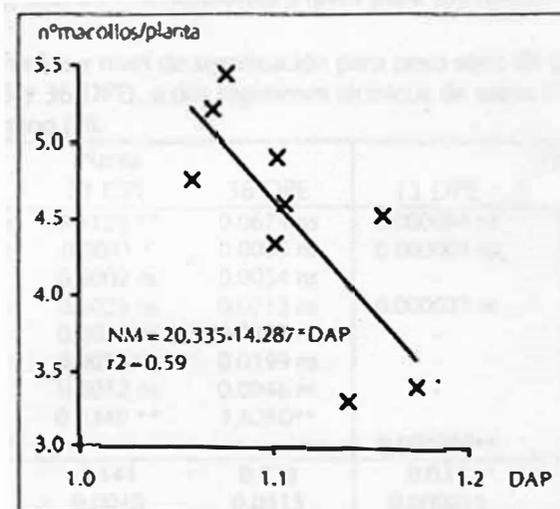


Figura 7. Número de macollos por planta (NM) en función de la densidad aparente (DAP) en régimen térmico T2 y en la condición de suelo SD, a los 23 días post emergencia.

Si bien era posible pensar que el menor macollaje se iba a asociar a un menor crecimiento radicular, no existió correlación entre esta variable y la DAP. Cabe recordar que la medida de peso no considera la extensión radicular. Aún así, el peso radicular en T2SD fue el más bajo de la interacción T*C (gráfico 9). Abbas Al-Ani y Hay (1983) reportaron que bajas temperaturas asociadas a impedimento mecánico en el suelo, disminuyen el largo radicular en cebada.

Dado que para determinar el PN hubo que juntar plantas dentro de tratamientos para alcanzar el peso mínimo requerido para el análisis (kjeldhal), a los 23 DPE no fue posible correlacionar esta variable con ninguna otra. Promedialmente, el PN fue menor en T2SD (gráfico 5a).

4.4.2. Peso seco de la parte aérea.

Para discutir la evolución del peso de la parte aérea y del tallo tp y los macollos t1, t2 y t3, se dispone de la información extraída de los tres muestreos de planta realizados.

A los 13 DPE, los tratamientos no generaron efectos significativos en peso de parte aérea y tp; el primero estuvo compuesto casi exclusivamente por el segundo. Estos

resultados no son llamativos dado que a ese estado de desarrollo todavía es posible percibir diferencias atribuibles a características de la semilla (Gan y Stobbe, 1996), lo cual fue parcialmente controlado al seleccionar las semillas que fueron pregerminadas.

A los 23 DPE el régimen térmico afectó significativamente el peso de parte aérea, del tp y de los macollos t1 y t2. En cambio, la condición del suelo fue significativa sólo para peso de parte aérea, y participó de interacciones junto con el régimen térmico (T°C) para tp y el macollo t1 y a los 36 DPE para el macollo t2. El nitrógeno no provocó efectos por sí solo, pero se registraron interacciones triples para los macollos t2 y t3 a los 36 DPE.

Cuadro 19. Cuadrados medios y nivel de significación para peso seco de parte aérea (g) y del tallo tp en tres momentos (13, 23 y 36 DPE), a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).

Fuente de Variación	Planta			Tallo principal		
	13 DPE	23 DPE	36 DPE	13 DPE	23 DPE	36 DPE
T	0.000005 ns	0.0129 **	0.0674 ns	0.000006 ns	0.0023 **	0.0046 ns
C	0.000000 ns	0.0041 *	0.0005 ns	0.000001 ns	0.0003 ns	0.0020 ns
N	-	0.0002 ns	0.0054 ns	-	0.0003 ns	0.0000 ns
T°C	0.000021 ns	0.0026 ns	0.0713 ns	0.000021 ns	0.0013 *	0.0029 ns
T*N	-	0.0000 ns	0.0393 ns	-	0.0000 ns	0.0003 ns
C*N	-	0.0024 ns	0.0199 ns	-	0.0009 ns	0.0018 ns
T°C*N	-	0.0012 ns	0.0946 ns	-	0.0002 ns	0.0042 ns
Haun		0.0340 **	1.6260**			0.0417**
DPE*Haun	0.000500 **			0.000399**	0.0030 *	
Media (g)	0.033	0.141	0.728	0.033	0.091	0.246
OMEE	0.00001	0.0010	0.0315	0.000013	0.0003	0.0012
GLE	27	30	33	27	30	33
CV (%)	11.16	22.37	24.37	10.90	18.30	14.30
n	32	39	42	32	39	42

*, ** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente; ns = no significativo.

Cuadro 20. Cuadrados medios y nivel de significación para peso seco de los macollos t1, t2 y t3 (g) en distintos momentos (23 y 36 DPE), a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N).

Fuente de Variación	Macollo t1		Macollo t2		Macollo t3
	23 DPE	36 DPE	23 DPE	36 DPE	36 DPE
T	0.0032 **	0.0003 ns	0.9747 *	0.0001 ns	0.0003 ns
C	0.0011 ns	0.0001 ns	0.1327 ns	0.0004 ns	0.0000 ns
N	0.0001 ns	0.0002 ns	0.0597 ns	0.0000 ns	0.0000 ns
T°C	0.0016 *	0.0006 ns	0.4335 ns	0.0019 *	0.0000 ns
T*N	0.0003 ns	0.0000 ns	0.0000 ns	0.0001 ns	0.0002 ns
C*N	0.0006 ns	0.0006 ns	0.1665 ns	0.0001 ns	0.0005 ns
T°C*N	0.0009 ns	0.0022 ns	0.2056 ns	0.0016 *	0.0006 *
Haun	0.0180 **	0.0233**	5.6700 **	0.0140 **	0.0214**
Media	{0.024}	0.1360	{0.011}	0.110	0.0654
OMEE	0.0004	0.0006	0.2033	0.0004	0.0001
GLE	30	34	28	34	33
CV (%)	13.17	18.36	18.91	17.76	17.90
n	39	43	37	43	42

*, ** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente; ns = no significativo.

{ valores entre paréntesis representan el cuadrado de la media de los valores de raíz cuadrada de cada medida de peso.

{} valores entre corchetes representan la media geométrica de la variable analizada.

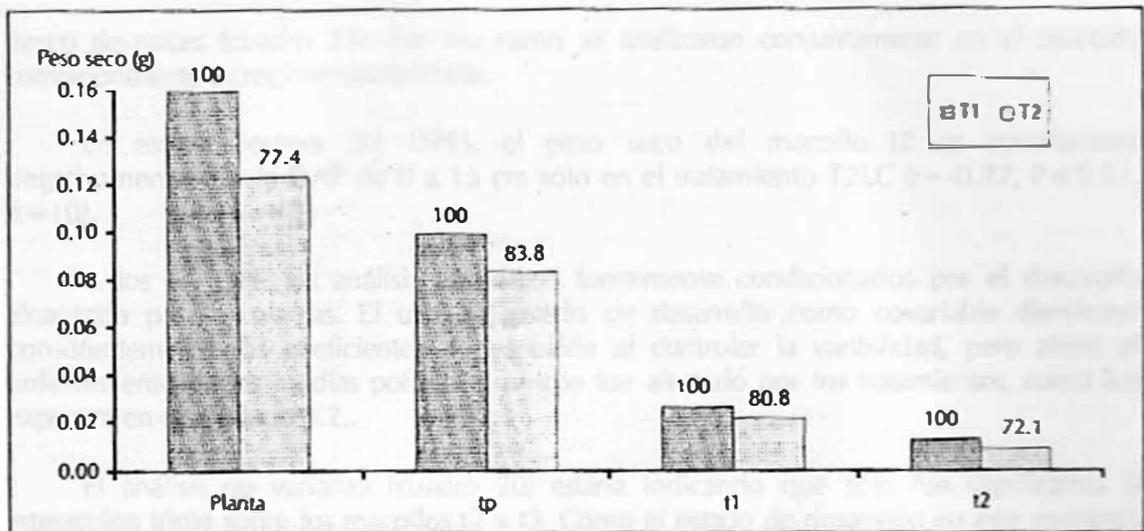


Figura 8. Peso de parte aérea, tallo principal (tp) y macollos 1 y 2 (t1 y t2) a los 23 días post emergencia, a dos regímenes térmicos de suelo (T1 y T2). Los números sobre las barras representan el porcentaje respecto a T1.

Los resultados del efecto del régimen térmico a los 23 DPE mostraron para todos los tallos afectados un mayor peso a T1 (figura 8). Aún cuando las medias están corregidas por el estado de desarrollo, el mismo no había sido afectado en ese momento por la temperatura (cuadro 6). El número de macollos tampoco fue afectado lo que significa que existió un efecto directo del régimen térmico del suelo sobre el peso de las plantas a través del peso de los tallos de la misma.

Este resultado coincidiría con lo presentado en la revisión bibliográfica, en la cual se sostiene que además de un atraso en el desarrollo, la temperatura del suelo incidiría en el crecimiento (Aston y Fischer, 1986; Hay, 1977; Power et al., 1976).

