

2. ASPECTOS FISIOLÓGICOS DEL RENDIMIENTO EN LOS CULTIVOS

Jaime H. Bernal Riobo*

El rendimiento de los cultivos se incrementó en forma acelerada durante los últimos 50 años como resultado de la introducción de nuevas variedades y el avance en las técnicas de manejo agronómico del cultivo. Además del incremento en el potencial de rendimiento, a las nuevas variedades desarrolladas por los fitomejoradores se les ha incorporado la resistencia a enfermedades, plagas y la habilidad para responder a niveles altos de fertilización.

En un estudio realizado en el Reino Unido basado sobre el promedio de la producción nacional de trigo durante 30 años, se encontró que el incremento en el rendimiento de este cereal fue debido gracias a la introducción de variedades mejoradas y a la implementación de prácticas agronómicas adecuadas para el cultivo. Sin embargo fue imposible determinar el grado de contribución que tuvo cada uno de estos factores en la producción final del grano debido a la fuerte interacción que existe entre el genotipo y el ambiente, lo que nos indica que las variedades responden en forma diferente según el ambiente en el cual se desarrollan. Es así como las plantas semienanas de arroz y trigo de alto potencial de rendimiento generadas durante la llamada revolución verde, responden mejor a niveles altos de fertilización nitrogenada que las variedades altas.

La determinación del rendimiento final de cualquier cultivo es un proceso complejo que dependerá de los efectos acumulativos del ambiente interactuando en cada una de las etapas del crecimiento de las plantas.

Los primeros intentos para entender como el ambiente y el genotipo interactuaban para determinar el rendimiento en los cereales se basaron principalmente en el análisis de los componentes del rendimiento. De esta forma algunos investigadores sugirieron que teóricamente el procedimiento a seguir sería encontrar en la planta los caracteres que controlaban el rendimiento por hectárea y por medio de una serie de hibridaciones acumularlos en una planta para formar una combinación óptima. Por lo tanto el rendimiento de grano por área sería tratado como el producto de los varios componentes individuales; por ejemplo para los cereales el rendimiento sería el producto de multiplicar el número de plantas por metro cuadrado, por el número de espigas por planta, por el número de granos por espiga, por el peso de cien granos. La idea era poder estudiar los efectos del ambiente en cada uno de estos componentes.

* Fisiólogo vegetal. Investigador Asociado Programa Regional Agrícola Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria. Centro de Investigación La Libertad, A.A. 3019, Villavicencio, Meta.

Posteriormente la técnica de análisis de crecimiento fue desarrollada, con un cambio en el énfasis sobre la tasa de asimilación neta, hacia la tasa de crecimiento del cultivo. Con el uso de la técnica del análisis de crecimiento la dinámica de la partición de carbohidratos puede ser analizada con más detalle. Con el uso de la técnica del análisis de crecimiento se encontró como el rendimiento económico no solo dependía de la producción total de materia seca si no también del índice de cosecha, o sea la proporción de la materia seca económicamente útil.

El crecimiento y desarrollo de las plantas es controlado internamente por la constitución genética de los individuos y externamente por el ambiente; ambas clases de controles actúan sobre los procesos bioquímicos y fisiológicos. El conocimiento de los factores que afectan el crecimiento y la comprensión de la forma como actúan, facilitara la selección de los genótipos y las prácticas agronómicas que permitirán maximizar la eficiencia de la producción en los diferentes ambientes.

2.1 Control Ambiental

El ambiente controla externamente el crecimiento y desarrollo de las plantas modificando la intensidad de los procesos fisiológicos. Los factores ambientales pueden agruparse en tres clases y aunque se consideren separadamente, es necesario tener en cuenta que ellos interactúan y por esta razón al variar el nivel o intensidad de uno, se modifican las respuestas de las plantas a los demás.

El primer grupo de factores está formado por el complejo climático dentro del cual, los que más afectan la producción son la intensidad de luz, la precipitación y la temperatura.

El segundo grupo está constituido por el complejo edáfico y sobresalen en importancia las características físicas y químicas de los suelos.

El tercer componente del ambiente, de importancia en agricultura, es el factor biótico, especialmente en los aspectos relacionados con malezas, insectos y microorganismos.

La principal consideración, desde el punto de vista de producción con relación al ambiente, es que las regiones agrícolas difieren en la intensidad o nivel de los diferentes factores y que uno o más de ellos pueden limitar la producción en una región por deficiencia o exceso, mientras otra combinación de factores puede ser limitante en otra región.

