

TURRIALBA

REVISTA INTERAMERICANA DE CIENCIAS AGRICOLAS

VOLUMEN 38

TRIMESTRE JULIO-SETIEMBRE 1988

NUMERO 3

CODEN: TURRAB 38(3)163-260

Herencia del número de óvulos por ovario en <i>Theobroma cacao</i> L.O. López Báez, G A Enríquez, J. Soria V	163
Efecto de la temperatura y el déficit hídrico sobre el crecimiento de los frutos de frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.). J.C. Favaro, R A Pilatti	168
Diferenciación de cultivares de pasto llorón, <i>Eragrostis curvula</i> (Schrad.) Nees, mediante electroforesis de isoenzimas. M.M. Poverene, M.A. Di Renzo, N.R. Curvetto	173
Bioproduction and leaf area development (<i>Helianthus annuus</i> L.) II. Quantitative relationship in savanna dry season. J.J. San José, M. Cabrera	179
Efecto de la densidad de siembra sobre la acumulación y redistribución de la materia seca en tres cultivares <i>T. aestivum</i> L. S.J. Sarandón, H.O. Chidichimo, H.O. Arriga	185
Evaluation of soybean lines for drought tolerance and the influence of water availability on cookability. O.D. Mwandemele, A. Doto	194
Descripción sistemática de colección de pejíbaye. I. Determinación del método de muestreo, muestra mínima, influencia del año y época de cosecha para características cuantitativas del fruto. J.A. Morea M	197
Araucariaceae in Puerto Rico. J.K. Francis	202
Aproximaciones silviculturales al manejo de un robleal (<i>Quercus</i> spp.) en San Gerardo de Dota, Costa Rica. W. Jiménez M., A. Chaverri P, R. Miranda Ch, I. Rojas R.	208
Metodología de evaluación de veranillos y de siembra temprana como estrategia para minimizar sus efectos. G. Carmona, R. Radulovich	215
Mineralización del nitrógeno en suelos de algunas formaciones vegetales del noroeste de Venezuela. I. Clausnitzer	223
Ação de herbicidas do grupo das dinitroanilinas sobre a ultraestrutura da radícula de carrapicho (<i>Desmodium canum</i> (Gmel) Schinz et Thell – Leguminosae). S. Rodríguez Machado, G.M. Corso, E.A. Gregorio	230
Height growth gains 40 months after fertilization of young <i>P. caribae</i> var. <i>hondurensis</i> in eastern Colombia. P.V. Bolstad, M. Kane, J. Galindo P.	233
Germination of <i>Cola nitida</i> Vent. (Schott and Endlicher) nut as influenced by nut weight and colour. M.A.O. Oladokun	242
Effect of seed treatments with systemic insecticides on germination of selected wheat and oat cultivars. J.E. Araya, J.E. Foster, J.J. Roberts	246
Conservación de la capacidad caulogénica de callos de <i>Arachis major</i> (Leguminosae) durante prolongados subcultivos. A.A. Prado, A.N. Secchi, L.A. Mroginski	249
Notas y Comentarios	255, 260



INSTITUTO INTERAMERICANO DE COOPERACION PARA LA AGRICULTURA

San José, Costa Rica

CR ISSN 0041 – 4360

Herencia del Número de Ovulos por Ovario en *Theobroma cacao* L.¹

O. López*, G A Enriquez**, J. Soria***

ABSTRACT

At CATIE, Turrialba, Costa Rica, the inheritance of ovules per ovary was studied in diallel 7X7 among the clones SCA-6, Pound-7, Catongo, UF-29, UF-613, UF-676 and CC-42, using six plants per plot with four replications at two locations (14 at Turrialba and 29 at the La Lola experimental farm). A sample of six flowers per tree was taken and the number of ovules per ovary was determined under the microscope using the dye method. Results show that number of ovules is an inherited trait, quantitatively controlled by more than one gene pair. Broad heritability gave 91.05% and 86.66% scores, and narrow 79.43% and 74.25%, for Turrialba and La Lola, respectively. The clones Pound-7 and SCA-6 showed high general combining ability (GCA), whereas Catongo showed only moderate GCA. Low and even negative GCAs were found for the rest of the parents.

INTRODUCCION

El número de óvulos por ovario es un carácter importante que ha sido utilizado como descriptor de cultivares de cacao debido a que ha demostrado ser muy consistente y presenta baja variabilidad. Además, este carácter resulta un buen estimador del número de semillas por fruto, considerado uno de los componentes más importante del rendimiento pero de difícil cuantificación, ya que es afectado fuertemente por el ambiente

Sin embargo, existen pocos estudios que expliquen los factores genéticos que controlan la manifestación

COMPENDIO

En *Theobroma cacao*, el número de óvulos por ovario parece ser una buena característica para hacer estudios genéticos en vista de que tal número es muy consistente y presenta baja variabilidad. En terrenos de la sede del CATIE, en Turrialba, Costa Rica, se estudió la herencia del número de óvulos en un diallelo 7 x 7 entre los clones: SCA-6, Pound-7, Catongo, UF-29, CC-42, UF-613 y UF-676. Se utilizaron seis plantas de cada cruzamiento, con cuatro repeticiones de los experimentos 14 de Turrialba y 29 de la Finca Experimental La Lola. Se tomó al azar una muestra de seis flores por árbol y se cuantificó el número de óvulos por la observación al microscopio de ovarios aplastados y teñidos con un colorante a base de safranina. Los resultados indican que este carácter es bastante estable y de herencia cuantitativa; la heredabilidad amplia (H) fue de 91.01% y 79.4% y la estrecha (h²) de 82.6% y 74.2% en Turrialba y La Lola, respectivamente. Los clones Pound-7 y SCA-6 mostraron la más alta habilidad combinatoria general para este carácter; Catongo resultó ser de valor intermedio y el resto de padres fueron de habilidad baja y negativa.

de este carácter. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue el determinar la forma de herencia del número de óvulos por ovario en *Theobroma cacao* L.

REVISION DE LITERATURA

El número de óvulos por ovario fue considerado por Pound (11) como un carácter muy estable y para estimarlo, sugirió una muestra de cinco ovarios por árbol. Este criterio fue posteriormente ratificado por Enríquez y Soria (3), Martinson (9) y Ostendorf (10).

Esquivel y Soria (4) encontraron que los promedios más altos de óvulos por ovario correspondieron a clones del tipo Forastero, mientras que los más bajos fueron del tipo Criollo.

Bartley (1) observó que, en muchos clones, el número de óvulos varía notablemente en un número cercano a 50 dependiendo del origen del material; el valor más alto que cuantificó fue de 70 en un clon Forastero. Según este autor, en el control genético de este carácter parece existir dominancia de números altos sobre bajos.

Por su parte, Soria y Esquivel (12) sugirieron una acción de dominancia de genes en favor de números bajos sobre altos.

1 Recibido para publicación el 3 de diciembre de 1987. Parte del trabajo de Tesis de Mag. Sci., desarrollado por el primer autor, en el sistema de estudios de Postgrado UCR-CATIE, Turrialba, Costa Rica.

* M.S. Investigador del Programa de Cacao del Campo Agrícola Experimental Rosario Izapa, CIAPAS, INIFAP. Apdo Postal 96, Tapachula, Chiapas, México.

** Ph.D. Coordinador del Programa de Cacao del CATIE, Turrialba, Costa Rica.

*** Ph.D. Genetista Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. Apartado Postal 55-2200. Coronado, Costa Rica

Carletto (2) hizo una clasificación de cultivares de cacao con base en el número de óvulos por ovario; consideró alto a aquéllos con valores mayores o iguales a 51.5; por medio de 45.5 a 51 y bajo para inferiores o iguales a 45. El mismo autor estimó una heredabilidad del 70% para este carácter.

MATERIALES Y METODOS

El material de estudio se obtuvo de los experimentos 14 de Turrialba y 29 de la Finca Experimental La Lola, ambos establecidos por el programa de cacao del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza de Turrialba, Costa Rica.

Turrialba tiene una altura de 602 msnm; presenta una temperatura media anual de 22.5°C, con una media máxima de 27 y una media mínima de 17°C. La precipitación media anual es de 2645 mm. La Finca Experimental La Lola está situada en la provincia de Limón, Costa Rica, a 40 msnm, con una temperatura media anual de 25.3°C la cual varía en una amplitud de 0.3°C. La lluvia media anual es de 3652 mm.

Ambos experimentos fueron plantados en 1972 y están constituidos por un conjunto de cruza dialélicas completas entre los clones SCA-6, Pound-7, UF-613, UF-676, UF-29, Catongo y CC-42. Los cruzamientos fueron diseñados de acuerdo al diseño 1 sugerido por Griffing (6) que incluye las cruza simples, recíprocas y los padres como clones. En el campo, los tratamientos están distribuidos en un látice balanceado 7 x 7 con 4 repeticiones y 6 plantas por unidad experimental. La distancia de siembra es de 3 m entre planta en cuadro.

Para la cuantificación del número de óvulos por ovario de cada árbol, se tomó al azar una muestra de 6 flores recién abiertas. Los óvulos fueron cuantificados por observación en un esteroscopio a 1.6 X de los ovarios aplastados y teñidos con un colorante elaborado a base de 1 g de safranina diluido en 40 ml de una solución de lactofenol y azul algodón (1:1) y aforada a 100 ml con agua destilada.

El análisis e interpretación de los datos fue realizado según el modelo 1 de Griffing (6) y el programa de cómputo SAS para cruzamientos dialélicos sugerido por Martínez (8).

La estimación de la Varianza Genética Aditiva (VA) y No Aditiva (VD) se realizó considerando que $\sigma^2_g = 1/4 VA$ y $\sigma^2_s = 1/4 VD$. La heredabilidad en el sentido estricto fue calculada de acuerdo a la relación $h^2 = VA/(VA + DV + Ve)$ y en el sentido am-

plio $H = (VA + VD)/(VA + VD + VE)$, donde VE corresponde a la varianza ambiental, según lo señalado por Faconer (5) y Hanson (7).

RESULTADOS

El número medio de óvulos por ovario de los clones y sus descendencias, en las dos localidades estudiadas, se presenta en el Cuadro 1. El ordenamiento de las familias de dialélicos muestra una tendencia descendente y en ambos sitios los valores más altos correspondieron a los clones Pound-7, SCA-6, Catongo y UF-29 y sus descendencias, mientras que los números más bajos se obtuvieron de los clones CC-42, UF-676 y UF-613 y sus cruzamientos. El promedio general de óvulos, cuantificado en Turrialba (48.8), fue ligeramente superior al de La Lola (47.6). Las descendencias del cruzamiento entre cultivares de valores altos mostraron siempre valores superiores al valor medio de óvulos estimado para cada sitio, excepto el cruce Catongo X UF-29 el cual fue ligeramente inferior en La Lola. Los cruzamientos de padres de valores bajos siempre mostraron un número medio de óvulos inferiores al promedio estimado para ambos sitios. Las descendencias de la combinación entre el clon Pound-7 (alto) con clones de valores bajos como CC-42, UF-676 y UF-613 fueron superiores al promedio general de ambas localidades excepto el cruce entre Pound-7 x UF-676 que fue ligeramente inferior en Turrialba. Las descendencias en los que intervino SCA-6 como uno de los progenitores, excepto en los cruzamientos con UF-613 y UF-676 de La Lola, fueron marcadamente superiores a las medias de ambos experimentos.

El análisis de varianza que se muestra en el Cuadro 2 indicó que, en La Lola, los efectos de la habilidad combinatoria general (ACG) y los maternos (EM) son altamente significativos, no así los efectos de habilidad combinatoria específica (ACE) ni los recíprocos (ER). En Turrialba, los efectos de ACG y ACE resultaron ser altamente significativos y los EM y ER no alcanzaron significancia estadística. En el mismo cuadro se observa que, en el análisis combinado, hubo alta significancia para los efectos de sitio, ACG y significancia al 5% para los EM.

Los clones Pound-7, SCA-6 y Catongo alcanzaron los valores más altos de habilidad combinatoria general, en ambos sitios, según se puede observar en el Cuadro 3; el resto de los progenitores resultaron de ACG negativa.

El cálculo de los componentes de varianza genética aditiva (VA), genética no aditiva (VD), ambiental (VE) y fenotípica total (VP) se presenta en el Cuadro

Cuadro 1. Promedio de óvulos por ovario de cruces dialélicos entre siete clones de cacao de los experimentos 14 de Turrialba y 29 de La Lola. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

	Localidad	Pound-7	SCA-6	CAT	UF-29	CC-42	UF-676	UF-613	Promedio
Pound-7	Turrialba	56.5	55.2	52.8	50.8	50.3	48.8	50.5	52.7
	La Lola	55.7	52.7	53.3	49.0	48.4	48.6	49.1	50.1
SCA-6	Turrialba	55.0	54.4	54.1	49.8	51.2	50.5	50.1	50.7
	La Lola	52.9	55.2	51.5	48.1	49.1	49.4	48.1	50.7
Catongo	Turrialba	55.4	54.2	48.4	49.5	48.0	47.4	48.4	50.2
	La Lola	50.6	51.4	47.0	47.7	47.0	46.8	46.7	48.2
UF-29	Turrialba	51.1	49.9	50.5	49.1	45.7	44.9	47.4	48.4
	La Lola	50.4	49.4	48.5	49.6	47.7	44.0	42.1	47.2
CC-42	Turrialba	50.9	51.4	47.3	43.0	44.9	43.0	43.9	46.3
	La Lola	48.9	49.1	45.6	45.7	42.8	42.7	43.0	45.4
UF-676	Turrialba	49.8	49.8	47.2	45.3	42.8	43.5	43.7	46.0
	La Lola	47.4	47.7	48.1	47.8	42.9	41.9	41.7	45.3
UF-613	Turrialba	49.7	49.6	47.3	45.5	44.9	41.4	44.8	46.2
	La Lola	42.9	46.9	47.7	45.2	44.3	44.2	41.9	45.6
Promedio	Turrialba	52.6	52.1	50.0	47.8	46.8	45.6	46.1	48.8
	La Lola	49.8	50.4	48.8	47.6	46.0	45.4	44.7	47.6

4, en el cual se observa que la VA fue 10 y 14 veces mayor que la VD en Turrialba y La Lola, respectivamente. La heredabilidad en el sentido estricto (h^2) resultó alta (82.6% y 74.2%), en ambos experimentos.

La heredabilidad en el sentido amplia (H) que refleja la proporción de la varianza fenotípica que es debida a la acción de genes, resultó ser de 91.0% en Turrialba y de 79.4% en La Lola, lo cual indica que el efecto ambiental fue mínimo y que este carácter es bastante estable.

DISCUSION

De acuerdo con Sprague y Tatum (13), la alta proporción y significancia de los efectos de ACG en relación a los de ACE, en ambos sitios, demuestra la naturaleza cuantitativa y el efecto de genes aditivos en la expresión del número de óvulos por ovario en *T. cacao*. Por otra parte, la significancia de los efectos de habilidad combinatoria específica en Turrialba, señala también la presencia de interacción de genes específicos.

La significancia de los efectos maternos en el experimento de La Lola y en el análisis combinado resulta un tanto extraño puesto que, si esto fuera cierto, se esperaría que algunos clones al ser utilizados como

Cuadro 2. Cuadrados medios del número de óvulos por ovario en cacao de un experimento dialélico 7 x 7 en Turrialba y La Lola. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

F.V.	G.L.	Cuadrados Medios	
		La Lola	Turrialba
Repeticiones	3	55.67**	14.68**
Cruzas	48	48.68**	66.53**
ACG	6	332.61**	486.79**
ACE	21	9.23 NS	9.758**
EM	6	18.18**	4.08 NS
ER	15	2.54 NS	2.98 NS
Error	141	6.40	3.698

Análisis	Conjunto	Cuadrados Medios
Sitio	1	166.811**
Cruzas	48	105.35**
Rep. (sitio)	6	36.92**
Cruzas x sitio	48	6.17**
ACG	6	789.68**
ACE	21	10.66 NS
EM	6	15.80*
ER	15	0
Error	282	4.675

* Significativo al nivel de 0.05

** Significativo al nivel de 0.01

NS No significativo.

Cuadro 3. Estimados de efectos de habilidad combinatoria general de clones progenitores. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Progenitor	Turrialba	La Lola
Pound-7	3 899	3 15
SCA-6	3 489	2 98
Catongo	1 281	1 06
UF-29	-0 44	-0 44
CC-42	-2 45	-1 98
UF-676	-3 43	-2 31
UF-613	-2 80	-2 50

madres inducirían un número alto o bajo de óvulos en sus descendencias. Sin embargo, esta situación no fue observada ni en La Lola ni en Turrialba, por lo que se asume que la significancia de este efecto bien puede estar influenciada por errores en el muestreo o por la heterocigocidad presente en los clones padres, puesto que éstos no constituyen líneas homocigóticas.

Según Hanson (7), los altos valores de la heredabilidad en el sentido amplio indican que este carácter es muy estable y que es poco influenciado por el ambiente, lo cual corrobora lo señalado por Enríquez y Soria (3), Martinson (9) y Pound (11).

La significancia del efecto de sitio y de cruzamientos por sitio se explica por el hecho de que algunos padres fueron más estables que otros, es decir, hubo variación en el número de óvulos por ovario de un sitio a otro. Esto explica también el que el efecto ambiental haya sido diferente para los dos sitios y mayor en La Lola.

La proporción de la varianza genética aditiva de ambas localidades, en relación a la no aditiva, reafirma la naturaleza cuantitativa de la herencia de este carácter. Esto resulta contrario al criterio de Bartley (1) quien sugirió una acción de dominancia de números altos sobre bajos, y al de Soria y Esquivel (12), quienes señalaron la acción de dominancia de genes a favor de números bajos sobre altos. Sin embargo, lo encontrado en esta investigación tiene con los resultados presentados por Carletto (2) de que este carácter es de alta heredabilidad.

Por la facilidad de cuantificación y de acuerdo a los resultados obtenidos en este trabajo, tiene más

sentido práctico tomar como criterio de selección el número de óvulos por ovario en lugar del número de semillas por fruto, el cual presenta dificultades para su estimación. Si se aseguran prácticas de manejo de plantaciones que aseguren una buena población de polinizadores entomófilos, aquellos cultivares con alto número de óvulos por ovario estarían en ventaja para producir mayor número de semillas por mazorca.

Cuadro 4. Estimados de varianza genética, ambientales, fenotípica total y heredabilidad del número de óvulos por ovario en cacao. CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Estimado	Turrialba %	La Lola %
Varianza Genética Aditiva (VA)	34 08	23 10
Varianza Genética No Aditiva (VD)	3 45	1 61
Varianza Ambiental (VE)	3 69	6 40
Varianza Fenotípica (VP)	41 23	31 11
Heredabilidad Estricta (h^2)	82 66	74 25
Heredabilidad Amplia (H)	91 05	79 43

CONCLUSIONES

- El número de óvulos por ovario en *Theobroma cacao* es un carácter altamente heredable, controlado principalmente por genes de acción aditiva. En la localidad Turrialba, se detectó la acción de genes dominantes y epistáticos.
- Los progenitores Pound-7 y SCA-6 presentaron la más alta habilidad combinatoria general para este carácter. Los valores más bajos fueron observados en los clones UF-676 y UF-613; el resto de los padres mostraron valores intermedios.
- Con base en los resultados obtenidos, se sugiere utilizar el número de óvulos por ovario como criterio de selección para rendimiento, en lugar del número de semillas por fruto, el cual es fuertemente afectado por el ambiente y resulta difícil de cuantificar.

LITERATURA CITADA

1. BARTLEY, B.G.D. 1964. Genetic studies. In Imperial College of Tropical Agriculture. Annual Report on Cacao Research 1963. St Augustine, Trinidad. 32 p
2. CARLETTO, G.M. 1974. Heredabilidad do carácter número de óvulos e sua correlação con a produção de sementes de cacauero. In Centro de Pesquisas de Cacao. Informe Técnico. Bahia, Brasil p. 8-9; 27
3. ENRIQUEZ, G.A.; SORIA, V.J. 1967. Selección y estudio de los caracteres útiles de la flor para identificación y descripción de cultivares de cacao. Cacao (Costa Rica) 12(1):8-16
4. ESQUIVEL, O.; SORIA, V.J. 1962. Recuento del número de óvulos en diferentes tipos de cacao. Cacao (Costa Rica) 7(3):9
5. FALCONER, D.S. 1976. Introducción a la genética cuantitativa. Trad. del inglés por Fidel Marquez Sánchez. México, D.F., CECSA. 430 p.
6. GRIFFING, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. Australian Journal of Biological Science 9(4):463-493
7. HANSON, D.W. 1963. Heritability. Statistical Genetics and Plant Breeding. New York, National Academy of Science. p. 125-139. Publication No. 982
8. MARTINEZ, G.A. 1975. Diseño y análisis de los experimentos de cruces dialélicas. Chapingo, México. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. 288 p
9. MARTINSON, V.A. 1976. Studies on seed development. In Cocoa Research Institute of Ghana. Annual Report 1973-1974. Tafo, Ghana. p. 174-176
10. OSTENDORF, F.W. 1956. Identifying characters for cacao clones. Reunión do Comité Técnico Interamericano do Cacau (6., Salvador, Bahia, Brasil). Trabajos presentados. p. 89-110.
11. POUND, F.J. 1932. The genetic constitution of the cacao crop. In Imperial College of Tropical Agriculture. Annual Report on Cacao Research, First. Port of Spain, Trinidad p. 10-24
12. SORIA, V.J.; ESQUIVEL, O. 1969. Algunos resultados del Programa de Mejoramiento Genético de Cacao en el IICA-Turrialba. Conferencia Internacional de Pesquisas em Cacau (2., Bahia, Brasil). Memórias p. 35.42
13. SPRAGUE, G.F.; TATUM, L. 1942. General vs specific combining ability in single crosses of corn. Journal of American Society of Agronomy 43:923-932.

Efecto de la Temperatura y el Déficit Hídrico sobre el Crecimiento de los Frutos de Frijol (*Phaseolus vulgaris*)¹

J.C. Favaro*, R.A. Pilatti*

ABSTRACT

This study examined the influence of the temperature and water stress during the final stage of pod development upon the fruit growth and their possible relation with the endogenous levels of ABA. Bean plants were grown in pots placed in growth chambers, and when the fruits reached 6.5 cm were subjected to two temperature conditions (28/18°C and 22/16°C day/night) during seven days. The leaf water potential in plants of each group were maintained at four different levels from -5 to -15 bars during the same period. When the fruits reached their maximum length, they were harvested. Higher temperature conditions shortened the pod growth period and occasioned an anticipated seed development. Water stress diminished the length of the pods, the number of seeds and the weight of the fruits. It also caused an increase in the average seed weight in the high temperature regime. Both temperature and water stress enhanced ABA levels in the fruits. These are related with some of the effects observed.

INTRODUCCION

Períodos de alta temperatura y evapotranspiración durante la etapa reproductiva del frijol, provocan serios problemas en el desarrollo de los frutos, originando vainas de escasa longitud, con reducido número de semillas y una acentuada tendencia al desarrollo prematuro de las mismas. Estos fenómenos ocasionan severas pérdidas en la cantidad y calidad del producto y limitan el período de cultivo cuando éste está destinado a la producción de vainas.

Según Kramer (8), el crecimiento de los vegetales estaría controlado directamente por el potencial hídrico de la planta, e indirectamente por el contenido de agua del suelo y de la atmósfera. El efecto del déficit hídrico sobre el crecimiento depende del grado de estrés (intensidad y duración) y el estado de desarrollo del vegetal (15).

COMPENDIO

Se estudió el efecto de la tensión hídrica y de la temperatura durante la fase final de crecimiento de vainas de frijol cv 'Balin de Albenga' a fin de establecer la influencia de esos factores sobre el desarrollo prematuro de las semillas. El ensayo se realizó bajo condiciones controladas, (fotoperíodo 14 hs., luminosidad 8 000 lux, temperatura día/noche 24/16°C) utilizándose como sustrato una mezcla de arena y de vermiculita con solución nutritiva. A partir de la anthesis floral se midió el crecimiento de las vainas. Cuando éstas alcanzaron 6.5 cm de longitud comenzaron los tratamientos térmicos (22/16°C y 28/18°C) y de estrés hídrico (-6, -9, -12 y -15 bares de ψ_a), cuya duración fue de 7 días. Al alcanzar las vainas su máximo crecimiento se determinó el número de semillas, peso de materia fresca y seca de vainas y semillas, y también concentración de ácido abscísico (ABA) del fruto completo. Se constató que las temperaturas altas acortaron el período de desarrollo de las vainas y aceleraron el crecimiento de las semillas. El estrés hídrico disminuyó la longitud de las vainas, el número de semillas y el peso de los frutos. También, provocó un aumento en el tamaño de las semillas cuando se aplicó en condiciones de temperatura alta. La temperatura y en mayor medida, la tensión hídrica incrementaron el contenido de ABA de los frutos. Esto posiblemente pudo ocasionar algunos de los efectos observados, similares a los conseguidos mediante aplicaciones exógenas.

La temperatura, uno de los factores ambientales indirectamente relacionado con el estado hídrico de los vegetales, tiene marcada influencia durante el desarrollo de los frutos en leguminosas (1, 10, 13). Existen evidencias de que incrementos de temperatura, favorecen la aparición de altas concentraciones de ácido abscísico en frutos de frijol (10) y arveja (13), aunque no se ha determinado precisamente si ello es debido a un efecto directo o a una interrelación con el estado hídrico de la planta.

El ácido abscísico (ABA) juega un importante papel en el control de la transpiración (11). En hojas de frijol y lupino con síntomas de déficit hídrico fueron encontradas concentraciones 10 y 7 veces superiores a la normal respectivamente (5, 6).

Las concentraciones endógenas de giberelinas, ABA y otras hormonas están estrechamente relacionadas con el crecimiento de vainas y semillas en muchas leguminosas como frijol (16), arveja soya (2)

¹ Recibido para publicación el 21 de setiembre de 1987

* Lab. de Fisiología Vegetal. Fac. de Agronomía y Veterinaria. U.N.L. L. Kreder 2805- (3080) Esperanza, Argentina.

y soya (14). El rápido alargamiento de la vaina después de la antesis coincide con una alta actividad de auxinas y giberelinas y una baja concentración de ABA (2) Quebedaux *et al.* (14) encontraron que cuando la concentración de ABA se incrementa, causa una interrupción en el crecimiento de la vaina que coincide con una aceleración en el crecimiento de la semilla. Por otro lado, la aplicación de giberelinas favorece el crecimiento de las vainas, mientras que el ABA produce el efecto inverso (3).

El objetivo de este trabajo fue determinar los efectos de la temperatura y del déficit hídrico, aplicados en la fase final del desarrollo de la vaina, sobre el crecimiento de los frutos y su posible relación con los niveles endógenos de ABA.

MATERIAL Y METODOS

Semillas de frijol cv. Balin de Albenga fueron sembradas en macetas de plástico de 20 cm de diámetro y 4 l de capacidad, conteniendo una mezcla de arena y vermiculita (1:1 V:V) y colocadas en una cámara de crecimiento con una temperatura de $24/16 \pm 1^\circ\text{C}$ (día/noche), un fotoperiodo de 14 h y 8.000 luz de intensidad luminica a nivel de la mitad de la planta. La humedad relativa fue mantenida entre el 70 y 90%. Las plantas fueron regadas diariamente con agua destilada y semanalmente con solución de Hoagland completa hasta punto de drenaje, de esta manera el porcentaje de agua en el suelo se mantuvo entre el 19 y 21%.

En el momento de la floración se marcaron dos flores por planta y se siguió el crecimiento en largo del fruto a través de mediciones con intervalos de dos días. Cuando los frutos alcanzaron 7.5 cm de longitud, un grupo de plantas fue colocado a una temperatura de $28/18 \pm 1^\circ\text{C}$ y otro $22/16 \pm 1^\circ\text{C}$. Los ψ a de las plantas del primer grupo fueron mantenidos a -6 , -9 , -12 y -15 bares a través de riego ininterrumpido en el primer caso y diferentes intensidades de riego en los restantes. Las plantas sometidas a $22/16 \pm 1^\circ\text{C}$ fueron mantenidas a -5 , -9 y -12 bares de la misma manera, y en algunas plantas del tratamiento -5 bares los frutos fueron tratados por inmersión con una solución de ABA de $100 \mu\text{g/ml}$. El periodo de duración de los tratamientos de déficit hídrico y temperatura fue de siete días. Durante este tiempo, el ψ a fue estimado usando una cámara de presión y la tasa transpiratoria a través de pesadas, con intervalos de dos días.

En el momento que las vainas alcanzaron su máxima longitud, fueron cosechadas. Una muestra de ellas

fue usada para determinar el peso fresco y seco de vainas y semillas y el resto para determinar los niveles de ABA.

El procedimiento de extracción y separación del ABA fue realizado siguiendo la técnica utilizada por Mizrahi *et al.* (12), usando una muestra de 17 g de materia fresca (3.74 g de materia seca). Los extractos fueron aplicados en bandas de papel Whatman No. 3 y desarrollados en isopropanol, amonio y agua (10:1:1, v:v:v). Cada sección de Rf fue bioensayada de acuerdo a Eeuwens y Schwabe (2).

Se utilizó un diseño de bloques completamente aleatorizado con cuatro repeticiones y dos plantas por unidad experimental.

