

INFLUENCIA DE LA APLICACION TARDIA DE NITROGENO EN EL AHIJAMIENTO, AREA VERDE Y PESO SECO DEL TRIGO

R. MARTÍNEZ-CARRASCO*

P. PÉREZ PÉREZ*

L. SÁNCHEZ DE LA PUENTE*

SUMMARY: The effect of nitrogen on tillering, dry matter production and leaf area of the various shoots of the wheat plant was studied in a glasshouse experiment. The nutrient was applied continuously between the stage of stem elongation and 30 days after anthesis, in the range from 0.1 to 12.8 meq N l⁻¹ of nutrient solution. Previously all the plants were supplied with a nutrient solution containing 8 meq N l⁻¹.

Applying 12.8 meq N l⁻¹ new tillers were formed. With 6.4 and 12.8 meq N l⁻¹ the survival of tillers already developed when the nutrient treatments started increased considerably, as well as the number of ear-bearing shoots.

Nitrogen increased total dry weight and the dry weight of tillers, but with the two highest levels of the nutrient (6.4 and 12.8 meq l⁻¹) the dry weight of the main shoot decreased. The response of leaf dry weight to nitrogen was larger than that of stem and ear dry weight.

Leaf area and leaf duration were greater as nitrogen supply increased. The leaf area, unlike the dry weight, of the main shoot, was not decreased by the highest levels of the nutrient. The green area of tillers showed a larger response to nitrogen than that of the main shoot. The effect of nitrogen on green area duration was different for the various organs of the main shoot and tillers. Ninety per cent of the variation in dry weight caused by nitrogen was accounted for by leaf area duration.

RESUMEN: La respuesta al nitrógeno del ahijamiento, de la producción de materia seca y del área verde de los diversos tallos del trigo se estudió en un experimento de invernadero. El nutriente se aplicó continuamente desde la fase de elongación del tallo hasta 30 días después de la antesis, en dosis de 0,1 a 12,8 meq N l⁻¹ de solución nutritiva. Previamente todas las plantas recibieron una solución nutritiva con 8 meq l⁻¹ de nitrógeno.

* Centro de Edafología y Biología Aplicada. Salamanca. C.S.I.C.

Con niveles de nitrógeno de 12,8 meq l⁻¹ en la solución nutritiva, se formaron nuevos tallos después de añadir el nutriente. Con 6,4 y 12,8 meq l⁻¹ aumentó considerablemente la supervivencia de los tallos ya desarrollados antes del comienzo de los tratamientos, así como el número de tallos con espiga.

El nitrógeno aumentó el peso seco total y el de los tallos laterales, pero con los dos niveles más altos del nutriente (6,4 y 12,8 meq l⁻¹) el peso seco del tallo principal disminuyó. El peso de las hojas respondió a la disponibilidad de nitrógeno más ampliamente que el del tallo y la espiga.

El área verde y su persistencia fueron mayores al crecer la administración de nitrógeno, que no redujo el área del tallo principal, a diferencia de lo observado en el peso seco. El área de los tallos laterales tuvo una respuesta al nitrógeno más amplia que el del tallo principal. La acción del nitrógeno en la duración del área verde fue distinta para los diversos órganos del tallo principal y de los laterales. La duración del área verde explicó el 90 % de las variaciones de peso seco inducidas por el nitrógeno.

INTRODUCCIÓN

Un importante factor determinante de la producción del trigo y de otros cereales es el número de espigas por unidad de superficie cultivada. Este número depende de la iniciación y supervivencia de los tallos, procesos que conjuntamente se denominan ahijamiento. Estos tallos se originan en las yemas axilares de las hojas del tallo principal y aumentan en número hasta un máximo que, en cultivos de campo, suele alcanzarse en marzo o abril. Más tarde, un número de tallos que varía con las condiciones ambientales y con el genotipo, muere, de forma que el número de tallos que producen espiga es menor que el máximo de tallos formados (AUSTIN y JONES, 1975; PEARMAN, THOMAS y THORNE, 1978).

La tasa de ahijamiento está determinada por el suministro de nutrientes, especialmente nitrógeno (WATSON, 1963; LANGER, 1967; CANNELL, 1969), que aumenta el número de tallos formados o su supervivencia, dependiendo de la época de su adición (BREMNER, 1969). Además de la disponibilidad de nitrógeno, la competencia entre tallos y la dominancia apical podrían controlar el número de tallos que llegan a producir espiga (THORNE, 1962b; LANGER, 1966; DARWINKEL, 1978). El grado en que todos los factores mencionados determinan el número final de tallos no ha sido resuelto por completo, y éste fue uno de los objetivos de nuestro estudio.

THORNE (1962b) y CANNELL (1969) estudiaron la contribución de los diversos tallos a la producción de grano, pero hay poca información sobre las posibles diferencias en la respuesta al nitrógeno de los diferentes tallos de

una planta. Este artículo describe un estudio del crecimiento del tallo principal y los laterales, en términos de número, peso seco y área verde, cuando la disponibilidad de nitrógeno varía. El estudio se concentró en el período comprendido entre la fase de máximo ahijamiento y los 30 días después de la antesis, cuando el grano estaba en la mitad de su crecimiento. Se eligió este intervalo para averiguar si el nitrógeno aumenta la producción de biomasa actuando sobre el tamaño (THORNE, 1974) o sobre la actividad (ROBSON y PARSONS, 1978) del sistema fotosintético, en una fase en que la superficie verde máxima está ya determinada, o próxima a estarlo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Cultivo

El 24 de noviembre de 1978 se sembraron semillas de la variedad de trigo Yécora en macetas de 20 cm. de diámetro con perlábón. Después de la germinación se dejaron ocho plantas por maceta. El cultivo se llevó a cabo en invernadero con iluminación natural. La temperatura nocturna se mantuvo en unos 10 °C y la del día a 20 °C, aproximadamente.

Hasta el 7 de febrero, las plantas se regaron frecuentemente con una modificación de la solución nutritiva de Long Ashton (HEWITT, 1966) que contenía 8 meq l⁻¹ de nitrógeno. A intervalos se aplicó también agua desionizada para evitar la concentración de la solución.

Tratamientos

A principios de febrero, cuando comenzó la elongación de los tallos principales, las macetas se lavaron abundantemente con agua, después de lo cual se añadieron ocho dosis distintas (N1-N8), de 0,1, 0,2, 0,4, 0,8, 1,6, 3,2, 6,4 y 12,8 meq l⁻¹ de nitrógeno como nitrato amónico. El pH de las soluciones se mantuvo siempre en el entorno de 6. Los tratamientos se distribuyeron al azar, con 15 macetas por tratamiento.