De lo anterior se desprende que la caracterización del ambiente y la determinación de los factores limitantes debe ser uno de los primeros aspectos a considerar para planificar la producción agrícola de una región. Para obtener el rendimiento máximo económico, los limitantes deben superarse mediante la utilización de genótipos menos exigentes en los factores identificados o adecuando el nivel de ellos a las exigencias de los genótipos más adaptables al ambiente de la zona.

2.2 Control Genético

Las características de crecimiento y desarrollo y por tanto el rendimiento potencial de una planta, están impresos en el código genético presente en cada célula el cual determina las características morfológicas y fisiológicas de los individuos. La coordinación de las actividades en cada parte del organismo y las respuestas a los estímulos ambientales son reguladas por medio de las hormonas.

La distribución de la vegetación señala que existen especies limitadas a complejos ambientales específicos y especies que prosperan en ambientes diversos. Las especies de distribución amplia tienen variabilidad genética amplia, lo cual les ha permitido formar combinaciones genéticas (ecotipos), específicas para diferentes ambientes. Estos ecotipos tienen respuestas diferentes a los factores ambientales por lo cual presentan variaciones en crecimiento de una región a otra.

La habilidad de las especies cultivadas para crecer en diferentes ambientes se basa en los mismos principios y por esta razón es necesario producir genotipos, a manera de ecotipos, con adaptación a las condiciones ambientales predominantes de cada región. Un genotipo adaptado es el que puede utilizar más eficientemente los recursos ambientales existentes. Si no se utilizan genotipos apropiados es necesario modificar el ambiente para acomodarlo a los requerimientos del genotipo disponible, lo cual eleva los costos de producción. Por lo tanto, para producir eficiente y económicamente en un ambiente dado, es necesario seleccionar el genotipo que más se adapte a ese ambiente.

Como las condiciones climáticas varían de un semestre a otro y generalmente se observan variaciones de rendimiento entre semestres, es posible lograr producción estable utilizando genotipos con adaptación específica a las condiciones climáticas predominantes en cada periodo de crecimiento y modificando las prácticas agronómicas para minimizar el efecto de los factores que se tomen limitantes.

Como la fotosíntesis es el proceso más relacionado con el rendimiento, esta presentación se limita a analizar la fotosíntesis, dando énfasis a la discusión de los principales factores que la afectan y sus relaciones con el rendimiento y la productividad.

2.3 Aspectos Básicos de la Fotosíntesis

La fotosíntesis consta de tres procesos parciales uno fotoquímico, otro físico y el tercero bioquímico.

- a) **Proceso fotoquímico.** Por este proceso la energía radiante es transformada en energía química, la cual es utilizada posteriormente para reducir el CO₂ a carbohidratos. Este proceso es afectado solamente por la luz.

- b) **Proceso físico.** Difusión de CO₂ del aire externo a los cloroplastos. Proceso físico de difusión que depende de la diferencia y concentración de CO₂ entre el aire externo de los cloroplastos y es afectado por la resistencia de los tejidos de la hoja a la difusión.
- c) **Proceso bioquímico.** Realiza la fijación enzimática de CO₂ y es afectado principalmente por la temperatura.

De acuerdo con el principio de Blackman sobre factores limitantes que enuncia que "cuando la velocidad de un proceso depende de varios factores, la tasa del proceso es limitada por el ritmo del proceso más lento"; se puede observar que los factores que principalmente afectan la fotosíntesis son la intensidad de luz, la difusión de CO₂ y la temperatura.

Al examinar el proceso fotosintético en hojas individuales se observa que a bajas intensidades de luz, el proceso fotoquímico es limitante y la tasa de fotosíntesis depende de la luminosidad. A las concentraciones normales de CO₂ de 320 ppm y cuando hay saturación de luz, la fotosíntesis es afectada por variaciones en la concentración externa de CO₂. Con la intensidad de luz y la concentración de CO₂ a niveles de saturación, la tasa de fotosíntesis es afectada por la temperatura porque el proceso bioquímico es limitante. En condiciones tropicales la temperatura es el factor menos limitante de la fotosíntesis.