RESULTADOS Y DISCUSION

El crecimiento de las vainas fue afectado por el estrés hídrico, ocasionando una reducción en su longitud final (Cuadro 1), y en la tasa de crecimiento (Figs. 1 y 2). Estos efectos fueron observados inmediatamente después del comienzo de los tratamientos, siendo similares para ambas condiciones de temperatura.

El peso de la materia fresca y seca de las vainas disminuyó de la misma forma que la longitud; sin embargo las diferencias en la materia fresca son mayores, posiblemente debido a los diferentes contenidos de agua de cada tratamiento.

La falta de agua durante el desarrollo de la vaina también afectó el número de semillas por fruto (Cuadro 1), incrementando el aborto de óvulos a medida

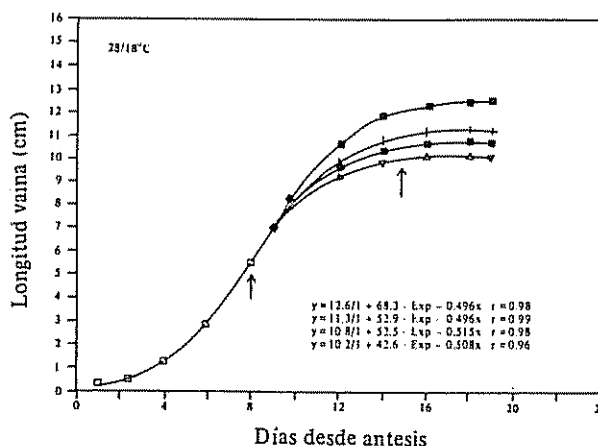


Fig. 1. Crecimiento de las vainas de frijol sometidas a un régimen térmico de $28/18^\circ\text{C}$ y mantenidas a diferentes niveles de potencial hídrico, durante la fase final de desarrollo de las vainas ■ -6 bares, + -9 bares, ○ -12 bares, △ -15 bares. † Período de tratamiento.

Cuadro 1. Longitud final de las vainas, número y peso medio de semillas de frutos de frijol sometidos a distintas temperaturas, niveles de déficit hídrico y aplicación de ABA durante la fase final de desarrollo de las vainas.

Tratamientos		Long. vaina (cm.)	Número de semillas por fruto	Peso medio de las semillas	
Temperatura (día/noche) (C.)	Potencial hídrico (bares)			Materia fresca (mg)	Materia seca (mg)
28/18	- 6	12.5 b	4.1 a	250 b	46.0 b
	- 9	11.3 c	3.0 b	380 a	92.3 a
	-12	10.7 cd	2.8 bc	380 a	86.7 a
	-15	10.1 d	1.9 d	420 a	97.3 a
22/16	- 5	13.8 a	4.2 a	120 c	17.8 c
	- 9	10.8 cd	2.6 bc	132 c	15.7 c
	-12	10.0 d	2.1 cd	146 c	21.2 c
	- 5+ABA	11.0 cd	2.7 bc	161 c	21.0 c

Los valores medios seguidos por la misma letra no difieren significativamente al nivel de un 5% de probabilidad según el test de Duncan.

que el ψ a de las hojas descendió. Sin embargo, el peso de las semillas solamente disminuyó para el ψ a más bajo (-15 bares), (Cuadro 2) porque el menor número de semillas/fruto fue compensado por un mayor peso individual de las mismas (Cuadro 1).

Lo mencionado anteriormente parecería estar relacionado solamente con el estrés hídrico y no con la temperatura en el momento en que los frutos están creciendo. González y Williams (4) hallaron el mismo patrón de respuesta en condiciones de campo, aunque en ese caso el ancho de la vaina fue más afectado que la longitud.

Por el contrario, la temperatura alta ocasionó un desarrollo anticipado de la semilla, de manera tal que éstas eran más grandes al momento en que las vainas alcanzaron su máxima extensión. Los frutos que desarrollaron a una temperatura de 28/18°C tuvieron semillas dos o tres veces más grandes que aquellos que desarrollaron a 22/16°C, en consecuencia la relación vaina/semilla de estos fue más alta (Cuadro 1 y 2).

Un efecto de la temperatura sobre el crecimiento de la vaina, fue observado en los tratamientos de ma-

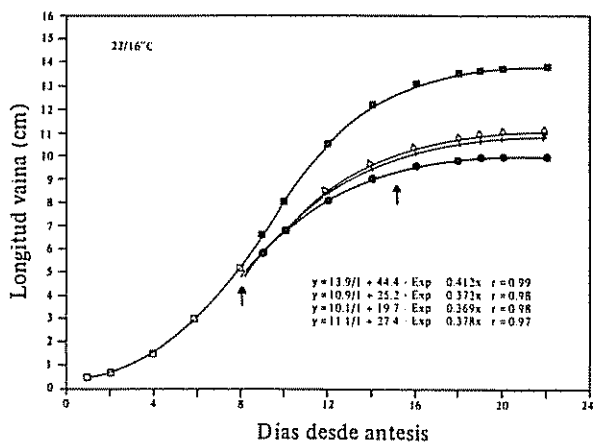


Fig. 2. Crecimiento de las vainas de plantas de frijol sometidas a un régimen término de 22/16°C, mantenidas a diferentes niveles de potencial hídrico o con la aplicación de ABA, durante la fase final de desarrollo de la vaina.
 ■ -5 bares, + -9 bares, ◆ -12 bares, △ -5 bares + ABA, † Periodo de tratamiento.

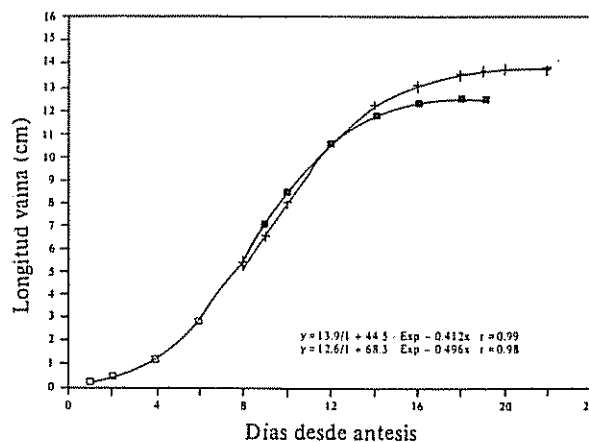


Fig. 3. Crecimiento de las vainas de plantas de frijol sometidas a diferentes regímenes de temperatura durante la fase final de desarrollo de la vaina.
 + 28/18°C. ■ 22/16°C

Cuadro 2. Peso de la materia fresca y seca y relación vaina/semilla de los frutos en el momento en que las vainas alcanzaron su máxima longitud.

Tratamientos		Peso del fruto						
Temperatura día/noche (C.)	ψ a	Peso fresco (g)			Peso seco (mg)			v/s
		vaina	semillas	total	vaina	semillas	total	
28/18	- 6	5.8 b	1.10 ab	6.9 ab	600 ab	177 bc	777 a	3.5
	- 9	4.6 cd	1.18 a	5.8 b	590 ab	288 a	878 a	2.2
	-12	3.9 cde	1.04 ab	5.0 c	525 b	238 ab	164 a	2.3
	-15	3.3 e	0.79 b	4.1 d	374 c	170 c	544 b	2.2
22/16	- 5	7.1 a	0.51 c	7.6 a	741 a	77 d	818 a	11.1
	- 9	4.3 cde	0.32 cd	4.6 c	518 bc	39 d	557 b	15.6
	-12	3.7 de	0.28 d	4.0 d	479 bc	41 d	526 b	12.6
	- 5+ABA	4.8 bc	0.37 cd	5.2 c	514 bc	53 d	567 b	12.4

Los valores medios seguidos por la misma letra no difieren al nivel del 5% de probabilidad según el test de Duncan.

por potencial hídrico, donde el régimen de temperatura más bajo promovió un incremento en el tamaño (Cuadros 1 y 2, Fig. 3). Por otro lado, bajos potenciales hídricos y temperatura alta incrementaron el peso promedio de las semillas (Cuadro 1).

La aplicación de ABA causó el mismo efecto que el déficit hídrico, reducción de la longitud y peso de las vainas y aborto de óvulos, pero no afectó el crecimiento de las semillas, ya que cuando están en desarrollo parecerían no responder a aplicaciones exógenas de hormonas (1).

Los niveles de ABA en el momento en que las vainas alcanzaron su máxima extensión, mostraron un incremento a medida que el ψ a fue más bajo (Cuadro 3). La temperatura también elevó la concentración de ABA, como había sido previamente mencionado (10).

En frijol, el crecimiento de las vainas y semillas se realizaría en forma secuencial y no concurrente (13, 16), constituyendo un sistema de destinos, los cuales compiten entre sí por los asimilados (2). Asumiendo que la tasa de crecimiento de los frutos de frijol cambia de acuerdo con la temperatura, Olike *et al.* (13) sugirieron que este factor regularía la partición de fotosintatos entre la vaina y las semillas a través de un mecanismo no conocido.

En ese sentido, Browning (1) observó que las temperaturas altas causan un retraso en el crecimiento de las vainas, e incrementan el de la semilla. Por otro lado, a medida que la temperatura aumenta, el % de asimilados particionados a la vaina disminuye, ocurriendo lo inverso con las semillas (17).

Aun cuando la fotosíntesis es reducida por la falta de agua (7), y el crecimiento de los frutos depende exclusivamente de los fotoasimilados producidos post-antesis (9), el peso de los mismos fue solamente afectado por un alto grado de estrés (-15 bares), equilibrándose el menor peso de las vainas por un mayor peso de semillas, aumentando el peso medio de éstas a medida que disminuyó el número por vaina.

Lo mencionado anteriormente parecería indicar que la temperatura afecta el crecimiento de la semilla directamente y no a través de la generación de estrés hídrico. La falta de agua sólo afectó al tamaño de las vainas (longitud y peso) y al número de semillas, lo cual estaría vinculado al aumento en los similares a los conseguidos mediante aplicaciones exógenas.

Cuadro 3. Contenido de ABA (ug/g de materia seca) de los frutos de frijol al final del período de tratamiento.

Tratamiento		Contenido de ABA (ug/g peso seco)
Temperatura (C.)	ψ a (bares)	
28/18	- 6	2.4
	- 9	5.5
	-12	6.1
	-15	8.3
22/18	- 5	0.8
	- 9	3.6
	-12	4.4

LITERATURA CITADA

1. BROWNING, G. 1980. Endogenous cis-trans ABA and pea seed development: evidence for a role in seed growth from changes induced by temperature. *Journal of Experimental Botany* 31:185-197.
2. EEUWENS, C.J.; SCHWABE, W.N. 1975. Seed and pod wall development in *Pisum sativum* L. in relation to extracted and applied hormones. *Journal of Experimental Botany* 26:1-14.
3. GARCIA MARTINEZ, J.L.; CARBONELL, J. 1980. Fruit set of unpollinated ovaries of *Pisum sativum* L.: influence of plant growth regulators. *Planta* 147:451-456.
4. GONZALEZ, A.R.; WILLIAMS, J.W. 1978. Effects of water stress on quality of raw and processed snap beans. *Arkansas Farm Research* 27:5-6.
5. HARRISON, M.A.; WALTON, D.C. 1975. Abscisic acid metabolism in water stressed bean leaves. *Plant Physiology* 56:250-254.
6. HOAD, G.V. 1978. Effects of water stress on abscisic acid level in White Lupin (*Lupinus albus* L.) fruit, leaves and phloem exudates. *Planta* 142:287-290.
7. HODDINOTT, J.; EHREI, D.L.; GORHAM, P.R. 1979. Rapid influences of water stress on photosynthesis and translocation in *Phaseolus vulgaris*. *Canadian Journal of Botany* 57:768-776.
8. KRAMER, P.J. 1963. Water stress and plant growth. *Agronomy Journal* 55:31-35.
9. KUO, C.G.; JUNG, C.H.; ISOU, S.C. 1978. Translocation of ¹⁴C photosynthate in mung bean during the reproductive period. *HortScience* 13:580-581.
10. MAKUS, D.J.; SHANNON, C. 1979. Temperature and photoperiod effect on abscisic acid content in earliwax snap bean seed. *HortScience* 14:732-733.
11. MITTELHEUSER, C.J.; STEVENINCK, R.F. VAN. 1969. Stomatal closure and inhibition of transpiration induced by (RS) abscisic acid. *Nature* 221:281-282.
12. MIZRAHI, Y.; BLUMENFELD, D.; RICHMOND, A. 1970. Abscisic acid and transpiration in leaves in relation to osmotic root stress. *Plant Physiology* 46:169-171.
13. OLIKER, M.; POLIAKOFF-MAYBER, A.; MAYER, A. 1978. Changes in weight nitrogen accumulation, respiration and photosynthesis during growth and development of seeds and pods of *Phaseolus vulgaris*. *American Journal of Botany* 65:366-371.
14. QUEBEDAUX, B.; SWEETSER, P.A.; ROWELL, J.C. 1976. Abscisic acid levels in soybean reproductive structure during development. *Plant Physiology* 58:363-366.
15. SIONIT, N.; KRAMER, P.J. 1977. Effect of water stress during different stages of growth of soybean. *Agronomy Journal* 69:274-278.
16. SUGE, H.; GALLARDO, D.M. 1977. Changes of gibberellins during seed and pericarp development in common bean with special reference to abortion. *Japan Journal Crop Science* 46:371-378.
17. WILLIAMS, A.M.; MARINOS, N.G. 1977. Regulation of the movement of assimilate into ovules of *Pisum sativum* cv. Greenfast: effect of pod temperature. *Australian Journal of Plant Physiology* 4:515-521.

Diferenciación de Cultivares de Pasto Llorón, *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees, mediante Electroforesis de Isoenzimas en Argentina¹

M.M. Poverene*, M.A. Di Renzo**, N.R. Curvetto*

ABSTRACT

Identification of lovegrass cultivars, *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees, based on morphological characters, can be suitably complemented by means of isozymic characterization. Esterase and peroxidase isozymes from foliar extracts were separated by starch gel electrophoresis and allowed differentiation of 19 out of 20 lovegrass cultivars and hybrids. All the strains but one showed an intracultivar uniformity of isozymic patterns, mainly due to their apomictic way of reproduction. Variability in one cultivar was ascribed to sexual reproduction. Some cultivars showed similar zymograms, possibly due to their genetic relationships. A good accordance between isozymic and morphological characters from these materials was found, representing different morphological types.

INTRODUCCION

El pasto llorón, *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees, una gramínea originaria de Africa meridional, es de gran valor como forrajera en regiones semiáridas. Constituye la pastura perenne más extensamente cultivada en la República Argentina, abarcando actualmente unas 700 000 hectáreas (7). Sus principales cualidades son su rusticidad, longevidad y capacidad fijadora de suelos erosionables. Existen numerosos cultivares que consisten en ecotipos seleccionados por su buena aptitud forrajera, dentro de un vasto complejo de formas poliploides, en su mayor parte, apomícticas. Recientemente, se han obtenido algunos cultivares por hibridación de plantas sexuales con apomícticas (18). La hibridación también tiene lugar naturalmente dentro del complejo *E. curvula*, dado que muchos ecotipos son apomícticos facultativos, con una baja frecuencia de reproducción sexual.

1 Recibido para publicación el 7 de enero de 1988
Este trabajo fue parcialmente financiado por un subsidio del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

* Departamento de Agronomía, Universidad Nacional del Sur, y Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS-CONICET), 8 000 Bahía Blanca, República Argentina.

** Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad Nacional de Río Cuarto, 5 800 Río Cuarto, República Argentina.

COMPENDIO

La identificación de cultivares de pasto llorón, *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees, por medio de caracteres morfológicos, puede ser adecuadamente complementada mediante la caracterización isoenzimática. Isoenzimas de estereras y peroxidases de extractos foliares fueron separadas por electroforesis en gel de almidón y permitieron diferenciar a 19 de 20 cultivares e híbridos de pasto llorón. Las líneas analizadas, a excepción de una, mostraron una gran uniformidad de sus patrones isozimicos, debido a que la reproducción en esta forrajera es principalmente apomíctica. La variabilidad en el cultivar restante fue atribuida a la reproducción sexual. Algunos cultivares mostraron zimogramas semejantes, posiblemente debido a su parentesco genético. Se encontró una buena concordancia entre las características isoenzimáticas y morfológicas de los materiales analizados, que representan a los distintos tipos morfológicos en que se clasifica al pasto llorón.

Debido a esta modalidad reproductiva, existen muchos tipos intermedios entre las distintas variedades botánicas de pasto llorón (10)

No existe una descripción precisa de cada cultivar, cuyas características morfológicas son, por otra parte, marcadamente influenciadas por las condiciones de crecimiento y la edad de la planta (10). Leigh (9) ha propuesto una clasificación de cultivares en tipos morfológicos, basada en características de la hoja e inflorescencia. Se reconocen los siguientes tipos: curvula, robusta azul, robusta verde, robusta intermedia, chloromelas y conferta. Sin embargo, los tipos morfológicos se superponen tanto que resulta imposible el reconocimiento formal de unidades taxonómicas (8).

El objetivo de este trabajo fue investigar una colección de cultivares de pasto llorón mediante electroforesis de isoenzimas, a fin de comprobar la utilidad de la caracterización isoenzimática como complemento del reconocimiento de características morfológicas para la identificación varietal.

MATERIALES Y METODOS

Se analizaron 20 cultivares pertenecientes a distintas variedades de pasto llorón, algunos de los cuales son de origen híbrido. Estos materiales se mantienen en cultivo en el Departamento de Agronomía de la

Universidad Nacional del Sur, la cual se ubica en las afueras de la ciudad de Bahía Blanca (38°45'S, 62°11'W, República Argentina). Corresponde a esta región un clima templado subhúmedo, con una media de 500 mm de precipitación anual.

La semilla fue provista por el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. En el Cuadro 1 se detalla la procedencia de la misma y el tipo morfológico a que corresponde cada material analizado. A excepción de los híbridos, los cultivares de pasto llorón se han obtenido por selección sobre ecotipos y colecciones de origen sudafricano, en los países mencionados en el Cuadro 1.

La obtención de los extractos se realizó macerando en mortero un trozo de lámina foliar de unos 10 cm de largo, proveniente de hojas jóvenes, completamente desarrolladas y recién cortadas. Las plantas analizadas crecían en macetas a la interperie y estaban en su segundo o tercer año de cultivo. El homogenado se obtuvo con 150 µl del mismo buffer utilizado para preparar el gel y se absorbió en trozos de papel Whatman No. 3, a través de una fina toalla de papel para evitar el material particulado.

La electroforesis se realizó en geles de almidón al 13% (Sigma, lot 25F-0364) de 12x15x0.6 cm, en dos sistemas alternativos de buffers: Sistema A buffer del gel: tris-citríco 0.019 M pH 7.8; buffer de electrodos: borato de sodio 0.4 M pH 8.3 (13). Sistema B buffer del gel: una mezcla de tris-citríco 0.05 M pH 8.3 y

borato de sodio 0.19 M pH 8.3 (9:1 v/v), buffer de electrodos: borato de sodio 0.19 M pH 8.3. Para el sistema B se utilizó tris-citríco 0.05 M como buffer extractante en la obtención de las muestras. Este sistema es una modificación del propuesto por Ashton y Braden (2).

En ambos casos, los extractos absorbidos en trozos de papel se insertaron en ranuras practicadas a 5 cm del borde catódico del gel. Se aplicó una corriente de 20 mA durante 3.5 h, manteniendo el gel a 4°C en cámara fría.

El revelado de isoenzimas se realizó en los medios de incubación que se detallan a continuación:

Esterasas: 100 ml de buffer tris-HCl 0.1 M pH 6.0 conteniendo 5 mg de Fast Garnet GBC (Orto-Aminoazotolueno) con el agregado de 2 ml de alfa-naftil acetato al 1% en acetona al 50%. El gel se incubó a 37°C en oscuridad durante unas dos horas.

Peroxidasas: 100 ml de buffer acetato de sodio 0.2 M pH 5.0 conteniendo 50 mg de 3-amino, 9-etil carbazol disueltos en 5 ml de dimetilformamida. En el momento del revelado se agregó 0.5 ml de peróxido de hidrógeno al 10% y se incubó a temperatura ambiente.

Fosfatasa ácida: 50 ml de buffer acetato de sodio 0.2 M pH 5.0 y 2 ml de Cl₂Mg 0.1 M, conteniendo 17 mg de Fast Garnet GBC (Orto-Aminoazotolueno).

Cuadro 1. Origen y tipo morfológico de los materiales analizados. Los números de accesión corresponden a la colección de los autores.

Accesión No.	Nombre del cultivar	Procedencia	Caracteres morfológicos del tipo
054	Morpa	USA	curvula
053	Ermelo	Sudáfrica	curvula
059	Don Arturo	Argentina	curvula
063	Canadian	Sudáfrica	curvula
052	Tanganyika	USA	curvula
055	Don Walter	Argentina	conferta
062	Villa Mercedes	Argentina	conferta
089	Híbrido H1	Sudáfrica	curvula/conferta
081	Híbrido H2	Argentina	curvula/conferta
083	Don Mario	Argentina	curvula/conferta
070	Krondraai	Sudáfrica	curvula y robusta
058	Don Eduardo	Argentina	robusta verde
057	Don Pablo	Argentina	robusta azul
072	Don Carlos	Argentina	robusta azul
047	Robusta 4047	Sudáfrica	robusta intermedia
043	Enano Azul	Argentina	chloromelas
042	Frankenwald	Sudáfrica	chloromelas
056	Don Juan	Argentina	chloromelas
065	Rannoch	Sudáfrica	chloromelas
067	<i>E. lehmanniana</i> , tipo común	USA	

con el agregado de 20 mg de alfa-naftil fosfato ácido disueltos en 2 ml de buffer de acetato en el momento del revelado. Se incubó en oscuridad a temperatura ambiente.

RESULTADOS

Se obtuvo una buena resolución de bandas de peroxidasas con ambos sistemas electroforéticos, así como diferentes patrones de bandeo; de allí que ambos se tuvieron en cuenta para la caracterización de cultivares (Fig. 1A y 1B). Las ésterasas se revelaron con mayor nitidez mediante el sistema A (Fig. 1C), en tanto que las fosfatasa no mostraron una variación isoenzimática comparable a la de ésterasas y peroxidasas, resultando de escasa utilidad para la caracterización de cultivares.

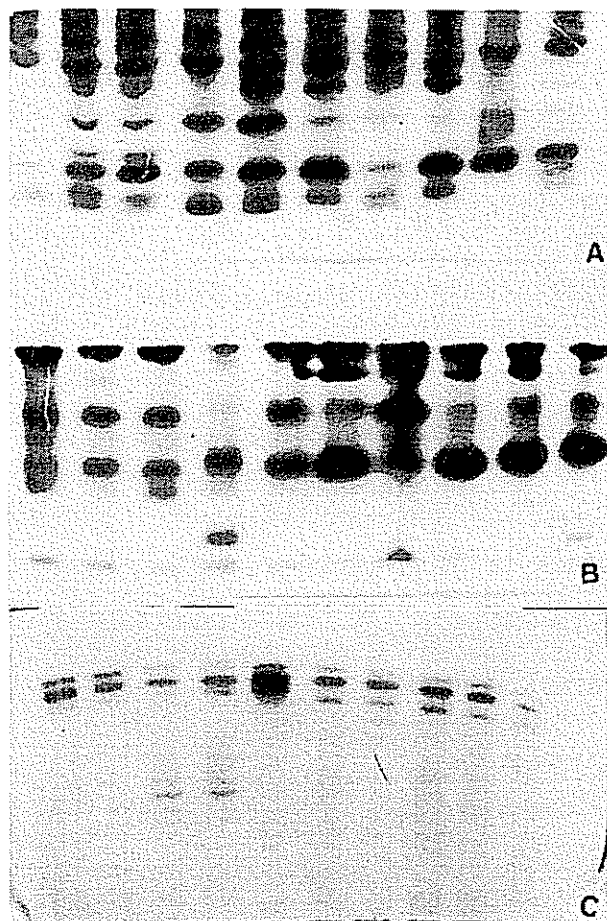


Fig. 1. Patrones de isoenzimas de extractos foliares de pasto llorón. A: Peroxidasas obtenidas con el sistema A de buffers. De iz. a der.: cvs. Don Eduardo, Don Pablo, Robusta 4047, Don Carlos, Enano azul, Frankenswald, Don Juan, Rannoch, *E. lehmanniana* tipo común, Kromdraai. B: Peroxidasas obtenidas con el sistema B de buffers. De izq. a der.: cvs. Morpa, Ermelo, Don Arturo, Canadian, Tanganyika, Don Walter, Villa Mercedes, híbridos H1 y H2, Don Mari. C: Esterasas. De izq. a der.: Morpa, Ermelo, Don Arturo, Canadian, Tanganyika, Don Walter, Villa Mercedes, Don Mario, H1, H2.

De las 20 líneas analizadas se obtuvieron 14 zimogramas diferentes de ésterasas y otros tantos de peroxidasas por medio del sistema A de buffers (Figs. 2 y 3). Con el sistema B se obtuvieron 16 zimogramas diferentes de peroxidasas (Fig. 4). La combinación de estos sistemas permitió caracterizar, mediante una única combinación de zimogramas, a 19 de los 20 materiales analizados, lo cual representa un éxito del 95% (Cuadro 2).

El análisis de 20 a 30 plantas de cada cultivar no reveló una variación intracultivar de los patrones isoenzimáticos, con excepción del cv. Kromdraai, con el cual se obtuvieron seis zimogramas diferentes de peroxidasas y siete de ésterasas, con frecuencias variables. En las figuras sólo se muestra uno de los patrones característicos de este cultivar. También se encontró una variante isoenzimática en el cv. Don Walter, pero,

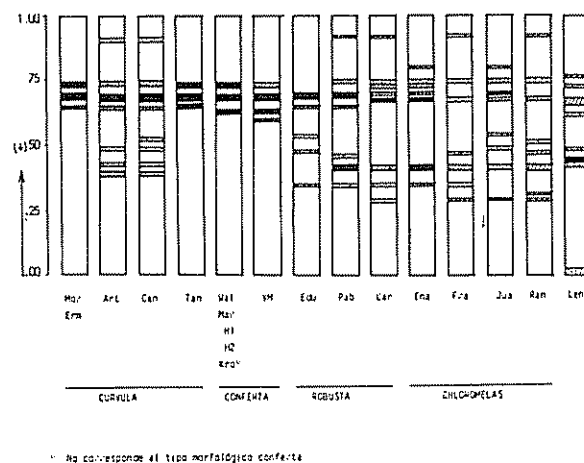


Fig. 2. Zimogramas de isoenzimas ésterasas de extractos foliares de pasto llorón. Abajo figuran los tipos morfológicos correspondientes a cada cultivar (Por abreviaturas ver Cuadro 2). Intensidad relativa de las bandas: Fuerte (color entero); Intermedia (rayado); Débil (punteado).

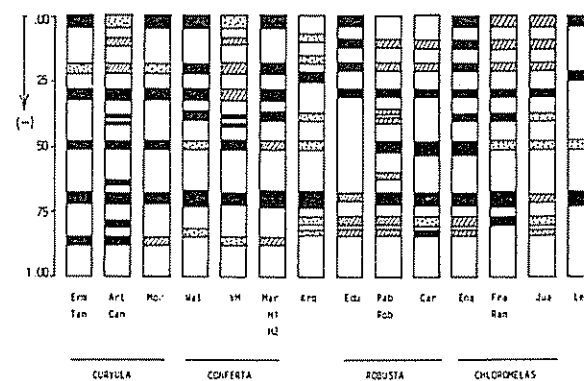


Fig. 3. Zimogramas de isoenzimas peroxidasas de extractos foliares de pasto llorón obtenidos con el sistema A de buffers (Ver el texto). Intensidad de las bandas como en la Figura 2.

se trataba de una planta algo atípica por sus caracteres morfológicos y no se la consideró como representativa de ese cultivar.

DISCUSION

El problema de la identificación varietal de pasto llorón ha sido planteado desde hace largo tiempo (9, 10) pero, hasta el momento, no se había intentado una caracterización isoenzimática de cultivares. Trabajando con plántulas de uno o dos meses de edad se encontró una adecuada variabilidad de esterasas, peroxidasas y fosfatasas en nueve de los cultivares aquí analizados, obtenidos a partir de los mismos lotes de semilla (11). Estos sistemas isoenzimáticos han demostrado ser los más polimórficos en estudios de variabilidad intervarietal en numerosas especies (3). No obstante, la resolución aquí alcanzada con plantas adultas fue mayor que la obtenida a partir de plántulas, mostrando también la existencia de cambios en los patrones isozimicos durante el desarrollo, hecho que recalca la necesidad de establecer cuidadosamente las condiciones de cultivo y de las técnicas electroforéticas, cuando el propósito es la caracterización varietal a partir de extractos foliares. Variaciones similares se han observado en avena (1).