Mediciones

A partir del comienzo de la aplicación de las dosis de nitrógeno (día 0), se tomó una muestra cada dos semanas. La muestra consistió en tres macetas de cada tratamiento, como repeticiones. La segunda muestra (14 días) coincidió con la emergencia de las primeras espigas, y la tercera (28 días) con el comienzo de la antesis.

En cada fecha de muestreo se contaron los tallos de cada posición en la planta. Los tallos primarios se denominaron con el número de la hoja del tallo principal (T_p) en cuya axila se insertaban: T_1 , T_2 , etc., en la axila de la primera, segunda, etc., hoja verdadera. No se observaron tallos en la axila del coleoptilo, probablemente porque las semillas se sembraron a cierta profundidad. Los tallos T_1 y T_2 fueron semejantes en su respuesta al nitrógeno, y sus medidas se presentan unidas. Todos los tallos restantes fueron medidos conjuntamente. Se contó también el número de los tallos muertos de cada posición. El número total de hojas y de hojas verdes, separando la última de las restantes, y el número de espigas en cada grupo de tallos se determinó igualmente. El área verde de un lado del limbo foliar y de la superficie externa de los tallos con las vainas de las hojas (THORNE, 1974) se midió con un planímetro fotoeléctrico. Después de secar las plantas a 80 °C durante más de 15 horas, se obtuvo el peso seco de los limbos foliares de la primera hoja y de las restantes, de los tallos y de las espigas.

La tasa de crecimiento relativo se calculó por el método de RADFORD (1967), ajustando regresiones polinómicas a los datos de peso seco. La tasa de crecimiento relativo en un instante dado se define como la tasa de aumento en peso por unidad de peso de la planta. La duración del área verde se calculó integrando el área respecto al tiempo.

Tras moler la muestra vegetal seca y efectuar una digestión Kjeldahl, se determinó el contenido de nitrógeno con un electrodo de ión amonio.

RESULTADOS

Abijamiento

El número de tallos disminuyó progresivamente con el tiempo a lo largo de todo el experimento, excepto en el tratamiento N8, en el que ese número aumentó considerablemente entre la emergencia de la espiga y la antesis (14-28 días) y disminuyó después (tabla 1). En el tratamiento N7 la disminución del número de tallos con el tiempo fue menos acusada que en los que recibieron menos nitrógeno. A partir de la emergencia de las espigas (14 días), el número de tallos vivos fue mayor en los tratamientos N7 y N8, especialmente en este último. La dosis más alta de nitrógeno tuvo como principal efecto la formación de nuevos tallos de orden superior, pero hubo también diferencias en el número de los tallos T_1 y T_2 de la planta (tabla 1). Los dos niveles más elevados del nutriente redujeron drásticamente la fracción del total de tallos que murieron (tabla 1); al final del experimento la super-

vivencia de los tallos también pareció aumentar cuando creció la aplicación de nitrógeno dentro del rango de bajas concentraciones. Los efectos anteriores determinaron un aumento en el número de tallos con espiga (tabla 1).

Tabla 1. ACCIÓN DEL NITRÓGENO EN EL NÚMERO TOTAL DE TALLOS VIVOS, EN EL DE TALLOS PRINCIPALES (T_p), PRIMEROS (T_1) Y SEGUNDOS (T_2), EN EL NÚMERO DE TALLOS MUERTOS COMO PORCENTAJE DEL NÚMERO TOTAL, Y EN EL NÚMERO DE TALLOS FÉRTILES, EN VARIAS FECHAS DESPUÉS DEL COMIENZO DE LOS TRATAMIENTOS (EXPRESADAS EN DÍAS). LOS VALORES SON POR MACETA DE OCHO PLANTAS. e. t. d., ERROR TÍPICO DE LA DIFERENCIA

N meq/l	TALLOS VIVOS				$T_p + T_1 + T_2$			
	14	28	43	56	14	28	43	56
0,1	20,7	16,0	14,3	13,0	20,0	16,0	14,0	12,7
0,2	20,7	16,7	14,3	12,0	20,0	17,7	14,0	12,0
0,4	21,7	14,7	14,3	13,3	20,3	14,3	14,3	13,3
0,8	22,7	15,7	12,7	13,0	22,3	15,7	12,7	13,0
1,6	21,3	16,3	13,0	14,0	19,0	15,3	13,0	14,0
3,2	17,7	17,7	13,7	15,7	16,7	17,7	13,3	14,3
6,4	23,3	19,7	18,3	18,0	22,0	18,7	17,0	16,0
12,8	25,0	32,7	27,3	27,7	18,0	20,3	19,0	17,7
e. t. d.	1,97	1,95	1,77	1,15	1,75	1,42	1,70	0,78

N meq/l	TALLOS MUERTOS % TOTAL				TALLOS FERTILES			
	14	28	43	56	14	28	43	56
0,1	—	20,5	29,1	41,7	5,3	15,0	14,0	13,0
0,2	—	26,3	31,6	36,7	7,0	16,0	13,7	12,0
0,4	—	35,1	30,0	34,5	7,0	13,7	14,3	13,3
0,8	—	25,1	33,6	30,3	6,3	15,0	12,3	12,7
1,6	—	22,9	29,7	27,7	6,3	14,3	13,0	14,0
3,2	—	25,0	33,7	26,6	5,3	16,3	13,7	15,7
6,4	—	6,2	15,3	11,4	5,7	16,3	17,3	17,7
12,8	—	1,1	4,9	9,1	7,0	16,7	21,3	23,7
e. t. d.	—	7,60	9,11	5,30	0,89	1,05	1,57	1,50

Peso seco

Durante las ocho semanas del experimento el peso seco total aumentó de cinco a ocho veces, dependiendo del nitrógeno administrado, cuyo efecto fue más acusado al transcurrir el tiempo. Ya en la antesis los tres tratamientos con más nitrógeno tuvieron mayor peso, si bien las diferencias fueron todavía escasas (tabla 2). El incremento de peso estuvo confinado a los tallos T_1 y T_2 y, en el tratamiento N8, hubo también un pequeño efecto en el peso seco de los tallos de orden superior. El tallo principal, por el contrario, no

aumentó, sino que mostró una tendencia a disminuir con niveles altos de nitrógeno (tabla 2). En muestras sucesivas estas características se mantuvieron y fueron más acusadas, de modo que el peso del T_p aumentó hasta el tratamiento N_6 y decreció con niveles mayores. Los restantes tallos, en cambio, mostraron una respuesta positiva a la disponibilidad del nutriente.