2.4 Diferencias de la Capacidad Fotosintética entre Especies

Las especies cultivadas se pueden diferenciar en dos grupos de acuerdo con el proceso bioquímico. En el grupo denominado C₃, el primer producto de la fotosíntesis es un compuesto de tres carbonos. El primer producto detectable de la fotosíntesis de las plantas C₄, es un ácido orgánico de cuatro carbonos. Otras características de los dos grupos de plantas se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Algunas características que diferencian a las plantas C₃ de las plantas C₄.

	C ₃	C ₄
Fotosíntesis en haces vasculares	No	Sí
Eficiencia	Baja	Alta
Carboxilasa	RIBICO	PEPCA
Compensación CO ₂ ppm	30-70	0-10
Uso de agua g/g MS	450-950	250-350
Tasa max. F.S. neta (mg CO ₂ /dm ² hoja/hr.)	15-40	40-80
Tasa max. crecimiento (g MS/dm ² hoja/día)	0,5-2.0	4-5
Inhibición FS por CO ₂	Sí	No
Fotorrespiración	Alta	Baja
Temperatura óptima FS neta	15-25	30.45
Temperatura óptima crecimiento °C	20-25	30.35
Saturación con luz (int. max)	0,25-0.33	0,9-1.0
Cultivo	Algodón, Arroz	Maíz

Modificado de: Black, C.C. 1973. Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO₂ uptake. *Ann. Rev. Physiol.* 24.253-286.

Existen diferencias entre los dos grupos de plantas en la manera como responden las tasas de fotosíntesis al variar la intensidad de luz. Las hojas de plantas C₄ como el sorgo, el maíz y la caña de azúcar, no muestran saturación de las tasas de fotosíntesis, aún a intensidades superiores a las de la máxima luminosidad solar. Las tasas máximas de las plantas C₄ por lo menos duplican a las de las plantas C₃.

Las hojas de plantas C₃ como soya y algodón se saturan de luz a intensidades mucho más bajas que las plantas C₄ indicando que el suministro de CO₂ al cloroplasto o su reducción son limitantes. En este sentido es de importancia anotar que las plantas C₃ presentan fotorrespiración y las plantas C₄ no. En las plantas C₃ la respiración en presencia de la luz es varias veces mayor que en oscuridad y puede aproximarse a la mitad de la fijación de CO₂ que ocurre simultáneamente. Por esta razón la fijación neta se puede reducir a la mitad.

2.5 Fotosíntesis en el Campo

Los ecosistemas agrícolas son básicamente sistemas que deben diseñarse para explotar eficientemente la fotosíntesis puesto que el 92% de la materia seca, producida por las plantas, está formada por C, H y O y estos elementos son asimilados por el proceso fotosintético. La fracción restante de la materia seca está constituida por los 13 elementos esenciales absorbidos del suelo.

Los ecosistemas agrícolas se caracterizan por la competencia entre los individuos para utilizar los mismos recursos del ambiente. En un cultivo se establece competencia por agua y minerales bajo el terreno y por luz en el ambiente aéreo.

Esta competencia empieza más temprano en poblaciones densas que en poblaciones ralas. Los efectos de la competencia son más drásticos cuando los organismos son similares en morfología y cuando tienen las mismas demandas, como en el caso de las comunidades de plantas cultivadas.

Las plantas espaciadas no interfieren entre sí y tienen tasas altas de crecimiento. Al disminuir el espaciamiento aumenta la interferencia reduciéndose las tasas de acumulación de materia seca por planta. Al disminuir las tasas de acumulación neta, hay menos asimilados disponibles para la raíz limitándose su expansión y actividad. La disminución consecuente de la toma de nutrientes y agua causa reducción de la expansión de hojas y por lo tanto limita el área fotosintética.

Las plantas en comunidad presentan curvas de fotosíntesis similares a las de las hojas individuales pero muestran menor tendencia a saturarse. Por esta razón presentan las tasas máximas de fotosíntesis a intensidades mayores a las que saturan a las hojas individuales. La principal razón de las diferencias entre hojas individuales y plantas se debe a que las hojas superiores absorben la mayor parte de la luz reduciendo la disponible para las hojas inferiores. Al aumentar la intensidad de luz se saturan las hojas superiores pero hay más luz transmitida y reflejada hacia las hojas inferiores que no están saturadas.

La disponibilidad de luz es frecuente el principal determinante de la productividad agrícola en condiciones de agricultura altamente tecnificada donde el agua y los minerales no son limitantes. Existe gran variación en la radiación que reciben diferentes zonas, las diferencias se deben a la localización geográfica y a condiciones climáticas. Estas variaciones dan lugar a diferencias en productividad potencial entre regiones.