En algunos cultivares pertenecientes al mismo tipo morfológico, e.g., cvs Morpa, Ermelo, Don Arturo y Canadian, pertenecientes al tipo curvula, se encontraron patrones isoenzimáticos muy similares. La forma de selección practicada en esta forrajera justifica tales coincidencias ya que, al menos, Morpa y Ermelo han sido seleccionados a partir del mismo ecotipo. También, en otras especies, se han encontrado patrones electroforéticos muy semejantes en cultivares con estrecho parentesco genético (6, 20). Las características morfológicas y agronómicas de aquellos cultivares son asimismo muy semejantes: es imposible diferenciar entre Ermelo, Morpa y Don Arturo, en tanto que Canadian es semejante a Tanganyika. Estos dos últimos pueden diferenciarse de los anteriores por características del cuello de la caña y de las ramas basales de la panoja (7); sin embargo, durante el estadio vegetativo es posible que la única forma de identificación resida en la caracterización isoenzimática.

Dentro del tipo robusta, los extractos foliares correspondientes a los cvs Don Pablo y Robusta 4047 produjeron idénticos patrones isozimicos, demostrando que se trata de líneas con el mismo o muy similar genotipo, a pesar de la diferente denominación. Es imposible establecer con certeza el origen de estos cultivares, pero, hasta donde se conoce, el primero fue seleccionado en Argentina por el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), en tanto que el segundo es una línea introducida de los Estados Unidos de América. Ambos son morfológicamente muy similares al cv. Renner, de gran difu-

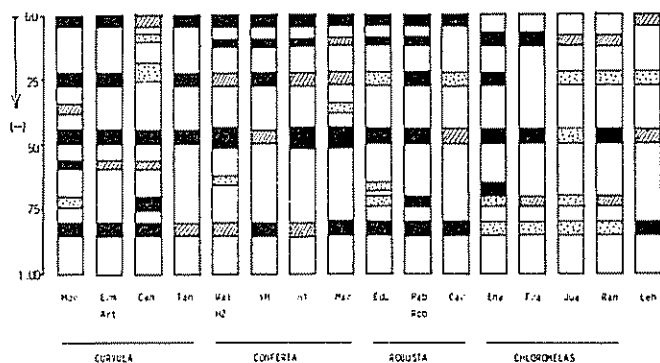


Fig 4. Zimogramas de isoenzimas peroxidasas de extractos foliares de pasto llorón obtenidos con el sistema B de buffers (Ver el texto) Intensidad de las bandas como en la Figura 2

Cuadro 2. Caracterización isoenzimática de cultivares de pasto llorón mediante electroforesis en gel de almidón de extractos foliares.

Cultivares	Fenotipos isoenzimáticos			Grupos
	Esterasas	Peroxidasas*		
		Sistema A	Sistema B	
Morpa (Mor)	1	1	1	A
Ermelo (Erm)	1	3	2	B
Don Arturo (Art)	2	2	2	C
Canadian (Can)	3	2	3	D
Tanganyika (Tan)	4	3	4	E
Don Walter (Wal)	5	4	5	F
Villa Mercedes (VM)	6	5	6	G
Híbrido H1	5	6	7	H
Híbrido H2	5	6	5	I
Don Mario (Mar)	5	6	8	J
Kromdraai (Kro)	5	7	-	K
Don Eduardo (Edu)	7	8	9	L
Don Pablo (Pab)	8	9	10	M
Robusta 4047 (Rob)	8	9	10	M
Don Carlos (Car)	9	10	11	N
Enano Azul (Ena)	10	11	12	O
Frankenwald (Fra)	11	12	13	P
Don Juan (Jua)	12	13	14	Q
Rannoch (Ran)	13	12	15	R
<i>E. lehmanniana</i> , tipo común (Leh)	14	14	16	S

*: Ver descripción de los sistemas electroforéticos en Materiales y Métodos.

sión en E.U.A. Una situación similar se observa entre los cvs: Don Walter, Don Mario y los materiales híbridos experimentales que hemos denominado H1 y H2. Estos híbridos, al igual que Don Mario, se han obtenido artificialmente por cruzamiento entre plantas sexuales del tipo conferta con el cv. apomíctico Tanganyika. En cruzamientos de este tipo, la descendencia híbrida es apomíctica y muy uniforme, por lo cual puede ser de inmediato multiplicada como un nuevo cultivar (16, 18). El cv. Don Walter es una selección de tipo conferta obtenida en el INTA (7). El zimograma esterástico de estos cuatro materiales es idéntico y los zimogramas de peroxidases son muy semejantes.

Otra posibilidad es la identificación varietal de pasto llorón a partir de semilla, la cual, sin embargo, ofrece tantas dificultades como la diferenciación de plantas en cultivo. El cariopse carece de caracteres morfológicos suficientes para diferenciar entre cultivares pertenecientes a un mismo tipo morfológico y es muy pequeño, de 0.7 a 1.2 mm de longitud. Ante la imposibilidad de analizarlos en forma individual, dado su tamaño, se estudiaron los perfiles isoenzimáticos de muestras de semillas molidas (5). Este análisis no permitió distinguir entre Tanganyika y Canadian; Morpa, Ermelo y Don Arturo; y Renner y Robusta 4047 aunque sí se pudieron diferenciar estos dos últimos de Don Pablo. Estos resultados apoyan la hipótesis de estrecha semejanza genética entre estos cultivares.

La reproducción principalmente apomíctica que tiene lugar en el pasto llorón es probablemente la causa de la ausencia de variación isoenzimática entre plantas de un cultivar. Es razonable que las líneas de mayor valor forrajero hayan sido seleccionadas a partir de ecotipos altamente apomícticos ya que éstos poseen una gran uniformidad (19). No obstante, estudios citológicos y de progenie han demostrado que numerosos cultivares son apomícticos facultativos (16). Este es el caso del cv. Kromdraai (4), cuyos polimorfismos isozimicos serán objeto de una publicación posterior y que sirven aquí para señalar la utilidad de las isoenzimas para evaluar la variabilidad genética y el grado de reproducción sexual en esta forrajera, la cual ha sido considerada por mucho tiempo como de reproducción apomíctica obligada (17). En el caso del cv. Kromdraai y eventualmente de otros cultivares apomícticos facultativos, la caracterización isoenzimática con fines de identificación

varietal está expuesta a las mismas críticas que en el caso de especies alógamas (3); de allí su limitada utilidad. En el Cuadro 2 se incluyó al cv. Kromdraai porque es posible diferenciarlo de los demás cultivares por su patrón peroxidásico pero solamente representa uno de los posibles fenotipos isoenzimáticos hallados en este cultivar.

Debido al tipo de reproducción del pasto llorón y a que los cultivares analizados son poliploides (12), no se ha intentado hasta el momento estudiar la forma de control génico y la herencia de estos sistemas isozimicos. En Argentina, *E. curvula* es una especie introducida pues no se dispone de ecotipos diploides que se reproduzcan sexualmente (14, 17), constituyendo los materiales más adecuados para realizar estudios de herencia. Sin embargo, en los perfiles de peroxidases, algunas bandas parecen manifestar efectos de dosis, especialmente en los materiales tetraploides de tipo curvula y conferta (Fig. 1A y 1B). A pesar de la complejidad de los patrones isoenzimáticos encontrados, existen semejanzas entre aquéllos correspondientes a un mismo tipo morfológico (Figs. 2 a 4). Los patrones isozimicos más disímiles fueron obtenidos con los extractos del ecotipo de *E. lehmanniana* Nees, especie considerada también como parte del complejo *E. curvula* (15, 16). Estas observaciones evidencian una correspondencia entre características isoenzimáticas y morfológicas en pasto llorón.

Los resultados aquí presentados permiten concluir que la caracterización isoenzimática ofrece interesantes posibilidades como complemento de los caracteres morfológicos para la diferenciación de cultivares de pasto llorón. Al ser éstos genotípicamente muy uniformes, debido a la apomixis, el análisis de pocas plantas es suficiente para caracterizar a cada uno. Sin embargo, en aquéllos en los cuales es frecuente la reproducción sexual, el método resultará de menor utilidad, aunque permitiría evaluar el grado de variabilidad genética sin necesidad de efectuar pruebas de progenie, lo cual constituye una importante ventaja en planes de mejoramiento genético y en el análisis de híbridos.

Aunque por el momento no ha sido posible realizar estudios de herencia de las isoenzimas, la disponibilidad de ecotipos diploides sexuales y el análisis de sistemas isoenzimáticos con mayor especificidad de sustrato, harían factibles tales estudios.

LITERATURA CITADA

- 1 ALMGARD, G.; CLAPHAM, D. 1975. Isozyme variation distinguishing 18 *Avena* cultivars grown in Sweden. Swedish Journal of Agricultural Research 5:61-67.
- 2 ASHTON, G.; BRADEN, E. 1961. Serum beta-globulin polymorphism in mice. Australian Journal of Biological Science 14:248-259.
- 3 BAILEY, D.C. 1983. Isozymic variation and plant breeders' right. In Isozymes in Plant Genetics and Breeding. Part A. Ed. by S.D. Tanksley; T.J. Orton. Amsterdam Elsevier Science Publishers B.V. p. 425-440.
- 4 BRIX, K. 1974. Sexual reproduction in *Eragrostis curvula* (Schröd.) Nees. Zeitschrift fuer Pflanzenzuchtung 71:25-32.
- 5 DI RENZO, M.; POVERENE, M.; MEDINA, M. 1986. Variabilidad isoenzimática en granos de pasto llorón, *Eragrostis curvula* (Schröd.) Nees: Su aplicación en la identificación de cultivares. Revista de Investigaciones Agropecuarias.
- 6 FEDAK, G. 1974. Allozymes as aids to Canadian barley cultivar identification. Euphytica 23:166-173.
- 7 COVAS, G.; CAIRNIE, A.G. 1985. El pasto llorón (*Eragrostis curvula*). Manual con información básica y normas para su cultivo y utilización. Buenos Aires Hemisferio Sur.
- 8 JACOBS, S.W. 1982. Classification in the *Eragrostis curvula* complex in Australia. Australian Plant Introduction Review 15:5-14.
- 9 LEIGH, J.H. 1961. Leaf anatomy in certain strains of *Eragrostis* Beauv. Journal of South African Botany 27:41-46.
- 10 LEIGH, J.H.; DAVIDSON, R.L. 1968. *Eragrostis curvula* (Schröd.) Nees and some other African love-grasses. Plant Introduction Review CSIRO 5:21-44.
- 11 MEDINA, M.I.; DI RENZO, M.A.; TIRANI, I.N. 1985. Identificación de cultivares de pasto llorón, *Eragrostis curvula* (Schröd.) Nees, por medio de esterasas, fosfatasa y peroxidasa. Revista de Investigaciones Agropecuarias 20:1-9.
- 12 POVERENE, M.; CURVETIO, N.; RODRIGUEZ, R. 1985. Estudios citogenéticos en pasto llorón, *Eragrostis curvula* (Schröd.) Nees sens. lat. I. Recuentos cromosómicos. Revista de la Universidad Nacional de Río Cuarto 5:67-72.
- 13 SOLTIS, D.E.; HAUFLE, C.; DARROW, D.; GASTONY, G. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: A compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers and staining schedules. American Fern Journal 73:9-27.
- 14 SIALKER, H.I.; WRIGHT, L.N. 1975. Reproduction of *Eragrostis curvula* (Schröd.) Nees. Journal of Arizona Academy of Sciences 10:106-110.
- 15 SIREETMAN, L.J. 1963. Reproduction of the love-grass, the genus *Eragrostis*. *E. chloromelas* Steud., *E. curvula* (Schröd.) Nees, *E. lehmanniana* Nees and *E. superba* Peyr. Wriethia 3:41-51.
- 16 VOIGI, P.W. 1987. *Eragrostis curvula* sus características y potencial para el mejoramiento a través de la hibridación. In Pasto llorón: su biología y manejo. Ed. por O. Fernández, R. Brevedan, A. Gargano.
- 17 VOIGI, P.W.; BASHAW, E. 1972. Apomixis and sexuality in *Eragrostis curvula*. Crop Science 12:843-847.
- 18 VOIGI, P.W.; BURSON, B.L. 1983. Breeding of apomictic *Eragrostis curvula*. In Proceedings of XIV International Grassland Congress. Ed. by J.A. Smith; V.W. Hays. U.S.A. Westview Press. p. 160-163.
- 19 VORSTER, I.B.; LIEBENBERG, H. 1977. Cytogenetics studies in the *Eragrostis curvula* complex. Bothalia 12:215-221.
- 20 WERNER, D.; SINK JUNIOR, K. 1977. Identification of poinsettia cultivars by electrophoretic analysis of proteins and peroxidases. Journal of Heredity 68:35-40.

Bioproduction and Leaf Area Development (*Helianthus annuus* L.) II. Quantitative Relationship in a Savanna Dry Season¹

J.J. San José, M. Cabrera*

ABSTRACT

Growth characteristics of sunflower (*Helianthus annuus* L.) were determined for the varieties Manfredi, Local of Kenia and Record, cultivated and irrigated during the dry season in a savanna climate. Photosynthetic production dynamics in the cultivated varieties were analyzed as a function of the sowing season. Results indicate a differential dependence of the productive capacity of plant genotype on environmental factors of the growing season. A discussion based on the assimilate partitioning process in sunflower and on the reduction in plant density due to the lodging effect of heavy rains, characteristic of the wet season, interprets the differences observed.

INTRODUCTION

Sunflower has been traditionally used in temperate regions as a source of raw material for good quality table oil, presenting an oil production second in world ranking (26). Furthermore, recent studies in biomass production indicate that it may also be used as high quality forage, silage, fuel energy (2) and liquid fuel for diesel engines used in farm operations (4).

New established and selected sunflower cultivars seem to be better adapted to extreme tropical conditions than any other oil-seed crop. Furthermore, recently developed hybrids with superior qualities and yields after the practical cytoplasmatic male-sterile system (3) could be of basic interest for the region.

Although local crop practices and environmental factors affecting oil percent and composition during the period of sunflower development have been investigated rather extensively (24), scant information is available about sunflower adaptation to tropical regions. In spite of this situation, present results on yields of sunflower and other oilseed crops growing in low fertility soil and water stress condi-

RESUMEN

Las características de crecimiento del girasol (*Helianthus annuus* L.) fueron determinadas en las variedades, Manfredi, Local de Kenia y Record, cultivadas e irrigadas durante la temporada de sequía de un clima de sabana. La dinámica de la producción fotosintética de las variedades, fue analizada en función de la temporada de siembra. Los resultados indican que parece existir una dependencia diferencial de la capacidad productiva de los genotipos en función de los factores ambientales, característicos de la temporada de crecimiento. Una discusión, basada en el proceso de partición de asimilados en girasol y en la reducción de la densidad de plantas debido al acame por efecto de las lluvias, es formulada para tratar de explicar las diferencias observadas.

tions (6) suggest that cultivation be extended to the savannas. This is true especially in the vast lowland savannas of northern South America, with acid soils very low in nutrient content and a pronounced rainfall seasonality with four to six months of dry season and 1 300 to 2 200 mm rainfall (20). Under these ecological conditions, yield comparisons among sunflower cultivars planted in the Orinoco Llanos indicate a potential yield in achenes of up to 3.4 t/ha with an oil content ranging from 52 to 64% (16). This information is undergoing an intensive re-examination because of our critical shortage of oilseed crops, mainly due to economic constraints. Thus, agricultural strategies and crop yield have been analyzed, especially in relation to the comparative response of sunflower to seasonal climatic changes in the savanna.

The object of this work is to study growth of different sunflower varieties (Manfredi, Local of Kenia and Record) planted in the Trachypogon savannas of the Orinoco Llanos during the dry season, under an irrigation scheme. Conventional growth analysis and functional approach techniques were used to compare the environmental growth response of sunflower in the wet and dry seasons.

¹ Received for publication 24 March, 1987

We are grateful to Dr Justiniano Velázquez for his challenging ideas and suggestions. We also wish to thank M.Sc. Marta Barrios and Miss Jane Mechan for their help in the preparation of this manuscript. The work was carried out during the tenure of a "Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas Grant" (CONICIT-Venezuela SIFD DC FORT-I-EBLL).

* Centro de Ecología Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Apartado 1827, Caracas 1010-A, Venezuela.

MATERIALS AND METHODS

An experimental site, similar to that described in Part I of this series, was established at the Calabozo Biological Station, Venezuela ($8^{\circ}56'N$; $67^{\circ}36'W$) at the beginning of the dry season. The site was divided into four plots ($50 \times 50 \text{ m}^2$), which were fertilized as follows: one with 1 t/ha NPK 12:12:17/2 (IVP) and the other three with 2.5 t/ha from the same stock. Certified seeds of the cultivar Record were planted in two plots treated with different levels of fertilizer (1.0 and 2.5 t/ha), and the cultivars Local of Kenia and Manfredi were planted in the other two plots fertilized with 2.5 t/ha. Seeds of these trials were planted on February 3rd at 0.25 m intervals and spaced in rows of 0.8 m (62 000 plants/ha).

During the growth period of the sunflower cultivars, experimental plots were irrigated using a sprinkler system. Thus, irrigation supplied water to replace the loss through evaporation and to maintain soil water content at a water potential higher than -0.03 MPa as monitored by three series of nylon units (Bouyoucos) inserted at 0.30 and 0.60 m depths. Block resistance was measured daily with a Beckman bridge model RN-2B. Twice a month, soil samples were taken at various depths from three different places and water content was measured by drying at 105°C to a constant dry weight. These values were used to adjust block resistance measurements to soil water content and dry weight percentage. In addition to these procedures, commercial tensiometers were placed in the row nearest the center of each plot to directly measure the soil water matric potential at 30 and 60 cm depths. Irrigation frequency varied between three and occasionally four times a week.

One week after planting, five samples (1.0 m long and 0.8 m between rows) of the aboveground crop biomass were harvested at random and each separated into stems, petioles, assimilatory and non-assimilatory leaves and inflorescences. Each sample was dug up with soil to a depth of 0.5 m; belowground biomass was separated by the flotation method (15) and oven-dried at 80°C to a constant dry weight. Leaf area was measured with a portable photoelectric planimeter (Lambda Mod. 3050A). This process was repeated approximately every two weeks.

Sunflower growth characteristics were calculated from dry weight and leaf area data of the samples using the classical and functional growth analysis techniques described by Blackman (5), Briggs *et al.*, (7), Richard (19), Kvet *et al.*, (13), Ondok (16), Evans (9), Causton and Venus (8) and Hunt (11)

RESULTS

1. Changes in crop dry weight and leaf area development of sunflower cultivars during the savanna dry season.

Dry matter accumulations (Fig. 1) in the varieties Manfredi, Local of Kenia and Record were not significantly different throughout the dry season (Kruskal-Wallis test in 22). Thus, between 68 and 73 days after planting, the cultivars reached a maximum plateau value of $1376 \pm 140 \text{ g/m}^2$.

The distribution of dry weight (W) (Fig. 2) in the different plant organs was similar between the cultivars Local of Kenia and Record and, at maximum mean biomass accumulation, assimilates were diverted

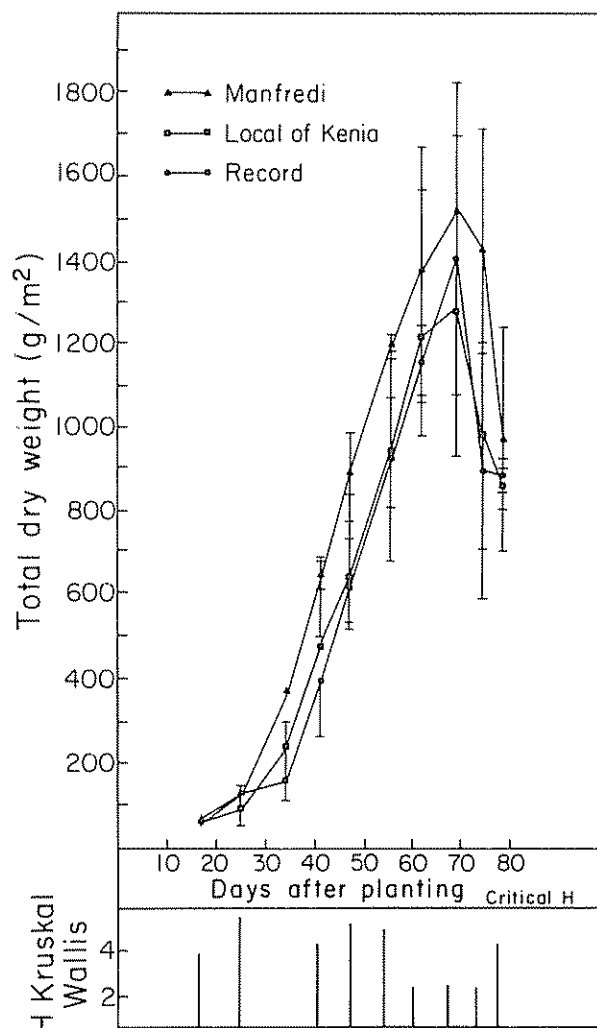


Fig. 1. Dry weight of *Helianthus annuus* L. (vars. Manfredi, Local of Kenia and Record) growing in a savanna dry season at the Orinoco Llanos.

into leaves, petioles, stems, roots and inflorescences (14, 41, 40, 17 and 17 percent, respectively). On the other hand, cultivar Manfredi showed a different W distribution with a significantly higher weight percentage in stems and inflorescences (34 and 28 percent of the total biomass, respectively) as compared with the two other cultivars.

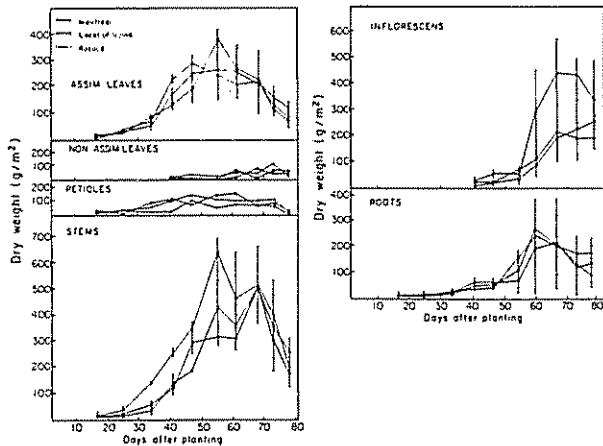


Fig. 2. Dry weight of *Helianthus annuus* L. (vars. Manfredi, Local of Kenia and Record) growing in a savanna dry season at the Orinoco Llanos.

Growth analysis characteristics of the sunflower cultivars, based on dry weight and leaf area, indicate that the crop growth rates (CGR) (Fig. 3e) of the cultivars followed similar patterns. Maximum CGR of Manfredi, Local of Kenia and Record were 42, 45 and 40 g/m²/day at 47, 61 and 55 days after planting, respectively. However, the W for these cultivars recorded from 34 to 61 days coincided (ANOVA with regression) with a linear regression, and after applying the STP test (21) it was found that the set of regression coefficients did not differ significantly from one another. The assumption of bivariate normally distributed data was tested by the Kolmogorov-Smirnov test (21). Therefore, the mean CGR for the varieties was 37.4 g/m²/day ($r^2 = 0.90$; $F = 134.4$; $S(y/x) = 120.3$).

Mean net assimilation rate of the cultivars (NAR) (Fig. 3a) decreased with crop age. At the beginning of the season, varieties Manfredi and Record showed an NAR 2.4 times greater than the cultivar Local of Kenia (28 g/m²/day). After 48 days, NAR was similar for all cultivars.

Leaf area ratio (LAR) (Fig. 3b) increased with plant age until 55 days after planting, and in the varieties Manfredi, Local of Kenia and Record it reached values of 33, 44 and 40 cm²/g at 47, 55 and 34 days after planting, respectively. Local of Kenia maintained this relatively high value (circa 30 cm²/g)

during the first six weeks. At the end of the growth period, the three curves presented the same tendency.

Development of leaf area in the varieties is shown in Fig. 3d. The maximum LAI occurred in the Local of Kenia (4.3 m²/m²) at 55 days after planting, while in Manfredi and Record the values were 3.1 and 3.4 m²/m², respectively. Leaves began to die in the bottom of the canopy after 41 days and this process was predominant after 61 days, when LAI apparently decreased.

The relative growth rate of the varieties Manfredi, Local of Kenia and Record (RGR, Fig. 3c) decreased throughout the season from values of 0.110; 0.100 and 0.037 g/g/day to 0.010; 0.007 and 0.028 g/g/day, respectively, at the end of the season.

2. Functional approach to sunflower growth analysis.

After testing different growth curves using the functional approach (8, 11), the Gompertz function (28, 18) appeared to reproduce the course of sunflower growth with reasonable accuracy, as shown by the fit of dry weight data of the varieties to a statistical regression curve. The parameters ($W = Ae^{-be^{-kt}}$) calculated ($A =$ asymptotic value; $b =$ position of the curve along the time axis and $k =$ the rate constant inversely determining the spread of the curve along the time axis) are shown in Table 1. Rate constants were compared to study the effect of the experimental treatments (genotypes

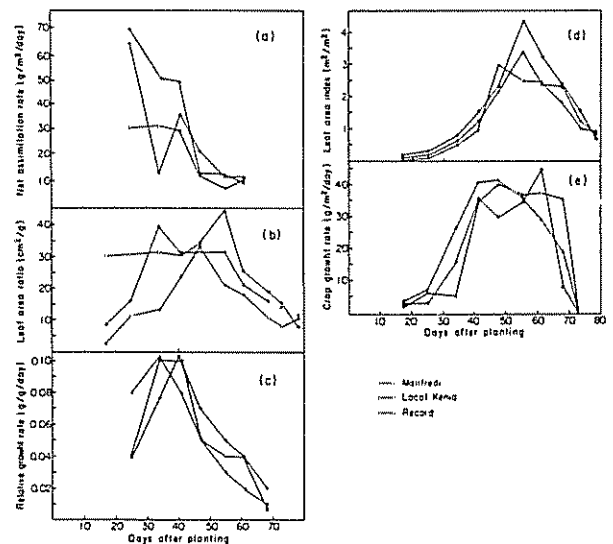


Fig. 3. Net assimilation rate (a), leaf area ratio (b), relative growth rate (c), leaf area index (d) and crop growth rate (e) of *Helianthus annuus* L. (vars. Manfredi, Local of Kenia and Record) growing in a savanna dry season at the Orinoco Llanos.

Table 1. Parameters of the Gompertz function ($W = Ae^{-be^{-Kt}}$) fitted to sunflower dry weight of the varieties Manfredi, Local of Kenia and Record: wet and dry seasons of a Trachypogon savanna at the Orinoco llanos.

Variety	Treatment	A (g/m ²)	K/day	b (g/m ²)	Inflection point		r ²	
					t	w		
a)	Manfredi sel.10	wet season*	1 047	0.057	9.7	39.9	385	0.94
b)	Manfredi sel.10	dry season	1 501	0.065	15.9	42.6	552	0.96
c)	Local of Kenia	dry season	1 247	0.054	9.3	41.3	458	0.95
d)	Record	dry season	1 003	0.062	11.4	39.3	369	0.93
e)	—	1 963**	3 590	0.040	18.5	72.8	624	0.98
f)	—	1 964**	2 399	0.040	11.9	61.9	763	0.99

* Data from the first part of this work.

** Data from KREH S experiments (12)

and seasons) on sunflower growth, by using the linear regression test for slope equality: covariance analysis (21). The results of this test indicate that for the set of k regression coefficients, the sum of squares among computed k 's ($SS_{\text{among } k's} = 0.31$) was lower than the critical sum of squares and therefore there was stability in the magnitude of k for the studied genotypes growing under different seasonal conditions.

3. Yield and components of the different varieties

There were no significant yield differences (Table 2) between the varieties planted and irrigated during the savanna dry season; thus the mean value was $2.5 \text{ t/ha} \pm 0.9$. On the other hand, oil content was higher in the variety Record (44% in achenes and 60% in almonds) than in Manfredi (38 and 55%, respectively) or Local of Kenia (39 and 51%, respectively), although these differences were not correlated with yield or head diameter. However, despite an absence of yield differences, the higher oil content reported in the variety Record was negatively related to the trend of seed production in the varieties studied.

An attempt was made at interpreting the yield in the different varieties as a function of the season and genotypes, by simultaneously comparing the present data with results obtained in Part I of this series. Thus, the differences were tested by a functional analysis of variance (22) applied to a factorial experimental design of treatments. The analysis of variance of yield data indicated that comparison among varieties and between seasons differed significantly. Variance homogeneity was previously tested by Bartlett (21, 22).

DISCUSSION

It was found that the functional trends of the growth indexes, calculated for the genotypes growing

during the dry season, were relatively similar. Thus, accumulation of dry matter presents three phases: the first occurs until 34 days after planting, characterized by a development of control processes in the partitioning of carbon assimilates mainly in stems and leaves. During this phase, crop growth rate (CGR) was mainly proportional to maximum net assimilatory rate. In the second phase, a maximum plateau of CGR for the varieties ($\text{CGR} = 34 \text{ g/m}^2/\text{day}$) was evidently related to LAI development until 64 days after planting. However, as the season proceeded, the sink strength capacity of the inflorescences to assimilate seems to control plant development, especially the size of the assimilatory surface (LAI) and the activity of the assimilate source as expressed by the NAR. The latter increases at the end of the season (third phase), as reported for other sunflower varieties (17, 27). The dynamic process of the source sink relationship, controlled by the inflorescence sink from early in the season, was referred to as a "continuous inflorescence partitioning priority" in Part I of this series.