Cómo se observa en la figura 8, la depresión en el crecimiento ocasionada por T2 fue progresivamente mayor sobre los tallos más jóvenes, provocando que el peso de planta a T2 representara el 77% de T1, cuando para el tp esta relación fue de 83.8%. La mayor disminución de peso en los tallos más jóvenes, podría estar explicada porque éstos soportan la competencia de los otros tallos (en mejores condiciones por haber emergido antes) sumado a un ambiente edáfico con restricciones.

La interacción T*C para tp estuvo explicada por el bajo peso en T2LC, que representó aproximadamente el 78% del peso de los otros tratamientos. En el macollo t1, el valor más bajo lo tuvo T2SD debido a que la interacción T*C fue significativa para el estado de desarrollo (escala Haun) (cuadro 8), lo cual alteró la corrección, ya que en este tallo el tratamiento T2SD fue el de menor Haun. De todas formas, se destaca que el CM de esta interacción fue la mitad del CM de la temperatura (T).

La interacción T*C no fue significativa para el peso total de parte aérea, pero siguió una tendencia similar al tp. Dicha interacción en este muestreo, fue significativa sobre el peso

fresco de raíces (cuadro 23). Por esa razón se analizaron conjuntamente en el apartado correspondiente a crecimiento radicular.

En este muestreo (23 DPE), el peso seco del macollo t2 se correlacionó negativamente con la DAP de 0 a 15 cm sólo en el tratamiento T2LC ($r = -0.77$, $P < 0.01$, $n = 10$).

A los 36 DPE los análisis estuvieron fuertemente condicionados por el desarrollo alcanzado por las plantas. El uso del estado de desarrollo como covariable disminuyó consistentemente los coeficientes de variación al controlar la variabilidad, pero alteró el ordenamiento de las medias porque el mismo fue afectado por los tratamientos, como fue expuesto en el apartado 4.2..

El análisis de varianza (cuadro 20) estaría indicando que sólo fue significativa la interacción triple sobre los macollos t2 y t3. Como el estado de desarrollo en este muestreo fue afectado por los efectos principales temperatura y compactación, se confeccionaron los cuadros 21 y 22 que permiten visualizar el efecto de estas fuentes de variación sobre el crecimiento. Los ANOVA sin covariable se presentan en los apéndices 12, 13, 14, 15 y 16.

Aunque el régimen térmico no tuvo efecto significativo sobre las variables corregidas (cuadros 19 y 20), sí lo tuvo sobre los macollos t2 y t3 (apéndices 12, 13, 14, 15 y 16). El uso de la covariable invirtió sistemáticamente el ordenamiento de las medias provocando que cuando corregidas, las medias a T2 hayan superado siempre a las de T1. Esto es atribuido a las diferencias en estado de desarrollo y no a verdaderas diferencias en crecimiento, que si existieron no pudieron ser detectadas con estos análisis.

Un análisis descriptivo del peso aéreo total indica que el peso de T1 superó promedialmente al de T2 en un 18%, cuando la diferencia en escala Haun fue de un 6% (0.4 puntos). Esta diferencia en peso no pudo ser detectada por el análisis de varianza debido a que la variación fue alta (CV mayor a 35%). De todas maneras, resulta difícil atribuir un 18% de diferencia en peso a 0.4 puntos de Haun (aunque en parte es responsable), que significarían aproximadamente 3 días de crecimiento.

Cuadro 21. Medias para cada régimen térmico (T1 y T2) del estado de desarrollo (escala Haun), peso corregido (c/covariable) y sin corregir (sin/covariable) por el estado de desarrollo, para el tallo principal, macollos 1, 2 y 3 y peso aéreo total, a los 36 DPE.

variable	tratamiento	con covariable	sin covariable	Haun
		mg		
peso aéreo total	T1	683	806	
	T2	777	681	
tallo principal	T1	238	256	7.19 a
	T2	255	241	6.76 b
macollo 1	T1	132	143	4.40 a
	T2	139	131	4.17 b
macollo 2	T1	108	121	3.73 a
	T2	111	099	3.27 b
macollo 3	T1	063	074	2.52 a
	T2	069	057	2.11 b

En el caso de la condición de suelo, la corrección no afectó el ordenamiento de las medias, aunque minimizó las diferencias entre ellas. La variación en peso entre LC y SD fue menor a la generada por el régimen térmico, pudiéndose atribuir la diferencia al estado de desarrollo sin suponer un efecto directo sobre el peso (cuadro 22).

Cuadro 22. Medias para cada condición de suelo (LC y SD) del estado de desarrollo (escala Haun), peso corregido (c/covariable) y sin corregir (sin/covariable) por el estado de desarrollo, para el tallo principal, macollos 1, 2 y 3 y peso aéreo total a los 36 DPE.

variable	tratamiento	con covariable	sin covariable	Haun
		mg		
peso aéreo total	LC	734	784	
	SD	726	703	
tallo principal	LC	248	256	7.07
	SD	245	241	6.88
macollo 1	LC	137	144	4.40
	SD	134	130	4.17
macollo 2	LC	123	119	3.61
	SD	106	101	3.39
macollo 3	LC	65	72	2.45
	SD	66	59	2.18

4.4.3. Síntesis de crecimiento y número de macollos.

El número de macollos no fue afectado por los tratamientos. A los 36 DPE pudo haber un efecto indirecto del régimen térmico a través de su incidencia en el estado de desarrollo (figura 6).

El peso seco de la parte aérea fue afectado por los tratamientos a partir de los 23 DPE. Previo a este período sería poco probable encontrar diferencias porque, dadas las condiciones del ensayo, la propia semilla podría actuar como amortiguador de las condiciones externas. A los 23 DPE, el régimen térmico T2 determinó un menor peso de parte aérea, tp y macollos t1 y t2 (figura 8).

A los 36 DPE los análisis estuvieron fuertemente condicionados por el estado de desarrollo de las plantas. En un análisis descriptivo, a T1 se logró un peso aéreo total que superó promedialmente al de T2 en un 18%, cuando la diferencia en escala Haun fue de sólo 6% (0.4 puntos de Haun). Como se considera que esa diferencia en Haun no explica por sí sola la diferencia en peso se propone que hubo además un efecto directo en el crecimiento, similar al encontrado a los 23 DPE. La dificultad para separar efectos sobre el desarrollo y sobre el crecimiento en etapas tempranas de la ontogenia, también fue reportada por Fortin y Pierce (1990) en maíz.

El menor peso de parte aérea no estuvo dado por un menor macollaje sino por un menor peso de tallo individual. Esto podría estar asociado al estado nutricional de las plantas en cada tratamiento.

4.5. CRECIMIENTO RADICAL.

4.5.1. Evolución del peso fresco de raíces.

El peso fresco de raíces fue analizado a las dos profundidades en las cuales fue fraccionado el perfil de suelo (A y B) y peso total (A+B). La tabla de ANOVA (cuadro 23), permite apreciar que no habría mayor aporte de analizar el peso total, porque como se verá con los propios datos, las significancias son las mismas que al analizar las dos profundidades separadamente, siendo posible recurrir a esa variable cuando se entienda conveniente.

Cuadro 23. Cuadrados medios y nivel de significación para peso fresco de raíces (g) en distintos momentos (13, 23 y 36 DPE), a dos regímenes térmicos de suelo (T), dos condiciones de suelo (C) y dos niveles de nitrógeno (N), a dos profundidades: 0-15 cm (A) y más de 15 cm (B).

Fuente de Variación	13 DPE	23 DPE			36 DPE		
		A	B	A+B	A	B	A+B
T	0.2347 **	0.146 ns	0.231 ns	0.000 ns	0.568 *	2.666 **	0.902 **
C	0.0152 *	1.925 *	1.681 ns	1.491 *	2.267 **	0.802 ns	1.922 **
N	-	0.022 ns	0.238 ns	0.276 ns	0.444 *	0.097 ns	0.202 ns
T*C	0.0075 ns	6.070 **	20.558 **	7.143 **	0.209 ns	0.624 ns	0.045 ns
T*N	-	0.098 ns	1.603 ns	0.075 ns	0.005 ns	0.513 ns	0.026 ns
C*N	-	0.292 ns	3.711 ns	0.000 ns	0.056 ns	0.448 ns	0.003 ns
T*C*N	-	1.636 *	3.884 ns	1.627 *	0.689 **	0.058 ns	0.461 *
Haun	-	-	-	1.739 *	1.070 **	8.555 **	2.186 **
Media	(0.230)	{0.472}	{0.027}	{0.516}	{1.696}	{0.501}	{2.269}
CMEE	0.0038	0.295	1.172	0.255	0.084	0.302	0.093
GLE	28	31	31	30	32	32	32
CV (%)	12.90	8.82	32.99	8.08	5.66	14.04	5.63
n	32	39	39	39	41	41	42

*, ** Significativo a un nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01, respectivamente; ns = no significativo.

() valores entre paréntesis representan el cuadrado de la media de los valores de raíz cuadrada la media de peso.

{} valores entre corchetes representan la media geométrica de la variable analizada.

La figura 9 ilustra el efecto aditivo de la condición y temperatura del suelo a los 13 DPE. Las raíces más pesadas correspondieron a las plantas que crecieron en T1LC y las menos pesadas a las que lo hicieron en T2SD. Posiblemente estos resultados reflejen el control de la temperatura realizado, porque este crecimiento se dió especialmente en la profundidad enfriada. Se señala que la situación a campo debería ser muy similar a la lograda en el ensayo.