2.6 Eficiencia de la Utilización de la Luz

El rendimiento de un cultivo depende básicamente del tamaño y eficiencia de su sistema fotosintético. La eficiencia en la utilización de la energía radiante depende de la efectividad con que es interceptada y transformada en carbohidratos.

La eficiencia de intercepción depende del área y el arreglo foliar. El índice comúnmente empleado para expresar la capacidad de la comunidad de plantas para interceptar luz, es la relación entre el área de follaje y el área de terreno y se denomina índice de área foliar (IAF). En condiciones agrícolas el IAF es más determinante de la producción de materia seca que la capacidad fotosintética del cultivar. Los incrementos en rendimiento que se logran desarrollando sistemas que aumenten la intercepción de luz y mejorando la distribución de la luz en el manto foliar son mayores que los logrados mediante el aumento de la capacidad de conversión de energía en carbohidratos.

En las fases iniciales de desarrollo de los cultivos el IAF es bajo y no se intercepta toda la radiación. Para aumentar la captura de luz en estos estados se deben utilizar genótipos que produzcan y expandan las hojas rápidamente. Un fenotipo ideal para interceptar y mantener una distribución adecuada de la luz en el manto foliar, es el de plantas en que las hojas inferiores sean horizontales y las superiores verticales.

La interceptación aumenta a medida que se incrementa el IAF hasta que éste alcanza un nivel crítico. a este nivel se obtiene la máxima interceptación y las tasas máximas de crecimiento. Como el IAF crítico varía entre especies y variedades, estas diferencias deben tenerse en cuenta en la selección de las densidades de población. Cuando el IAF es bajo las tasas de acumulación de materia seca dependen del grado de cubrimiento del terreno y en este caso las hojas dispuestas horizontalmente interceptan más radiación. A valores altos de IAF las tasas de crecimiento son mayores cuando hay una mayor proporción del área foliar iluminada, en este caso, son más ventajosas las hojas verticales. cuando la elevación del sol sobre el terreno presenta ángulos superiores a 60°, se requieren IAF superiores a tres para lograr interceptación completa de la radiación.

Otras formas de aumentar la utilización de la radiación son la distribución uniforme de las plantas, el aumento de las densidades de población, la reducción de las distancias entre surcos, la fertilización adecuada, especialmente con nitrógeno, para lograr desarrollo rápido del área foliar o para prolongar la duración del área foliar activa.

Como el desarrollo del grano ocurre cuando se acelera la senectud del follaje, los cultivares en que las hojas permanecen activas por más tiempo tienden a proporcionar mayores rendimientos. Los aumentos que comúnmente se observan con aplicaciones tardías de fertilizantes se deben a que prolongan la actividad de las hojas.

La orientación de los surcos en sentido norte-sur puede dar lugar a mayor interceptación de luz que la orientación este-oeste sin embargo, la dirección del viento influye en estas respuestas por afectar la distribución de CO₂ en el manto foliar.

La eficiencia de la conversión de la luz en carbohidratos puede expresarse en términos de la relación entre la energía almacenada en los componentes orgánicos y la energía radiante absorbida; también se expresa por la relación entre el número de moles convertidos y el número de Einsteins absorbidos, o por el número de moléculas convertidas con relación al número de fotones absorbidos.

Los cálculos efectuados por varios investigadores señalan que, en las áreas con mayor desarrollo agrícola, la eficiencia de utilización de la radiación total incidente varía entre 2% y 3%. La eficiencia de utilización de la radiación visible incidente varía entre 5% y 10% y la eficiencia de conversión de la radiación visible absorbida varía entre 6% y 12%.

Considerando la agricultura a nivel mundial, la eficiencia de utilización de la luz visible es menor del 1% debido al uso de variedades no adaptadas, a que se presentan deficiencias o excesos de agua, a las deficiencias nutricionales, a la presencia de malezas y a la ocurrencia de plagas y enfermedades. El manejo adecuado de estos factores es indispensable para obtener máxima productividad.

Puede decirse en general, que para optimizar la eficiencia fotosintética, las condiciones para el crecimiento de las plantas deben ser las que proporcionen tasas de fotosíntesis cercanas al potencial del genotipo.

Como existe correlación entre el rendimiento económico y el grado en que la energía radiante es utilizada en la producción de materia seca, se deben desarrollar plantas que utilicen y conviertan el máximo de energía en materia orgánica y que acumulen la mayor parte de ella en los órganos que constituyen el rendimiento económico.