Comparison of dry matter accumulation in the varieties cultivated during the wet and dry season fails to reveal any significant differences (Kruskal-Wallis test among the primary data harvested after 55 days of planting). However, early in the season, mean CGR was higher in the varieties planted during the dry season ($37 \text{ g/m}^2/\text{day}$) as compared with those cultivated during the wet season ($21 \text{ g/m}^2/\text{day}$). This difference associated with a NAR seems to be related to seasonal changes, mainly as a result of a higher radiation regime during the dry season. Thus Wilson (27) showed that NAR of sunflower growing in arid climates was more than twice than other studied crops. However, low sensitivity of the relative growth rate (0.061 and 0.055 g/g/day for the wet and dry season, respectively) to environmental changes, as a comparison of production efficiency of plant genotypes among the seasons, indicated a considerable advantage for the sunflower community in adapta-

Table 2. Yield and components in sunflower varieties planted and irrigated during the dry season of the Trachypogon savannas in the Orinoco llanos.

Variety	Yield (g/m ²)	Harvest (%)	Head (mm)	Oil content		Lodging (%)
				Achenes	Almonds (%)	
a) Manfredi sel 10	2.8 ± 1.4	0.28	147.3 ± 9.4	38	55	26
b) Local of Kenia	2.6 ± 0.9	0.29	139.0 ± 10.5	39	51	21
c) Record	2.2 ± 0.9	0.25	141.4 ± 11.3	44	60	23

ting to prevailing conditions of the savanna climate. These results seem to be associated with a compensatory effect of the NAR and leaf area ratio owing to variations in the specific leaf area. Thus the capability of expansion in space of sunflower leaves during the dry season was lower than in those leaves formed during the wet season.

The statistical analogy found among the "constant rates" ($K = 0.06 \text{ day}^{-1}$) calculated from the Gompertz function for the varieties growing under different seasons appears to be coherent with previous results, and an indication of the functional adaptability of this crop. Thus, genotypes presented a similar range of growth at equal time intervals, as described by the Gompertz function (27, 18). This analogy in the sunflower community was previously reported for a lower level of organization: leaves of *Pelargonium* ($K = 0.06 \text{ day}^{-1}$), growing under considerably different conditions (1). However, it will be necessary to obtain a greater amount of detailed data on sunflower growth before a generalization can be formulated. This postulation is supported by the fact that lower values of K seem to be associated with highly productive cultivars. From Kreh's data (12), a mean K of 0.04 day^{-1} was calculated for two sunflower trials, with a mean duration of growth periods, mean leaf area duration and mean biomass duration of 150 days, $538 \text{ m}^2/\text{m}^2/\text{growth period}$ and $196125 \text{ g/m}^2/\text{m}^2/\text{growth period}$ as compared with mean values of 78 days, $93 \text{ m}^2/\text{m}^2/\text{growth period}$ and $44700 \text{ g/m}^2/\text{growth period}$, respectively, for the studied varieties growing in the savannas.

An analysis of the effect of environmental factors (seasonal changes) and agricultural treatments (irrigation) on the yield of sunflower genotypes, indicated that there are differences in community function among the sunflower varieties as a function of the savanna season. These results were based on randomly chosen samples which differed in plant density due to the lodging effect of the heavy rains characteristic of the wet season. Analogous results were found when the Harvest Index (H), as expressed by

the ratio of harvested seed dry weight to total dry weight of the genotypes, was analyzed. The results indicated that, during the dry season, dry weight was similarly distributed among the achenes and the vegetative structures. By contrast, during the wet season H was relatively lower in the varieties Local of Kenia and Record, as compared with Manfredi. However, a possible differential partitioning process, diverting a greater amount of assimilates to the reproductive organs, was masked by the lodging effect on seed yield and dry matter accumulated by the crops.

As previously pointed out, this situation seems to be common for fields of sunflower cultivated in tropical conditions. Thus, Suarez and Herrera (23) observed that for trials of sunflower cultivated in Cuba, up to 58 percent of the heads were empty and the mean lodging was higher than 31 percent. This situation could be controlled by varying the plant density rate and introducing new genotypes. Thus, Mazanni (personal communication) has been successfully testing new varieties with a low lodging percentage in localities with heavy rains and high winds.

Despite the effect of lodging on dry matter production of sunflower during the wet season, irrigated sunflower fields are a valid option for increasing yields in the Orinoco Llanos, with a herbaceous layer production of 6 t/ha/year and extensive cattle raising with a low carrying capacity ranging from 0.2 to 0.5 U.A./ha/year. Thus, mean achene production of the studied varieties under irrigation ($2.5 \pm 0.9 \text{ t/ha}$) was analogous to the mean values reported for experimental trials in savannas with high fertility soils (14). Results indicate that in irrigated fields the varieties analyzed show a good adaptation to potential savanna conditions and new varieties, resistant to lodging, have to be introduced for improving sunflower yield during the wet season. However, the rate of sunflower CO_2 uptake is very sensitive to the length of the rainless periods which occur during the wet season (19); therefore a supplementary irrigation scheme must be implemented.

LITERATURE CITED

1. AMER, F.A.; WILLIAMS, W.I. 1957 Leaf area growth. *Pelargonium zonale* Annals of Botany 2:339-342
2. BASUALDO, R.N.; CARRERA, P.A.; SANAHUJA, J.C. 1972. Harina de girasol. Arch. Nutrición. Lat 22(1):65-81
3. BEARD, B.H. 1981. The sunflower crop. Scientific American 244(5):150-161.
4. BETTIS, B.L. *et al* 1982 Fuel characteristics of vegetable oil from oilseed crops in the Pacific Northwest. Agronomy Journal 74:335-338.
5. BLACKMAN, V.H. 1919 The compound interest law of plant growth. Annals of Botany 33:353-360.
6. BLANSEY, F.P.C.; CHAPMAN, J. 1981. Protein, oil and energy yields of sunflower as affected by N and P fertilization. Agronomy Journal 73(4):583-587.
7. BRIGGS, G.E.; KIDD, F.; WEST, C.A. 1920 A quantitative analysis of plant growth. Part I. Annals of Applied Biology 7:103-123; 202-223
8. CAUSTON, D.R.; VENUS, J.C. 1981. The biometry of plant growth. London Edward Arnold Publishers 307 p.
9. EVANS, G.C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Oxford, London, Blackwell Scientific Publications. 734 p.
10. GRONLUND, M.; ZIMMERMAN, D.C. 1975 Effect of drying conditions on oil content of sunflower (*Helianthus annuus*) seeds as determined by wide line nuclear magnetic resonance (NMR). North Dakota Acad. Sci. Proc. 27:128-132.
11. HUNT, R. 1982. Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. London Edward Arnold Publishers. 248 p.
12. KREH, R. 1966. Untersuchung über den Aufbau und die Stoffproduktion von Sonnenblumen und Maisbeständen sowie über die im Innern herrschende Lichtverhältnisse. Dissertation Stuttgart-Hohenheim 71 p.
13. KVET, J.; ONDOK, I.P.; JARVIS, P.G. 1971. Methods of growth analysis. In Plant photosynthetic production-manual of methods. Ed. by Sestak, Z. Catsky, J.; Jarvis, P.G. The Hague. Dr. W. Junk. p. 343-391.
14. MAZZANNI, B.; ALLIEVI, J. 1970. Comportamiento de un grupo de variedades de girasol en Maracay (Venezuela). Agronomía Tropical 20(4):275-283.
15. McKELL, C.M.; WILSON, A.M.; JONES, M.B. 1961. A flotation method for easy separation of roots from soil samples. Agronomy Journal 53:56-57.
16. ONDOK, P.E. 1971. Indirect estimation of primary values used in growth analysis. In Plant Photosynthetic production-manual of methods. Ed. by Sestak, Z. Catsky, J.; Jarvis, P.G. The Hague. Dr. W. Junk. p. 392-411.
17. ONDOK, J.P.; PRIBAN, K.; BINOVA, J. 1972. Prediction of the net assimilative and relative growth rate in four years' experiments with young sunflower plants. Flora 161:440-450.
18. RICHARD, F.J. 1969. The quantitative analysis of growth. In Plant physiology. Ed. by F.C. Steward. New York, San Francisco, Academic Press. p. 3-76.
19. SAN JOSE, J.J.; CABRERA, M. 1983. Energy and gas exchange within a sunflower (*Helianthus annuus* L. cv. Manfredi) canopy. Photosynthetica 17(3):412-421.
20. SAN JOSE, J.J.; MONIES, R.; GARCIA MIRAGAYA, J.; ORIHUELA, B. 1985. Bioproducción de trachypogon savannas in a latitudinal cross section of the Orinoco Llanos, Venezuela. Oecol. Gener. 6(1):25-43.
21. SOKAL, R.; ROHLF, F. 1969. Biometry. San Francisco. W.H. Freeman 776 p.
22. STEEL, R.G.; TORRIE, J.H. 1960. Principles and procedures of statistics. New York, Toronto. McGraw-Hill 481 p.
23. SUAREZ, J.J.; HERRERA, D. 1969. Efecto de la población y niveles de fertilización en el rendimiento de grano de girasol. Revista Cubana de Ciencia Agrícola 3:263-270.
24. UNGER, P.W.; THOMPSON, I.E. 1982. Planting date effects on sunflower head and seed development. Agronomy Journal 74:389-395.
25. VENEZUELA. MINISTERIO DE AGRICULTURA Y CRÍA. DIRECCIÓN DE DESARROLLO AGRÍCOLA. 1977. Cultivo de girasol. Caracas, MAC, Programa de Oleaginosas. 19 p.

Efecto de la Densidad de Siembra sobre la Acumulación y Redistribución de la Materia Seca en Tres Cultivares de *T. aestivum* L.

S J Sarandón*, H O Chidichimo**, H O Arriaga***

SUMMARY

The effect of sowing rate on dry matter accumulation and distribution was studied in three wheat cultivars varying in their agronomic characteristics and plant height. Field experiments were carried out during two years and the densities used ranged from 120 to 360 plants/m². It was found that, in the higher density, the translocation of dry matter to the ear began earlier and was greater than in low densities. At high densities, the greater dry matter production in the early stages of the crop, was compensated later by a higher tiller mortality, which was greater in the taller cultivars. Tall cultivars did not depend on stem and leaf reserves more than short cultivars. The number of fertile spikelets per ear was the component most affected by density and was closely related to the weight of the ear. In spite of that, density did not alter the distribution of dry matter at harvest. The slight effect on the grain yield was due to the fact that the earlier senescence in high density cultivars was partially compensated by a greater carbohydrate translocation to the grain.

INTRODUCCION

La producción de materia seca total de un cultivo de trigo y su rendimiento en grano son muy afectados por la densidad de plantas. Mientras la producción de biomasa aumenta con el incremento en la densidad, al menos entre ciertos límites (10), el rendimiento en grano no se incrementa en la misma forma. Ello se atribuye a los efectos de la competencia interplanta e intraplanta por luz, agua y nutrimentos (5).

1 Recibido para publicación el 20 de diciembre de 1986. Los autores agradecen al Ing Carlos Favoretti en la conducción de los ensayos. A la señorita Carol Chistik y al señor Teodoro Berman su colaboración técnica. Asimismo, al Departamento de Suelos del Ministerio de Agricultura de la provincia de Buenos Aires, los análisis de suelos realizados.

* Becario de CONICEI y Profesor; Profesor Adjunto y Profesor Titular, Cátedra de Cerealicultura. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de La Plata. Casilla de Correos 31. La Plata 1900, República Argentina.

** Profesor Adjunto de la citada Cátedra.

*** Profesor Titular de la citada Cátedra.

COMPENDIO

Se estudió el efecto de la densidad de siembra sobre la acumulación y redistribución de la materia seca en tres cultivares de trigo de diferente altura y características agronómicas. Los ensayos se realizaron a campo, durante dos años y las densidades usadas variaron entre 120 y 360 plantas/m². Se encontró que, en la mayor densidad, la traslocación de fotosintatos a la espiga comenzó antes y fue más elevada que en bajas densidades. En altas densidades, la mayor producción de materia seca, total en macollaje, fue compensada luego por una mayor mortandad de macollas, la cual se acentuó en los cultivares más altos. Los cultivares de mayor altura no fueron más dependientes del aporte de las reservas de tallos y hojas que el cultivar más de menor porte. El número de espiguillas fértiles por espiga fue el componente más afectado por la densidad el cual estuvo estrechamente relacionado con el peso por espiga. Sin embargo, la densidad no modificó la distribución de la materia seca en madurez y tuvo poco efecto sobre el rendimiento en grano.

El efecto de la densidad sobre la partición de la materia seca no está bien claro. Se ha encontrado que altas densidades provocan una caída en el índice de cosecha (6), atribuida a la disminución del perfil de luz dentro del cultivo (10). Por otro lado, se ha encontrado poca variación (4, 14) e incluso, un aumento en este índice, al incrementar la densidad (38).

El proceso de remetabolización de los hidratos de carbono, desde el tallo y la hoja hacia el grano, aunque no resulta importante en condiciones normales de cultivo (27, 35), puede aumentar en altas densidades (38), al reducirse la fotosíntesis (29), y la duración del área foliar (23). Sin embargo, se ha encontrado que la espiga no tiene preferencia sobre el tallo como destino, cuando hay deficiencia de asimilados (16, 30).

El momento en que comienza la competencia varía con la densidad. En altas densidades, la competencia, sobre todo por luz, comienza antes que en bajas densidades (5, 7, 8, 10). Esto determina cuál será el componente del rendimiento más afectado (13, 16, 17, 39). Cuanto más temprano comience la competencia, mayor será su efecto sobre el desarrollo de la

espiga (6). Por otra parte, dentro del rango de densidades donde los rendimientos son máximos, los componentes del mismo tienden a compensarse mutuamente y la correlación entre los mismos suele ser negativa (40).

Puede existir un comportamiento diferencial de los cultivares ante la densidad (8) y en la capacidad de remetabolización de las reservas hacia el grano (11, 22, 31, 37) aunque esta condición no estaría vinculada con la altura del cultivar (29). En este sentido, una mayor altura estaría relacionada directamente con la habilidad competitiva (18) e inversamente con el índice de cosecha, el cual mostraría relación con tallos cortos y livianos (3, 10).

El objetivo de este trabajo es detectar la influencia de la densidad de siembra sobre la acumulación y redistribución de la materia seca, en tres cultivares de trigo de diferentes características agronómicas y sus efectos sobre el rendimiento y sus componentes.

MATERIALES Y METODOS

Los ensayos fueron conducidos en condiciones de campo, en la Chacra Experimental de Miramar (Subregión Ecológica IV), durante las campañas 1982/83 y 83/84. Al momento de la siembra, los análisis de suelo realizados dieron los siguientes resultados:

82/83: nitratos = 27 ppm; fósforo = 5.00 ppm
83/84: nitratos = 109 ppm; fósforo = 13.30 ppm;
carbono = 3.97%; materia orgánica = 6.80%.

Los cultivares de trigo utilizados fueron: Klein Toledo (K. Tol.), de germoplasma tradicional, tallo alto, bajo potencial de rendimiento y elevada aptitud para acumular proteínas en el grano; San Agustín INTA (S. Ag.), con germoplasma mejicano, tallo corto, buen potencial de rendimiento y alto índice de cosecha (I.C.), Marcos Juárez INTA (M. J.), con germoplasma mejicano, altura intermedia entre los otros dos cultivares y buen potencial de rendimiento.

En la campaña 82/83, las densidades usadas fueron: D₁: 350 pl/m²; D₂: 250 pl/m² y D₃: 140 pl/m². En la campaña 83/84: D₁: 360 pl/m²; D₂: 250 pl/m² y D₃: 120 pl/m². Las siembras se realizaron con una sembradora experimental a conos el 25-8-82 y el 6-8-83, respectivamente. El tamaño de parcelas fue de 1.40 m por 5.50 m de largo (7 surcos a 0.20 m) distribuidos según un diseño factorial en bloques al azar con cuatro repeticiones.

Durante el desarrollo del cultivo en la campaña 83/84, se realizaron cosechas de material sobre una

superficie de 0.10 m² por parcela, desechando las cabeceras y las dos hileras de bordura. Los cortes fueron efectuados en los siguientes momentos del cultivo: (1) macollaje, el 3/10; (2) post-antesis, el 15/11; (3) grano pastoso, el 2/12, y (4) madurez, cosechado el 3/1/84. Las plantas fueron arrancadas y divididas en las fracciones tallo, hoja y espiga. Se determinó la evolución del peso seco de las distintas fracciones y la pérdida de materia seca desde antesis hasta madurez. Para ello, las muestras fueron secadas a estufa a 70°C, durante 48 horas.

A la madurez, en ambas campañas, se cosechó el resto del material y se determinó: número de espigas por m² (No Esp/m²); biomasa aérea total; distribución de la materia seca en hoja, tallo, espiga, grano (I.C.) y rendimiento. Sobre un mínimo de 15 espigas por parcela se determinaron los componentes del rendimiento.

A la cosecha, se establecieron correlaciones entre todos los parámetros estudiados, según densidades y cultivares. Para determinar el efecto de la densidad de espigas sobre las correlaciones estudiadas, se agruparon los datos según si la muestra tuviese más o menos de 400 Esp/m² a madurez. Los datos fueron procesados mediante el análisis de la varianza y para la comparación de los promedios se usó el Test de Tuckey a nivel de 0.05 de probabilidades.

RESULTADOS

Las precipitaciones ocurridas durante el desarrollo del cultivo, en ambas campañas, se presentan en el Cuadro 1.

En la campaña 83/84, la producción de materia seca total, en macollaje, fue mayor en las densidades más elevadas y difirió también entre cultivares (Cuadro 2). En las menores densidades, el aumento observado en el peso por planta no alcanzó a compensar su bajo "stand" inicial. El efecto de la densidad sobre el número de macollas por planta varió según el cultivar, pero, el peso por macolla no fue modificado por la densidad. En esta etapa del cultivo, la observación del meristema apical mostró que los tres cultivares

Cuadro 1. Precipitaciones mensuales, durante las campañas 1982/83 y 1983/84. (mm).

	Julio	Agosto	Set.	Oct.	Nov.	Dic.
82/83	83	30.5	69.00	146.5	47.5	110.0
83/84	37	156.5	61.30	75.5	105.0	108.5

estaban en estado reproductivo. El número de espiguillas iniciadas no fue afectado por la densidad pero varió entre cultivares (Cuadro 2).

En todas las densidades, la acumulación de materia seca total aumentó hasta grano pastoso (3er corte) y luego se mantuvo hasta la madurez (Fig. 1). El efecto de la densidad sobre la producción de biomasa aérea fue mayor en las etapas tempranas del cultivo y las mayores diferencias se observaron entre D_3 y las densidades más elevadas. Desde macollaje hasta madurez, se observó una disminución en el número de macollas/m² (Mac/m²), que fue del 39% en D_1 , 27% en D_2 y de 17% en D_3 y que estuvo relacionada con el número de macollas presentes en el primer corte. Entre cultivares, la mayor mortandad (32%), se observó en los cultivares de mayor altura (K. Tol. y M.J.) y la menor en S.Ag. (24%).

Durante el desarrollo del cultivo, la evolución del peso seco de las fracciones tallo y hoja fue modificado por la densidad (Fig. 2a). El peso de estos órganos disminuyó inmediatamente después de antesis en D_1 , mientras que en las densidades más bajas continuó aumentando hasta grano pastoso (3er corte).

Las pérdidas de peso seco de estas fracciones en postantesis fueron mayores en altas que en bajas densidades, tanto en valores absolutos como en porcentaje. Sin embargo, la densidad no afectó la contribución relativa de estos órganos a las pérdidas totales. En todos los casos, las pérdidas de materia seca fueron mayores en tallo (62-77% del total) que en hoja (27-38%) Klein Tol. mostró una mayor precocidad

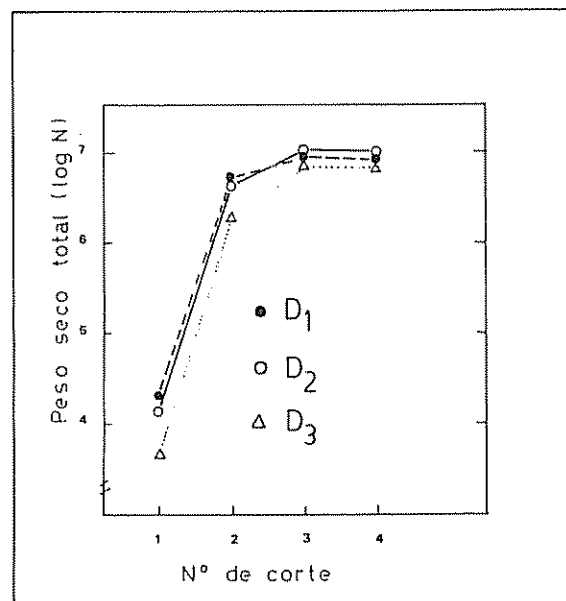


Fig. 1. Miramar 1983/84. Efecto de la densidad de siembra sobre la acumulación de materia seca total durante el desarrollo del cultivo.

en la disminución del peso seco de la hoja en postantesis, durante el período de crecimiento y llenado del grano (Fig. 2b). No se encontró asociación entre las pérdidas de materia seca y la altura de los cultivares.

En madurez, la producción de biomasa total y la distribución porcentual de cada fracción (hoja, tallo, espiga y grano) no fueron influenciadas por la densidad no obstante la menor altura observada en D_3

Cuadro 2. Influencia de la densidad y los cultivares sobre algunos parámetros relacionados con la producción de materia seca en macollaje (58 días de la siembra). Campaña 1983/84.

Tratamiento	Plantas por m ²	Macollas por m ²	Biomasa (g/m ²)	Peso por planta	Peso por macolla	No. de macollas por planta			No. de espiguillas iniciadas
						S.Ag.	M.J.	K.Tol.	
Densidad									
D_1	274 a*	698 a	76 a	0.28 b	0.11 a	2.15 b	2.99 a	2.63 c	17.10
D_2	183 b	600 a	63 b	0.35 a	0.11 a	2.80 b	3.63 a	3.65 b	17.50
D_3	99 c	413 b	39 c	0.40 a	0.09 a	3.77 a	3.77 a	5.03 a	17.50
Cultivar									
S. Ag.	185 a	488 b	63 a	0.37 a	0.13 a	—	—	—	19.30
M. J.	170 a	554 b	49 b	0.32 a	0.09 a	—	—	—	17.10
K. Tol.	202 a	669 a	66 a	0.35 a	0.10 a	—	—	—	15.70
var. x dens	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		**		—

* Los valores seguidos por la misma letra, no difieren significativamente entre sí, al nivel del 0.05 de probab.

(Cuadro 3). En los cultivares, en cambio, se observó una relación directa entre el No. Esp/m² y la producción de biomasa aérea total (Cuadro 4) pero no con el rendimiento.

El No Esp/m² a cosecha sólo se vio reducido en D₃, debido a que en D₁ y D₂ el mayor No. de Espigas/planta, compensó las diferencias en el No. pl/m² (Cuadro 3).

En madurez, no se encontró para ninguno de los parámetros estudiados, un comportamiento diferencial de los cultivares ante la densidad. La mutua compensación entre el peso por macollo fértil (p.m.f.) y el No. Esp/m² entre las densidades, enmascaró las diferencias en la producción de biomasa (Cuadro 3). Sin embargo, en altas densidades de espigas (≥ 400 Esp/m²), la producción de biomasa estuvo determinada principalmente por el No Esp/m² (Cuadro 5) mientras que, en bajas densidades de espigas (< 400), se correlacionó únicamente con el p.m.f. (r = 0.562*).

En los tres cultivares se halló una correlación negativa entre el No Esp/m² y el peso por espiga (Cuadro 4) tanto para alta como para baja densidad de espigas (Cuadro 5).

Si bien la densidad no se reflejó en variaciones importantes del rendimiento en grano, tuvo un efecto marcado sobre sus componentes (Cuadro 6). La dis-

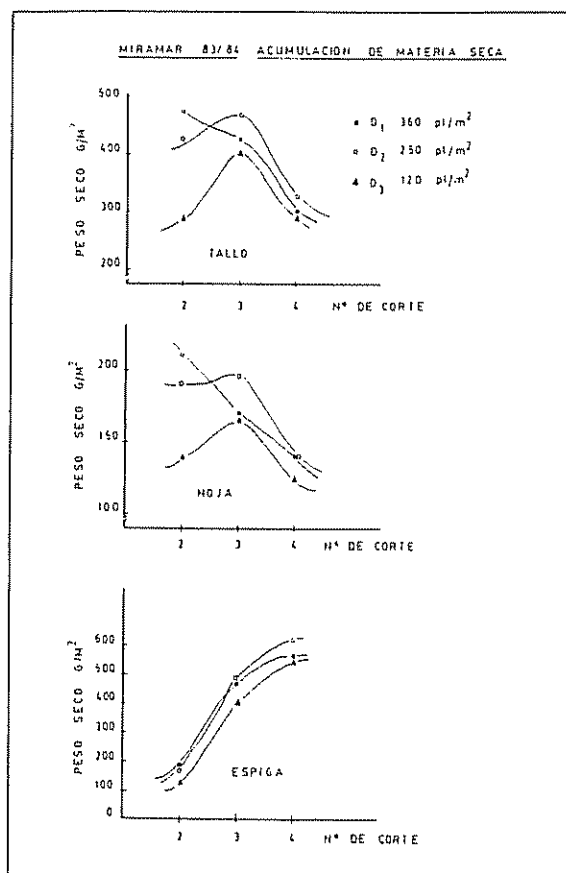


Fig 2a. Miramar 83/84. Efecto de la densidad de siembra sobre la acumulación de materia seca en distintos órganos de la planta, desde post-antesis, hasta madurez.

Cuadro 3. Efecto de la densidad y los cultivares sobre la producción y distribución de la materia seca en madurez. Campañas 1982/83 y 83/84.

Tratamiento	Esp/m ²	Esp/pl.	Altura (cm)	biomasa (g/m ²)	p.m.f. (g)	Distribución de materia seca (%)			Indice de cosecha (%)	
						hoja	tallo	espiga		
82/83	D ₁	440 a	1.92 a	84 a	987	2.26	16.00	29.0	55.0	40.4 a
	D ₂	460 a	2.13 a	80 ab	1.092	2.41	16.00	28.0	56.0	40.4 a
	D ₃	363 a	3.18 b	77 b	1.027	2.87	15.00	28.0	57.0	41.0 a
83/84	D ₁	424 a	1.87 a	87 a	1.008 a	2.37 a	13.20 a	30.5 a	56.3	43.5 a
	D ₂	436 a	2.52 b	87 a	1.082 a	2.52 a	12.80 a	30.4 a	56.8	45.2 a
	D ₃	342 b	3.47 c	84 b	969 a	2.86 b	13.00 a	29.7 a	57.3	42.3 a
Cultivares										
82/83	S.Ag	320 a	1.79 a	73 a	845	2.68	12.00	26.0	62.0	43.6 a
	M.J.	436 b	2.80 b	78 a	1.092	2.51	18.00	28.0	54.0	39.8 b
	K.Tol	506 b	2.65 b	90 b	1.168	2.36	16.00	32.0	52.0	38.4 b
83/84	S.Ag	373 a	2.35 a	76 a	984 a	2.69 a	12.30 b	26.8 a	60.9 a	46.4 a
	M.J.	376 a	2.50 ab	81 b	942 a	2.53 a	13.50 a	29.2 b	57.3 b	43.6 ab
	K.Tol	453 b	3.01 b	102 a	1.133 b	2.53 a	13.10 a	34.7 c	52.2 c	41.0 b

Cuadro 4. Correlación entre el No. Esp/m² y los parámetros relacionados con la materia seca en madurez. Influencia de los cultivares.

Cultivares	Parámetros (ver referencias al pie)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
S. Ag	0.733**	0.409	0.297	-0.717**	-0.752**	-0.794**	-0.636*	-0.234	0.151	0.813**
M. J.	0.881**	0.255	-0.081	-0.518	-0.595*	-0.179	-0.284	-0.265	-0.278	0.845**
K. Tol.	0.788**	0.384	0.141	-0.712**	-0.729**	-0.600*	-0.724**	-0.501	0.010	0.864**

Referencias:

1) biomasa; 2) rendimiento; 3) índice de cosecha; 4) peso por macollo fértil; 5) peso por espiga; 6) No. de espiguillas fértiles por espiga; 7) No. de granos/espiga; 8) No. de granos/espiguilla; 9) peso de mil granos; 10) No. de granos/m².

$n = 12$ $P \geq 0.05 = 0.576$

$P \geq 0.01 = 0.708$

* = significativo al 0.05

** = significativo al 0.01

minución de la densidad determinó una espiga más pesada y larga, con mayor número de espiguillas fértiles por espiga (No. esp f./Esp). El número de granos por espiguilla (No. gr/esp.) resultó influenciado en la menor densidad (D_3) y en un solo año. No se hallaron diferencias significativas en el número de granos por m² (No. gr/m²) ni en el peso de mil granos (p.m.gr.). En altas densidades de espigas, el No. gr/m² dependió, principalmente, del No. Esp/m² (Cuadro 5) mientras que, en bajas densidades, fue determinado por el No. gr/Esp. ($r = 0.677^{**}$). En ambas condiciones se encontró una asociación inversa entre el No. gr/m² y el p.m.g., aunque ésta fue mayor en altas ($r = -0.753^{**}$) que en bajas densidades ($r = -0.628^{**}$).