Resulta complejo definir cuánto es producto de un menor crecimiento y/o de un menor desarrollo de las raíces. Sobre este último aspecto la bibliografía no es abundante.

Como explicaron Keppler (1984, 1991) y Nemoto et al. (1995), existiría una coordinación entre la parte aérea y la raíz que determina que usualmente el número de hojas, macollos y raíces nodales estén relacionados. Dicho de otra forma, el desarrollo de cada parte está acompasado al de la otra, de manera que cada una pueda cumplir sus funciones en forma ajustada con los requerimientos de la otra.

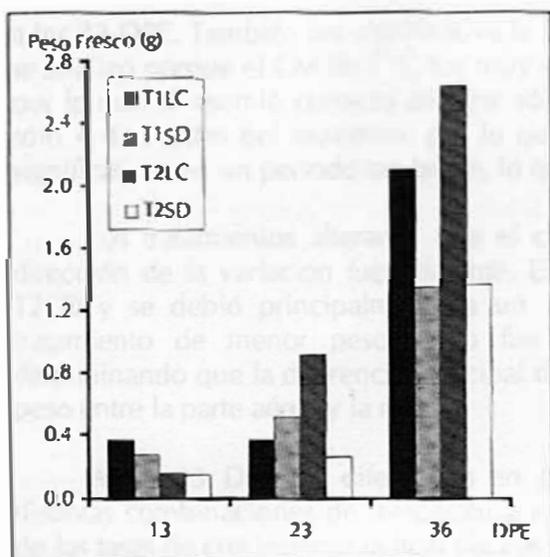


Figura 9. Peso fresco de raíz en los primeros 15 cm de suelo a los 13, 23 y 36 DPE, para las combinaciones de régimen térmico (T1 y T2) y condición de suelo (LC y SD). Los datos de 36 DPE corresponden a las medias sin corregir por el estado de desarrollo debido a que en este muestreo fue afectado por los tratamientos (ver texto).

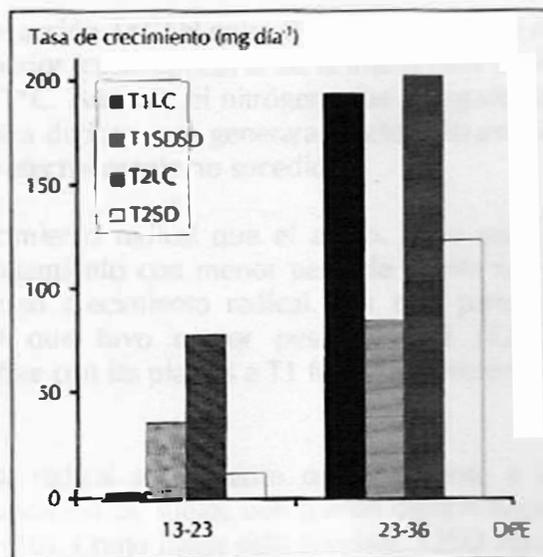


Figura 10. Tasa de crecimiento de raíces entre los 13-23 y 23-36 DPE para las combinaciones de régimen térmico (T1 y T2) y condición de suelo (LC y SD).

En ese sentido, el menor peso radical registrado en T2 pudo determinar que al momento en que se agotaron las reservas de la semilla, estas plantas no habrían contado con un sistema radicular capaz de sostener el potencial de crecimiento de la parte aérea y se habrían desvañorecidas frente a aquellas que crecieron a T1.

Si bien en este muestreo no hubo diferencias en estado nutricional, (lo cual se justifica en que aún se estarían utilizando reservas de la semilla), la capacidad exploratoria de las raíces fue peor en las condiciones que posteriormente (23 DPE) generaron problemas de nutrición nitrogenada (SD y T2).

La SD ofreció poco nitrato en el suelo y según la bibliografía dificulta la exploración del horizonte por parte de raíces que se engosan cuando crecen en él (Russell y Goss, 1974). Suelos más fríos disminuyen la ramificación y eso no se refleja en el peso de forma importante, debido a los pequeños diámetros y pesos en los órdenes sucesivos de las raíces laterales (Bowen, 1991). Esto lleva a suponer que el efecto hubiera sido más marcado si se hubiera considerado la superficie de absorción en vez del peso. Por lo tanto, el crecimiento inicial de raíces a T2 en SD operaría en contra de una correcta nutrición de la planta.

Hasta este momento entonces, el crecimiento radical se dio en acuerdo con la bibliografía revisada. Posteriormente la situación cambió destacándose la interacción T*C

a los 23 DPE. También fue significativa la interacción T*C*N entre 0 y 15 cm, aunque no se analizó porque el CM de T*C fue muy superior (cuadruplicó) al de la interacción triple, por lo que se asumió correcto analizar sólo T*C. Además, el nitrógeno fue agregado tan sólo 4 días antes del muestreo, por lo que era dudoso que generara efectos claramente significativos en un período tan breve, lo que efectivamente no sucedió.

Los tratamientos alteraron más el crecimiento radical que el aéreo. A su vez, la dirección de la variación fue diferente. El tratamiento con menor peso de planta fue el T2SD y se debió principalmente a un escaso crecimiento radical. Por otra parte, el tratamiento de menor peso aéreo fue el que tuvo mayor peso de raíz (T2LC), determinando que la diferencia principal de éste con las plantas a T1 fuera la **partición** del peso entre la parte aérea y la raíz.

A los 23 DPE las diferencias en peso radical se debieron principalmente a las distintas combinaciones de temperatura y condición de suelo, que fueron determinantes de las tasas de crecimiento radical (figuras 9 y 10). Como había sido previsto, T2SD siguió siendo el de menor peso radical pero T2LC mostró el mayor peso (figura 9).

Como se muestra en la figura 11, hubo una fuerte interacción en la **partición** de la biomasa producida, que determinó que T2LC tuviera la mayor proporción en raíz y la menor en la parte aérea. Estas variables no estuvieron correlacionadas entre sí.

Como se ha mencionado en el apartado 4.4.2. esta interacción también fue significativa para el peso de tp, macollo t1 y tendencial para el peso de planta. Por esa razón, se analizó el comportamiento del peso total de planta y la proporción de **parte aérea** y raíz en el total (figura 11).

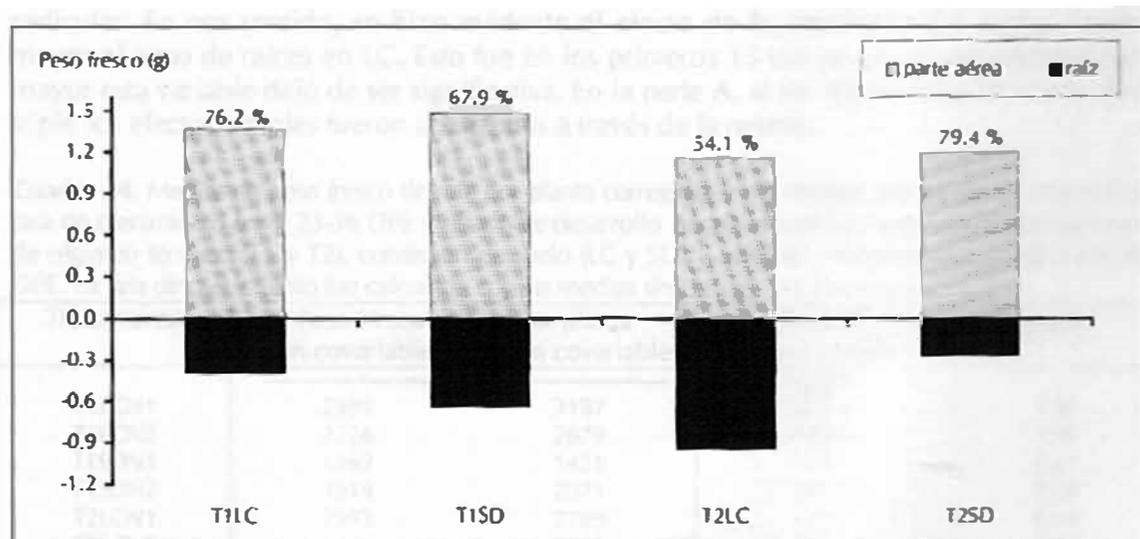


Figura 11. Peso fresco de parte aérea y raíz a los 23 DPE, para las combinaciones de régimen térmico (T1 y T2) y condición de suelo (LC y SD). Los números sobre las barras representan el porcentaje del peso de la parte aérea sobre el peso total. El peso fresco de toda la planta fue 1.851, 2.199, 2.176 y 1.152 g para T1LC, T1SD, T2LC y T2SD respectivamente.

El mayor peso radical en T1SD con respecto a T1LC, se podría interpretar como una forma de mantener el mismo crecimiento aéreo en un suelo con menor contenido de nitratos (figura 3) a pesar de la condición de suelo restrictiva (SD). El bajo valor de T2SD se puede atribuir a los efectos detrimentales y conjuntos del régimen térmico y de SD.