2.7 Efecto de las Densidades de Población

Al aumentar la población se debe considerar que las tasas de productividad aumentan con el área foliar sólo hasta el punto en que absorbe completamente la radiación y que al aumentar la población, se aumenta ligeramente el uso total de agua pero se reduce marcadamente el uso por planta; este último efecto puede causar reducción de rendimiento con poblaciones demasiado altas.

La respuesta del rendimiento al aumento de la densidad de población dependen de si el producto es el resultado del crecimiento vegetativo o del crecimiento reproductivo, esto es, si el rendimiento económico es la biomasa total o solamente la semilla.

Cuando el rendimiento es la biomasa total, éste aumenta al aumentar la población hasta un punto en que un nuevo aumento de la población no aumenta el rendimiento (ver Figura). Si se continúa aumentando la población la producción de biomasa se mantiene en el nivel máximo.

Cuando el rendimiento económico proviene de estructuras reproductivas, al aumentar el número de plantas se alcanza una población óptima a la cual se obtienen los rendimientos máximos, si esta población se sobrepasa los rendimientos disminuyen. El rendimiento máximo de grano se obtiene a la densidad de población más baja que proporciona el máximo rendimiento biológico.

- La disminución del rendimiento de grano a densidades de población excesivas se debe a la reducción de la disponibilidad de luz, agua y minerales por planta, lo cual afecta la reproducción dando lugar a que se disminuya drásticamente el número de depósitos por planta. Se postula además que la disminución de la reducción de

nitratos debida al sombreado excesivo, limita la síntesis de proteínas y por lo tanto el desarrollo de las inflorescencias.

2.8 Efecto de las Deficiencias de Agua

Las deficiencias de agua afectan la producción de materia seca por sus efectos sobre la fotosíntesis, la respiración, la expansión foliar y la reproducción. El principal efecto de las deficiencias de agua sobre la productividad se debe a la disminución de las tasas de fotosíntesis.

Cuando la turgencia de las hojas es alta, las tasas de fotosíntesis durante el día están relacionadas estrechamente con la intensidad de luz. La fotosíntesis cesa cuando las hojas pierden el 50% del agua requerida para turgencia máxima.

Ocurren deficiencias de agua cuando las tasas de absorción son inferiores a las de transpiración. Al presentarse esta situación, la apertura estomática disminuye aumentando la resistencia a la difusión de CO_2 y por lo tanto las tasas de fotosíntesis disminuyen. Aunque el agua participa como materia prima en el proceso fotoquímico, este proceso es poco sensible a las deficiencias de humedad porque solamente el 0,1% del agua utilizada por la planta se emplea en la liberación de H^+ y electrones.

Cualquier factor que reduzca las tasas de absorción de agua, como la disminución del agua disponible y el desarrollo limitado de raíces, afecta las tasas de fotosíntesis. Plantas que se desarrollan bajo competencia tienen sistemas radiculares poco extensos y son propensas a presentar tasas de absorción inferiores a las de transpiración en las etapas avanzadas de desarrollo cuando el IAF es alto y las demandas de agua elevadas.

Las deficiencias de agua aumentan las tasas de respiración. Al aumentarse la respiración y disminuir la fotosíntesis la acumulación de materia seca disminuye.

El funcionamiento del floema es regulado por la disponibilidad de agua. El efecto de las deficiencias de agua sobre el transporte de carbohidratos es complejo y está relacionado con los efectos sobre: la fotosíntesis, la actividad de los depósitos y el transporte en sí. Cuando ocurren deficiencias de humedad la concentración de solutos en el floema aumenta y se retarda la velocidad del transporte. La acumulación de carbohidratos en la hojas causa inhibición de la fotosíntesis.

La deficiencia de agua limita el crecimiento de las hojas porque la presión de turgencia es el factor más determinante en aumento de tamaño de las células. Los efectos sobre la expansión celular pueden presentarse antes de que ocurra cierre estomático. Limitaciones en la expansión foliar, en estados tempranos de desarrollo, pueden limitar los rendimientos por dar lugar a menor área fotosintética en la época de desarrollo de las inflorescencias y de llenado de granos.