En bajas densidades de espigas, un aumento en el No. Esp/m² estuvo asociado con una disminución en el No. esp f./Esp, No. gr/Esp y en el peso por espiga mientras que, en altas densidades, el único componente afectado fue el peso por espiga (Cuadro 5).

Entre cultivares, el mayor No. Esp/m² estuvo relacionado con el mayor No. de Esp/pl y se observó especialmente en el cv K.Tol. que fue también el que mostró mayor altura (Cuadro 3). S. Ag. se destacó por su mayor No. esp.f./Esp y gr/esp., lo que se tradujo en un mayor No. gr/Esp y un mayor peso de la misma (Cuadro 6). En los tres cultivares estudiados se encontró una correlación positiva entre el No. esp.f./Esp. y el peso de la misma (K.Tol. = 0.829**; M.J. = 0.766**; S.Ag. = 0.844**). Sin embargo, sólo en los cultivares con germoplasma mejicano se encontró una asociación entre el peso de la espiga y el No. gr/esp (M.J. = 0.585*; S.Ag. = 0.740**).

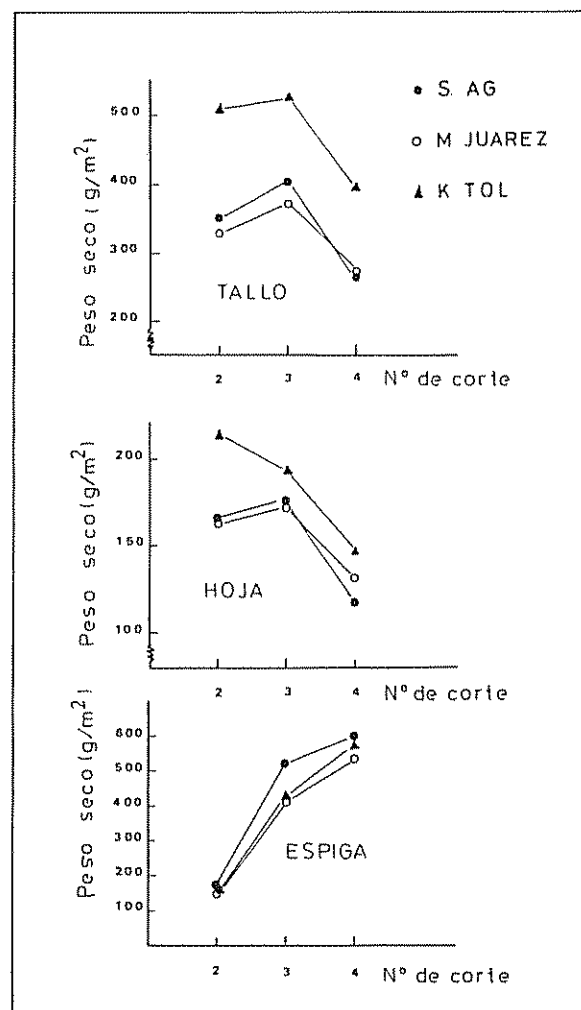


Fig. 2b. Miramar 83/84. Efecto de los cultivares sobre la acumulación de la materia seca en distintos órganos de la planta, desde post-antesis hasta madurez.

Cuadro 5: Correlación entre el No. de Espigas/m² en madurez y los parámetros relacionados con la materia seca, en dos condiciones de densidad de espigas.

No. Esp/m ²	Parámetros (ver referencias al pie)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
≥ 400	0.835**	-0.219	-0.433	-0.212	-0.509*	-0.039	-0.133	-0.274	-0.602**	0.786**
< 400	0.458	0.365	0.416	-0.474*	-0.520*	-0.541*	-0.539*	-0.358	0.382	0.246

Referencias: iguales que en el Cuadro 4

n = 18

P ≥ 0.05 = 0.468

P ≥ 0.01 = 0.590

DISCUSION

La influencia de la densidad de plantas sobre la producción de materia seca en macollaje, fue muy marcada. Esto puede atribuirse a que, en las etapas iniciales del desarrollo del cultivo, no actuando como limitantes el agua y los nutrimentos (25), el ritmo de crecimiento depende, principalmente, del índice de área foliar y de la mayor cantidad de luz interceptada por las plantas la cual es mayor en altas densidades (24). El mayor número de macollas y peso por planta, observados en las menores densidades, no alcanzó a compensar su bajo "stand" inicial de plantas, con pérdidas de aprovechamiento de la luz por falta de interceptación (8).

La menor supervivencia de macollas, observada en altas densidades, es atribuible a la competencia por luz, confirmando la importancia de la radiación durante el desarrollo de la inflorescencia (12), ya que las condiciones en que se desarrolló este ensayo permiten suponer que el agua y los nutrimentos no fueron limitantes.

La mayor mortandad de macollos observada en los cultivares más altos (M.J. y K.Tol.) coincide con el concepto de que la mayor altura puede aumentar la habilidad competitiva (10), pero, resulta un factor negativo en un cultivo monoespecífico (9) debido a su propia competencia por luz (18). En este sentido, el sombreado habría acentuado la competencia entre macollas y el tallo principal por hidratos de carbono (19) y las macollas más jóvenes habrían muerto porque son incapaces de competir con el tallo principal por nutrimentos (26).

Independientemente de los cultivares y densidades, el máximo peso seco total se alcanzó en postantesis, lo cual coincide con los resultados de Rawson y Evans (29) y Verona *et al* (38). Sin embargo, es sabido que la competencia entre plantas por luz comienza antes

en altas que en bajas densidades (5, 7, 8, 10). En este ensayo, las pérdidas de peso seco de tallos y hojas en postantesis no sólo comenzaron antes en altas densidades sino que ellas fueron cuantitativa y proporcionalmente mayores que en bajas densidades. Esto coincide con la mayor duración del área foliar encontrada en bajas densidades (4, 23). En altas densidades, por el contrario, el aumento de la competencia interplanta por luz reduciría la fotosíntesis y forzaría a una mayor remobilización de hidratos de carbono hacia la espiga (29). Si bien esta remobilización en condiciones normales es baja (27, 35), es sabido que la importancia relativa de la movilización de las reservas aumenta con la densidad (38).

Sin embargo, las pérdidas de materia seca de las estructuras vegetativas en postantesis, no pueden atribuirse, en su totalidad, a la traslocación de metabolitos al grano (11). La respiración podría explicar desde un 25 a un 60% de las disminuciones de peso de esas estructuras (1, 2, 27, 29, 34). En igualdad de condiciones ambientales, estos valores pueden ser influenciados por la densidad y el cultivar. En este sentido, los cultivos más densos no interceptarían más radiación solar durante el llenado del grano que los cultivos menos densos, aunque la respiración del cultivo sería mayor (15). Thorne (37) encontró que la cantidad de ¹⁴C traslocada desde el tallo, entre antesis y madurez, fue un 50% mayor en el cultivar de menor altura. No obstante, los resultados obtenidos en estos ensayos no mostraron asociación entre los porcentajes de materia seca traslocada y la altura, coincidiendo con Rawson y Evans (29).

La poca variación observada entre densidades, en la contribución relativa del tallo y la hoja a las pérdidas totales, demostraría que el sombreado no afectó la partición de la materia seca. Ello puede atribuirse a que la espiga no tiene preferencia sobre el tallo como destino, cuando hay déficit de fotosíntesis (16, 30). Esto también se observó en madurez,

Cuadro 6. Efecto de la densidad de siembra, y los cultivares sobre el rendimiento y sus componentes. Campaños 1982/83 y 83/84.

Años de siembra	Tratam.	Rendim. (kg/ha)	Espiga		No. de granos			p.m.g. (g)	
			peso (g)	largo (cm)	No. esp. fért.	por espiga	x espiguilla x m ²		
82/83	D ₁	3 258 a*	1 56 b	7 80 b	13 90 b	29 40 b	2 10 a	12 821 a	38 00 a
	D ₂	3 310 a	1 57 b	8 10 b	14 00 b	30 10 b	2 13 a	13 750 a	37 60 a
	D ₃	2 958 b	1 85 a	8 70 a	15 20 a	34 80 a	2 28 a	12 422 a	37 80 a
83/84	D ₁	3 797 a	1 51 b	6 70 a	13 60 a	26 80 b	1 97 a	11 379 a	42 60 a
	D ₂	3 634 a	1 57 b	7 20 b	14 30 b	29 30 b	2 05 ab	12 758 a	40 95 a
	D ₃	3 232 a	1 74 a	7 65 c	15 40 c	32 40 a	2 10 b	10 905 a	40 46 a
Cultivares									
82/83	S Ag.	2 987 a	1 93 a	8 43 a	15 44 a	36 50 a	2 34 a	11 551 a	37 60 a
	M.J.	3 243 b	1 54 b	8 33 a	13 90 b	28 70 b	2 06 b	12 821 a	38 60 a
	K.Tol.	3 297 b	1 52 b	7 77 b	13 80 b	29 10 b	2 11 b	14 621 a	37 30 a
83/84	S Ag.	3 605 a	1 75 a	7 24 a	15 60 a	32 20 a	2 06 a	11 819 ab	40 90 a
	M.J.	3 424 a	1 56 b	7 34 a	13 80 b	27 60 b	1 99 a	10 287 b	42 90 a
	K. Tol.	3 634 a	1 50 b	6 96 a	14 00 b	28 90 b	2 07 a	12 936 a	40 30 a

* Los valores seguidos por la misma letra, no difieren significativamente entre sí, al nivel del 0.05 de probabilidades.

donde tampoco se encontró un efecto de la densidad sobre la distribución de la materia seca (I.C.), lo cual coincide con Fischer y Kertesz (14). Sin embargo, estos resultados discrepan con las variaciones debida a la densidad, encontradas en el I.C., por otros autores (6, 38). Es probable que ello se deba a que en este trabajo, no se superó la densidad correspondiente al máximo rendimiento en grano, por encima del cual el I.C. disminuiría con el aumento en la densidad (10).

Entre cultivares, el I.C. estuvo inversamente correlacionado con la altura y el % de materia seca de la fracción tallo, relación encontrada ya por otros autores (3, 10, 32). Este comportamiento aparece como una característica de los cultivares modernos.

En madurez, la densidad influyó negativamente sobre el tamaño de la espiga, coincidiendo con Darwinkel (6), siendo el componente más afectado el No. esp.f/Esp. El efecto de la densidad sobre este parámetro se podría atribuir a la acción negativa de la competencia durante el desarrollo de la espiga, ya que el No. espiguillas iniciadas no fue modificada por la densidad. Por lo tanto, el mayor No. esp.f/Esp., encontrado en bajas densidades, no se habría debido a una mayor disponibilidad de nitrógeno cercano al estado de "doblo lomo" (20) ni a un mayor período de desarrollo de la espiga (28).

El hecho que el No. esp.f/Esp., sólo fuese afectado por la densidad de espigas, cuando ésta fue menor de 400, demostraría que la plasticidad de este componente quedaría limitada a bajas densidades. Dentro de cada uno de los tres cultivares, el peso de la espiga estuvo determinado por el No. esp.f/Esp. Sólo en los dos cultivares con germoplasma mejicano, también dependió del No. gr/esp. lo cual exaltaría la importancia que tiene este componente en los cultivares modernos (3).

A pesar de no hallarse diferencias entre densidades en el p.m.g. y el No. gr/m², la asociación entre estas dos variables fue negativa, posiblemente debido a un aumento de la competencia intergranos en post-antesis (15). Esta competencia habría sido más acentuada en altas densidades, lo que explica la mayor correlación encontrada entre estos parámetros en esa condición.

En este trabajo no se encontró, tanto para altas como para bajas densidades de espigas, la correlación negativa entre el No. gr/m² y el rendimiento, citada por varios autores (12, 21, 38). Es posible que ello se deba a la precoz senescencia observada en las densidades más elevadas pues esta correlación existe solamente cuando los factores ambientales no interfieren con la duración del área foliar (33). Las reducidas diferencias encontradas en el No. gr/m² y en el

rendimiento en grano, para las densidades estudiadas, podrían atribuirse a que la menor duración del área foliar, en altas densidades, habría sido compensada en parte por un aumento en la proporción de los hidratos de carbono trasladados al grano. Por otro lado, la capacidad receptiva de los granos de trigo pudo, en ese momento, haber sido menor que la capacidad fotosintética, en postantesis, del tallo que la soporta (36)

CONCLUSIONES

Teniendo en cuenta las condiciones en que se desarrollaron los ensayos, los cultivares utilizados y el rango de densidades exploradas, se concluye que:

- Las altas densidades determinan una mayor producción inicial de biomasa la cual se compensa más tarde por la mayor mortandad de macollas debida a la competencia, sobre todo por luz. Esta se acentúa con la altura del cultivar.
- En las mayores densidades, la traslocación de fotosintatos a la espiga, desde las estructuras vegetativas (tallo y hoja), comienza antes y es más elevada que en bajas densidades.
- En postantesis, las pérdidas de materia seca de hoja y tallo no se encuentran asociadas con la altura del cultivar, carácter que no determina una mayor dependencia en el aporte de las reservas hacia la espiga.
- La mayor densidad determina un aumento en la altura de planta pero no afecta significativamente la producción y distribución de la materia seca en madurez.
- El No. esp.f./Esp. es el componente más sensible al cambio de densidad, sobre todo, en bajas densidades.
- Entre cultivares, el peso seco de la espiga se relaciona principalmente con el No. esp.f./Esp. y con el No. gr/esp., carácter éste de mayor trascendencia en los cultivares más modernos.
- Las densidades más elevadas determinan una senescencia más anticipada, la cual puede ser compensada, en parte, por un aumento en la traslocación de fotosintatos hacia el grano no afectando el rendimiento en grano.

LITERATURA CITADA

1. ARCHBOLD, H.K. 1945. Some factors concerned in the process of starch storage in the barley grain. *Nature* (London) 156:70-73.
2. AUSTIN, R.B.; EDRICH, J.A.; FORD, M.A.; BLACKWELL, R.A. 1977. The fate of the dry matter, carbohydrates and C₁₄ lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. *Ann. Bot.* 41:1 309-1 321.
3. AUSTIN, R.B.; BINGHAM, J.; BLACKWELL, R.D.; EVANS, I.T.; FORD, M.A.; MORGAN, C.L.; TAYLOR, M. 1980. Genetic improvements in winter wheat since 1900 and associated physiological changes. *Journal Agricultural Science* 94:675-689
4. BAGGA, A.K.; TOMAR, O.P.S. 1981. Growth and yield of short strawed wheats under commercial planting densities. *Indian Journal of Plant Physiology* 24(3):255-268.
5. DARWINKEL, A. 1978. Patterns of tillering and grain production of winter wheat at a wide range of plant densities. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 26:383-398
6. DARWINKEL, A. 1979. Ear size in relation to tiller emergence and crop density. *Crop physiology and cereal breeding. In Proceedings of a Eucarpia Workshop.* Ed. by J.H. J. Spiertz, Th Kramer. Wageningen, Centre Agric. Publ. Doc. 186 p
7. DARWINKEL, A. 1980. Ear development and formation of grain yield in winter wheat. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 28:156-163
8. DONALD, C.M. 1963. Competition among crop and pasture plants. *Advances in Agronomy* 15:1-118.
9. DONALD, C.M. 1986. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17:385-403.
10. DONALD, C.M.; HAMBLIN, J. 1976. The biological yield and harvest index of cereals as a agronomic and plant breeding criteria. *Advances in Agronomy* 28:361-405.
11. EVANS, I.T.; WARDLAW, I.F. 1976. Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. *Advances in Agronomy* 28:301-359.

- 12 EVANS, L.T. 1978. The influence of irradiance before and after anthesis on grain yield and its components in microplots of wheat grown under a constant day length and temperature regime. *Field Crops Research* 1:5-19.
- 13 FISCHER, R.A. 1975. Yield potential in a dwarf spring wheat and the effect of shading. *Crop Science* 15:607-613.
- 14 FISCHER, R.A.; KERTESZ, Z. 1976. Harvest index in spaced populations and grain weight in microplots as indicators of yielding ability in spring wheat. *Crop Science* 16:55-58.
- 15 FISCHER, R.A.; AGUILAR, I.; LAING, D.R. 1977. Post-anthesis sink size in a high-yielding dwarf wheat: yield response to grain number. *Australian Journal of Agricultural Research* 28:165-175.
- 16 FISCHER, R.A.; STOCKMAN, Y.M. 1980. Kernel number per spike in wheat (*T. aestivum* L.) responses to preanthesis shading. *Australian Journal of Plant Physiology* 7:169-180.
- 17 FRIEND, D.J.C. 1965. Ear length and spikelet number of wheat grown at different temperatures and light intensities. *Canadian Journal of Botany* 43:345-353.
- 18 HAMBLIN, J.; DONALD, C.M. 1974. The relationship between plant form, competitive ability and grain yield in a barley cross. *Euphytica* 23:535-542.
- 19 KEMP, D.R.; WHINGWIRI, E.E. 1980. Effect of tiller removal and shading on spikelet development and yield components of the main shoot of wheat and on the sugar concentration of the ear and flag leaf. *Australian Journal of Plant Physiology* 7:501-510.
- 20 LANGER, R.H.M.; LIEW, F.K.Y. 1973. Effects of varying nitrogen supply at different stages of the reproductive phase on spikelet and grain production and grain nitrogen in wheat. *Australian Journal of Agriculture Research* 24:647-656.
- 21 MAGRIN, G.; SENIGAGLIESI, C.; FRUTOS, E. 1983. Análisis de la variación del rendimiento y sus componentes en trigo, bajo diferentes densidades de siembra y dosis de fertilizante nitrogenado. Pergamino EERA INTA. (Informe Técnico no 190)
- 22 MIKESSELL, M.E.; PAULSEN, G.M. 1971. Nitrogen translocation and the role of individual leaves in protein accumulation in wheat grain. *Crop Science* 11:919-922.
- 23 MOHIUDDIN, S.H.; CROY, L.I. 1980. Flag leaf and peduncle area duration in relation to winter wheat grain yield. *Agronomy Journal* 72:299-301.
- 24 PUCKRIDGE, D.W. 1962. Thesis. University of Adelaide Australia Dept. Agronomy.
- 25 PUCKRIDGE, D.W.; DONALD, C.M. 1967. Competition among wheat plants sown at a wide range of densities. *Australian Journal of Agricultural Research* 18:193-211.
- 26 PUCKRIDGE, D.W. 1968. Competition for light and its effect on leaf and spikelet development of wheat plants. *Australian Journal of Agricultural Research* 19:191-211.
- 27 RAWSON, H.M.; HOFFSTRA, G. 1969. Translocation and remobilisation of C_{14} assimilated at different stages by each leaf of the wheat plant. *Australian Journal of Biological Science* 22:321-331.
- 28 RAWSON, H.M. 1970. Spikelet number, its control and relation to yield per ear in wheat. *Australian Journal of Biological Science* 23:1-15.
- 29 RAWSON, H.M.; EVANS, L.T. 1971. The contribution of stem reserves to grain development in a range of wheat cultivars of different height. *Australian Journal of Agricultural Research* 22:851-863.
- 30 RAWSON, H.M.; BAGGA, A.K. 1979. Influence of temperature between floral initiation and flag leaf emergence on grain number in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 6:391-400.
- 31 RUCKENBAUER, P. 1975. Photosynthetic and translocation pattern in contrasting winter wheat varieties. *Annals of Applied Biology* 79:351-359.
- 32 SINGH, I.D.; STOSKOPF, N.C. 1971. *Agronomy Journal* 63:224.
- 33 SPIERTZ, J.H.J. 1978. Grain production and assimilate utilization of wheat in relation to cultivar characteristics, climate factors and nitrogen supply. *Agricultural Research Rep.* 881:1-29.
- 34 STOY, V. 1965. Photosynthesis, respiration and carbohydrate accumulation in spring wheat in relation to yield. *Physiologia Pl. Suppl.* 4:1-125.
- 35 STOY, V. 1979. The storage and re-mobilization of carbohydrates in cereals. *Crop physiology and cereal breeding*. In *Proceedings of a Eucarpia Workshop*. Ed by J.H.J. Spiertz, Th. Kramer. Wageningen, Centre Agric. Publ. Doc. 186 p.
- 36 THORNE, G.N. 1966. Physiological aspects of grain yield in cereals. *The Growth of Cereals and Grasses*. Butterworths, London. p. 88-105.
- 37 THORNE, G.N. 1982. Distribution between parts of the main shoot and the tillers of photosynthate produced before and after anthesis in the top three leaves of main shoots of Hobbit and Maris Huntsman winter wheat. *Annals of Applied Biology* 101:553-559.

- 38 VERONA, C.A.; LOFFLER, C.M.; FERNANDEZ, O.N. 1980 Efecto de la densidad de plantas sobre el rendimiento y la distribución del nitrógeno en "T. durum" Desl. Revista de Inv. Agropecuarias (Arg.) 15(1):75-95
- 39 WARDLAW, I.F. 1970 The early stages of grain development in wheat response to light and temperature in a single variety. Australian Journal of Biology Science 23:765-774.
40. YOSHIDA, S. 1972. Physiological aspects of grain yield. Annual Review of Plant Physiology 23:437-464.

Evaluation of Soybean Lines for Drought Tolerance and the Influence of Water Availability on Cookability¹

O.D. Mwandemele*, A. Doto**

ABSTRACT

Thirty soybean germplasm lines were evaluated for drought tolerance and the influence of water availability on cookability was studied. Genetic variation among lines was observed for most characters studied. Water availability appeared to have affected the number of pods per plants, beans per pod, days to 95% maturity, bean yield and cookability. The importance of screening of existing germplasm lines and selection of suitable lines for use in drought-affected areas is discussed.

INTRODUCTION

Drought is a major limiting factor on crop yields. Soybean experiments have shown that it is sensitive to water stress in the post-flowering rather than pre-flowering period (9). Varietal differences in susceptibility to water stress were reported by Mederski *et al.* (4), indicating the possibility of selecting drought-resistant lines for areas of limited water supply. For countries like Tanzania, which consists of different agroecological zones, with high frequencies of drought spells in some zones, breeding and selection of soybeans for the different zones becomes important. Because of limited resources, screening of germplasm lines for drought-tolerant lines takes priority over searching for resources to mount an intensive breeding programme, since it is a quicker way of providing the needed varieties to farmers.

¹ Received for publication 24 April 1987.

* Department of Botany, University of Dar es Salaam, P.O. Box 35060 Dar es Salaam - Tanzania

** Department of Crop Science, Sokoine University of Agriculture, P.O. Box 3005, Morogoro - Tanzania

COMPENDIO

Se evaluaron treinta líneas de germoplasma de soya por tolerancia a la sequía; a la vez, se estudió la influencia de la disponibilidad de agua en la capacidad de cocción de esas líneas. Se registró la variación genética entre líneas para varias características estudiadas. Pareciera que la disponibilidad de agua afectó el número de vainas por planta, semillas por vaina, número de días a 95% de madurez, rendimiento de grano y capacidad de cocción. Se discute la importancia de seleccionar (por "tamizado") el germoplasma existente así como la determinación de cuáles líneas se deben utilizar como progenitoras, en programas de mejoramiento que se lleven a cabo en áreas afectadas por la sequía y en donde ésta sea un factor limitante de la producción.

Whereas the effect of water stress on such important traits as yield, protein and oil are fairly well studied (2, 5), there is no information available in the literature on the influence of drought on the cookability of soybeans. This study was undertaken in order to provide information on the influence of water availability during growth on the cooking quality of soybeans, in addition to providing information on the variability for drought tolerance among germplasm lines used in the soybean crop improvement programme.

MATERIALS AND METHODS

Evaluation of soybean lines for drought tolerance was achieved by growing the plants under simulated drought-stressed conditions in field experiments at Morogoro during the dry season. Three identical experiments were set up, each with two replications. In one experiment, the plants were irrigated once every five days, in the second every ten days, and in the third plants were irrigated every 14 days. Plant rows in each plot were 2.0 m long, and were 0.75 m

Table 1. Mean squares obtained from analysis of variance for each of the characters studied.

Source of variation	df	F ^{5.0}	P ^{9.5}	Height	Pods/Plant	Seed/Pod	Seed Yield	Cookability
Replications	1	9.34NS	0.55NS	296.96NS	0.09NS	0.04NS	65.073.89*	75.102.34**
Soybean lines (A)	29	107.86**	381.64**	194.91**	41.69NS	0.152NS	16.543.35**	6.539.87**
Error (a)	29	4.48	12.78	71.59	34.49	0.10	6.285.95	1.102.89
Water Treatments (B)	2	12.54NS	180.00**	388.48NS	966.01**	0.53**	115.322.95**	118.242.19**
Interaction AxB	58	15.79**	16.16NS	27.79NS	44.21NS	0.15NS	6.573.02NS	2.385.60**
Error (b)	60	6.35	13.37	129.76	34.51	0.10	7.519.35	1.421.76

NS Indicates not significant

* and** indicate significant values at 0.05% and 0.01% level of probability, respectively

apart. Between replications, spacing was 2.0 m. The experiments were 3.0 m apart. Sowing rate was 30 seeds/m. Single super phosphate plus Mo super was used to fertilize the soil at the rate of 224 kg/ha

Data collected during the experimentation included days taken for 50% of plants in a row to flower (F^{5.0}), time taken to reach 95% maturity (P^{9.5}), plant height at maturity, pods per plant, number of beans per pod, bean yield and hardness after cooking the beans for half an hour (cookability). Cookability was tested using the method of Makkar *et al* (3), with a slight modification (8).

RESULTS

Genotype variation was observed for plant height, days taken to reach F^{5.0}, days taken to reach P^{9.5}, and bean yield (Table 1). Water availability was found to have profound effects on pods per plant, number of beans per pod, time taken to reach maturity, and bean yield. Characters such as plant height and flowering time appeared not to be influenced by water availability in this study, suggesting that these two traits may not be good indicators of water stress effects in some soybean populations.

Table 1 gives also the mean square values derived from the analysis of variance for cookability. Differences in cookability were observed among lines indicating the possibility of selecting rapid-cooking lines among the germplasm material. The significant mean square value for water treatments indicates that water availability during growth affected the cookability of beans even though the significant interaction term suggests that the influence of water availability on cookability was not the same for all geno-

types. This observation is further supported by the mean values for cookability presented in Table 2.

DISCUSSION

The influence of water availability on bean yield and yield component has been well demonstrated in this study. Line differences among the germplasm material were observed and the genotype TGX536-02D, C14, TGX533-65C, TGX536-100C-Y and L2-4 were found to perform relatively better under conditions of limited water supply. This suggests that some of the problems of poor yields resulting from lack of cultivars adapted to drought conditions could be minimized if efforts were made to screen available germplasm lines, which may lead to identification of lines that can be put to immediate use.

The genetic nature of cookability and factors affecting this trait have been discussed by Mwandemele *et al* (6, 7). In the present study water availability during plant growth has been shown to influence the cookability of soybeans. Beans obtained from drought-stressed plants appeared to cook faster, probably due to the reduced size of the beans harvested from these plants (9). Mwandemele *et al* (7) demonstrated the influence of bean size on the cookability of soybeans, small beans cooking faster than larger ones. While it is true that water stress may enhance the cookability of soybeans due to the associated effect on bean size, it cannot be argued that farmers should be encouraged to limit water availability to their soybean crops; if this were to be done, yield would be adversely affected. The best suggestion is that breeders select small to medium beans and high-yielding lines with a wide range of adaptability, even though selection of small bean varieties would appear to go against the tradition of selecting large bean genotypes for vegetable use (1).

Table 2. Mean values of hardness (cookability) after cooking soybean seeds harvested from plants grown under three different water treatments.