En cuanto al peso de T2LC (superior a T1LC), teniendo en cuenta que la temperatura no influyó en el contenido de nitratos, lo que no justificaría un mayor crecimiento por falta de nitrógeno, y que además el porcentaje de nitrógeno en la parte aérea fue menor que en T1LC e igual a T1SD (figura 5a), se podría pensar en un problema de absorción por unidad de superficie ocasionado por la baja temperatura que fuera así compensado. No se ha encontrado información bibliográfica que soporte esta interpretación.

La baja tasa de crecimiento diario de T1LC entre los 13 y 23 DPE (figura 10) pudo deberse a que no necesitó mayor exploración radical por haber un nivel alto de N-NO₃ en suelo (figura 3). Corroborando esta hipótesis, a los 23 DPE hubo una correlación negativa sólo en este tratamiento entre N-NO₃ y peso fresco de raíz ($r = -0.53$, $P < 0.11$, $n = 10$). Un aspecto a considerar es que la morfología radical podría ser diferente en cada tratamiento y pesos iguales podrían significar área explorada muy distinta.

Los tratamientos de la interacción T*C a los 23 DPE que presentaron mayor peso de raíces a una profundidad mayor a 15 cm, se correspondieron con los de mayor peso en la zona de 0 a 15 cm (datos no presentados). En términos relativos representaron entre un 3 y un 7% del peso de 0 a 15 cm.

El crecimiento de las plantas desde los 23 a los 36 DPE facilitó la expresión de las ventajas y restricciones que pudieron haber ejercido los tratamientos sobre el crecimiento radicular. En ese sentido, se hizo evidente el efecto de la condición del suelo, siendo mayor el peso de raíces en LC. Esto fue en los primeros 15 cm ya que a una profundidad mayor esta variable dejó de ser significativa. En la parte A, al ser significativa la interacción triple los efectos simples fueron analizados a través de la misma.

Cuadro 24. Medias de peso fresco de raíz por planta corregidas y sin corregir por estado de desarrollo, tasa de crecimiento entre 23-36 DPE y estado de desarrollo (escala Haun) para todas las combinaciones de régimen térmico (T1 y T2), condición de suelo (LC y SD) y nivel de nitrógeno (N1 y N2) a los 36 DPE. La tasa de crecimiento fue calculada con las medias sin corregir por covariable.

Tratamiento	Peso fresco de raíz por planta		Tasa de crecimiento	Haun
	con covariable	sin covariable		
	mg		mg día ⁻¹	
T1LCN1	2599	3187	205.8	7.32
T1LCN2	2226	2679	182.2	7.28
T1SDN1	1362	1451	69.8	7.07
T1SDN2	1919	2071	102.2	7.08
T2LCN1	2993	2789	147.2	6.84
T2LCN2	4513	3947	225.6	6.83
T2SDN1	2157	1551	90.1	6.40
T2SDN2	2146	2270	159.8	6.97
CME	0.0933	0.1488		
CV %	5.6	7.11		

Como todas las variables afectadas por el estado de desarrollo, su uso como covariable a los 36 DPE provocó un aumento de las medias a T2 y una disminución de las medias a T1. Nuevamente, el tratamiento más afectado en ese sentido fue T2SDN1 (el que presentó mayor retraso en el desarrollo a los 36 DPE). En la tabla de análisis de varianza (cuadro 23) el régimen térmico tuvo efecto significativo, pero en base al cuadro 24 y al ANOVA sin covariable (apéndice 17) no podemos afirmar que a T2 las raíces hayan tenido un mayor crecimiento. Por el contrario, esto parece variable con el tratamiento considerado (véase por ejemplo LCN1 y N2 a las dos temperaturas, cuadro 24).

La influencia de la condición del suelo fue más clara, evidenciando restricciones en SD. Los pesos más bajos correspondieron sistemáticamente a esta condición de suelo y dentro de ésta al tratamiento sin agregado de nitrógeno (N1), los cuales estuvieron estrechamente asociados a la tasa de crecimiento en los 13 días previos.

En el único caso en que la tasa de crecimiento no se incrementó con el agregado de nitrógeno fue en T1LC, donde el nivel de nitrato fue más elevado. Esto es similar a lo discutido a los 23 DPE respecto de la interacción T*C.

Partiendo de la base que la condición del suelo en siembra directa impone limitaciones al crecimiento vía resistencia mecánica a la penetración y descenso en el nivel de oxígeno, los resultados obtenidos no permiten identificar cual de estos factores fue más importante. La mayor DAP de SD evidenció una menor porosidad que pudo estar asociada tanto a mayor resistencia a la penetración como a una menor aereación del suelo. Se podría interpretar la dinámica del crecimiento radical en siembra directa integrando la acción de estos factores.

A capacidad de campo, un suelo bajo siembra directa presentaría condiciones menos favorables al crecimiento debido a que el aporte de oxígeno a las raíces sería menor que en un suelo laboreado, dado que el primero tiene menos macroporosidad y menor continuidad de poros (Hamblin, 1985). Esta restricción se manifiesta desde un contenido de humedad menor en un suelo compactado que en uno laboreado.

Si bien el secado del suelo está acompañado por una mejora en la aereación del mismo, también aumenta la resistencia a la penetración (Taylor, citado por Carrasco, 1989; Dexter, 1987). También debido a la menor porosidad del suelo, el porcentaje de humedad del suelo al cual la resistencia alcanza niveles que afectan el crecimiento radicular sería más elevado en un suelo compactado.

Consecuencia de estos dos efectos, el rango de humedad al cual las condiciones para el crecimiento son óptimas, sería más estrecho en un suelo compactado (siembra directa). A esta característica, se suma la mayor frecuencia en suelos compactados de zonas con baja concentración de oxígeno, independiente del nivel de humedad.

En ese sentido, los efectos perjudiciales en el crecimiento y funcionalidad de las raíces serían menos acentuados en suelos bien estructurados y sin problemas de drenaje.

4.5.2. Síntesis de evolución del peso radical.

La evolución del peso de raíz fue diferente para cada tratamiento y determinó que las medias no guardaran entre sí la misma relación en los distintos DPE considerados.

En los primeros 13 días de crecimiento el efecto principal fue el régimen térmico del suelo (menor peso a T2) que actuando aditivamente con la condición del suelo determinó que las raíces de menor peso fresco fueran las de T2SD, justamente la situación que posteriormente presentó problemas de nutrición nitrogenada.

Entre los 13 y los 23 DPE las distintas combinaciones de temperatura y condición de suelo fueron determinantes de las tasas de crecimiento radical (figuras 9 y 10). Como resultado, T2SD siguió siendo el de menor peso radical pero T2LC mostró el mayor peso (figura 9) producto de una distinta partición de la biomasa producida (figura 11).

La mayor exploración de este último le permitió mantener un buen estado nutricional a LC independiente del régimen térmico (figura 5a). Sin embargo, este crecimiento que se ha interpretado como compensatorio, no pudo darse en SD debido a las limitantes físicas del mismo.

El crecimiento desde los 23 a los 36 DPE acentuó la limitación impuesta por la SD. Los pesos más bajos correspondieron sistemáticamente a esta condición de suelo y dentro de ésta al tratamiento sin agregado de nitrógeno (N1), evidenciando que el efecto fue en parte a través de la disponibilidad de este nutriente.

Esto indicaría que la SD al reducir la exploración radical y a la vez ofrecer menor disponibilidad del nutriente (que a su vez restringe la exploración) limita de dos formas la nutrición de la planta. El régimen térmico T2 acentúa este problema.

4.6. ANALISIS CONJUNTO DEL DESARROLLO, CRECIMIENTO AEREO Y RADICULAR Y ESTADO NUTRICIONAL.

En este apartado se compara la evolución de los tratamientos que representan las condiciones en siembra directa (T2SDN1) con las del laboreo convencional (T1LCN1).

El desarrollo de las plantas T2SDN1 fue retrasado mayormente por el régimen térmico, el cual determinó que la diferencia más notoria con T1LCN1 se diera a los 36 DPE (0.92 puntos de Haun; esto es casi una hoja de diferencia) (figura 12). Aunque en el tallo principal no se detectó efecto significativo de la condición del suelo, ésta afectó en el mismo sentido que la temperatura el desarrollo de los macollos.

El crecimiento aéreo de las plantas no se vio afectado hasta los 23 DPE, donde es el régimen térmico el que explica las diferencias observadas en el gráfico 12 (34 mg a favor de T1LCN1).