La etapa reproductiva es la etapa en que se desarrollan los depósitos para el material fotosintético producido durante la maduración, las deficiencias de humedad durante la fase reproductiva limitan el rendimiento potencial. La reducción del número de depósitos se debe a que se reduce la división y la diferenciación celular. La principal causa de la reducción del tamaño de las inflorescencias es la disminución de la disponibilidad de carbohidratos. El período reproductivo desde la iniciación de la inflorescencia hasta la antesis es muy sensible a las deficiencias de humedad.

Las deficiencia de agua durante la maduración o período de llenado del grano reducen drásticamente los rendimientos por limitar las tasas de fotosíntesis y de traslocación.

2.9 Efectos de la Nutrición Mineral

La deficiencia de elementos minerales puede afectar directamente o indirectamente, cualquier de los subprocesos de la fotosíntesis. Varios minerales son componentes de los pigmentos (Mg, N) o de los compuestos que constituyen la cadena transportadora de electrones (Fe, Cu) o participan como transportadores de electrones (Cl, Mn). Otros elementos forman parte de los compuestos que almacenan energía (N,P). La difusión de CO₂ es afectada por K el cual controla los movimientos estomáticos. Otros elementos son requeridos para la actividad de las enzimas fijadoras de CO₂ (Mg).

Los minerales afectan la utilización de la luz por afectar el crecimiento y el funcionamiento de las hojas. Las deficiencias de minerales retardan la expansión y aceleran la senectud. Las tasas máximas de fotosíntesis se mantienen por más tiempo en hojas de plantas fertilizadas adecuadamente.

Las hojas tienen tamaño y duración limitada y para maximizar ambos aspectos requieren nutrición mineral apropiada especialmente de N, P, y K. El N aumenta y mantiene el área foliar activa aplicado en cualquier época, pero en algunas situaciones puede aumentar área sin aumentar rendimiento; puede aún causar disminución, cuando se produce un área foliar alta en condiciones de baja luminosidad.

La tasa de absorción de elementos minerales es afectada por la disponibilidad de ellos, por la extensión del sistema radicular y por la respiración de las raíces. La respiración de las raíces es reducida por suministro deficiente de carbohidratos o por deficiencias de oxígeno.

2.10 Efectos de otros Factores sobre la Fotosíntesis

CO₂

Experimentalmente se ha demostrado que el enriquecimiento de la atmósfera con CO₂ estimula las tasas de fotosíntesis especialmente en especies C₃ por reducir la fotorrespiración. Las plantas C₄ presentan una respuesta similar pero se saturan a menores concentraciones.

El CO₂ puede ser limitante de las tasas máximas de fotosíntesis en días de alta radiación. En estas condiciones los vientos favorecen la fotosíntesis reemplazando el aire sin CO₂, cerca de la superficie foliar, por aire con mayor concentración de CO₂. El CO₂ puede ser limitante de las tasas de fotosíntesis de las hojas superiores y la luz de las hojas inferiores.

Temperatura

Al elevarse la temperatura aumentan las tasas de fotosíntesis pero se aumentan en mayor grado las de respiración y las de fotorrespiración en las plantas C₃. Las plantas C₄ por tener temperaturas óptimas más altas para fotosíntesis que las plantas C₃, por no presentar fotorrespiración, son más productivas en los ambientes cálidos y soleados donde las plantas C₃ estarían en desventaja. Estas características deben tenerse en cuenta en la zonificación de la producción agrícola.

La temperatura aumenta las tasas de fotosíntesis sólo en condiciones en que la intensidad de luz o la difusión de CO₂ no son limitantes. Las regiones en que las temperaturas nocturnas son bajas tienden a ser más productivas que las regiones en que las noches son cálidas porque se reduce el gasto de carbohidratos en respiración. Como la elevación de la temperatura acelera más la respiración que la fotosíntesis, la fotosíntesis neta disminuye al aumentar la temperatura.

Edad de las hojas

La edad de las hojas afecta las tasas de acumulación de carbohidratos. La capacidad para fotosintetizar aumenta a medida que la hoja crece y alcanza su capacidad máxima cuando la expansión es completa; después de este punto la clorofila se descompone y los cloroplastos se degradan, disminuyendo la actividad fotosintética.

Regulación interna

Las tasas de fotosíntesis parecen estar controladas por la velocidad con que los productos son respirados o almacenados. Factores que afectan la actividad de los

depósitos como bajas temperaturas, deficiencias de agua y minerales, así como la insuficiencia de depósitos, conducen a la acumulación de carbohidratos en las hojas, lo cual disminuye las tasas de fotosíntesis.