TABLA 2. INFLUENCIA DE LA APLICACIÓN DE DIVERSOS NIVELES DE NITRÓGENO EN EL PESO SECO TOTAL POR MACETA, EL PESO DEL TALLO PRINCIPAL (T_p), EL DE LA SUMA DE LOS DOS PRIMEROS TALLOS ($T_1 + T_2$), Y EL DE LOS RESTANTES TALLOS (T_r), EN DIVERSAS FECHAS DESPUÉS DEL COMIENZO DE LOS TRATAMIENTOS. VALORES EN GRAMOS

N meq/l	PESO TOTAL				T_p			
	14	28	43	56	14	28	43	56
0,1	15,0	25,6	31,0	35,8	10,4	15,7	20,4	23,9
0,2	16,5	27,8	32,3	33,2	10,5	17,2	21,4	24,7
0,4	16,9	26,7	32,3	36,7	11,4	17,8	21,0	25,3
0,8	17,4	26,8	30,7	34,1	11,2	16,7	22,7	24,6
1,6	15,6	25,3	32,1	38,5	10,6	16,2	22,2	25,4
3,2	14,9	33,1	38,8	47,6	10,3	18,6	24,7	30,8
6,4	18,1	28,9	39,2	50,2	10,9	16,1	22,3	28,7
12,8	15,2	30,9	45,7	58,3	9,8	15,7	22,6	26,9
e.t.d.	0,97	1,28	1,97	2,52	0,55	0,72	1,32	1,35

N meq/l	$T_1 + T_2$				T_r			
	14	28	43	56	14	28	43	56
0,1	4,5	9,6	10,3	11,4	0,02	0,23	0,36	0,42
0,2	5,6	10,4	10,7	8,1	0,37	0,15	0,32	0,39
0,4	5,4	8,4	11,2	11,3	0,08	0,53	0,06	0,10
0,8	6,2	10,0	7,9	9,3	0,05	0,01	0,11	0,13
1,6	4,8	8,9	9,9	13,1	0,27	0,20	0,07	0,05
3,2	4,6	14,4	13,6	14,5	0,05	0,12	0,44	2,40
6,4	7,1	12,6	14,9	18,1	0,05	0,25	2,04	3,46
12,8	4,8	14,0	20,4	23,6	0,64	1,29	2,80	7,83
e.t.d.	0,68	1,54	2,64	2,04	0,263	0,379	0,900	1,355

El máximo incremento del peso del tallo ocurrió entre la emergencia de la espiga y la antesis, período en el que tiene lugar la elongación del último entrenudo (tabla 3). Con niveles de nitrógeno inferiores al N_6 el tallo alcanzó su peso máximo 15 días después de la antesis (43 días); con más nitrógeno el peso continuó aumentando después de esa fecha, y disminuyó ligeramente con menos. Después de la antesis el nitrógeno aumentó el peso del tallo, acentuándose con el tiempo este efecto por el incremento experimen-

tado con las dosis más altas de nitrógeno y la disminución con las más bajas. El peso de las hojas anteriores a la última decreció después de la antesis, excepto en el tratamiento N8, en el que el máximo ocurrió 15 días después (tabla 3). Desde la antesis el peso de estas hojas aumentó casi linealmente con la disponibilidad de nitrógeno. Respondió al nutriente, por tanto, en mayor medida que el tallo. También la última hoja alcanzó su peso máximo en diversa fecha según el nitrógeno aplicado (tabla 3). Decreció desde la antesis con niveles de N6 e inferiores, mientras que aumentó apreciablemente hasta los 43 días con N7 y hasta los 56 días con N8. La linealidad de la respuesta al nutriente fue aún mayor que en el caso de las hojas restantes. El peso seco de la espiga aumentó con el transcurso del tiempo con todas las dosis de nitrógeno, experimentándose el mayor incremento a partir de los 43 días, es decir, después de los 15 días de la antesis, coincidiendo con la fase

TABLA 3. ACCIÓN DE LA DOSIS DE NITRÓGENO EN EL PESO TOTAL POR MACETA (OCHO PLANTAS) DE LOS DIVERSOS ÓRGANOS DE LA PLANTA, EN DIFERENTES FECHAS DESPUÉS DE LA APLICACIÓN DE LOS TRATAMIENTOS. VALORES EN GRAMOS

N meq/l	TALLOS				HOJAS RESTANTES			
	14	28	43	56	14*	28	43	56
0,1	9,1	15,9	18,4	16,9	4,6	3,1	2,8	2,3
0,2	9,7	17,8	19,7	16,4	5,1	3,1	2,7	2,1
0,4	10,1	16,9	19,7	18,2	4,8	3,1	2,7	2,2
0,8	10,5	16,7	18,5	17,0	5,2	3,3	2,4	2,1
1,6	9,1	15,5	18,8	18,7	4,9	3,2	2,6	2,3
3,2	8,8	20,3	22,5	22,7	4,7	4,2	3,2	3,1
6,4	10,1	17,1	22,1	24,2	6,3	4,1	4,0	3,5
12,8	8,2	17,8	24,3	26,4	5,2	4,6	4,9	4,4
e.t.d.	0,56	0,80	1,31	1,35	0,42	0,17	0,27	0,29

N meq/l	ULTIMA HOJA				ESPIGAS			
	14	28	43	56	14	28	43	56
0,1	—	1,9	1,6	1,3	1,3	4,8	8,2	15,2
0,2	—	1,8	1,6	1,3	1,7	5,1	8,4	13,4
0,4	—	1,7	1,7	1,5	2,0	5,0	8,2	14,7
0,8	—	1,7	1,6	1,4	1,7	5,0	8,1	13,6
1,6	—	1,7	1,7	1,7	1,6	4,9	9,0	15,9
3,2	—	1,9	1,9	1,8	1,4	6,7	11,2	20,0
6,4	—	1,9	2,3	2,2	1,6	5,9	10,9	20,3
12,8	—	2,2	2,8	3,1	1,8	6,4	13,8	14,5
e.t.d.		0,14	0,15	0,18	0,25	0,33	0,54	1,15

* Incluye la última hoja

lineal de crecimiento del grano. La tasa de aumento en peso de la espiga creció con la disponibilidad de nitrógeno (tabla 3). Parte de las diferencias de peso debidas a los niveles altos de nitrógeno son atribuibles a la acción del nutriente en el ahijamiento.