Line	Cookability of Seeds (g)			Line Average
	WT ₍₅₎	WT ₍₁₀₎	WT ₍₁₄₎	
C37	261.4	232.0	208.9	234.1
S8-1	251.6	138.7	167.5	185.9
Hardee	231.2	166.9	184.1	194.1
C34	306.1	344.1	238.7	296.3
S1-8	277.5	202.4	242.2	240.7
SHR-2	316.1	212.5	213.6	247.4
C49	316.1	216.4	171.0	234.5
C26	312.0	264.7	282.1	286.3
C12	327.1	226.9	214.7	256.2
IGX536-02D	285.7	256.6	199.4	247.2
C27	299.7	224.0	223.0	248.9
C41	302.0	181.5	207.5	230.3
C44	336.1	298.0	275.6	303.2
C47	264.4	220.3	230.9	238.5
C9	283.1	233.9	235.7	232.3
C46	290.5	232.2	181.7	234.8
C14	329.7	175.2	187.0	230.6
IGX713-09D	348.3	211.2	267.6	275.7
IGX533-65C	324.3	207.0	214.5	248.6
IGX536-100C-Y	251.1	164.3	165.6	193.6
C51	301.2	180.1	239.4	240.2
Cable	258.0	138.0	192.9	196.3
C48	279.5	207.6	238.4	241.8
L2-4	396.1	292.1	251.2	313.1
S1-2	224.6	208.1	186.7	206.4
S9-2	216.3	127.4	191.8	127.4
S1-5	252.6	181.3	201.6	211.8
Brossier	291.3	248.7	216.8	252.2
L2-3	280.4	190.6	246.6	239.2
S8-2	360.1	226.2	204.2	263.5
Water Treat. Average	292.3	217.6	213.1	-

WT₍₅₎, WT₍₁₀₎ and WT₍₁₄₎ indicate treatments for plants watered after every 5, 10, and 14 days, respectively

LITERATURE CITED

- BRIM, C.A. 1973. Quantitative genetics and breeding. In Soybeans: improvement, production and uses. Ed. by B.E. Caldwell. Madison, American Society of Agronomy.
- KRAMER, P.J. 1982. Water and plant productivity or yield. In Handbook of Agricultural Productivity. Ed. by M. Rechcigl. Boca Raton, CRC Press. v. 1.
- MAKKAR, H.P.S.; SHARMA, O.P.; SEGI, S.S. 1982. A method for measuring the firmness of cooked soybean (*Glycine max*) seeds. Journal of Food Science and Technology 19:104-106.
- MEDERSW, H.J.; JEFFERS, D.L.; PETERS, D.B. 1973. Water and water relations. In Soybeans: improvement, production and uses. Ed. by B.E. Caldwell. Madison, American Society of Agronomy.
- MILLER, J.R.; BEARD, B.H. 1967. Effects of irrigation management on chemical composition of soybeans in the San Joaquin Valley. California Agriculture 21(10):8-10.
- MWANDEMELE, O.D.; McWHIRTER, K.S.; CHESTERMAN, C. 1984. Genetic variation in soybean (*Gly-*

- cine max* (L.) Merrill.) for cookability and water absorption during cooking. *Euphytica* 33:859-864.
7. MWANDEMELE, O.D.; McWHIRTER, K.S.; CHESTERMAN, C. 1984 Improving the quality of soybean (*Glycine max*) for human consumption: Factors influencing the cookability of soybean seeds. *Journal of Food Science and Technology* 21:286-290.
 8. MWANDEMELE, O.D. 1985 Evaluation of soybean germplasm lines for cookability and storing ability. *Tanzania Journal of Science* v. 11.
 9. WIEN, H.C.; LITTLETON, E.J.; AYANABA, A. 1979. Drought stress of cowpea and soybean under tropical conditions. In *Stress Physiology in Crops*. Ed. by H. Mussell, R.C. Staples. New York John Wiley.

Descripción Sistemática de la Colección de Pejibaye. I. Determinación del Método de Muestreo, Muestra Mínima, Influencia del Año y Época de Cosecha para Características Cuantitativas del Fruto¹

J.A. Morera*

ABSTRACT

The study of the minimum sample and of sampling procedures in general in the pejobaye plant (*Guiljelma gasipaes* H.B.K.) showed highly significant differences between buds, although not between trunks/buds, clusters on the trunk, positions in the cluster, position of spikes, and fruit on the spike. Apparently, the sampling procedures utilized revealed only genetic variation (buds). Chronology (age in years) was found to be significant for length of fruit, but not for weight and diameter of the seed. Time of harvest proved to be a significant variable in terms of number of clusters per trunk and number of partheno-carpic fruits per cluster. Age in years and time of harvest did not influence seed characteristics; thus, these variables may be useful in distinguishing genotypes within a given population.

COMPENDIO

El estudio de muestreo en pejobaye (*Guiljelma gasipaes* H.B.K.) y la muestra mínima para características del fruto, revelaron diferencias altamente significativas entre cepas pero no así entre estípites (troncos) dentro de cepas, racimos dentro de troncos, posiciones dentro del racimo, espigas dentro de posiciones y frutos dentro de espigas. De esta manera, el muestreo y la muestra mínima delucidaron solamente variación en el factor genético (cepa). Se encontró que existe marcada influencia del año sobre la longitud del fruto, no así para el peso, diámetro del fruto y semilla, respectivamente. Por su parte, la época de cosecha mostró diferencias altamente significativas sobre número de racimos por estípite y número de frutos partenocárpicos por racimo. Así, el año y la época de cosecha no revelaron influencia alguna sobre los caracteres de la semilla; por lo tanto, estos pueden ser factores útiles para diferenciar genotipos en una población dada.

INTRODUCCION

La descripción sistemática juega un papel importante en los bancos de germoplasma. No sólo es un paso esencial en la utilización de los recursos fitogenéticos sino que por medio de ella se obtienen

algunas características cuantitativas y cualitativas que permiten conocer y divulgar mejor sobre la expresión fenotípica de una colección dada.

El pejobaye (*Guiljelma gasipaes* H.B.K.) es motivo de estudios por investigadores de varios países de América; hoy día ocupa un lugar especial entre las especies americanas no tradicionales con un alto valor nutritivo. El pejobaye es una especie alógama, multiplicada generalmente por semilla. Es poco lo que se conoce de su genética y sus características, así como de sus variaciones dentro y entre cepas. Al respecto, Mora Urpí (4) señala que el pejobaye de fruto grande que se cultiva en la actualidad es una planta de origen reciente, posterior al descubrimiento de la agricultura por nuestros aborígenes y quizás no mayor de los 4 000 años.

¹ Recibido para publicación el 14 de julio de 1987. Parte de la tesis de M.Sc. presentada por el autor al Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales de la Universidad de Costa Rica y el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. El autor agradece la financiación del Proyecto CATIE/GTZ, así como al M.Sc. Jan Engels por su cooperación en este estudio.

* Fitomejorador. Calles 7 y 9, Avenida O Alajuela, Costa Rica

Cada estípite produce entre dos y ocho racimos al año, pudiendo alcanzar en la época de mayor producción hasta 13 y 14 racimos; cada racimo tiene aproximadamente entre 16 y 422 frutos alcanzando pesos de 6 a 20 kg por racimo (11) El fruto es de forma cónica, de 2.4 a 4.5 cm de diámetro por 2 a 6 cm de longitud; tiene distintos tamaños, desde 20 hasta 100 gramos de peso (1, 2, 8, 10). La cáscara (pericarpo) es delgada y en algunos frutos se adhiere con firmeza a la pulpa la cual es carnosa, amilácea, algo aceitosa, con pocas o muchas fibras (3, 7) La semilla está presente en algunos frutos; en otros está ausente o es muy pequeña (frutos partenocárpico); su forma es cónica, un tanto angular, de unos 2 cm de longitud y 1.5 cm de ancho (8).

El presente estudio tuvo como objetivo determinar el método de muestreo, la muestra mínima y la influencia de años y épocas de cosecha para cada característica cuantitativa del fruto de pejíbaye

MATERIALES Y METODOS

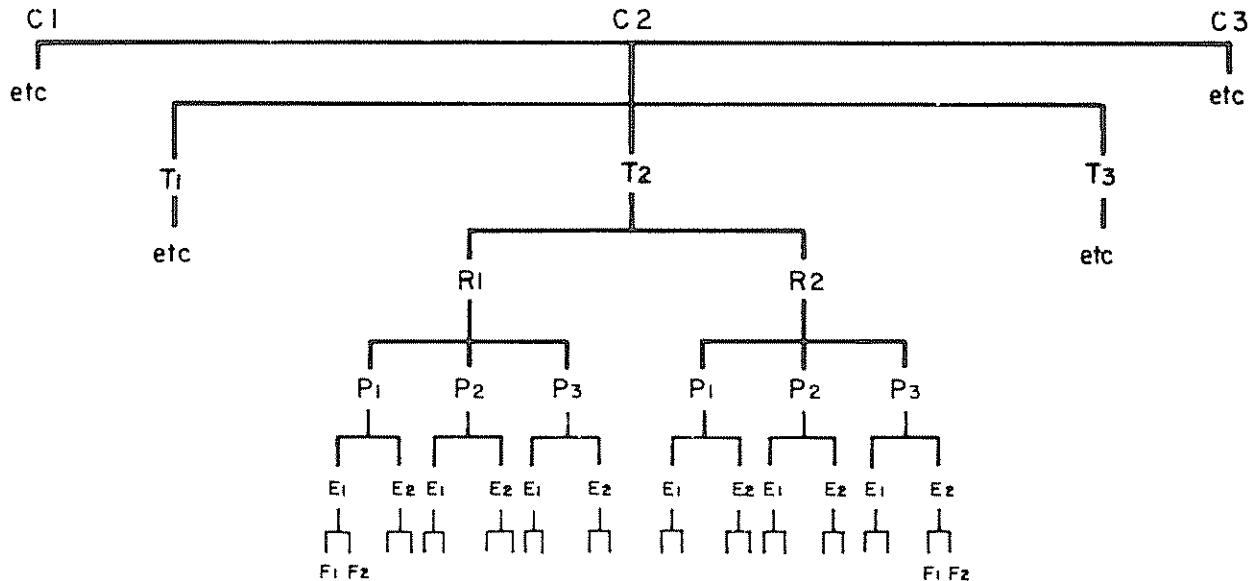
Para estudiar la variación dentro y entre cepas se seleccionaron tres cepas de la colección de pejíbaye

establecida en el CATIE, en Turrialba, Costa Rica. Las cepas escogidas debían presentar un buen aspecto fitosanitario, que tuvieran tres o más estípites (troncos) por cepa y un número aproximado de racimos por estípite. De cada tronco se cosecharon dos racimos; luego, se procedió a la división del racimo en tres posiciones tomando como posición 1 la base del racimo, como 2 la parte central y como 3 la parte apical. De cada posición se tomaron dos espigas al azar y de cada espiga se cogieron dos frutos también al azar. A los frutos escogidos al azar se le tomó medidas tales como peso, longitud, diámetro del fruto y semilla, respectivamente.

Para calcular cuántos frutos se necesitan y asegurar que el promedio de la muestra tomada esté dentro del rango de más o menos 5% del promedio verdadero de la población total (todos los frutos de una cepa), en un 95% de los casos se usó la fórmula siguiente (9):

$$\text{Muestra mínima (Nmin)} = 0.16 \left[\frac{1000}{\mu} \right]^2$$

Para estudiar la variación entre épocas de cosecha se tomaron nueve cepas de la colección; en la primera



- C = Cepa 1,2,3
- T = Tronco 1,2,3
- R = Racimo 1,2
- P = Posición 1,2,3
- E = Espiga 1,2
- F = Fruto 1,2

Fig 1 Sistema de muestreo utilizado para características cuantitativas del fruto.

y segunda época se midieron las siguientes características: número de racimos/estípite, número de frutos/racimo, peso total de frutos/racimo, número de frutos partenocárpico/racimo, peso del fruto, longitud y diámetro del fruto, longitud de la parte más amplia del fruto, grueso de cáscara, relación diámetro/longitud del fruto, relación longitud de la parte más amplia/longitud del fruto.

Para los datos tomados de cada característica se repitió la medición en las mismas cepas durante dos años consecutivos. Los datos obtenidos de las características estudiadas fueron analizados bajo un diseño completamente aleatorio, con factores arreglados en orden jerárquico (Fig. 1)

RESULTADOS Y DISCUSION

Del examen de los valores promedio de las cepas 1 y 3 (Cuadro 1), se puede observar que hubo un incremento en el peso del fruto del año 1979 con respec-

to a 1980; no así para la cepa 2 que mostró una disminución. Por otro lado, se observa que los coeficientes de variación para el peso de fruto en las tres cepas estudiadas, varía de 9.8% hasta 19.4%; para el resto de las características del fruto apenas se presentan ligeras variaciones y muy insignificantes para las características de la semilla. Otro aspecto que puede observarse es la disminución presentada en el número de frutos por año y por cepa, donde el año 1980 muestra un promedio menor en el número de frutos.

De los datos analizados anteriormente es posible indicar que las características de la semilla están muy poco influenciadas por el año; además, el número de frutos promedio detectado por año y por cepa da a entender que en la planta de pejibaye alternan cosechas buenas y malas. Mora Urpi (6) al respecto indica que, en aquellos años en que la cosecha anterior ha sido voluminosa y tardía, en comparación con otros años, puede suceder que la planta quede en tan pobre condición nutricional que ninguna yema floral desarrolle hasta alcanzar la antesis durante todo un año.

Cuadro 1. Coeficientes de variación y promedios expresados en g y cm de siete características del fruto y semilla estudiadas en tres cepas de pejibaye.

CEPA	CARACTERISTICAS							No. frutos promedio por año y por cepa
	FRUTO				SEMILLA			
	Peso	Longitud	Diámetro	Lp + a*	Peso	Longitud	Diámetro	
1	Año 1979							
\bar{X}	17.3	3.4	3.1	1.2	2.1	1.8	1.5	119.3
CV%	13.6	4.6	6.0	6.7	13.3	5.0	8.7	—
	Año 1980							
\bar{X}	20.7	3.3	3.2	1.0	2.4	1.8	1.4	77.7
CV%	13.0	5.3	5.3	7.0	13.7	7.0	5.4	—
2	Año 1979							
\bar{X}	28.0	4.1	3.6	1.5	2.5	2.2	1.4	191.0
CV%	9.8	4.4	4.1	3.8	13.3	5.0	7.8	—
	Año 1980							
\bar{X}	19.7	3.6	3.1	1.1	2.3	2.1	1.3	119.3
CV%	18.6	5.8	7.7	8.0	14.8	5.7	6.9	—
3	Año 1979							
\bar{X}	35.5	4.5	3.7	1.6	3.4	2.3	1.6	136.5
CV%	12.8	5.2	5.3	5.8	13.9	6.5	7.5	—
	Año 1980							
\bar{X}	43.8	4.0	4.2	1.3	3.4	2.1	1.6	83.5
CV%	19.4	6.0	7.9	9.2	13.5	6.2	5.6	—

* Longitud de la parte más amplia del fruto.

Así, como norma de comportamiento, después de la cosecha sigue un periodo de aborciones hasta que el estado nutricional de la planta se recupere y le permita desarrollar las inflorescencias hasta la madurez.

Todas las variables analizadas dieron diferencias altamente significativas al 1% de probabilidad solamente para la fuente de variación cepa. Esto nos demuestra que la variación para las características del fruto y de la semilla son causadas por la diferencia de cepa, es decir, por factor genético.

La escogencia de la muestra mínima necesaria para estimar correctamente una característica (Cuadro 2), se basó en el promedio de las muestras mínimas obtenidas durante los dos años. Excepto para la característica peso de fruto, se recomienda una muestra mínima ($N_{min} = 30$) ya que son requeridas 30 semillas para estimar correctamente el peso de la semilla. Entonces, se considera práctico usar la misma muestra mínima; además, esto facilita el manejo de la muestra y la toma de datos.

Los resultados del muestreo de 1980 confirman los obtenidos en 1979, a los niveles bajos del orden jerárquico establecido, indicando que no existen diferencias significativas al nivel de posición, espiga y fruto. El análisis de 1980 confirma también el análisis hecho en 1979 a niveles altos (año, cepa, tronco, racimo), en donde es la cepa la única fuente de

variación que influye sobre las variables de fruto y semilla. El año solamente tuvo influencia sobre dos características del fruto y no presentó ningún efecto sobre las características de la semilla. Desde ese punto de vista, la semilla es un factor muy valioso para distinguir genotipos por ser tan consistente, es decir, no es afectada por el ambiente.

La excepción al método de muestreo que se está proponiendo es la fuente de variación tronco, la cual mostró, en el año 1980, una diferencia significativa al 5% de probabilidad para la variable peso de fruto. Para futuras descripciones sistemáticas de pejobaye es recomendable que si la plantación cuenta con varios estípetes por cepa en producción, se tome en cuenta cada estípete en el momento de recolectar la muestra mínima para la descripción del carácter peso de fruto.

Los coeficientes de variabilidad (Cuadro 3) de la primera y segunda época de cosecha son aproximadamente bajos (comparando solamente los que tienen muestra mínima), variando de 8.6% en la longitud del fruto hasta 36.9% en el peso de la semilla. En la segunda época, de 8.1% en la longitud de la parte más amplia del fruto hasta 28.7% en el peso del fruto. El estudio de los datos presentados en el Cuadro 3 también confirma que la época de cosecha tampoco tiene influencia sobre las características de la semilla; por lo tanto, estas características podrían ser muy

Cuadro 2. Muestra mínima (N_{min}) obtenida para las características cuantitativas del fruto y de la semilla.

Año 1979							
Cepa	CARACTERISTICAS						
	Fruto				Semilla		
	Peso	Longitud	Diámetro	$L_p + a^*$	Peso	Longitud	Diámetro
1	30	3	6	7	28	4	12
2	15	3	3	2	29	4	10
3	26	4	4	5	31	7	9
Población**	25	3	7	5	31	7	14
Año 1980							
1	27	4	4	8	30	8	5
2	55	5	9	10	35	5	8
3	60	6	10	13	29	6	5
\bar{X} N. min. 1979-80	35	4	6	8	30	6	8
N_{min}^{***}	30	5	6	8	30	8	15

* Longitud de la parte más amplia del fruto.

** Muestra mínima calculada de la población total.

*** Muestra mínima recomendada para una descripción sistemática de pejobaye.

Cuadro 3 Promedios expresados en g. cm y mm de 15 descriptores cuantitativos, estudiados en nueve cepas de pejibaye de la "Colección Panamá" durante dos épocas de cosecha mayo y octubre de 1980.

Nmin ¹	Descriptores	Identificación cepa "Colección Panamá"									Mes de cosecha	C.V. %	Fc
		A-1	A-6	B-1	B-18	D-2	G-1	J-11	K-6	K-13			
5	Número de racimos por estípete	3 00	4 00	3 00	2 00	3 00	3 00	2 00	3 00	2 00	5 00	23 90	26 4**
	Número de frutos por racimo	11 00	8 00	17 00	9 00	8 00	6 00	6 00	11 00	5 00	10 00	40 80	-
	Número de frutos	228 00	81 00	272 00	206 00	55 00	128 00	77 00	37 00	70 00	10 00	66 00	0 36
5	Longitud del fruto (cm)	4 50	4 60	4 50	4 10	4 50	3 70	4 60	5 10	4 50	5 00	8 60	0 94
		3 70	4 60	3 70	3 60	4 60	4 50	4 30	4 80	4 60	10 00	10 90	-
6	Diámetro del fruto	4 40	4 30	4 20	4 00	4 30	3 30	4 40	4 40	3 50	5 00	10 00	0 14
		3 70	4 90	3 50	3 50	4 70	4 50	4 20	4 70	3 8	10 00	13 10	-
8	Longitud parte más amplia del fruto (cm)	1 60	1 30	1 60	1 30	1 50	0 70	1 60	1 80	2 00	5 00	24 70	2 60
		1 20	1 30	1 20	1 20	1 30	1 20	1 30	1 40	1 50	10 00	8 10	-
	Relación diámetro/ longitud del fruto	0 98	0 93	0 93	0 98	0 96	0 89	0 96	0 86	0 78	5 00	7 20	3 75
		1 00	1 06	0 95	0 97	1 02	1 00	0 98	0 98	0 83	10 00	6 40	-
	Relación longitud parte X amplia/ longitud fruto	0 36	0 28	0 36	0 32	0 33	0 19	0 35	0 35	0 44	5 00	20 60	0 64
		0 32	0 28	0 32	0 33	0 28	0 27	0 30	0 29	0 33	10 00	7 70	-
30	Peso fruto (g)	48 20	47 00	43 80	36 10	45 90	23 70	48 90	53 60	33 60	5 00	22 20	0 01
		28 90	57 70	27 10	26 90	53 50	46 70	46 40	55 20	43 20	10 00	28 70	-
	Pesos total frutos/ racimos (g)	10 989 60	4 747 00	7 665 00	3 032 10	3 809 70	1 350 90	2 836 20	1 876 00	4 569 60	5 00	67 10	0 002
		6 155 40	4 673 70	7 371 20	5 541 40	2 942 50	5 977 60	3 572 80	4 042 40	3 042 00	10 00	39 10	-
	Número frutos partenocárpicos por racimo	45 00	47 00	30 00	0 00	0 00	0 00	0 00	18 00	0 00	5 00	243 60	25 20**
		0 00	5 00	0 00	0 00	0 00	0 00	0 00	5 00	0 00	10 00	200 00	-
8	Grueso pericarpo (mm)	0 60	0 50	0 60	0 30	0 50	0 30	0 50	0 60	0 50	5 00	24 00	0 04
		0 50	0 80	0 50	0 10	0 60	0 50	0 50	0 40	0 40	10 00	36 00	-
8	Longitud de la semilla (cm)	2 30	2 60	2 40	1 90	2 30	1 70	2 50	2 80	2 20	5 00	15 00	0 11
		2 30	2 70	2 30	2 00	2 30	2 00	2 60	2 80	2 40	10 00	11 70	-
15	Diámetro de la semilla (cm)	1 90	1 70	2 00	1 70	1 50	1 30	1 60	1 60	1 70	5 00	12 10	1 25
		2 00	2 00	2 00	1 80	1 50	1 60	1 60	1 70	1 70	10 00	10 80	-
	Relación diámetro/ longitud semilla	0 76	0 65	0 83	0 89	0 65	0 76	0 64	0 57	0 77	5 00	14 30	0 27
		0 87	0 74	0 87	0 90	0 65	0 80	0 62	0 61	0 71	10 00	15 10	-
30	Peso de la semilla (g)	5 60	4 40	5 60	2 50	3 10	1 80	2 40	4 00	3 60	5 00	36 90	2 78
		5 70	6 30	5 40	4 00	3 50	3 50	4 40	4 30	4 10	10 00	21 50	-

Fc = F calculada

** = Significativo al 1%

1 = Muestra mínima usada por descriptor

útiles para distinguir genotipos en una población o para tratar de profundizar más sobre su origen en general.

La única influencia altamente significativa que muestra la época de cosecha es directamente sobre el

número de racimos por estípites y el número de frutos partenocárpicos por racimo para la población estudiada. Mora Urpi (5), al respecto, señala que un bajo número de frutos por racimo, frutos partenocárpicos y caída de frutos pequeños, son indicativos de una baja eficiencia en la polinización.

LITERATURA CITADA

- CAMACHO, V.E. 1976. El pejibaye (*Guilielma gasipaes* (H.B.K.) L.H. Bailey). In Simposio Internacional sobre plantas de interés económico de la flora amazónica (1972, Belem, Brasil). Informe IICA. no. 93 Informes de Conferencias, Cursos y Reuniones. p. 101-106.
- FOURNIER, L.A. 1961. Pejibaye (*Guilielma gasipaes* (H.B.K.) L.H. Bailey). Turrialba, Costa Rica, IICA. 14 p.
- JOHANNESSEN, C.L. 1966. Pejibayes in commercial production. Turrialba 16(2):181-187.
- MORA URPI, J. 1979. Consideraciones sobre el posible origen del pejibaye cultivado. Asbana 3(9):14-15.
- MORA URPI, J. 1980a. Consideraciones preliminares sobre el desarrollo de una técnica de polinización controlada en pejibaye (*B. gasipaes* H.B.K.). Agro-nomía Costarricense 4(1):119-121.
- MORA URPI, J. 1980b. El ciclo de floración en pejibaye (*B. gasipaes* H.B.K.) y su posible manejo agronómico. San José, Universidad de Costa Rica. 9 p.

7. PATIÑO, V.M. 1958. El cachipay o pijibay (*Guilielma gasipaes* (H.B.K.) L.H. Bailey) y su papel en la cultura y en la economía de los pueblos indígenas de América Tropical. *América indígena* (Mex.) 18(3): 177-204.
8. POPENOE, W.; JIMENEZ, O. 1921. The pejibaye, a neglected food plant of Tropical America. *Journal of Heredity* 12(4):154-166.
9. POUND, J.E. 1931. The genetic constitution of the cocoa crop. In *Imperial College of Tropical Agriculture, Trinidad Annual Report on Cocoa Research* 1:10-24.
10. PURSEGLOVE, J.W. 1972. *Tropical crops Monocotyledons 2*. New York, Wiley. 607 p.
11. SAENZ CHAVERRI, A. 1978. Evaluación cosecha de pejibaye (*Bactris gasipaes* H.B.K.). Asbana, Costa Rica. 38 p.

Araucariaceae in Puerto Rico¹

J.K. Francis*

ABSTRACT

Araucariaceae is an ancient family of gymnosperms native to the southern hemisphere. The family consists of the genera *Araucaria* and *Agathis*. Although these two genera may appear similar in casual observation, the differences are significant. *Araucaria* has awl-shaped or lanceolate leaves, thorn-tipped in some species. The flowers are usually dioecious, the seed is joined to the ovuliferous scale, and the seeds are either wingless or with more or less equal wings. *Agathis* has, in contrast, broad, flat leaves, monoecious flowers, and free seeds with unequal wings (11). In many cases, species are isolated by physical or ecological barriers. For example, *Araucaria rulei* is native to only New Caledonia in the South Pacific. During the last five decades, five *Araucaria* and two *Agathis* species have been introduced into Puerto Rico for forestry and ornamental purposes (Fig. 1). More species might have been imported, but the native ranges of Araucariaceae are very isolated, and the seeds usually lose their viability quickly. Modern air transport could solve both problems. Local seed production from earlier plantings and vegetative propagation offer ways to rapidly multiply a species trials. Enough information now exists to begin establishing pilot plantations of two these species, *Agathis robusta* and *Araucaria heterophylla*, as soon as the economic and political climates favor it. This paper describes each of the seven species tried in Puerto Rico, surveys the known test plantings, and reports their performance. Sources of information include files of the Institute of Tropical Forestry (USDA Forest Service) and field measurements of available trees.

COMPENDIO

Araucariaceae pertenece a una familia antigua de gimnospermas nativa del hemisferio sur. Representantes de los géneros *Agathis* y *Araucaria* se han probado en plantaciones en Puerto Rico. El éxito obtenido en pruebas con *Agathis robusta*, *Araucaria heterophylla* y *A. cunninghamii* indican un uso forestal para estas especies. Los bosques del estado ya han plantado varias hectáreas de *Agathis* regenerado de las plantaciones originales en la isla. *A. heterophylla* se usa extensivamente como ornamento y se ha utilizado como árbol de navidad de primera clase. La ventaja en plantar esta especie probablemente será que ésta crece bien en diversos sitios. *A. cunninghamii* se encuentra en las áreas húmedas de la isla, posee muy buena forma y crece rápidamente una vez que se ha establecido. Recientemente una plantación de esta especie ha sido defoliada por un insecto, *Octaspidiotus araucariae*, introducido por accidente en los últimos años. El futuro de esta especie está en duda. Árboles plantados de las especies *A. hunsteinii* y *A. bidwillii* están creciendo vigorosamente pero el número de individuos son tan pequeños y su edad tan corta que no se debe recomendar en este momento. *Araucaria angustifolia* ha fallado en Puerto Rico.

INTRODUCTION

Agathis robusta (C. Moore) F.M. Bailey

Queensland kauri is a native of northeastern Australian, where it occupies altitude range from near sea level to nearly 900 m, in areas ranging in rainfall from 1 250 to 2 000 mm. In its native range, it attains a height of 30 to 55 m and a diameter of over a meter (16). The first planting in Puerto Rico was in Maricao in the western central mountains in 1937. At 48 years old, the remaining 18 trees near the forest headquarters averaged 20.5 m tall and 54.2 cm in diameter at breast height (dbh);

¹ Received for publication 23 April 1987.

* John K. Francis is a research forester stationed at The Institute of Tropical Forestry, which is maintained by the Southern Forest Experiment Station in cooperation with the University of Puerto Rico at Río Piedras, Puerto Rico.

on a nearby steep hill, 19 individuals averaged 18.7 m tall and 33.1 cm dbh (Table 1). A single tree, probably of the same group of seedlings and planted along a roadside in the Luquillo Mountains, is now 24.5 m high and 108 cm dbh (1986). Another six individuals of unknown age are scattered around the San Juan area, and another is growing in San German.

In 1958, a Queensland kauri seed lot was received from Australia. Seedlings raised from this lot were used to establish two small plantations in the Luquillo Mountains. For unrecorded reasons, one of the plantations failed completely; the other has done reasonably well. The 56 trees remaining averaged 14.1 m tall and 21.4 cm dbh in 1986. Another plantation was established at Maricao from wildlings originating from the 1937 planting at Maricao. These 104 trees are now 5.6 years old and average 5.9 m tall and 7.4 cm dbh. Another small plantation (31 trees originally planted) was established recently at Toro Negro in the Central Mountains. Average height at planting (precise date unknown) averaged 0.3 m. At about 16 months after planting, average height was 0.9 m and survival was 97%. In addition, about 2 000 containerized seedlings (former wildlings) have been dispatched for planting in Commonwealth forests in recent months; no data on survival are yet available.

Agathis plantations probably should receive protection from weed competition until they reach 2 m in height. After growing a meter or so per year for 15 or 20 years, Queensland kauri in Puerto Rico tend to become round-topped and grow more slowly in height. Diameter growth, however, continues at 1 to 2 cm per year. The older trees have large, healthy crowns, so it is not unreasonable to expect this rate of diameter growth to continue for an extended period. Form is excellent and natural pruning is very rapid. An abscission layer appears to form at the base

of branches to be shed. The stem of one measured individual (Fig. 2) tapered more or less uniformly throughout its length. Volume equations developed for plantations in South Africa (4) should probably be applicable to trees in Puerto Rico.

Seed production and natural regeneration under the trees at Maricao have been abundant in recent years. Trees in San Juan and the Luquillo Mountains have produced cones, but no seedlings have resulted, and the cones examined during the investigation did not contain any developed seed. Once established, seedlings are shade-tolerant and able to endure for many years under a canopy casting moderate shade. They can grow up through a light overstory (personal observation).