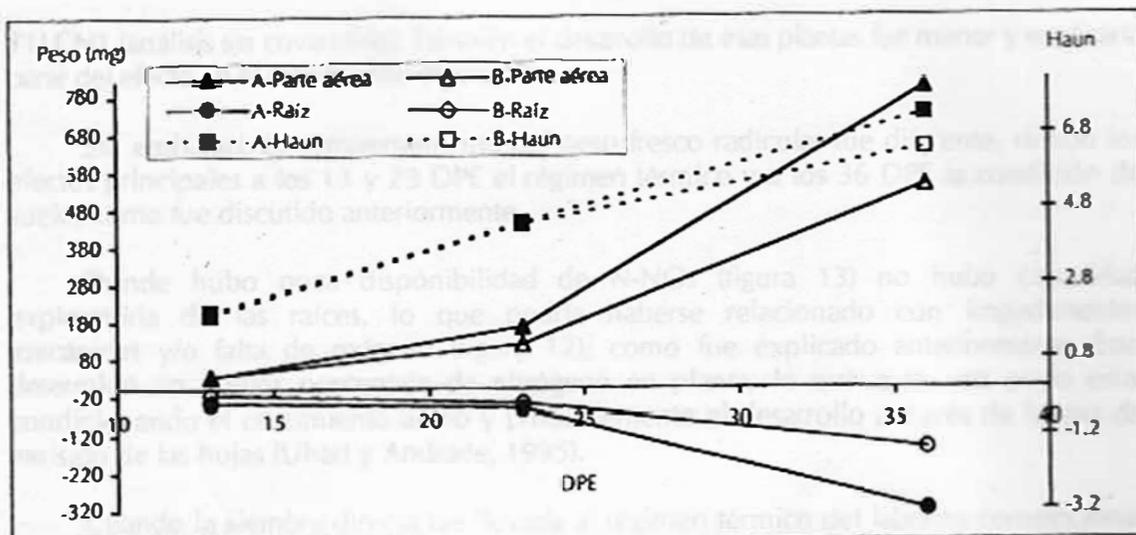


Figura 12. Estado de desarrollo del tallo principal (Haun), peso seco de parte aérea y peso fresco de raíz ($\times 10^3$), de los tratamientos que representan el laboreo convencional (T1LCN1 = A) y la siembra directa (T2SDN1 = B), a los 13, 23 y 36 DPE.

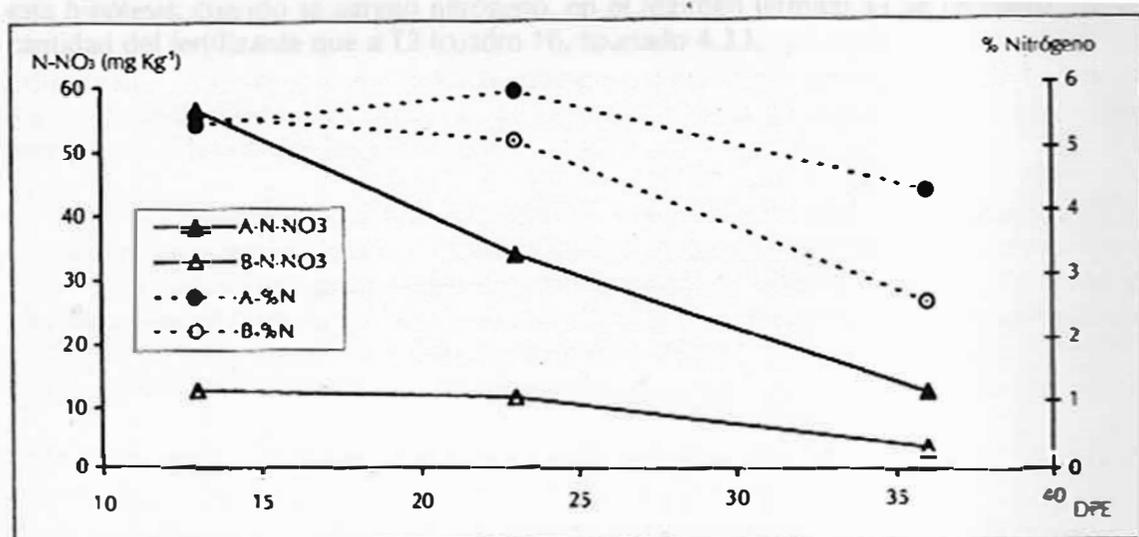


Figura 13. Evolución del estado nutricional (%N) de los tratamientos que representan el laboreo convencional (T1LCN1 = A) y la siembra directa (T2SDN1 = B) y evolución de $N-NO_3$ de los tratamientos LC y SD a los 13, 23 y 36 DPE.

Aún cuando la temperatura del suelo afectó al desarrollo y al crecimiento, el primero fue afectado antes y podría suponerse que es un proceso más sensible que el crecimiento o, como se mencionó anteriormente, el crecimiento sería más independiente del ambiente en las etapas iniciales debido las reservas de la semilla.

A los 36 DPE, no hubo efectos significativos en el crecimiento aéreo, aunque el peso seco aéreo de las plantas que crecieron en T2SDN1 fue el 67% de las que lo hicieron en

T1LCN1 (análisis sin covariable). También el desarrollo de esas plantas fue menor y explicaría parte del efecto en el crecimiento (figura 12).

Sin embargo, el comportamiento del peso fresco radicular fue diferente, siendo los efectos principales a los 13 y 23 DPE el régimen térmico y a los 36 DPE la condición de suelo, como fue discutido anteriormente.

Donde hubo poca disponibilidad de N-NO₃ (figura 13) no hubo capacidad exploratoria de las raíces, lo que podría haberse relacionado con impedimentos mecánicos y/o falta de oxígeno (figura 12), como fue explicado anteriormente. Esto determinó un menor porcentaje de nitrógeno en planta, lo que a su vez pudo estar condicionando el crecimiento aéreo y probablemente el desarrollo a través de la tasa de emisión de las hojas (Uhart y Andrade, 1995).

Cuando la siembra directa fue llevada al régimen térmico del laboreo convencional (T1SD), el nivel de N-NO₃ no varió y sin embargo hubo una mejora en el estado nutricional, lo que podría indicar un efecto de la temperatura del suelo en la capacidad de absorción de las raíces ya que el peso radical no aumentó (cuadros 16 y 24). Reafirmando esta hipótesis, cuando se agregó nitrógeno, en el régimen térmico T1 se recuperó mayor cantidad del fertilizante que a T2 (cuadro 16, apartado 4.3.).

5. CONCLUSIONES.

El régimen térmico y la condición de suelo de la siembra directa (T2 y SD) retrasaron el desarrollo de las plantas. El efecto del primero fue de mayor magnitud que el segundo.

El estado nutricional fue severamente afectado por la condición de suelo de la siembra directa y también por el régimen térmico de la misma (T2); en este caso la mayor magnitud estuvo dada por la condición de suelo. Esto estuvo asociado con el efecto de la misma en determinar el nivel de $N-NO_3$ y la exploración radical.

Cuando se agregó nitrógeno, el estado nutricional de las plantas mejoró, aunque con las dosis y en los momentos en que fue aplicado no se lograron niveles de suficiencia en la condición de suelo y régimen térmico de la siembra directa. También provocó un aumento del peso fresco radical bajo esa condición del suelo.

El crecimiento aéreo fue afectado por el régimen térmico cuando la planta se independizó de la semilla (23 DPE), pero luego su efecto quedó confundido con el retraso ocasionado en el desarrollo (36 DPE). El menor crecimiento aéreo estuvo dado por un menor peso de cada tallo y no por variaciones del número de macollo por planta, porque este no fue afectado por los tratamientos.

El crecimiento radical fue más sensible que el crecimiento aéreo al efecto de la condición del suelo. A los 36 DPE el peso radical en la condición de suelo siembra directa representó el 60% del peso en laboreo convencional. A diferencia de la parte aérea, el régimen térmico determinado por la siembra directa (T2) disminuyó el crecimiento radical pero sólo en las primeras etapas del desarrollo (13 DPE).

6. RESUMEN.

En el año 1994, en la Estación Experimental Dr. M. A. Cassinoni (Paysandú, Uruguay), se realizó un experimento con el objetivo de identificar y cuantificar los efectos de la temperatura y condiciones del suelo en siembra directa (SD) sobre el desarrollo, crecimiento y nutrición nitrogenada durante los estadios iniciales del crecimiento de cebada cervecera (*Hordeum vulgare* L.).

La menor temperatura del suelo provocó un enlentecimiento en el desarrollo (escala Haun). A los 23 días postemergencia (DPE), también provocó un menor crecimiento aéreo que determinó que en el suelo con cobertura (frío) el peso fuera el 77% del suelo sin cobertura.

No hubo efecto de la compactación del suelo en el crecimiento aéreo pero sí en el peso radicular y en el porcentaje de nitrógeno (PN) en el tejido. Al estado 7 hojas (escala Haun, Zadocks Z.30) el PN en SD fue 2.58% mientras que en el laboreo convencional fue 4.5%, por debajo y por arriba del nivel crítico de 4%, respectivamente. Este resultado fue atribuido al bajo nivel de N-NO₃ que presentó el suelo compactado y a la limitada exploración radicular del mismo evidenciada a los 36 DPE.

7. SUMARY.

In 1994, an experiment was conducted at Estación Experimental Dr. M. A. Cassinoni (Paysandú, Uruguay) in order to identify and to measure the effects of soil features under direct drilling (DD), upon the growth, development and nitrogen nutrition, during the early growth of malting barley (*Hordeum Vulgare*, L.).

The plants in cool soil showed slower development than warmer soil. Furthermore, at 23 days after emergence (DAE), the first one weighted 77% of warmer soil.

Although there was not effect over the aerial part, the weight of root and nitrogen percentage of the aerial tissue (PN), were affected by compaction of soil. At 7 Haun stage (36 DAE, Zadock Z.30), the NP in DD without nitrogen application was 2.8% and in conventional cultivation was 4.5%. It was below and above the critical level of 4%. We concluded the DD affect the NP through the available of soil N-NO₃ and the ability of roots to take up it from the soil.