No hubo efectos apreciables del nitrógeno en la distribución de materia seca entre la espiga y el resto del tallo. La fracción del peso seco total correspondiente a las hojas aumentó a expensas del tallo cuando se añadió más nitrógeno (tabla 4).

TABLA 4. INFLUENCIA DEL NITRÓGENO EN LA PARTICIÓN DE MATERIA SECA TOTAL ENTRE LOS DIVERSOS ORGANOS DE LA PLANTA. A LOS 56 DÍAS DEL COMIENZO DE LOS TRATAMIENTOS (30 DÍAS DESPUÉS DE LA ANTESIS). VALORES EN PORCENTAJE DEL PESO SECO TOTAL

N meq/l	Tallo	Hojas restantes	Hoja última	Espiga
0,1	47,44	6,50	3,61	42,45
0,2	49,34	6,25	3,95	40,46
0,4	49,70	7,07	4,13	40,10
0,8	49,85	6,04	4,16	39,95
1,6	48,39	6,00	4,37	41,24
3,2	47,73	6,31	3,84	42,12
6,4	48,08	7,02	4,46	40,44
12,8	45,29	7,47	5,32	41,92
e.t.d.	1,44	0,36	0,31	1,72

Area verde

El área verde total (fig. 1) fue máxima en la antesis en los tratamientos N1-N4, y continuó aumentando hasta 14 días después con niveles mayores de nitrógeno. La disminución posterior del área fue más lenta cuanto mayor fue la aplicación de nitrógeno. A la diferencia en la fecha de área máxima contribuyó la formación de tallos tardíos en los tratamientos con más nitrógeno, pero se debió también al efecto de esas dosis altas del nutriente en el área de los primeros tallos (tabla 5). Con los niveles N6-N8 el área de los tallos de orden superior aumentó hasta el último muestreo efectuado en el experimento (tabla 5). A diferencia de lo que ocurría con el peso seco, el área del tallo principal fue mayor con las dosis N7 y N8 que con la N6.

El área del tallo (tabla 6) alcanzó su máximo en la antesis (28 días), excepto en el tratamiento N8, en el que aún continuó aumentando. Posteriormente al área disminuyó, más en los tratamientos más deficientes en nitrógeno. Desde la antesis el nitrógeno aumentó el área del tallo. El área de las hojas exceptuada la última, disminuyó con el paso del tiempo y mostró una

respuesta de saturación al aumento de la disponibilidad de nitrógeno (tabla 6). La variación con el tiempo del área de la última hoja fue similar a la de las anteriores. En la antesis el área de esa hoja aumentó linealmente con el nitrógeno añadido (tabla 6); en muestras posteriores la respuesta fue más curvilínea, debido a que el área decreció más rápidamente en los tratamientos con menos nitrógeno.

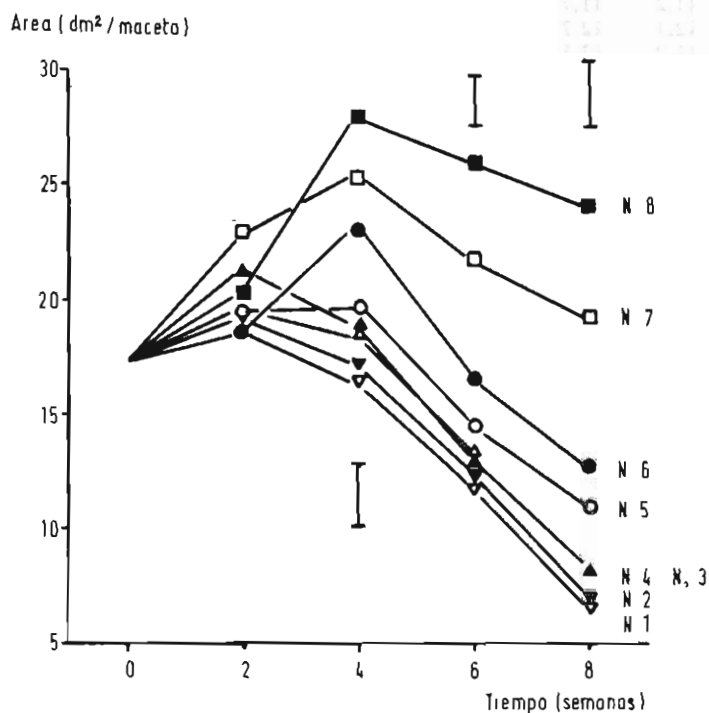


FIG. 1. Influencia del nitrógeno en el área verde a lo largo del tiempo. Las barras verticales representan diferencias significativas mínimas en cada fecha. N1-N8: nivel de nitrógeno en la solución nutritiva

La duración del área verde, es decir, la integral del área con respecto al tiempo, se relacionó estrechamente con el nitrógeno añadido con una respuesta de tipo parabólico (fig. 2A). La duración de las hojas anteriores a la última mostró una respuesta al nitrógeno mayor que la última hoja o el tallo, cuyas respuestas al nutriente fueron más lineales (fig. 2B). Por ello, mientras con niveles de nitrógeno menores que N6 la mayor parte del área verde se debió al tallo, con los niveles más altos fueron las hojas restantes las de mayor contribución a la duración del área total. El área del tallo y su res-

TABLA 5. ACCIÓN DEL NITRÓGENO EN EL ÁREA VERDE DE LOS DIVERSOS TALLOS A LO LARGO DEL DESARROLLO. SÍMBOLOS COMO EN TABLAS ANTERIORES. dm^2 POR MACETA

N meq/l	T_p				$T_1 + T_2$			
	14	28	43	56	14	28	43	56
0,1	10,7	8,9	7,0	4,1	8,0	7,2	4,5	2,4
0,2	10,5	9,4	7,5	4,6	8,3	7,6	4,8	2,0
0,4	10,8	11,2	8,0	5,1	8,5	7,1	5,3	3,2
0,8	11,2	10,7	8,9	5,5	10,3	8,2	3,9	2,9
1,6	10,9	11,4	9,2	6,4	8,0	8,0	5,2	4,6
3,2	11,2	11,7	9,5	7,5	7,3	11,5	6,7	4,7
6,4	12,1	12,7	11,4	10,1	10,9	12,5	9,6	7,5
12,8	11,0	12,5	11,4	10,2	7,9	13,6	12,0	10,2
e.t.d.	0,31	0,44	0,65	0,65	1,63	1,19	1,28	0,77