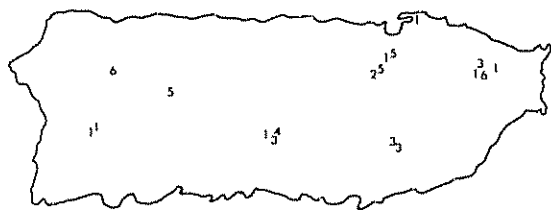
Queensland kauri is probably best adapted to the wetter areas of the island. All known individuals in Puerto Rico were planted within the 1 600 to 3 000 m mean annual precipitation (MAP) range. Puerto Rican plantations have shown tolerance to clay and serpentine soils, moderate compaction, and light salt spray. The death of the terminal leader has been noted in a few large trees on poor sites. Storm breakage of major canopy limbs in a few individuals has also been observed. Queensland kauri may not be windfirm when soil is shallow and wet. Five trees in the Luquillo Mountains plantation have been wind-thrown or now lean heavily.

The wood of one tree felled and sawn during the investigation was light tan, fine grained, uniform, and moderately soft, with a specific gravity of 0.47 g/cm³. Queensland kauri from Australia has a density of from 0.435 to 0.480 g/cm³ (2). Its module of rupture varies from 443-302 kg/cm² and a crushing strength of 250 to 239 g/cm² (13). Shrinkage is low, but collapse can occur under drying conditions (8). The wood is suitable for plywood, molding, doors, sashes, construction lumber, and pulp and paper (7, 13).

Table 1. Dimensions of *Agathis robusta* planted in Puerto Rico.

Plantation	Age (yr)	Number trees	dbh (cm)	Height (m)	Maximum dbh (cm)	Maximum height (m)
Maricao (headquarters)	48	18	54.2 ± 18.9*	20.4 ± 2.5	89.6	24.0
Maricao (steep slope)	48	19	33.1 ± 18.7	18.7 ± 4.5	59.4	25.5
Maricao (across creek)	5	104	7.4 ± 4.0	5.9 ± 3.2	18.6	13.0
Cienaga Alta (upper plot)	29	36	22.4 ± 10.5	14.6 ± 5.2	42.6	22.5
Cienaga Alta (lower plot)	29	20	19.7 ± 6.1	13.2 ± 3.4	32.2	17.5
Toro Negro	1	30	—	0.9 ± 0.3	—	1.6
Individual trees	29-48	7	64.5 ± 21.2	23.4 ± 3.0	108.2	26.5

* Mean ± standard deviation.



1. *Agathis robusta*, 2. *Agathis australis*, 3. *Araucaria cunninghamii*, 4. *Araucaria hunsteinii*, 5. *Araucaria bidwillii*, 6. *Araucaria angustifolia*; *Araucaria heterophylla* (found in all parts of the Island)

Fig. 1. Distribution of Araucariaceae planted in Puerto Rico.

Indications are that Queensland kauri could be an important timber producer in Puerto Rico. The time is ripe for the establishment of a number of pilot plantations of a hectare or more each. The supply of wildlings could accommodate this effort if all were not established the same year. Otherwise, a collection of seed from the Maricao seed-producing trees should be undertaken and seedlings raised in the nursery.

Agathis australis (D. Don) Salisbury

This species is represented by two known individuals growing as ornamentals in the San Juan area. Of unknown age, they are both about 5 m tall and 10 cm dbh. They are apparently healthy, but appear to be growing slowly. Because the natural range of *A. australis* lies 20° more poleward, it is unlikely that this species would be a good timber producer in Puerto Rico.

Araucaria cunninghamii Ait Ex D. Don

The native range of hoop-pine extends from northern New South Wales, Australia, along the coast of Queensland into several isolated areas in New Guinea, including Fergusson Island off its coast. The species occurs from 90 to 2 800 m in elevation (15). Mean annual precipitation ranges from less than 900 to over 2 500 mm (3).

Seeds of hoop-pine were first brought to Puerto Rico in 1959. Seedlings were grown in a USDA Forest Service nursery and outplanted at the Carite Commonwealth Forest. The plantation was between 1.5 and 2 ha in size. At age 26, the 331 trees of the plantation averaged 24.1 m tall and 30.8 cm dbh (Table 2); the tallest tree measured 32.5 m in height. Basal area of the plantation at Carite was 23.8 m²/ha, 85% of which was *Araucaria*. Part of the plantation was measured at age 24. Sixty-seven individuals represented in both measurements had grown an average of 1.8 m in height and 2.0 cm in diameter during the two-year period. In their native range, hoop-pines may reach 60 m tall and attain a girth of

3 m (15). An 18.5-year-old hoop-pine plantation in New South Wales, with 889 stems/ha, had a basal area of 22.7 m²/ha (1). The mean diameter was 18 cm, and mean dominant height was 14.6 m.

Another importation of seeds (from New Guinea) took place in 1980. The seeds were germinated, grown in containers, and outplanted at three locations. At five years, these trees averaged 2.2 to 3.3 m in height (Table 2); the tallest was 5.5 m. *Pinus caribaea* Morelet, sometimes used as a growth benchmark in Puerto Rico, might be expected to reach 7.6 m by that age (9). The height growth of hoop-pine is slow at first but speeds up eventually, at about five years of age.

A few one- or two-year-old seedlings were observed in the older Carite plantation. Hence, seed production has begun for at least one tree. Hoop-pine is sufficiently shade-tolerant to persist in the understory for many years after being planted or overtopped, but it makes little growth there. Several suppressed trees from the planting 26 years ago still survive around the edges of the plantation.

Our trees exhibit remarkably small and even taper throughout their height (Fig. 1). Pruning in hoop-pine is slower than in *Agathis robusta* or *Pinus caribaea*.

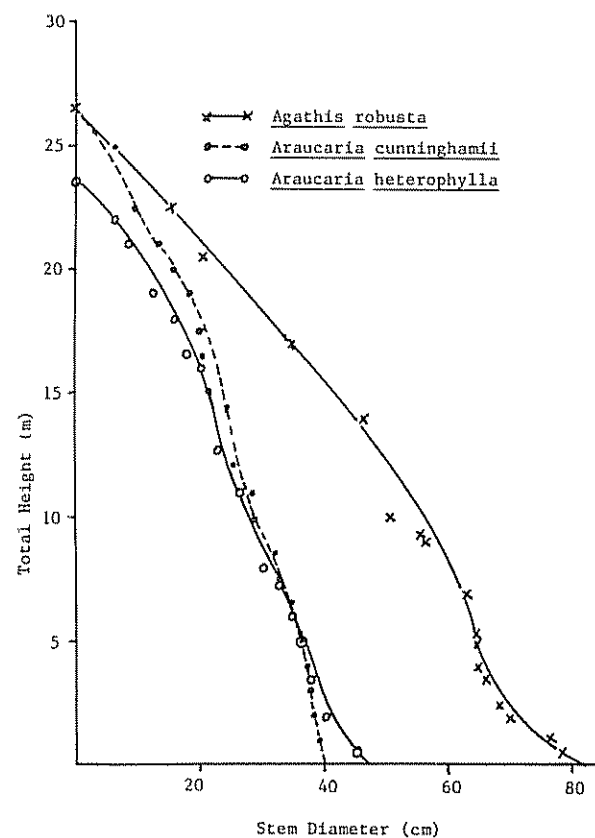


Fig. 2. Taper curves for one tree each of three Araucariaceae species planted in Puerto Rico.

The wood from one tree sawn locally was light tan, fine grained, and had a density of 0.58 g/cm³. It should be suitable for molding, construction lumber, and plywood.

A. cunninghamii will probably do best in areas of abundant rainfall, as in the north and central parts of Puerto Rico. All our plantations are in areas exceeding 2 000 mm MAP. The species, however, suffers in poorly drained soils, as evidenced by poor growth and increased mortality in seasonally swampy areas within the older Carite plantation. The soils in our plantations range in texture from loams to silty clay loams to clays and range in pH from 4.4 to 5.1. Ntima (11) reports that hoop-pine grows on a large variety of soils, provided they are moist but well-drained.

Considerable leaning from the base and two or three windthrows occurred in one of the youngest plantations (Toro Negro) after a recent severe rain-storm. The cause appeared to be a weakly developed lateral root system. No windthrow of large trees has been observed. Except in young plantations at high elevations, hoop-pine is reputed to be windfirm (11). A plantation of hoop-pine in Mauritius withstood cyclonic winds up to 250 km/hr with little damage.

A few months after measurements were made, the older Carite plantation was attacked by a coccoid sucking insect, *Octaspidiotus araucariae*. The twigs soon blackened and fell off, leaving the plantation nearly defoliated. New growth is emerging on nearly all trees, but it in turn is being attacked. The young plantations have not yet shown any signs of attack. The insect was originally known from New Caledonia and the Carolina Islands, but apparently arrived here on potted plants imported from Hawaii (14). The common ornamental, Norfolk Island-pine (*A. heterophylla*), which is not seriously affected, was the only host until recently. If hoop-pine is susceptible to attack in all parts of the island, it will be impractical to grow this timber species in Puerto Rico.

Araucaria heterophylla (Salisb.) Franco

The most common *Araucaria* on the island is the Norfolk Island-pine. Many thousands of them are planted as ornamentals in all parts of the island. The native range of this magnificent tree is restricted to Norfolk Island in the South Pacific, where it may attain heights of 61 m or more (11). However, the species has been successfully grown in most warm subtropical and tropical areas of the world.

Table 2. Dimensions of *Araucaria cunninghamii* planted in Puerto Rico.

Plantation	Age (yr)	Number trees	dbh (cm)	Height (m)	Maximum dbh (cm)	Maximum height (m)
Carite (old planting)	26	311	30.8 ± 10.5*	24.1 ± 5.8	53.7	32.5
Carite (new planting)	5	227	3.0 ± 1.2	2.5 ± 0.8	6.5	5.0
Toro Negro	5	147	2.2 ± 1.1	2.2 ± 0.7	5.7	4.4
Cienaga Alta	5	39	3.6 ± 2.1	3.3 ± 1.3	7.5	5.5

* Mean ± standard deviation

Table 3. Dimensions of *Araucaria heterophylla* sampled in Puerto Rico.

Location	Age range (yr)	Number trees	Annual diameter growth (cm)	Annual height growth (m)	dbh range (cm)	Height range (m)
San Juan	13-30	10	2.0 ± 0.4*	1.0 ± 0.2	30-45	15-23
Caguas	15-28	10	1.9 ± 0.4	1.0 ± 0.2	29-48	15-26
Cayey	7-20	10	2.0 ± 0.4	1.0 ± 0.2	15-40	8-23
Ponce	15-30	10	2.1 ± 0.3	1.0 ± 0.1	35-54	16-28
Corozal**	15	29	1.2 ± 0.3	1.0 ± 0.2	10-25	8-20

* Mean ± standard deviation.

** Former Christmas tree experiment.

A sampling of Norfolk Island-pine was conducted on a transect across the middle of Puerto Rico. In all, 40 trees were measured, 10 each in four cities: San Juan, near sea level and a MAP of 1 650 mm; Caguas, at 50 m elevation and a MAP of 2 030 mm; Cayey, at 400 m elevation and a MAP of 1 525 mm; and Ponce, at near sea level and a MAP of 915 mm. The age of each tree was determined by asking the property owners; height and diameter were measured. Ages of the trees sampled ranged from seven to 30 years (Table 3). Height of the oldest tree was 27.5 m and dbh was 54 cm. Mean annual height growth (ht/age) by city ranged from 0.99 to 1.01 m. Mean annual height growth of the four locations was compared by one-way analysis of variance; no significant difference between sites was determined. Height (H) of the 40 trees sampled was predictable from dbh (D) by the formula $H = -4.0657 + 0.6206 D$, with $R^2 = 0.76$ and $S_{x,y} = 0.60$.

Ornamental Norfolk Island-pines used in Puerto Rico are propagated from seeds and cuttings (10). The stems are slender, with little taper (Fig. 1). Form can be excellent except that most trees are pistol-butted (mild basal crook), and a few grow in a spiral form. The pistol butt may be caused by the weight of the tree at a meter or two in height before the stem is stiff enough to fully support the weight of the rapidly growing top. Form problems could probably be overcome by selecting a resistant clonal source or by staking the young trees. Norfolk Island-pines do not commonly produce seed in Puerto Rico. This could limit nursery production of the species, but may change as the local trees get older.

Norfolk Island-pine was tested as a Christmas tree in Puerto Rico and was the most highly recommended of six evergreen trees tested (12). A marketable tree can be produced in three to four years after outplanting. After the Christmas tree study was terminated, 29 trees remained undisturbed on the site. This is the only planting of this species in a "stand" on the island. At age 15, they measured 15.7 m high and 17.7 cm dbh. These trees originated from seed and form was excellent. Natural pruning is proceeding slowly, as it is for Norfolk Island-pine all over Puerto Rico.

Norfolk Island-pine grows well in a remarkable range of site conditions. It is seen growing as an ornamental in yards in areas with rainfall as low as 750 mm MAP (irrigation in the early years and runoff from house roofs may be involved). The species also grows in areas exceeding 2 500 mm MAP. Both acid and alkaline soil pH's (4.4 to 8.3) are tolerated, as are textures ranging from clay to loamy sand. Salt spray

near the seashore is not a problem. Although no data are available, the species is probably not tolerant of waterlogged soils. No serious pests or disease have been observed. Norfolk Island-pine is very windfirm (10).

The wood of a tree cut during this investigation was light tan, fine grained, with numerous small, red knots; density was 0.62 g/cm³. Samples of 20 trees in Hawaii averaged 0.42 g/cm³, a radial shrinkage of 2.6%, a tangential shrinkage of 4.1%, modulus of elasticity of 99 559 kg/cm² and a modulus of rupture of 500 kg/cm² (5). The appearance is reminiscent of spruce (*Picea*). This wood should be suitable for general construction and as "knotty pine" specialty wood for paneling and medium quality furniture.

Norfolk Island-pine seems to have potential as a timber tree in Puerto Rico. Small trial plantations for yield estimation are needed. It will probably be necessary to order seed from international suppliers and grow the seedlings in local forest nurseries.

Araucaria hunsteinii K. Sch.

Klinki-pine is a native of Papua New Guinea, where trees of this species have attained heights of 85 m and girths of 6 m. The species occurs at elevations of 600 to 1 500 m and where MAP exceeds 1 600 mm (11).

Seeds (Papua New Guinea source) were obtained from the Food and Agriculture Organization in 1979. These were sown in containers and outplanted at Toro Negro in the Central Mountains in 1980. At five years old, 20 trees remained. They averaged 1.8 m in height and 1.54 cm dbh; the tallest was 2.6 m. The trees were vigorous, with no apparent disease or insect problems. The same leaning, partially uprooted condition occurred in one of the klinki-pines, as was observed in *A. cunninghamii* on this site.

Early growth of klinki-pine is a little slower than that of hoop-pine planted on the same site at the same time. According to Ntima (11), klinki-pine in New Guinea eventually catches up with hoop-pine and is favored for its better form. The species will need some protection from competition. The plantation has been given an annual weeding. It is too early to predict the future of this interesting species, but early indications are not discouraging.

Araucaria bidwillii Hook.

The bunya-bunya is native to coastal areas of southeastern Queensland, Australia. It occurs at eleva-

tions of 150 to 1 050 m, with a MAP of 890 to 1 270 mm. In its native habitat, it reaches a maximum height of 43 m (11).

The author has observed two individuals growing as ornamentals in the San Juan area (elevations of about 20 and 50 m and MAP's about 1 775 and 2 030 mm). At perhaps 10 to 15 years old, one is 11.5 m high, with a dbh of 29 cm, and the other is 9.6 m high, with a dbh of 29 cm. Two other, even larger individuals are growing on private property at Rio Abajo (elevation 300 m and MAP of 2 000 mm). All are apparently healthy and growing well. The species should be tested systematically in a plantation environment in Puerto Rico.

Araucaria angustifolia (Bert) O. Kuntze

Parana-pine, a native of southern Brazil, was planted at a number of sites representing diverse soil types in Puerto Rico. In one site in the Luquillo Mountains, multiple seed sources from across the range of Parana-pine were used. The results have been consistent — poor survival and slow growth. Currently at 25 years (1986), the few surviving trees are flat-topped, stagnated, and very unthrifty. Few trees have exceeded 6 m in height. Parana-pine is not adapted to winter drought (6) such as that in Puerto Rico and prefers somewhat cooler temperatures. Apparently, Parana-pine should not be planted in Puerto Rico.

LITERATURA CITADA

1. BAUR, G.N. 1962. Silvicultural practices in the rainforests of Northern New South Wales. Forestry Commission, New South Wales Division of Forestry. Div. For. Man. Res. Note No. 9.
2. BOLAND, D.J.; M.I.H. BROOKER; CHIPPENDALE, G.M.; HALL, N.; HYLAND, B.P.M.; JOHNSTON, R.D.; KLEINING, D.A.; TURNER, J.D. 1984. Forest trees of Australia. Australia, Nelson, Csiro, Melbourne. 687 p.
3. BOOTH, I.H.; RYAN, P. 1985. Climatic effects on the diameter growth of *Araucaria cunninghamii* AIT. Ex D. Don. Forest Ecology and Management 10: 297-311.
4. BREDENKAMP, B.V.; LOVEDAY, N.C. 1984. Volume equations for diameter measurements in millimeters. South African Forestry Journal 130:40.
5. GERHARDS, C.C. 1967. Physical and mechanical properties of "Nonfolk-Island-pine" grown in Hawaii. Madison, WI. Forest Products Laboratory. U.S. Forest Service Research Paper FPL 73. 9 p.
6. GOLFARI, I. 1963. Climatic requirements of tropical and subtropical conifers. Unasylva 17(1):33-42.
7. GUHA, M.S.; BHOLA, P.P.; CHITTIVANICH, B.S.; GAY, L.S. 1970. Pulping studies of *Agathis robusta*. Indian Forester 96(12):866-873.
8. HALL, N.; JOHNSTON, R.D.; CHIPPENDALE, G.M. 1970. Forest trees of Australia. Canberra, Australia. Australian Government Publishing Service. 334 p.
9. LIEGEL, L.H.; BALMER, W.E.; RYAN, G.W. 1985. Honduras pine spacing trial results in Puerto Rico. Southern Journal of Applied Forestry 9(2):69-75.
10. LOGSDON, B.B. 1973. Growing the Norfolk Island pine. Tree Planter's Notes 24(1):33-36.
11. NTIMA, O.O. 1968. The Araucarias. Fast-growing timber trees of the lowland tropics, No. 3, England, University of Oxford Commonwealth Forestry Institute. Department of Forestry. 139 p.
12. SCHUBERT, I.H.; ZAMBRANA, J.A. 1982. *Araucaria heterophylla* and *Pinus caribaea* potential Christmas trees for Puerto Rico. The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico 66(2):145-148.
13. SWAIN, E.H.F. 1928. The timbers of forest products of Queensland. Brisbane, Australia. Queensland Forest Service 500 p.
14. USDA. 1978. Coccoidea new to Puerto Rico. Cooperative Plant Pest Report 3(1-4):11.
15. WHITMORE, I.C. 1975. Tropical rain forests of the Far East. Oxford. Clarendon Press. 282 p.
16. WHITMORE, I.C. 1977. A first look at *Agathis*. Commonwealth Forestry Institute. England, University of Oxford. Department of Forestry. Tropical Forestry Papers no. 11. 66 p.

Aproximaciones Silviculturales al Manejo de un Robledal (*Quercus* spp.) en San Gerardo de Dota, Costa Rica¹

W. Jiménez*, A. Chaverri*, R. Miranda*, I. Rojas*

ABSTRACT

The present article includes part of the silvicultural notions needed for the management of the oak forest (*Quercus* spp.) in the highlands of Costa Rica. The paper presents the results of an inventory in which all trees of diameter classes above 10 cm were measured and also a regeneration survey, in which seedlings and saplings (d < 10 cm) were counted. The results indicate that *Quercus* is the most frequent botanical genus in the forest, represented by 79.7% of all individuals per hectare, and has the highest basal area (94.7% of the total basal area per hectare). *Q. copeyensis* is the most representative species of oak. The forest presents a reversed-J shaped diametrical distribution, and natural regeneration is abundant. On the basis of the information obtained, several silvicultural inferences are made.

INTRODUCCION

Los bosques de roble (*Quercus* spp.) o robledales se localizan, en su mayoría, entre los 2 000 y 3 000 m de altitud, aunque el género se distribuye en Costa Rica desde los 50 m hasta los 3 000 m. Por lo general, estas formaciones boscosas ocupan las laderas de las montañas, en donde la precipitación y la susceptibilidad de los suelos a la erosión son altos.

Una gran parte del área cubierta por los robledales ha sido incluida en reservas forestales, con la finalidad principal de dar protección al suelo y a las nacientes de agua, así como de disponer de reservas de madera para el futuro.

1 Recibido para publicación el 24 de junio de 1987.

En este artículo se denomina con el nombre vernáculo "roble" a todas las especies perteneciente al género *Quercus*, ya sean estos robles, encinos o roble-encinos. Se agradece al señor Alvaro Elizondo el haber facilitado su finca para la realización de este estudio y a los estudiantes de ciencias forestales R. Mora, R. Madrigal, R. Quesada, E. Flores, R. Avendaño, G. Venegas, J. Cruz y L. Orozco, su colaboración en los trabajos de campo. Además se agradece a los colegas Lic. M. Alfaro, Ing. M. González e Ir. W. Kriek sus comentarios al borrador del manuscrito.

* Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional, Apartado 86, Heredia 3000, Costa Rica.

COMPENDIO

El presente trabajo incorpora parte de los elementos silviculturales requeridos para el manejo de los robledales, ubicados en su mayoría en las tierras altas de Costa Rica y constituidos predominantemente por especies pertenecientes al género *Quercus*. El documento incluye los resultados de un inventario completo en el cual se midieron los árboles de todas las clases diamétricas hasta la de 10 cm de diámetro a la altura de pecho (d), y de un muestreo de regeneración natural, que consistió en el conteo de los individuos menores de 10 cm de d. Los resultados indican que el género *Quercus* es el mejor representado en el bosque con un 79.7% del total de los individuos por hectárea y un 94.7% del área basal total por hectárea. *Q. copeyensis* es la especie predominante. La masa presenta una distribución diamétrica de tipo J invertida y la regeneración natural resultó ser abundante. Con base en la información obtenida se hacen algunas inferencias silviculturales orientadas hacia el manejo de la regeneración natural.

Para manejar los bosques de roble es preciso conocer su ecología y su silvicultura. El presente trabajo, se enmarca dentro de este contexto con la intención de suministrar parte de la información requerida para caracterizar el robledal. Con base en dicha información se realizan algunas inferencias silviculturales para el manejo de este tipo de bosques naturales.

Según algunos autores (2, 13, 16), en Costa Rica existen entre 12 y 16 especies de robles. Aunque predominan en la Cordillera de Talamanca altitudes superiores a los 2 000 m también se encuentran a menor altitud y en la Cordillera Volcánica Central (2, 6). A altitudes menores (a los 450 m), en Guanacaste, es común observar especímenes de *Quercus oleoides* (2, 12). Es probable que existan otras especies aún no mencionadas para tales altitudes (Figs. 1 y 2). Entre los 1 800 y 2 800 m, en las zonas de vida del bosque muy húmedo y pluvial del montano bajo y montano, predominan *Q. copeyensis* y *Q. costaricensis*, siendo la primera especie la más dominante (2, 6, 8, 10).

Algunas otras especies comunes en los robledales son: *Drymis winterii*, *Weinmannia pinnata*, *Rapanea pittieri*, *Vaccinium consaguineum*, *Escallonia poasana*, *Cornus disciflora*, *Magnolia poasana*, *M. sororum*, *Phoebe* spp., *Ocotea* spp., *Nectandra* spp., *Podocarpus montanus*, *P. oleifolius*, *Cleyera theoides*, *Lápla-*

cea sp., *Zanthoxylum* spp., *Oreopanax* spp., *Dydimopanax* spp., *Prunus* spp., *Clusia* spp., y *Rhamnus* sp. (6)

El sotobosque en las zonas boscosas en donde abundan *Q. copeyensis* y *Q. costaricensis* no es tan diverso en comparación con otras formaciones de bajura. Sin embargo, se presentan dos grupos de especies que, en claros en el bosque, son muy abundantes: una es la gramínea conocida como cañuela (*Chusquea* spp.) y la otra, una ericácea llamada muelita (*Cavendishia* sp.) (6, 7).

MATERIALES Y METODOS

El presente estudio se realizó en un robledal no intervenido, ubicado a 2650 m en San Gerardo de Dota (Cordillera de Talamanca), en la zona de vida del bosque pluvial montano (18). La localidad presenta dos estaciones climáticas: la seca, de diciembre a abril y la lluviosa, de mayo a diciembre. La carencia de estaciones meteorológicas cercanas impide precisar datos climáticos para esta localidad. Sin embargo, los pluviómetros localizados en el Cerro de la Muerte (3365 m) y en Tres de Junio (2660 m), a 8 km y a 3 km de distancia, respectivamente, han registrado promedios de precipitación media anual de 2572 mm y 2998 mm (8).

La topografía del sitio se caracteriza por ser muy quebrada. Algunas áreas presentan pendientes superiores al 70%

Según los análisis efectuados, los suelos del sitio en estudio, presentan un pH que varía entre 5.6 y 5.9 (en H₂O). En términos generales, la textura es franco-arenosa en el horizonte A y franco-arcillosa en los horizontes B. El porcentaje de materia orgánica es de 9.8% en el horizonte A y de 3% en horizonte B. El análisis químico indica cantidades bajas de calcio, potasio, fósforo y zinc y concentraciones moderadas de magnesio y cobre y cantidades relativamente altas de aluminio y manganesio con respecto a lo que generalmente se requiere para un suelo agrícola. En la mayoría de los casos los suelos son superficiales y con una alta pedregosidad (8).

Aunque el bosque en estudio constituye una asociación vegetacional particular en la cual predominan *Quercus copeyensis* y *Q. costaricensis*, este tipo de asociación es común en muchas otras partes de la Cordillera de Talamanca

Con la finalidad de recoger información necesaria para un ensayo posterior de intervenciones silviculturales se hizo un inventario y un muestreo de regenera-

ción, sobre un conjunto de 4 parcelas de 0.5 ha de superficie cada una y separadas entre si por fajas de 50 m de ancho. Tales parcelas se establecieron en un sitio que presentaba las características predominantes de la asociación vegetacional antes descrita

a. El inventario completo

Se midió con forcipula el diámetro a la altura del pecho (d) de todos los árboles iguales o superiores a 10 cm, tanto de las especies pertenecientes al género *Quercus*, como de otras especies comerciales y no comerciales.

b. El muestreo de regeneración

Para el diseño de este muestreo se empleó, como marco de referencia, las metodologías utilizadas por diversos silvicultores en Uganda, Malasya, Surinam y la Guayana Venezolana (1, 14, 15).

Se contaron los árboles, latizales, brinzales y plántulas de roble con d inferior a 10 cm. Para ello, se estableció un juego de cinco subparcelas cuadradas en cada una de las cuatro parcelas establecidas previamente, ubicadas una en cada esquina de la parcela y la quinta en el centro de la misma. Cada subparcela se dividió en cuatro unidades de muestreo cuadradas y concéntricas. El área de dichas unidades fue de 160, 80, 40 y 20 m², respectivamente. En la primera se contaron todos los árboles de 5.1 cm a 10 cm de d, con una intensidad de muestreo del 16%; en la segun-

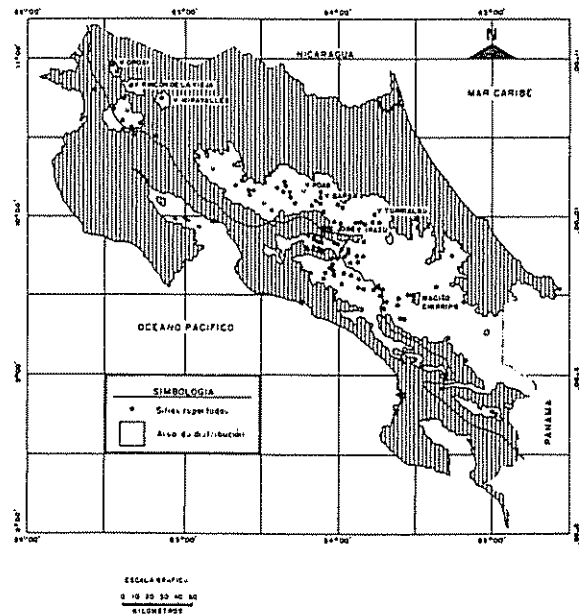


Fig 1. Distribución estimada del género *Quercus* en Costa Rica.

da, todos los individuos de 2.1 cm a 5 cm de d, para una intensidad del 8%; en la tercera, los individuos menores de 2 cm de d, con una intensidad del 4% y en la última unidad, los individuos menores de 1.30 m de altura para una intensidad de muestreo del 2%.

RESULTADOS Y DISCUSION

El Cuadro 1 presenta la distribución diamétrica promedio por hectárea para cada especie. Se puede observar que los árboles alcanzan diámetros normales (d) de hasta 120 cm. En la categoría de las no comerciales se incluyen especies tales como *Vaccinium consanguineum*, *Styrax argenteus*, *Rhamnus* sp., *Clusia* sp., *Rapanea* sp., *Oreopanax* sp., *Viburnum* sp., entre otras. Se constató que el 67% de los árboles pertenecen a la especie *Quercus copeyensis*, 8.7% a *Q. costaricensis*, mientras que el resto de las especies comerciales y no comerciales representan el 10% y el 14.3%, respectivamente. Debe anotarse que si se agrupan todas las especies del género *Quercus* presentes en el bosque en estudio, éstas constituyen el 79.7% del total de los individuos por hectárea, lo cual expresa la alta representatividad del género en este tipo de bosque.