B. BIBLIOGRAFIA.

- ABBAS AL-ANI, M. and HAY, R. 1983. The influence of growing temperature on the growth and morphology of cereal seedling root systems. *Journal of Experimental Botany*. 34:1720-1730.
- ALDOUS, D. E. and KAUFMANN, J. E. 1979. Role of root temperature on shoot growth of two Kentucky bluegrass cultivars. *Agronomy Journal*. 71:545-547.
- ASTON, A. R. 1987. Apex and root temperature and early growth of wheat. *Australian Journal Agricultural Research*. 38:231-238.
- ASTON, A. R. and FISCHER, R. A. 1986. The effects of conventional cultivation, direct drilling and crop residues on soil temperatures during the early growth of Wheat at Murrumbateman, New South Wales. *Australian Journal Agricultural Research*. 24:49-60.
- ATWELL, B. J. 1990a. The effect of soil compaction on wheat during early tillering. I. Growth, development and root structure. *New Phytology*. 115:29-35.
- ATWELL, B. J. 1990b. The effect of soil compaction on wheat during early tillering. II. Concentrations of cell constituents. *New Phytology*. 115:37-41.
- ATWELL, B. J. 1990c. The effect of soil compaction on wheat during early tillering. III. Fate of carbon transported to the roots. *New Phytology*. 115:43-49.
- AUBERTIN, G. M. and KARDOS, L. T. 1965a. Root growth through porous media under controlled conditions I. Effect of pore size and rigidity. *Soil Science Society of America Proceedings*. 29:290-293.
- AUBERTIN, G. M. and KARDOS, L. T. 1965b. Root growth through porous media under controlled conditions II. Effect of aeration levels and rigidity. *Soil Science Society of America Proceedings*. 29:363-365.
- BAETHGEN, W. E. 1992. Fertilización nitrogenada de Cebada Cervecera. I.N.I.A.. Serie Técnica N° 24. 59p.
- BARLEY, K. P. and GRACEN, E. L. 1967. Mechanical resistance as a soil factor influencing the growth of roots and underground shoots. *Advances in Agronomy*. 19:1-43.
- BAUER, A., FRANK, A. B. and BLACK, A. L. 1984. Estimation of Spring Wheat leaf growth rates and anthesis from air temperature. *Agronomy Journal*. 76:829-835.

- BENNIE, A. T. P. 1991. Growth and mechanical impedance. In Waisel Y., Eshel, A. and Kafkafi, U. eds. *Plants Roots The Hidden Half*. 1ed. New York, Marcel Dekker. pp. 393-414.
- BOATWRIGHT, G. O., FERGUSON, H., SIMS, J. R., 1976. Soil temperature around the crown node influences early growth, nutrient uptake, and nutrient translocation of spring wheat. *Agronomy Journal*. 35:227-231.
- BOWEN, G. D. 1991. Soil temperature, root growth, and plant function. In Waisel Y., Eshel, A. and Kafkafi U. eds. *Plants Roots The Hidden Half*. 1ed. New York, Marcel Dekker. pp. 309-330.
- BRADFORD, K. J. and YANG, S. F. 1981. Physiological responses of plants to waterlogging. *HortScience*. 16:25-30.
- CARMI, A. and HEUER, B. 1981. The role of roots in control of bean shoot growth. *Annals of Botany*. 48:519-527.
- CARRASCO, P. J. 1989. Efeito da compactação sobre as propriedades físicas do solo, crescimento e rendimento do Girasol. Tesis MSc. Porto Alegre, Brazil. 107 p.
- CASTILLO, S. R., DOWDY, R. H. BRADFORD, J. M. and LARSON, W. E. 1982. Effects of applied mechanical stress on plant growth and nutrient uptake. *Agronomy Journal*. 74:526-530.
- CHAN, K. Y., MEAD, J. A. and ROBERTS, W. P. 1987. Poor early growth of Wheat under direct drilling. *Australian Journal of Agricultural Research*. 38:791-800.
- DE WILLIGEN, P. and van NOORDWIJK, M. 1987. Roots, plant production and nutrient use efficiency. Thesis Ph.D. Netherland, Wageningen University. p.
- DEXTER, A. R. 1987. Mechanics of root growth. *Plant and Soil*. 98:303-312.
- ERNST, O., HOFFMAN, E. y ELLIOT, E. 1992. Respuesta de cebada cervecera a manejos de suelo contrastantes. In III REUNION NACIONAL DE INVESTIGADORES DE CEBADA. Minas, Uruguay. pp. 81-89.
- FISCHER, R. A., KONO, Y. and HORRE, G. N. 1994. Direct drilling effects on early growth of wheat: studies in intact cores. *Australian Journal of Experimental Agricultural*. 34:223-227.
- FORTIN, M.-C. and PIERCE, F. J. 1990. Developmental and growth effects of crop residues on corn. *Agronomy Journal*. 82:710-715.

- FRANK, A. B. and BAUER, A. 1995. Phylochron differences in Wheat, Barley, and Forage Grasses. *Crop Science*. 35:19-23.
- FRANK, A. B., BAUER, A. and BLACK, A. L. 1989. Carbohydrate, nitrogen, and phosphorus concentrations of Spring Wheat leaves and stems. *Agronomy Journal*. 81:524-528.
- GAN, Y. and STOBBE, E. H. 1996. Mainstem leaf stage and its relation to single plant grain yield in spring wheat. *Crop Science*. 36:628-632.
- GARCÍA, A. 1993a. Densidad de siembra en cebada cervecera. In Reunión Nacional de Cebada Cervecera, (IVª, 1993, Palmar), 1993. Palmar. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera. Trabajo N°8.
- GARCÍA, A. 1993b. Fertilización nitrogenada y factibilidad del diagnóstico foliar en Cebada Cervecera. In Reunión Nacional de Cebada Cervecera, (IVª, 1993, Palmar), 1993. Palmar. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera. Trabajo N°9.
- GRABLE, A. R. and SIEMER, E. G. 1968. Effects of bulk density, aggregate size, and soil water suction on oxygen diffusion, redox potentials, and elongation of corn roots. *Soil Science Society of America Proceedings*. 32:180-186.
- GREGORY, P. J. 1988. Growth and functioning of the plant roots. In Wild, A. Russel 's soil conditions & plant growth. 11ed. New York, Longman Scientific & Technical and John Wiley & Sons, Inc. pp. 113-167.
- GREGORY, P. J. 1986. Response to temperature in a stand of Pearl Millet. *Journal of Experimental Botany*. 37:379-388.
- HAMBLIN, A. P. 1985. The influence of soil structure on water movement, crop root growth, and water uptake. *Advances in Agronomy*. 38:95-158.
- HAUN, J. R. 1973. Visual quantification of wheat development. *Agronomy Journal*. 65:116-117.
- HAY, R. K. M. 1977. Effects of tillage and direct drilling on soil temperature in winter. *The Journal of Soil Science*. 28:403-409.
- HOFFMAN, E., ERNST, O., BRASSETTI, D. y BENTANCOUR, O. 1993. Análisis y caracterización de patrones de crecimiento inicial en 11 Variedades de Cebada Cervecera. In Reunión Nacional de Cebada Cervecera, (IVª, 1993, Palmar), 1993. Palmar. Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera. Trabajo °16.
- HOFFMAN, E. y ERNST, O. 1996. Refertilización en cebada cervecera. *Cangüé*. 6:15-21.

- ITAI, CH. and BIRBAUM, H. 1991. Synthesis of plant growth regulators by roots. In Waisel Y., Eshel A., and Kafkafi U. eds. *Plant Roots The Hidden Half*. New York, Marcel Dekker. pp 163-178.
- JACKSON, M. B. 1994. Root-to-Shoot communication in flooded plants: involvement of Abscisic Acid, Ethylene, and 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic Acid. *Agronomy Journal*. 86:775-778.
- KAWASE, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plant to waterlogging. *HortScience*. 16:30-34.
- KAYS, S. J., NICKLOW, C. W. and SIMONS, D. H. 1974. Ethylene in relation to response of roots to physical impedance. *Plant and Soil*. 40:565-571.
- KIRBY, E. J. M. 1987. Leaf emergence rates of Wheat in a mediterranean enviroment. *Australian Journal of Agricultural Research*. 38:455-464.
- KIRBY, E. J. M. 1995. Factors affecting rate of leaf emergece in Barley and Wheat. *Crop Science*. 35:11-19.
- KLEPPER, B., RICKMAN, R. W. and PETERSON, C. M. 1982. Quantitative characterization of vegetative development in small cereal grains. *Agronomy Journal*. 74:789-792.
- KLEPPER, B. 1991. Root-Shoot relationship. In Waisel Y., Eshel A., and Kafkafi U. eds. *Plant Roots The Hidden Half*. New York, Marcel Dekker. pp 265-286.
- KRAMER, P. J. 1974. *Relaciones Hídricas de Suelos y Plantas*. Leonor Tejada. 1ed. México. Offset Universal S.A. 538 p.
- LEMON, E. R. 1962. Soil aeration and plant root relations I. Theory. *Agronomy Journal*. 54:167-170.
- LONGNECKER, N., KIRBY, E. J. M. and ROBSON, A. 1993. Leaf emergence, tiller growth, and apical development of nitrogen-deficient spring wheat. *Crop Science*. 33:154-160.
- LUXMOORE, R. J. and STOLZY, L. H. 1969. Root porosity and growth responses of rice and maize to oxygen supply. *Agronomy Journal*. 61:202-204.
- MACKAY, A. D. and BARBER, S. A. 1984. Soil temperature effects on root growth and phosphorus uptake by corn. *Soil Science Society of America Journal*. 48:818-823.
- MARTINO D. L. 1994. Avances experimentales en siembra directa. In *Jornada de Cultivos de Invierno 1994*. INIA. Serie de actividades de Difusión N°4. Colonia, Uruguay. pp:1 1-27.