N meq/l	T_r			
	14	28	43	56
0,1	0,16	0,43	0,22	0,08
0,2	0,45	0,24	0,15	0,10
0,4	0,20	0,44	0,00	0,04
0,8	0,12	0,02	0,09	0,00
1,6	0,73	0,40	0,08	0,00
3,2	0,09	0,26	0,24	0,57
6,4	0,14	0,39	0,90	1,54
12,8	1,16	1,96	2,70	3,73
e.t.d.	0,40	0,50	0,39	0,59

TABLA 6. INFLUENCIA DEL NITRÓGENO EN EL ÁREA VERDE ($dm^2/maceta$) DE LOS DIVERSOS ÓRGANOS DE LA PLANTA A LO LARGO DEL DESARROLLO

N meq/l	TALLO				HOJAS RESTANTES			
	14	28	43	56	14*	28	43	56
0,1	4,9	6,4	6,0	5,4	13,9	5,6	2,3	0,1
0,2	5,2	7,0	6,3	5,6	14,0	5,8	2,6	0,0
0,4	5,4	6,9	6,5	6,2	14,2	7,2	3,1	0,2
0,8	5,7	6,9	5,9	5,7	16,0	7,6	3,5	0,5
1,6	5,2	6,9	6,2	6,3	14,4	8,5	4,5	1,4
3,2	5,0	7,7	6,6	6,4	13,7	11,0	6,0	2,8
6,4	5,8	8,3	7,8	8,3	17,3	12,4	9,3	6,7
12,8	5,5	9,4	10,0	10,4	14,6	13,2	10,8	8,1
e.t.d.	0,27	0,39	0,45	0,58	0,92	0,70	0,64	0,83

N meq/l	ULTIMA HOJA			
	14	28	43	56
0,1	—	4,5	3,5	1,1
0,2	—	4,4	3,5	1,0
0,4	—	4,5	3,7	2,0
0,8	—	4,4	3,4	2,3
1,6	—	4,4	3,8	3,2
3,2	—	4,6	3,8	3,3
6,4	—	4,9	4,7	4,2
12,8	—	5,5	5,3	5,6
e.t.d.	—	0,37	0,26	0,43

* Incluye todas las hojas

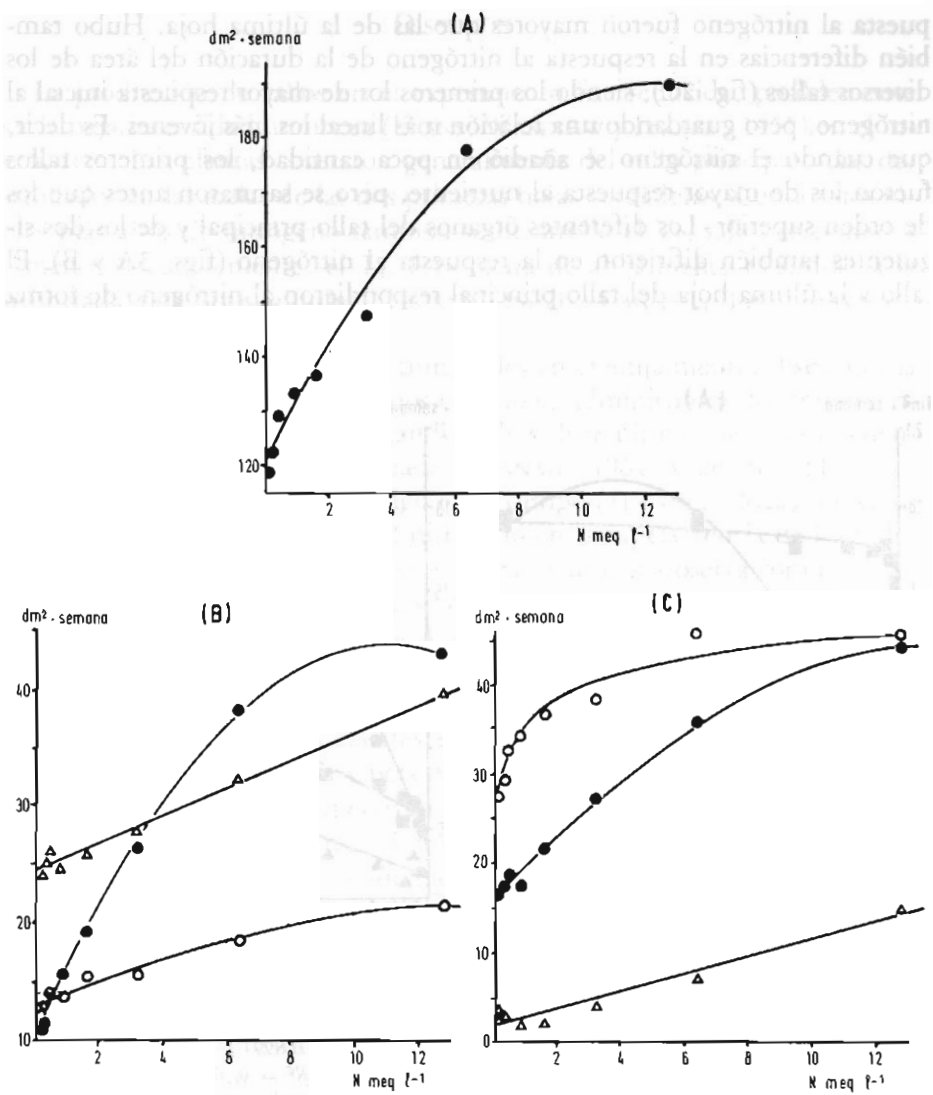


FIG. 2. (A) Relación entre la duración del área total por maceta y el nitrógeno.

$$y = 120,7 + 11,4 x - 0,467 x^2, R^2 = 0,980$$

(B) Influencia del nitrógeno en la duración del área de los diversos órganos de la planta

○ : última hoja; $y = 13,0 + 1,07 x - 0,03 x^2, R^2 = 0,978$

● : hojas restantes; $y = 10,6 + 5,95 x - 0,27 x^2, R^2 = 0,998$

△ : tallo; $y = 24,3 + 1,19 x, r^2 = 0,982$

(C) Acción del nitrógeno en la duración del área de los diversos tallos

○ : tallo principal; $y = 35,8 + 3,96 \ln x, r^2 = 0,960$

● : tallo 1 + tallo 2; $y = 16,1 + 3,86 x - 0,13 x^2, R^2 = 0,995$

△ : tallos restantes; $y = 1,87 + 0,95 x, r^2 = 0,945$

Valores por maceta de ocho plantas

puesta al nitrógeno fueron mayores que las de la última hoja. Hubo también diferencias en la respuesta al nitrógeno de la duración del área de los diversos tallos (fig. 2C), siendo los primeros los de mayor respuesta inicial al nitrógeno, pero guardando una relación más lineal los más jóvenes. Es decir, que cuando el nitrógeno se añadió en poca cantidad, los primeros tallos fueron los de mayor respuesta al nutriente, pero se saturaron antes que los de orden superior. Los diferentes órganos del tallo principal y de los dos siguientes también difirieron en la respuesta al nitrógeno (figs. 3A y B). El tallo y la última hoja del tallo principal respondieron al nitrógeno de forma