La producción puede ser limitada por el número de depósitos que se forman en la fase reproductiva porque, aunque las condiciones sean óptimas para fotosíntesis durante la fase de maduración, ésta puede ser inhibida por la acumulación de carbohidratos causada por la escasez de depósitos.

Relación de las Fases de Desarrollo con el Rendimiento

Una planta anual de crecimiento determinado, como el maíz, arroz, atraviesa por tres etapas definidas durante su ciclo de vida: la vegetativa, la reproductiva y la de maduración.

Fase vegetativa

La fase vegetativa comienza con la germinación y termina cuando el meristemo apical del tallo deja de producir primordios foliares. En esta etapa la planta forma los órganos que la facultan para utilizar los recursos del ambiente requeridos para completar su ciclo. Cualquier factor que durante esta etapa limite el desarrollo del sistema radicular o la iniciación y el crecimiento de las hojas, afecta el rendimiento porque la absorción de agua y minerales, así como la actividad fotosintética, en las etapas posteriores, se reducen. Esta etapa es sensible a deficiencias de agua y de nutrientes especialmente nitrógeno.

Fase reproductiva

La fase reproductiva se inicia cuando el meristemo, en vez de producir primordios de hojas, comienza a producir primordios de flores y termina cuando se libera el polen. Como en las flores se forma ovarios y óvulos y cada ovario en un fruto y cada óvulo una semilla en potencia, en esta etapa se determina el rendimiento potencial. La principal actividad en esta etapa es la división y diferenciación celulares y por tanto son importantes, en términos de rendimiento, los factores que afectan estas funciones tales como la disponibilidad de nitrógeno y carbohidratos. Condiciones que causan aborto de óvulos como deficiencias de humedad y temperatura extremas, tienen efecto negativo sobre el rendimiento potencial. Esta etapa puede visualizarse como el período en que se forman los depósitos del rendimiento; puesto que existe una relación estrecha entre el número de granos y el rendimiento, las condiciones adversas que ocurren durante esta etapa son las que causan mayores reducciones.

Fase de maduración

La fase de maduración o fase de llenado de los depósitos es la etapa durante la cual se obtiene el rendimiento económico. Esta etapa comienza con la fecundación de los óvulos y termina cuando se alcanza la madurez fisiológica. La

principal actividad en esta etapa es la acumulación de productos fotosintéticos en óvulos fecundados. Los factores que afectan las tasas de fotosíntesis en esta etapa (luz, agua, área foliar activa) y el transporte de carbohidratos influyen sobre el rendimiento. Como esta etapa coincide con la senectud de las hojas, prácticas que retardan senectud, como aplicaciones tardías de N, pueden aumentar los rendimientos.

La acumulación rápida de materia seca en el grano no empieza inmediatamente después de la fecundación y puede tener un retardo de diez o más días, limitando a veinte días el período de acumulación, de un material que tiene treinta días de antesis a madurez fisiológica.

Indice de Cosecha

La materia seca total producida por un cultivo por unidad de área constituye el rendimiento biológico. La cantidad de materia seca acumulada en los granos constituye el rendimiento económico de cultivos como maíz o arroz. La porción del rendimiento biológico que corresponde al rendimiento económico se ha denominado coeficiente de efectividad, de migración o índice de cosecha, K. Matemáticamente este coeficiente se expresa:

$$K = \frac{\text{R. Económico}}{\text{R. Biológico}}$$

En general, los cultivos modernos tienen valores de K más altos que los antiguos, bien sea porque tienen menor rendimiento biológico o porque teniendo igual rendimiento biológico, destinan una mayor porción de la materia seca a la producción de grano. Cultivares con índice de cosecha alto contribuyen a la obtención de mayores rendimientos.

Componentes de Rendimiento

Para evaluar el efecto de diferentes factores en las distintas etapas de desarrollo sobre el rendimiento de grano, se analizan las relaciones numéricas entre las estructuras que determinan el número de depósitos del rendimiento, el número de depósitos llenos y el peso de los depósitos. En términos generales el rendimiento final está dado por el producto entre: plantas/ha; inflorescencias/planta; semillas/inflorescencia y peso/semilla.