- MASLE, J. and PASSIOURA, J. B. 1987. The effects of soil strength on the growth of young wheat plants. *Australian Journal of Plant Physiology*. 14:643-656.
- MATHERS, A. C. 1967. Effect of radial restriction on lateral growth of the root-shoot axis of young cotton plants. *Agronomy Journal*. 59:379-381.
- MISRA, R. K., DEXTER, A. R. and ALSTON, A. M. 1986a. Penetration of soil aggregates of finite size. II. Plant roots. *Plant and Soil*. 94:59-85.
- MISRA, R. K., DEXTER, A. R. and ALSTON, A. M. 1986b. Maximum axial and radial growth pressures of plant roots. *Plant and Soil*. 95:315-326.
- NIELSEN, K.F. and HUMPHRIES, E.C. 1966. Effects of roots temperature on plant growth. *Soils and Fertilizers*. 29:1-7.
- NEMOTO, K., MORITA, SH. and BABA, T. 1995. Shoot and root development in rice related to the Phylotron. *Crop Science*. 35:24-29.
- OLARAN, G. y PIÑEYRUA, G. 1996. Efecto de la intensidad de laboreo y manejo del rastrojo en la secuencia agrícola sobre el rendimiento del trigo y las propiedades físico-químicas del suelo. Tesis Ingeniero Agrónomo. Facultad de Agronomía. Montevideo, Uruguay. 93p.
- ONG, C. K. 1983. Response to temperature in a stand of pearl millet. *Journal of Experimental Botany*. 34:322-336.
- OUSSIBLE, M., CROOKSTON, R. K. and LARSON, W. E. 1992. Subsurface compaction reduces the root and shoot growth and grain yield of Wheat. *Agronomy Journal*. 84:34-38.
- OUSSIBLE, M., ALLMARAS, R. WYCH, R. D. and CROOKSTON, R. K. 1993. Subsurface compaction effects on tillering and nitrogen accumulation in Wheat. *Agronomy Journal*. 85:619-625.
- PETERSON, C. M., KLEPPER, B. and RICKMAN, R. W. 1982. Tiller development at the coleoptilar node in Winter Wheat. *Agronomy Journal*. 74:781-784.
- PRIHAR, S. S., CHOWDHARY, M. R. and VARGHESE, T. M. 1971. Effect of post-planting loosening of unstable soil on the anatomy of Corn root. *Plant and Soil*. 35:57-63.
- POWER, J. F., GRUNES, D. L., REICHMAN, G. A. and WILLIS, W. O., 1970. Effects of soil temperature on rate of barley development and nutrition. *Agronomy Journal*. 62:567-571.

- POWER, J. F., WILLIS, W. O., GRUNES, D. L. and REICHMAN, G. A., 1967. Effect of soil temperature, phosphorus, and plant age on growth analysis of Barley. *Agronomy Journal*. 59:231-234.
- RUSSEL, R. S. Plant Root Systems - Their function and interaction with the soil. In *Symposium on the Soil/Root System*, (1980, Paraná) 1981. Proceedings. Edited by R. Scott Russel, K. Igue and Y. R. Mehta. Published by Fundação Instituto Agonômico do Paraná. Londrina, Paraná, Brazil. pp. 3-19.
- RUSSEL, R. S. and GOSS, M. J. 1974. Physical aspects of soil fertility - The response of roots to mechanical impedance. *Netherland Journal of Agricultural Science*. 22:305-318.
- SALISBURY, F. B. and ROSS, C. 1992. *Plant Physiology*. 4ed. Belmont, California, Wadsworth Publishing Company. 682 p.
- SAS Institute Inc. SAS[®] Procedures Guide for Personal Computers, Version 6 Edition. Cary, C:SAS Institute Inc., 1985. 373 pp.
- SCHUMACHER, T. E. and SMUCKER, J. M. 1981. Mechanical impedance effects on oxygen uptake and porosity of drybean roots. *Agronomy Journal*. 73:51-55.
- SMUCKER, A. J. M. 1984. Carbon utilization and losses by Plant Root Systems. In *Roots, Nutrient and Water Influx, and Plant Growth*, (1982, Anaheim), 1984. *Proceedings*. Madison, Soil Science Society of America, Crop Science Society of America, y American Society of Agronomy. pp.27-46.
- SHARRATT, B.S. 1991. Shoot growth, root length density and water use of barley grown at different soil temperatures. *Agronomy Journal*. 83:237-239.
- SILVY, A. 1982a. La première feuille des plantules d'orge. I. Morphogenèse, les épidermes. *Canadian Journal of Botany*. 60:2864-2876.
- SILVY, A. 1982b. La première feuille des plantules d'orge. II. Croissance en longueur. *Canadian Journal of Botany*. 60:2877-2888.
- SKINNER, R. H. and NELSON, C. J. 1995. Elongation of the grass leaf and it relationship to the phyllochron. *Crop Science*. 35:4-10.
- STOLZY, L. H., FOTCH, D. D. and FLÜHLER, H. 1981. Indicators of soil aeration status. *Flora*. 171:236-265.
- TARDIEU, F. 1988. Analysis of the spatial variability of maize root density. I. Effect of wheel compaction on the spatial arrangement of roots. *Plant Soil*. 107:259-266.

- TAYLOR, H. M. and KLEPPER, B. 1975. Water uptake by Root Systems: an examination of assumptions in the single root model. *Soil Science*. 120:57-67.
- THOMAS, G. W., BLEVINS, R. L., PHILLIPS, R. E. and MCMAHON, M. A. 1973. Effects of a killed sod mulch on nitrate movement and Corn yield. *Agronomy Journal*. 65:736-739.
- TORREY, J. G. 1950. The induction of lateral roots by indoleacetic acid and root decapitation. *American Journal of Botany*. 37:257-264.
- UNGER, P. W. and KASPAR, T. C. 1994. Soil compaction and root growth: a review. *Agronomy Journal*. 86:759-766.
- WASEL, Y. and ESHEL, A. 1991. Multifform behaviour of various constituents of one Root System. In Waisel Y., A. Eshel, U. Kafkafi eds. *Plant Roots The Hidden Half*. New York, U.S.A. Marcel Dekker. pp 39-52.
- WATTS, W.R. 1971. Role of temperature in the regulation of leaf extension in *Zea mays*. *Nature*. 229:46-47.
- WILSON, A. J. and ROBARDS, A. W. 1977. Effects of mechanical impedance on root growth in barley, *Hodeum Vulgare* L. II. Effects on cell development in seminal roots. *Journal of Experimental Botany*. 28:1216-1227.
- WRAITH, J. M. and FERGUSON, A. H. 1994. Soil temperature limitation to water use by field-grown winter wheat. *Agronomy Journal*. 86:974-979.
- ZEEVAART, A. D. J. and CREELMAN, R. A. 1988. Metabolism and physiology of abscisic acid. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 39:439-473.

9. APENDICE.

APENDICE N°1.

Variable dependiente: Días a la aparición del t0

Fuente	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
T		11.36205674	11.36205674	2.46	0.1303
C	1	0.48546099	0.48546099	0.11	0.7486
T°C	1	0.85141844	0.85141844	0.18	0.6716
Error	23	106.16666667	4.61594203		
Total corregido	26	127.00000000			
	R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media	
	0.164042	13.86112	2.148474	15.50000	

APENDICE N°2.

Variable dependiente: Días a la aparición del t1

Fuente	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
T	1	0.33833609	0.33833609	0.18	0.6722
C	1	0.00310967	0.00310967	0.00	0.9676
T°C	1	3.48205307	3.48205307	1.86	0.1771
Error	76	142.55000228	1.87565792		
Total corregido	79	146.42800000			
	R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media	
	0.026484	8.166646	1.369547	16.77000	

APENDICE N°3.

Variable dependiente: Días a la aparición del t2

Fuente	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
T	1	1.48370419	1.48370419	0.92	0.3399
	1	2.67983436	2.67983436	1.67	0.2007
T°C	1	0.02277462	0.02277462	0.01	0.9056
Error	74	118.97972013	1.60783406		
Total Corregido	77	123.37179487			
	R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media	
	0.035600	6.259766	1.268004	20.25641	

APENDICE N°4.

Variable dependiente: Días a la aparición del t3

Fuente	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
T		0.43227881	0.43227881	0.16	0.6905
C	1	2.33981481	2.33981481	0.87	0.3567
T*C	1	0.16203704	0.16203704	0.06	0.8073
N	1	4.90162037	4.90162037	1.83	0.1851
T*N	1	0.46828704	0.46828704	0.17	0.6786
C*N	1	1.94732510	1.94732510	0.73	0.4000
T*C*N	1	3.52880658	3.52880658	1.32	0.2592
Error	5	93.89166667	2.68261905		
Corrected Total	2	109.15116279			

R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media
0.139801	6.609894	1.637870	24.77907

APENDICE N°5.