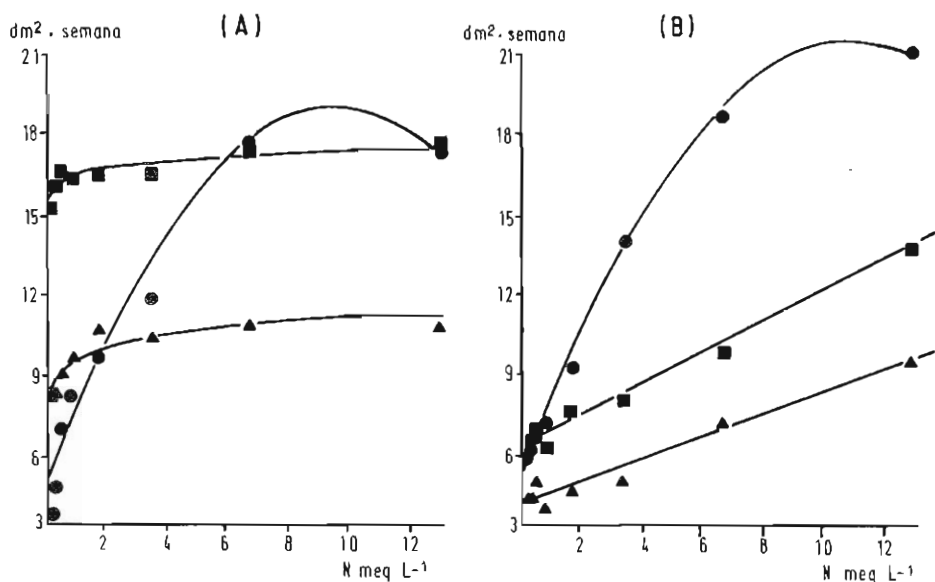


FIG. 3. (A) Influencia del nitrógeno en la duración del área de los diversos órganos del tallo principal

$$\text{Tallos: } y = 16,4 + 0,38 \ln x, r^2 = 0,769$$

$$\text{Última hoja: } y = 9,64 + 0,62 \ln x, r^2 = 0,899$$

$$\text{Hojas restantes: } y = 4,88 + 2,95 x - 0,15 x^2, R^2 = 0,974$$

(B) Influencia del nitrógeno en la duración del área de los dos tallos primeros ($T_1 + T_2$)

$$\text{Tallos: } y = 6,33 + 0,58 x, r^2 = 0,981$$

$$\text{Última hoja: } y = 4,25 + 0,41 x, r^2 = 0,955$$

$$\text{Hojas restantes: } y = 5,47 + 2,93 x - 0,13 x^2, R^2 = 0,997$$

■: Tallos. △: Última hoja. ●: Hojas restantes. Valores por maceta de ocho plantas

exponencial, y los de los tallos 1 y 2 de forma lineal. Las hojas restantes guardaron en ambos casos una relación parabólica con el nitrógeno añadido, pero alcanzaron un máximo mayor las de los tallos 1 y 2.

La producción de tallos en el experimento fue reducida, posiblemente por la baja intensidad luminosa (EVANS, WARDLAW y FISCHER, 1975) en el invernadero. Las plantas constaron generalmente del tallo principal y los desarrollados en las axilas de las dos primeras hojas verdaderas. Con los dos niveles más altos de nitrógeno también se desarrolló el T₃, tallos secundarios y, menos frecuentemente, el T₄. Esta pauta de ahijamiento es similar a la encontrada por otros autores (THORNE, 1962b; CANNELL, 1969; RAWSON, 1971).

El nitrógeno tuvo dos efectos principales en el ahijamiento: disminuir la mortandad de los tallos ya iniciados cuando se administraron los tratamientos, y promover el desarrollo de tallos tardíos. Este último efecto es frecuente en cultivos en macetas de cebada (ASPINALL, 1961) y de trigo (THORNE, 1962a), pero no en cultivos de trigo en el campo (THORNE, 1962a). En cambio, el aumento producido por el nitrógeno en la supervivencia de los tallos ya desarrollados en la fase de máximo ahijamiento, se observa comúnmente en ambos tipos de cultivo (WATSON, 1936; THORNE, 1962a-b; WATSON, THORNE y FRENCH, 1963; POWER y ALESSI, 1978).

Los datos del experimento indican que los primeros tallos tuvieron mayor capacidad de demanda de nitrógeno, privando del nutriente a los menos desarrollados y a las yemas axilares de las hojas. En efecto, el nitrógeno se utilizó antes en la expansión y persistencia del área verde y en el incremento del peso seco, que en la supervivencia de otros tallos o en el desarrollo de nuevas yemas. Por otra parte, el análisis químico de las plantas (datos no presentados en este trabajo) sugiere que, cuando se añadió poco nitrógeno, hubo translocación del nutriente desde los tallos superiores al principal. El incremento del número de tallos al aumentar la aplicación de nitrógeno pudo deberse a una disminución de la competencia interna por el nutriente, por estar más satisfechas las necesidades de los primeros tallos. Pero algunos datos de este experimento indican que la dominancia apical pudo determinar en parte los resultados. Uno de estos datos es la diferente respuesta al nitrógeno del tallo principal y de los restantes. El peso del tallo principal tendió a disminuir con niveles altos del nutriente, que aumentaron el peso de los otros tallos. Sin embargo, el área verde del T_p aumentó al añadir más nitrógeno, lo que indica que el nutriente redujo la eficiencia del sistema fotosintético en la producción de biomasa para el T_p. Es improbable que este efecto se deba al aumento de la densidad del cultivo, que reduciría la intensidad de la luz en la cubierta vegetal (PEARMAN, THOMAS y THORNE, 1979), puesto que entonces debería afectar a todos los tallos. Tampoco el aumento de la respiración que causa el nitrógeno (THOMAS, THORNE, KENDALL y PEAR-