Las especies de cultivo difieren en la capacidad de ajustar su desarrollo ante la competencia o frente a condiciones adversas del ambiente. En plantas que ramifican, las variaciones en población son compensadas por ajuste del número de ramificaciones manteniéndose estable el número de inflorescencias. En plantas

que no ramifican, al aumentar la población disminuye el número de semillas por inflorescencia y el peso de los granos.

En general, se presentan relaciones negativas entre los componentes en tal forma que el aumento de uno, causa disminución de otro. Se obtiene rendimiento estable, cuando la disminución de un componente es compensado por el aumento en otro. Las especies con menor plasticidad o capacidad para compensar deben sembrarse a densidades más precisas.

El análisis de los componentes de rendimiento permite seleccionar la combinación que proporcione los mayores rendimientos en distintos ambientes. Si, por ejemplo, en un ambiente la intensidad luminosa es baja y es necesario reducir la población para maximizar la distribución de la luz, se puede contrarrestar este efecto estimulando un mayor desarrollo de las inflorescencias y prolongando el período de llenado.

El rendimiento puede ser limitado por el número de granos o por el peso de granos. Si las condiciones durante la fase productiva permitieron la formación de un número elevado de depósitos y la fotosíntesis o la traslocación no son adecuadas durante la maduración, el vaneamiento puede ser alto y los granos de poco peso.

La formación de un número bajo de depósitos es compensada sólo en parte por un mayor peso de granos, porque el tamaño del grano tiene más control genético que ambiental. Sin embargo, cuando la capacidad de almacenamiento es baja y las condiciones durante el llenado permiten tasas elevadas de fotosíntesis, el vaneamiento es bajo y la proporción de granos con peso máximo aumenta.

En general el rendimiento de grano está estrechamente correlacionado con el número de granos, por esta razón el número de depósitos es más limitante del rendimiento que el llenado de los depósitos. La prolongación del período de llenado para aumentar rendimiento sólo tiene significado cuando la capacidad de rendimiento no es limitada.

3. REFERENCIAS

- Gaastra, P. 1963.** Climatic control of photosynthesis and respiration. En: Evans, L.T. Environmental control of plant growth. Academic Press, Nueva York. p.113-140.
- Lemon, E.R. 1966.** Energy conversión and water use efficiency in plants. En: Plant environment and efficient water use. Am. Soc. of Agr. and Soil Sci. Soc. of America. p. 28-39.
- Leopold, A.C. y Kriedemann, P.E. 1978.** Plant growth and development. McGrawHill, Nueva Delhi. 545 p.
- Loomis, R.S.; Williams, W.A.; y Hall, A.E. 1971.** Agricultural productivity. Ann. Rev. Plant Physiol. 22:431-468.
- Milthorpe, F.L. y Moorby, J. 1974.** An introduction to crop physiology. Cambridge University Press. 202 p.
- Mitchell, R.L. 1970.** Crop growth and culture. Iowa University Press, Aimes. 349 p.
- Shw, R.H y Laing, D.R. 1966.** Moisture stress and plant response. En: Plant environment and efficient water use. Am. Soc. of Agr. and Soil Sci. Soc. of America. p. 73-92.
- Yoshida, S. 1972.** Physiological aspectos of grain yield. Ann. Rev. Plant Physiol. 23:437-464.

3. REFERENCIAS

- Gaastra, P.** 1963. Climatic control of photosynthesis and respiration. En: Evans, L.T. Environmental control of plant growth. Academic Press, Nueva York. p.113-140.
- Lemon, E.R.** 1966. Energy conversión and water use efficiency in plants. En: Plant environment and efficient water use. Am. Soc. of Agr. and Soil Sci. Soc. of America. p. 28-39.
- Leopold, A.C. y Kriedemann, P.E.** 1978. Plant growth and development. McGrawHill, Nueva Delhi. 545 p.
- Loomis, R.S.; Williams, W.A.; y Hall, A.E.** 1971. Agricultural productivity. Ann. Rev. Plant Physiol. 22:431-468.
- Milthorpe, F.L. y Moorby, J.** 1974. An introduction to crop physiology. Cambridge University Press. 202 p.
- Mitchell, R.L.** 1970. Crop growth and culture. Iowa University Press, Aimes. 349 p.
- Shw, R.H y Laing, D.R.** 1966. Moisture stress and plant response. En: Plant environment and efficient water use. Am. Soc. of Agr. and Soil Sci. Soc. of America. p. 73-92.
- Yoshida, S.** 1972. Physiological aspectos of grain yield. Ann. Rev. Plant Physiol. 23:437-464.