Variable dependiente: Días a la aparición del t4

Fuente	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
T	1	2.60416667	2.60416667	0.16	0.6982
C	1	0.07868852	0.07868852	0.00	0.9461
N	1	18.80341530	18.80341530	1.15	0.3087
C*N	1	28.40655738	28.40655738	1.74	0.2169
T*N		18.70416667	18.70416667	1.14	0.3099
Error	10	163.49166667	16.34916667		
Corrected Total	15	199.93750000			

R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media
0.182286	12.56205	4.043410	32.18750

DICE N°6.Variable dependiente: **Porcentaje de nitrógeno en parte aérea a los 36 DPE.**

	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
	1	0.00249581	0.00249581	13.10	0.0009
		0.00876780	0.00876780	46.02	0.0001
	1	0.00129111	0.00129111	6.78	0.0133
	1	0.00022162	0.00022162	1.16	0.2880
	1	0.00016020	0.00016020	0.84	0.3653
	1	0.00060558	0.00060558	3.18	0.0831
	1	0.00002507	0.00002507	0.13	0.7189
	36	0.00685950	0.00019054		
Corregido	43	0.02113664			
R-cuadrado		C.V.	Raíz CME	Media	
0.675469		7.108387	0.013804	0.19418868	

DICE N°7.Variable dependiente: **Contenido de nitrógeno en parte aérea a los 36 DPE.**

	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
	1	683.3339834	683.3339834	11.24	0.0019
	1	933.7650639	933.7650639	15.36	0.0004
	1	253.1357775	253.1357775	4.16	0.0487
	1	230.5314305	230.5314305	3.79	0.0593
	1	2.9735945	2.9735945	0.05	0.8262
	1	177.0949649	177.0949649	2.91	0.0965
	1	72.4441045	72.4441045	1.19	0.2823
	36	2188.577156	60.793810		
Corregido	43	4618.521212			
R-cuadrado		C.V.	Raíz CME	Media	
0.526130		28.42685	7.797039	27.4284295	

INDICE N°8.

Variable dependiente: número de macollos por planta a los 36 DPE

te	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
		5.39186446	5.39186446	0.87	0.3566
	1	9.03543813	9.03543813	1.46	0.2346
	1	5.96244216	5.96244216	0.96	0.3327
	1	14.07435438	14.07435438	2.28	0.1401
	1	1.81819675	1.81819675	0.29	0.5910
	1	6.34578295	6.34578295	1.03	0.3178
FN		3.76181520	3.76181520	0.61	0.4405
	36	222.61904762	6.18386243		
corregido	43	270.97727273			
R-cuadrado		C.V.	Raíz CME	Media	
		0.178459	31.17278	2.486737	7.977273

INDICE N°9.

Variable dependiente: número de macollos por planta

te	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
Modelo		2.56328601	2.56328601	10.16	0.0153
	7	1.76544627	0.25220661		
corregido	8	4.32873227			
R-cuadrado		C.V.	Raíz CME	Media	
		0.592156	11.17494	0.502202	4.49400000

Parámetro	Estimado	T para H0: Parámetro = 0	Pr > T	Desv. Est. del Error del Estimado
RECEPTO	20.33528810	4.09	0.0046	4.97183263
(0-15 cm)	-14.28716233	-3.19	0.0153	4.48152350

APENDICE N°10.

Variable dependiente: proporción correspondiente a parte aérea en peso fresco total a los 23 DPE

Fuente	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
T		0.02500796	0.02500796	2.16	0.1520
C	1	0.07539194	0.07539194	6.51	0.0160
T*C	1	0.31555818	0.31555818	27.26	0.0001
N	1	0.01799609	0.01799609	1.55	0.2221
T*N	1	0.00958484	0.00958484	0.83	0.3701
C*N	1	0.00244432	0.00244432	0.21	0.6492
T*C*N	1	0.05383994	0.05383994	4.65	0.0392
Error	30	0.34729879	0.01157663		
Total corregido	37	0.83803651			

R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media
0.585580	10.92262	0.107595	0.98506363

APENDICE N°11.

Variable dependiente: peso fresco de planta (parte aérea + raíces) a los 23 DPE

Fuente	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
T	1	0.28187921	0.28187921	1.48	0.2337
	1	0.21868609	0.21868609	1.15	0.2928
T*C	1	2.36003016	2.36003016	12.39	0.0014
N	1	0.00130414	0.00130414	0.01	0.9346
T*N	1	0.03399517	0.03399517	0.18	0.6758
C*N	1	0.04851238	0.04851238	0.25	0.6176
T*C*N	1	0.79136892	0.79136892	4.15	0.0508
HTP	1	5.78990378	5.78990378	30.39	0.0001
Error	29	5.52517822	0.19052339		
Total corregido	37	18.71471491			

R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media
0.704768	22.51640	0.436490	1.93854211

APENDICE N°12.

Variable dependiente: peso aéreo de planta a los 36 DPE

Variable	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
Tratamiento	1	0.16579708	0.16579708	2.18	0.1482
Replicados	1	0.06761435	0.06761435	0.89	0.3517
C	1	0.05611718	0.05611718	0.74	0.3957
	1	0.12693307	0.12693307	1.67	0.2043
N	1	0.00005743	0.00005743	0.00	0.9782
N	1	0.02986480	0.02986480	0.39	0.5346
C*N	1	0.01509828	0.01509828	0.20	0.6584
Residual	36	2.73400326	0.07594454		
Total corregido	43	3.21097717			
	R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media	
	0.148545	37.38434	0.275580	0.73715455	

APENDICE N°13.

Variable dependiente: peso del tallo principal a los 36 DPE

Variable	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
Tratamiento	1	0.00252723	0.00252723	1.08	0.3052
Replicados	1	0.00227403	0.00227403	0.97	0.3304
C	1	0.00147268	0.00147268	0.63	0.4324
	1	0.00393043	0.00393043	1.68	0.2028
N	1	0.00074584	0.00074584	0.32	0.5756
	1	0.00004507	0.00004507	0.02	0.8903
C*N	1	0.00064092	0.00064092	0.27	0.6036
Residual	36	0.08409883	0.00233608		
Total corregido	43	0.09583600			
	R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media	
	0.122471	19.56801	0.048333	0.24700000	

APENDICE N°14.

Variable dependiente: peso del macollo 1 a los 36 DPE

Fuente	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
T	1	0.00172475	0.00172475	1.39	0.2458
C	1	0.00199966	0.00199966	1.61	0.2121
T*C	1	0.00035783	0.00035783	0.29	0.5943
	1	0.00134410	0.00134410	1.08	0.3046
T*N	1	0.00082430	0.00082430	0.67	0.4201
C*N	1	0.00022080	0.00022080	0.18	0.6754
T*C*N	1	0.00104728	0.00104728	0.85	0.3640
Error	36	0.04460913	0.00123914		
Total corregido	43	0.05243591			

R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media
0.149264	25.87478	0.035201	0.13604545

APENDICE N°15.

Variable dependiente: peso del macollo 2 a los 36 DPE

Fuente	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
T		0.00484488	0.00484488	6.45	0.0155
C		0.00341695	0.00341695	4.55	0.0398
T*C	1	0.00146172	0.00146172	1.95	0.1715
N	1	0.00102601	0.00102601	1.37	0.2501
T*N	1	0.00022991	0.00022991	0.31	0.5835
C*N	1	0.00032284	0.00032284	0.43	0.5162
T*C*N	1	0.00059163	0.00059163	0.79	0.3806
Error	36	0.02703193	0.00075089		
Total corregido	43	0.03915989			

R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media
0.309704	24.98864	0.027402	0.10965909

APENDICE N°16.

Variable dependiente: peso del macollo 3 a los 36 DPE

Fuente	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
T	1	0.00283626	0.00283626	3.79	0.0595
C	1	0.00179666	0.00179666	2.40	0.1301
T*C	1	0.00012527	0.00012527	0.17	0.6848
N	1	0.00120152	0.00120152	1.61	0.2133
T*N	1	0.00003027	0.00003027	0.04	0.8417
C*N	1	0.00031496	0.00031496	0.42	0.5206
T*C*N	1	0.00032192	0.00032192	0.43	0.5160
Error	35	0.02616970	0.00074771		
Total corregido	42	0.03281674			

R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media
0.202550	41.75429	0.027344	0.06548837

APENDICE N°17.

Variable dependiente: peso fresco de raíz por planta a los 36 DPE

Fuente	Gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	Pr > F
T	1	0.10628180	0.10628180	0.71	0.4038
C	1	2.97548808	2.97548808	19.99	0.0001
T*C	1	0.00554783	0.00554783	0.04	0.8480
N	1	0.51583621	0.51583621	3.47	0.0711
T*N	1	0.18592233	0.18592233	1.25	0.2713
C*N	1	0.19775872	0.19775872	1.33	0.2568
T*C*N	1	0.15308783	0.15308783	1.03	0.3174
Error	35	5.20876725	0.14882192		
Total corregido	42	9.56275567			

R-cuadrado	C.V.	Raíz CME	Media
0.455307	7.108502	0.385774	5.42694402