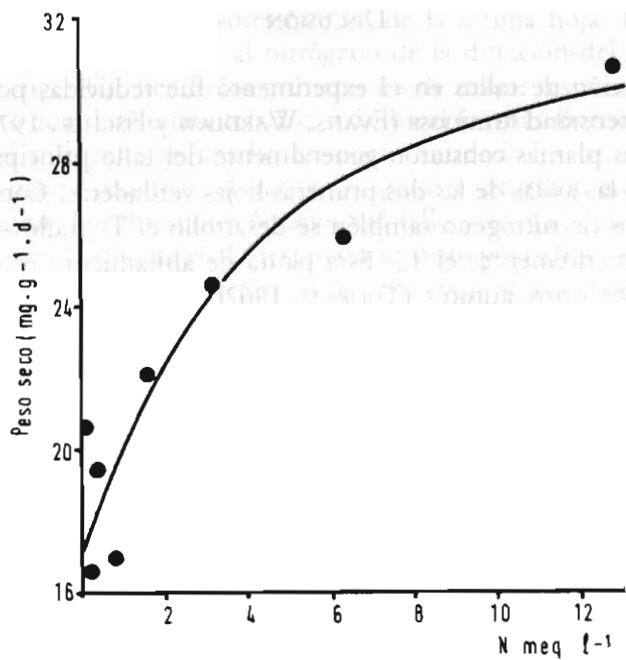


FIG. 4. Relación entre la tasa media de crecimiento relativo en el intervalo de estudio y el nitrógeno. $y = 32,0 - 14,4 e^{-0,18 x}$, $r^2 = 0,955$

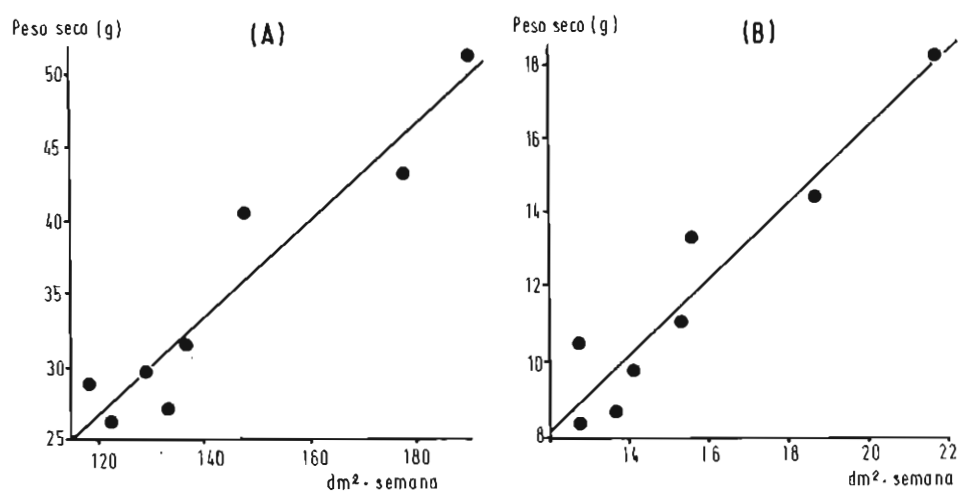


FIG. 5. (A) Relación entre el incremento de peso seco total a lo largo del experimento y la duración del área total en el mismo intervalo. $y = -13,2 + 0,33 x$, $r^2 = 0,903$
 (B) Relación entre el incremento de peso seco de la espiga después de la antesis y la duración del área de la última hoja en el mismo intervalo. $y = -3,96 + 1,01 x$, $r^2 = 0,907$
 Valores por maceta de ocho plantas

MAN, 1979) parece poder determinar esa disminución de la eficacia del área, puesto que la concentración de nitrógeno en el T_p fue menor que en los tallos más jóvenes. Es posible que parte de los asimilados producidos por el T_p fuesen transportados a las nuevas yemas en desarrollo. Inicialmente, los tallos son órganos completamente dependientes, con un balance asimilatorio negativo, es decir, que su respiración supera a su fotosíntesis (BREMNER, 1969), lo que puede reducir la asimilación neta de los tallos de los que se originan, si hay translocación de sus metabolitos a los tallos laterales. Esto implicaría que el nitrógeno disminuyó la dominancia apical. Otros autores han señalado ya una posible acción del nitrógeno de esta naturaleza (ALLSOPP, 1965; PHILLIPS, 1969). Así pues, la disponibilidad de nitrógeno y la dominancia apical, que se han señalado como factores determinantes de la supervivencia de los tallos (THORNE, 1962b; ISHAG y TAHA, 1974; DARWINKEL, 1978), es probable que actúen conjuntamente.

Las diferencias entre tallos en la respuesta del peso seco y de la duración del área al nitrógeno reflejan las relaciones de dominancia, por las que los tallos inferiores tuvieron mayor capacidad competitiva por los niveles bajos del nutriente, pero su demanda disminuyó progresivamente a medida que se satisficieron sus necesidades. En el tallo principal los tallos parecieron ser colectores más fuertes que las hojas (fig. 3A), pero éstas pudieron igualarlos cuando decteció su competencia al añadir más nitrógeno. Por el contrario, en los tallos T_1 y T_2 las hojas mostraron una respuesta inicial al nitrógeno mayor que la de los tallos (fig. 3B). Es posible que estas diferencias se debieran a la menor edad fisiológica de los tallos de orden superior, pues en fases tempranas de la ontogénesis el desarrollo foliar precede al crecimiento del tallo, que domina, en cambio, al avanzar el desarrollo. Dado que los tallos importan los productos asimilados por las hojas, los primeros fueron menos afectados por la deficiencia de nitrógeno, que acelera la senescencia de las hojas por degradación de sus proteínas y transporte de los compuestos nitrogenados a otros órganos. Al aumentar la adición de nitrógeno, una fracción creciente de éste pudo emplearse en mantener el crecimiento de los tejidos foliares, que permanecieron verdes por más tiempo y tuvieron más peso.

En otros ensayos el nitrógeno aumentó el área verde máxima considerablemente y su longevidad sólo ligeramente (THORNE, THOMAS y PEARMAN, 1979). En las plantas de este experimento el nitrógeno aumentó más la persistencia del área que su máximo, posiblemente porque se añadió demasiado tarde para afectar a éste. La acción del nitrógeno en el peso seco se debió a un incremento de la tasa de crecimiento y no de su duración, que, en el intervalo del experimento, fue igual para todos los tratamientos. En efecto, la tasa media de crecimiento relativo (fig. 4) mostró una relación asintótica estrecha con el nitrógeno añadido.

A pesar de que en nuestro experimento el nitrógeno se administró cuando el área foliar estaba próxima al máximo, la variación del peso seco total guardó estrecha relación con la duración del área, que explicó el 90 % de las diferencias de peso (fig. 5A). Así pues, el nitrógeno debió influir en pequeña medida en la asimilación neta, a diferencia con lo encontrado por ROBSON Y PARSONS (1978). Esto confirma la conclusión general de que el nitrógeno aumenta el peso por su acción en el tamaño del sistema fotosintético y no en su actividad (THORNE, 1974). El aumento en peso seco de la espiga estuvo más relacionado con la duración del área de la última hoja después de la antesis (fig. 5B) que con la duración del área total. La razón es que la mayor parte de la biomasa del grano proviene de la fotosíntesis que se realiza en la última hoja y el último entrenudo del tallo después de la antesis (WELBANK, WITTS y THORNE, 1968).

COLABORACIÓN TÉCNICA

D.^a M.^a Luz Cosme y D. Dionisio González colaboraron en el cultivo y muestreo de las plantas, así como en el análisis del crecimiento.

BIBLIOGRAFIA

- ALLSOPP, A. (1965): *The significance for development of water supply, osmotic relations and nutrition*. Part 1, vol. 15, Encyclopedia of Plant Physiology, W. Ruhland (ed.). Springer-Verlag, Berlin, 504-52.
- ASPINALL, D. (1961): *The control of tillering in the barley plant. I. The pattern of tillering and its relation to nutrient supply*. Aust. J. biol. Sci. 14, 493-505.
- AUSTIN, R. B. & JONES, H. G. (1975): *The physiology of wheat*. Plant Breeding Inst. Rep. for 1974, 20-73.
- BREMNER, P. M. (1969): *Effects of time and rate of nitrogen application on tillering, «sharp eyespot» (Rhizoctonia solani) and yield in winter wheat*. J. agric. Sci., Camb. 72, 273-280.
- CANNELL, R. Q. (1969): *The tillering pattern in barley varieties*. I. J. agric. Sci., Camb. 72, 405-22.
- DARWINKEL, A. (1978): *Patterns of tillering and grain production of winter wheat at a wide range of plant densities*. Neth J. agric. Sci. 26, 383-98.
- EVANS, L. T.; WADLAW, I. F. & FISCHER, R. A. (1975): *Wheat*. En *Crop Physiology*, L. T. Evans (ed.). Cambridge University Press, Londres, 101-49.
- HEWITT, E. J. (1966): *Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition*. Tech. Comm. No. 2, 2nd ed., Comm. Agric. Bur., 430-72.

- ISHAG, H. M. & TAHA, M. B. (1974): *Production and survival of tillers of wheat and their contribution to yield*. J. agric. Sci., Camb. 83, 117-24.
- LANGER, R. H. M. (1966): *Mineral nutrition of grasses and cereals*. En *The growth of cereals and grasses*. Proc. 12th Easter Sch. Agric. Sci., Univ. Nottingham, 1965. Milthorpe & Ivins (eds.). Butterworths, Londres, 213-26.
- (1967): *Physiological approaches to yield determination in wheat and barley*. Field Crop Abstr. 20, 101-6.
- PEARMAN, I.; THOMAS, S. M. & THORNE, G. N. (1978): *Effect of nitrogen fertilizer on growth and yield of semi-dwarf and tall varieties of winter wheat*. J. agric. Sci., Camb. 91, 31-45.
- , —, — (1979): *Effect of nitrogen fertilizer on photosynthesis of several varieties of winter wheat*. Ann. Bot., 43, 613-21.
- PHILLIPS, I. D. J. (1969): *Apical dominance*. En *Physiology of plant growth and development*, M. B. Wilkins (ed.). McGraw-Hill, Londres, 165-202.
- POWER, J. F. & ALESSI, J. (1978): *Tiller development and yield of standard and semi-dwarf spring wheat varieties as affected by nitrogen fertilizer*. J. agric. Sci., Camb. 90, 97-108.
- RADFORD, P. J. (1967): *Growth analysis formulae - Their use and abuse*. Field Crop Abstr. 7, 172-5.
- RAWSON, H. M. (1971): *Tillering patterns in wheat with special reference to the shoot at the coleoptile node*. Aust. J. biol. Sci. 24, 829-41.
- ROBSON, M. J. & PARSONS, A. J. (1978): *Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 ryegrass. I. Photosynthesis, respiration, dry matter production and partition*. Ann. Bot. 42, 1.185-97.
- THOMAS, S. M.; THORNE, G. N.; KENDALL, A. C. & PEARMAN, I. (1979): *Stem and ear respiration, and leaf photorespiration during grain growth: their significance to yield*. En *Crop physiology and cereal breeding*. Proc. Eucarpia workshop, Wageningen, 1978. J. H. J. Spiertz & Th. Kramer (eds.). Ctr. Agric. Publ. Document., Wageningen, 96-101.
- THORNE, G. N. (1962a): *Effect of applying nitrogen to cereals in the spring or at ear emergence*. J. agric. Sci., Camb. 58, 89-96.
- (1962b): *Survival of tillers and distribution of dry matter between ear and shoot of barley varieties*. Ann. Bot. 26, 37-54.
- (1974): *Physiology of grain yield of wheat and barley*. Rep. Rothamsted exp. Stn. for 1973, Part 2, 5-25.
- THORNE, G. N.; THOMAS, S. M. & PEARMAN, I. (1979): *Effects of nitrogen nutrition on physiological factors that control the yield of carbohydrate in the grain*. En *Crop physiology and cereal breeding*. Proc. Eucarpia workshop, Wageningen, 1978. J. H. J. Spiertz & Th. Kramer (eds.). Ctr. Agric. Publ. Document., Wageningen, 90-95.
- WATSON, D. J. (1936): *The effect of applying a nitrogenous fertilizer to wheat at different stages of growth*. J. agric. Sci., Camb. 26, 391-414.
- (1963): *Some features of crop nutrition*. En *The growth of the potato*. Proc. 10th Easter Sch. Agric. Sci., Univ. Nottingham, 1963. J. D. Ivins & F. L. Milthorpe (eds.). Butterworths, Londres, 233-47.
- WATSON, D. J., THORNE, G. N. & FRENCH, S. A. W. (1963): *Analysis of growth and yield of winter and spring wheats*. Ann. Bot. 27, 1-22.
- WELBANK, P. J.; WITTS, K. J. & THORNE, G. N. (1968): *Effect of radiation and temperature on efficiency of cereal leaves during grain growth*. Ann. Bot. 32, 79-95.