Es notoria la predominancia de *Q. copeyensis*, lo cual es común en la mayoría de las áreas boscosas ubicadas en la Cordillera de Talamanca a altitudes semejantes a las del robledal estudiado (8, 10), especialmente, en la vertiente del Pacífico.

La frecuencia de *Q. copeyensis* en todas las clases diamétricas puede tener explicación por su mayor tolerancia a la sombra, a diferencia de las demás especies que tienden a concentrarse en las clases inferiores. Además, tal frecuencia podría deberse a factores evolutivos y a la capacidad de adaptación de la especie a los suelos y a otros factores ambientales predominantes en las formaciones boscosas donde aparece.

La Fig. 3 permite observar la distribución diamétrica que presentan todas las especies comerciales. Este tipo de curva en forma de J invertida es típica de la mayoría de los bosques naturales no intervenidos. Dicha distribución indica que el bosque en cuestión presenta una forma de masa irregular, frecuente en otros bosques de roble de zonas templadas (5, 9, 11) y en bosques húmedos tropicales (15). En bosques mezclados de pino y encino, en encinares puros en México y en algunos robledales en Colombia, se presenta este mismo tipo de distribución diamétrica (11, 19).

La distribución diamétrica es de suma importancia ya que describe la forma de masa de cualquier bosque, lo cual es indispensable conocer con miras a la elección del método silvicultural requerido como parte de su manejo.

La forma de masa presente en el bosque de estudio puede mantenerse con la aplicación del método de selección (5) ya que ello armoniza mejor con las condi-

Cuadro 1. Distribución de los árboles por clase diamétrica, por especie y hectárea en el bosque de robles de San Gerardo de Dota.

Clase diamétrica (cm)	<i>Q. copeyensis</i>	<i>Q. costaricensis</i>	<i>Q. seemannii</i>	<i>Q. guillemotii</i>	<i>Weinmannia pinnata</i>	<i>Nectandra</i> sp.	<i>Magnoha</i> spp.	<i>Cleyera theoides</i>	<i>Laplacea</i> spp.	No comerciales	Total
10.1- 20.0	135	3.5	0.5	9	15	6.5	0.5	0.5	2	64.5	237
20.1- 30.0	80	7	0	5.5	2.5	1	0.5	0	0	6	102.5
30.1- 40.0	45	5	0	2.5	1	0	0.5	0	0	1	55
40.1- 50.0	30	6	0	1	0	0	0	0	0	0.5	37.5
50.1- 60.0	16	5	0	1	0	0	0	0	0	0	22
60.1- 70.0	14	3.5	0	0	0	0	0	0	0	0	17.5
70.1- 80.0	7	6	0	0.5	0	0.5	0	0	0	0	14
80.1- 90.0	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	7
90.1-100.0	4	5	0	0	0	0	0	0	0	0	9
100.1-110.0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
110.1-120.0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Total	338	44.0	0.5	19.5	18.5	8.0	1.5	0.5	2	72.0	504.5

ciones actuales del mercado. Aunque la masa se puede transformar a una forma regular con algún método para masas regulares, dicha transformación tiende a incurrir en un alto sacrificio de cortabilidad, ya que los árboles de pequeñas dimensiones se cortan para uniformizar la edad de la nueva masa. Esto se traduce en un gran desperdicio de madera puesto que el mercado tiene poca demanda para dichos productos (8). Sin embargo, un método para masa regular presenta la ventaja de que los costos de extracción son más bajos, en comparación con el método de selección debido al mayor volumen de madera por hectárea que se extrae.

Los robledales situados en las zonas templadas han sido manejados, en la mayoría de los casos, como masas regulares siendo por lo general el aclareo sucesivo el tratamiento más empleado (5). Este tratamiento suele utilizarse para la regeneración de especies semi-heliófilas o tolerantes y sobre todo para aquellas que poseen una semilla pesada, cuya dispersión no depende del viento. En México, el aclareo sucesivo ha sido utilizado para regenerar masas de encino mezcladas con pinos, fijándose turnos de 72 años y periodos de regeneración de 12 a 18 años, para obtener árboles de 45 a 55 cm de d (11).

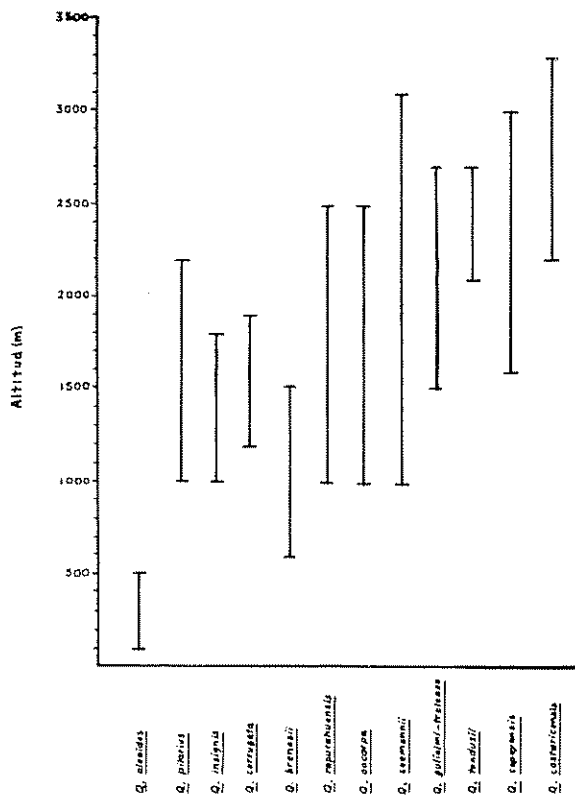


Fig 2. Distribución altitudinal de las especies del género *Quercus* en Costa Rica

El Cuadro 2 presenta el área basal total por hectárea (G) para cada especie, calculada a partir del área basal del árbol medio de cada clase diamétrica y el número de individuos correspondiente. Se puede observar que las especies de *Quercus* en el bosque representan el 94.7% del área basal por hectárea. *Q. copeyensis* contribuye con el 68.8% del total, *Q. costaricensis* con el 23.5% y las otras especies del género apenas alcanzan el 2.4%. Las demás especies comerciales representan apenas el 2% y las no comerciales el 3.3%. Si se agrupan todas las especies comerciales registradas se obtiene que éstas acumulan el 97% del G lo cual permite inferir el alto volumen comercial que se puede obtener en este tipo de bosques.

Aunque en el Cuadro 1 la cantidad de individuos agrupados en las especies no comerciales llega al 14.3% del total, en el Cuadro 2 este grupo representa el 3.3% del G por hectárea. Es obvio que la mayor parte de los individuos de estas especies se acumulan en las categorías diamétricas inferiores.

El Cuadro 3 presenta los resultados del muestreo de regeneración. Como se observa, *Q. copeyensis* posee una abundante regeneración en las categorías inferiores a los 10 cm de d, muy superior a la que presenta *Q. costaricensis*. El número de individuos tiende a aumentar hacia las categorías inferiores. A este nivel se presenta la misma tendencia en la distribución de frecuencias del tipo J invertida analizada en la Fig. 3.

Los valores encontrados en el muestreo de regeneración son sumamente altos si se comparan con los valores de regeneración mínima deseable que otros autores recomiendan para manejar los bosques tropicales mediante la regeneración natural (1, 15). Lo anterior permite considerar como una posibilidad el manejo de la regeneración natural de este bosque.

Una adecuada regeneración natural establecida en algunos bosques aumenta la probabilidad de éxito del manejo, especialmente si se trata de bosques homogéneos en los cuales los sistemas uniformes han resultado ser bastante satisfactorios (5, 17). Bajo estas circunstancias, los esfuerzos del silvicultor se abocan fundamentalmente al tratamiento de dicha regeneración con el fin de optimizar su desarrollo y crecimiento.

Cuando no se dispone de regeneración adelantada es necesario estimularla. Para eso, es preciso aplicar tratamientos que, en bosques heterogéneos, fomentan la aparición de especies exigentes de luz y que suelen ser, en la mayoría de los casos, las de menor valor comercial (17, 20). Un gran número de los tratamientos practicados en bosques mixtos tropicales no ha tenido

Cuadro 2. Area basal (m²/ha) por especie y clase diamétrica en el bosque de robles de San Gerardo de Dota.

Especie	<i>Q. cope-</i>	<i>Q. costa-</i>	<i>Q. guelmi-</i>	<i>Q. seema-</i>	<i>Weimana</i>	<i>Nectan-</i>	<i>Lapla-</i>	<i>Magno-</i>	<i>Cleyera</i>	No comer-	Total
Clase	<i>yensis</i>	<i>ricensis</i>	<i>trelease</i>	<i>nnii</i>	<i>pinnata</i>	<i>dra spp.</i>	<i>cea spp.</i>	<i>lia soro-</i>	<i>theoides</i>	ciales	
								<i>rum</i>			
10.1- 20.0	2.3760	0.0968	0.0792	0.0088	0.2728	0.1048	0.0264	0.0264	0.0088	1.1352	4.1264
20.1- 30.0	3.9120	0.3423	0.2690	—	0.1223	0.0489	—	0.0245	—	0.2934	5.0124
30.1- 40.0	4.3155	0.4795	0.1918	—	0.0959	—	—	0.0486	—	0.0959	5.2266
40.1- 50.0	4.6023	0.9522	0.1587	—	—	—	—	—	—	0.0794	5.7926
50.1- 60.0	3.7952	1.0674	0.2372	—	—	—	—	—	—	—	5.0998
60.1- 70.0	4.6382	0.9939	—	—	—	—	—	—	—	—	5.6321
70.1- 80.0	2.8678	2.4266	0.2211	—	—	0.2206	—	—	—	—	5.7361
80.1- 90.0	1.7004	2.2672	—	—	—	—	—	—	—	—	3.9676
90.1-100.0	2.4784	2.8324	—	—	—	—	—	—	—	—	5.3108
100.1-110.0	0.8651	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8651
110.1-120.0	2.0756	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.0844
Total	33.6265	11.4583	1.1570	0.0088	0.4910	0.3743	0.0264	0.0989	0.0088	1.6039	48.8539

éxito cuando se ha buscado incentivar una regeneración natural abundante de especies valiosas, salvo cuando las operaciones logren coincidir con la caída de abundante semilla de especies deseables, cosa que no es fácilmente predecible. Sin embargo, algunos sistemas de manejo aplicados en Malaya en bosques semipuros de dipterocarpaceas han resultado exitosos debido a la homogeneidad en la composición florística y a la presencia de un considerable número de especies comerciales (20)

El efecto de los tratamientos en el crecimiento de los bosques tropicales nativos no está definido o estudiado suficientemente, aunque se han registrado aumentos en las tasas de crecimiento anual y la consecuente reducción de la edad de corta (3).

Los incrementos en volumen por hectárea encontrados para *Q. copeyensis* son considerablemente superiores a los referidos a otros bosques de roble en zonas templadas y subtropicales (8, 11) y en bosques tropicales bajo manejo (4)

Una limitación que se presenta con el posible manejo de los robledales de Costa Rica es la accidentada topografía que caracteriza los sitios en donde se encuentran. La explotación de bosques en terrenos accidentados suele ser costosa, especialmente si el sistema de aprovechamiento debe reducir los riesgos de erosión y de deterioro acelerado de los suelos. Asimismo, el diseño y elección de un sistema de aprovechamiento presenta considerables limitaciones de carácter técnico y económico

Algunas de las características anotadas anteriormente, como son la homogeneidad florística del robledal, una considerable regeneración natural y una alta área basal comercial por hectárea, indican un manejo factible para este tipo de bosques. Sin embargo, se requiere hacer investigaciones adicionales para llegar a ese manejo. Es preciso encontrar un tratamien-

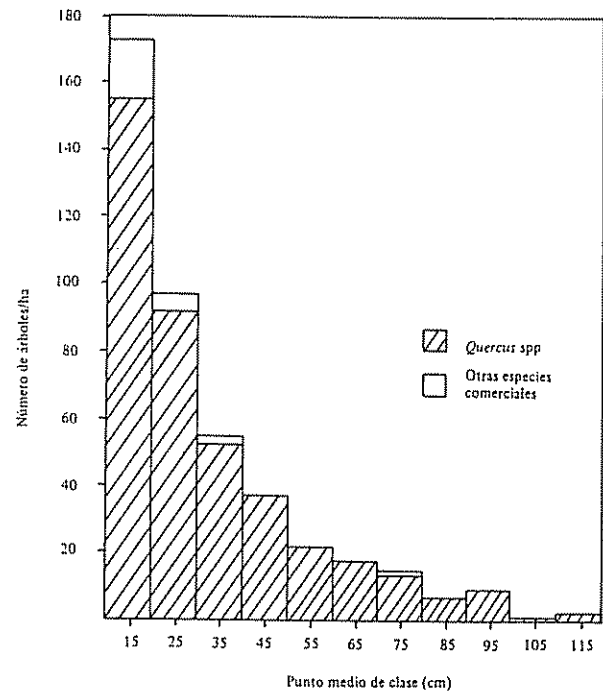


Fig. 3. Distribución diamétrica por hectárea para el género *Quercus* y otras especies comerciales en el bosque de robles de San Gerardo de Dota.

to silvicultural acorde con la capacidad de recuperación del bosque luego de su intervención, así como un sistema de aprovechamiento cuidadosamente diseñado, económico y compatible con las limitaciones ecológicas presentes en los robledales. Además, es ineludible la tarea de dar seguimiento al desarrollo de la masa intervenida en términos de su crecimiento y de

la regeneración que se establezca con el paso del tiempo. Simultáneamente con la realización de estas investigaciones, será necesario hacer otras de carácter ecológico. De esta manera, será posible definir de una vez la orientación del manejo de los robledales de altura de este país centroamericano.

Cuadro 3. Resultados del muestreo de regeneración por parcela y hectárea para dos especies de *Quercus* en San Gerardo de Dota.

Categoría	Area total muestreada (m ²)	Frecuencia/ha		Total
		<i>Q. copeyensis</i>	<i>Q. costaricensis</i>	
10--51 cm d	3200	344	16	360
50--21 cm d	1600	600	19	619
< 20 cm d	800	700	0	700
< 1.30 m altura	400	3800	25	3825
Total		5444	60	5504

* Los datos están referidos a la superficie total muestreada

CONCLUSIONES

1. En el bosque estudiado, las especies pertenecientes al género *Quercus* representan el 79.7% del total de los individuos por hectárea y el 94.7% del área basal total por hectárea.
2. *Q. copeyensis* es la especie de roble dominante y más abundante en el bosque estudiado; representa el 67% del total de los individuos y un 68.8% del área basal por hectárea, mientras que *Q. costaricensis*, la segunda especie representada, aparece con el 23.5% del área basal.
3. Las especies comerciales encontradas en el robledal acumulan el 97% del área basal total por hectárea, un indicador del alto volumen comercial que se puede obtener en este bosque.
4. La regeneración natural es abundante, pudiéndose encontrar hasta 5500 individuos por hectárea de dos especies de *Quercus*, en las categorías de diámetro menores a los 10 cm de d

5. La masa presenta, tanto para las especies de *Quercus* como para todas las especies comerciales, una curva de distribución diamétrica del tipo J invertida, característica de una masa irregular no intervenida.
6. El tratamiento de selección podría ser el más adecuado en relación con las características de forma de masa, mercado para árboles de pequeñas dimensiones y con las limitaciones físicoambientales presentes en los robledales.

RECOMENDACIONES

1. Es necesario profundizar los estudios fisionómico-estructurales en este y otros bosques de robles en Cordillera de Talamanca, para determinar si las variaciones existentes exigen tratamientos diferentes.
2. Se requiere la realización de ensayos sobre tratamientos a cada tipo de bosque, para conocer la respuesta del bosque en términos de una nueva regeneración natural y de su crecimiento.

LITERATURA CITADA

1. BECERRA, J. 1972. Notas sobre el muestreo de diagnóstico y sistemas de regeneración en el bosque húmedo tropical. Bogotá, Colombia, Universidad Distrital, Facultad de Ingeniería Forestal 49 p.
2. BURGER, W. 1977. Fagaceae. In Flora costaricensis. Ed. by W. Burger. Botanical Series of Field Museum of Natural History 40:59-80.
3. CENTRO TECNICO FORESTAL TROPICAL. 1967. Técnicas y método para obtener un máximo rendimiento económico de los bosques tropicales naturales. Roma, Italia, FAO 33 p.
4. DAWKINS, H.C. 1958. The volume increment of natural tropical highforest and the limitations on its improvement. Turrialba, Costa Rica, Inter American Institute of Agricultural Sciences of the O.A.S. 9 p.
5. HAWLEY, R.C.; SMITH, D.M. 1972. Silvicultura práctica. Barcelona, España, Omega 544 p.
6. JIMENEZ MARIN, W.; CHAVERRI POLINI, A. 1982. Consideraciones ecológicas y silviculturales acerca de los robles (*Quercus* spp.) Revista Ciencias Ambientales (C.R.) (En prensa).
7. JIMENEZ MARIN, W. 1983. Propuesta preliminar para el estudio de crecimiento de un bosque de *Quercus* spp. bajo intervención silvícola. Universidad Nacional, Escuela de Ciencias Ambientales 22 p. (Serie Ecología y Manejo de Vegetación de Altura No. 2).
8. JIMENEZ MARIN, W. 1984. Evolución del crecimiento del *Quercus copeyensis* Müller en un bosque de robles no intervenido en San Gerardo de Dota, Costa Rica. Tesis Lic. Heredia, Costa Rica, Universidad Nacional. Escuela de Ciencias Ambientales. 192 p.
9. KLEPAC, D. 1976. Crecimiento e incremento de árboles y masas forestales. Trad. por Dusan Klepac. Chapingo, Universidad Autónoma de Chapingo, Departamento de Enseñanza Investigación y Servicio de Bosques. 365 p.
10. LITTLE JUNIOR, E.L. 1948. Copey oak, *Quercus copeyensis*, in Costa Rica. The Caribbean Forester (P.R.) 9(4):345-353.
11. MASS, P.J. 1977. Los encinos como fuente potencial de maderas para celulosa y papel en México. Ciencias Forestales (Méx.) 2(9):39-58.
12. MONTOYA MAQUIN, J.M. 1966. Notas fitogeográficas sobre el *Quercus oleoides* Cham. y Schlecht. Turrialba (C.R.) 16(1):57-66.
13. MÜLLER, C.H. 1942. The Central American species of *Quercus*. EE.UU., Department of Agriculture 216 p. Miscellaneous Publication No. 477.
14. ROLLET, B. 1969. La regeneración natural en el bosque denso siempre verde de la Llanura de la Guayana Venezolana. Boletín del IFLAIC (Ven.) 35:39-75.
15. SHULZ, J.P. 1967. La regeneración natural de la selva mesofítica tropical de Surinam después de su aprovechamiento. Boletín del IFLAIC (Ven.) 23:3-27.
16. STANDLEY, P.C. 1937-1938. Flora of Costa Rica. (EE.UU.). Botanical Series of Field Museum of Natural History 18:1-1616.
17. SYNNOTI, I.J.; KEMP, P.H. 1976. Elección del mejor sistema silvicultural. Unasyuva (Italia) 28(112-113):74-79.
18. TOSI JUNIOR, J.A. 1969. Mapa ecológico: República de Costa Rica. San José (C.R.), Centro Científico Tropical. Esc. 1: 750000.
19. VEGA, L.C. 1966. Observaciones ecológicas sobre los bosques de roble de la Sierra de Boyacá, Colombia. Turrialba (C.R.) 16(3):286-296.
20. WALTON, A.B. 1954. The regeneration of *Dipterocarpus* forest after high lead logging. Empire Forestry Review (G.B.) 33(1):338-334.

Metodología de Evaluación de Veranillos y de Siembra Temprana como Estrategia para Minimizar sus Efectos¹

G Carmona*, R Radulovich*

ABSTRACT

Severe yield losses are attributed to periodic water shortages during the rainy season along the west coast of Central America, called "veranillos". In this study, veranillos were evaluated using data from two meteorologic stations in Costa Rica and employing three methodologies. This was followed by a simulative analysis of their severity, using the daily water balance model AQUA. The strategies designed to minimize the effects of veranillos, basically avoidance or confrontation of the periods with more severe water deficit, required a method to clearly determine the earliest safe planting date of each year. This method, based on probabilistic and actual rainfall analysis, and on water balance and other considerations, aims at safely maximizing the efficiency in the use of rainfall. The traditional methods used to evaluate veranillos, based only on climatic factors, gave different results, either under- or overestimating those of more advanced methods, which include soil and crop characteristics and daily precipitation values in form of water balance. It is suggested that, for regional characterization of veranillos, a minimum of 15 mm of available soil water should be used. Avoidance and confrontation strategies, particularly the former, showed good potential for use in cropping schemes designed to reduce the effects of veranillos. In using these strategies, it was of great value to plant during the early rains, as opposed to the traditional planting in mid-June.

INTRODUCCION

En el trópico, en donde la temperatura media mensual es generalmente alta, y prácticamente constante, además de mejorar los rendimientos por cultivo, es fundamental aumentar la producción aumentando el número de cultivos sembrados por año (23, 24). El factor climático más limitante para sembrar durante todo el año, dada la variabilidad y la distribución de la precipitación, es el agua, tanto en carestías como en excesos.

La estación de lluvias en el régimen del Pacífico Centroamericano, se caracteriza por presentar un comportamiento bimodal debido a un período de re-

COMPENDIO

A la escasez de agua durante la estación de lluvias, en la costa Occidental de América Central, o sea, a los veranillos, se atribuyen grandes pérdidas en los rendimientos. En este trabajo, los veranillos fueron evaluados para dos estaciones en Costa Rica, empleando tres metodologías procediendo luego a un análisis simulativo de la severidad de los mismos empleando el modelo de balance hídrico diario AQUA. Las estrategias diseñadas para minimizar los efectos de los veranillos, básicamente, de escape o de enfrentamiento a los períodos de mayor déficit hídrico, requirieron diseñar una metodología para determinar sin ambigüedad la fecha de siembra más temprana y segura de cada año. Esta metodología basada en análisis de precipitación probabilístico y actual, y el método de balance hídrico diario y otras consideraciones, tiene el fin de contribuir a maximizar con seguridad la eficiencia en el uso de agua de la estación de lluvias. Los métodos tradicionales para evaluar veranillos, basados sólo en factores climáticos, dieron diferentes resultados, subestimando o sobreestimando aquéllos de la metodología más avanzada, la cual incluye características del suelo y de los cultivos, y precipitación diaria en forma de balance hídrico. Se sugiere que para caracterización regional de veranillos, se utilice un mínimo de 15 mm de agua en el suelo disponible a los cultivos. Las estrategias de escape y de enfrentamiento, sobre todo la primera, indicaron gran potencial para ser empleadas en esquemas de cultivos que buscan disminuir los efectos de los veranillos. De gran valor en estas estrategias fue el sembrar al principio de la estación de lluvias, en contraposición a la tradicional siembra de mediados de junio.

ducción de la precipitación denominado veranillo o "canícula". Los veranillos varían en intensidad y severidad espacial; generalmente, ocurren en el lapso de junio a agosto (20, 21, 22).

A tales períodos de disminución o falta de precipitación se les atribuye severas pérdidas en las cosechas (11, 12, 17, 22). Dado el escaso desarrollo del riego y lo oneroso de su implementación a gran escala, el primer paso para desarrollar una estrategia de disminución de los efectos de los veranillos consiste en la apropiada caracterización de los mismos. Los métodos usualmente empleados hacen caso omiso de la capacidad de almacenamiento de agua de los suelos y de las características de los cultivos, las cuales varían mucho. Estos métodos consideran solamente aspectos climáticos, tales como períodos en los cuales la precipitación es cero (13), o en los que la precipitación es menor a la evapotranspiración potencial (15, 20).

1 Recibido para publicación el 23 de diciembre de 1987. Proyecto financiado por Vicerrectoría de Investigación, Universidad de Costa Rica y por una Beca McNamara del Banco Mundial al segundo autor.

* Profesores, Escuela de Ingeniería Agrícola, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

Las estrategias para disminuir los efectos dañinos de los veranillos en cultivos anuales, como son: siembras escalonadas, uso de más de una variedad y algunos policultivos, pueden ser enfocadas desde dos puntos de vista: a) escape o evitamiento, lo que se logra exponiendo al cultivo por el mínimo periodo de tiempo a esa carencia de precipitación; b) enfrentamiento con cultivos resistentes y/o con cultivos en un estado avanzado de desarrollo, lo cual permite extracción de agua del suelo a profundidades considerables. Esta última estrategia, por supuesto, no se aplica a situaciones de suelos poco profundos o de escasa capacidad de almacenamiento de agua (22). La práctica de almacenar agua de lluvia sobre el suelo en sistemas de arroz anegado para ser consumida durante periodos sin lluvia (7), puede ser considerada como una modalidad de escape.

Ambos tipos de estrategias, así como los esfuerzos para maximizar el largo de la estación de lluvias, se benefician de una siembra temprana que permita el completo o avanzado desarrollo del cultivo antes de que los efectos más severos de los veranillos sean sentidos. Las metodologías en uso para determinar la fecha más temprana del inicio de las lluvias en que se puede sembrar, están poco desarrolladas en la actualidad. Usualmente, estos métodos se fundamentan sólo en una cierta cantidad de precipitación mínima que debe caer antes de sembrar (6, 11), o en simple análisis probabilístico (19). La primera técnica carece de la certeza de que esa mínima cantidad de precipitación será seguida del inicio formal de las lluvias, mientras que la segunda sacrifica aquellos años con inicio temprano de lluvias, por razones de seguridad.

El presente trabajo es parte de un esfuerzo para lograr una optimización hídrica de la agricultura de secano y enfatiza tres aspectos: a) Desarrollo de una metodología de evaluación de veranillos basada en un método de balance hídrico diario (17); b) comparación de esta metodología con otras corrientemente en uso; c) desarrollo de una metodología para determinar la fecha de siembra más temprana al inicio de las lluvias, considerando tantos aspectos de precipitación actual como probabilísticos, así como aspectos de balance hídrico; d) análisis simulativo de los efectos de los veranillos en diversos tipos de cultivos, empleando metodología de balance hídrico y la fecha de siembra más temprana mencionada en el punto c.

METODOLOGIA

Se utilizaron datos obtenidos en dos estaciones meteorológicas del régimen de precipitación del Pacífico de Costa Rica. La estación de Alajuela (Central) representa la Región Central del país y la estación de Cañas (Ingenio) representa la Región del Pacífico Norte; ambas estaciones representan, en gran medida, varios millones de hectáreas de la costa Occidental de América Central (10). Algunas caracterís-

ticas de las dos estaciones se presentan en el Cuadro 1 y las distribuciones de la precipitación (P) mensual media y efectiva (75% probabilidad) se presentan en la Fig. 1.

Evaluación de los veranillos

Se realizó una comparación entre métodos para evaluar veranillos, utilizando diez años de P diaria de Alajuela y Cañas. Las carestías de agua del periodo junio a agosto, fueron evaluadas a través de tres metodologías:

- Un método que considera como carestía de agua un periodo de cinco o más días sin lluvia ($P = 0$) (13).
- Un método que divide los meses en péntadas, con aquellas péntadas en las cuales $P < ETP$ (evapotranspiración potencial) representando carestía de agua (15, 20); y.
- Un método de balance hídrico diario, derivado del modelo AQUA (17), el cual considera carestías de agua en la forma de días con déficit hídrico únicamente después de que el reservorio de agua disponible en el suelo ha sido agotado por la evapotranspiración.

El modelo AQUA utiliza los siguientes parámetros fundamentados en los criterios que se exponen a continuación:

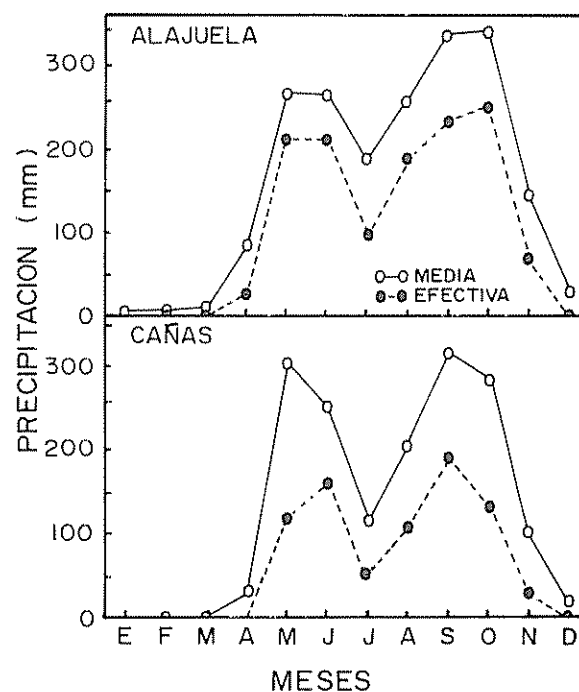


Fig. 1. Variación mensual de la precipitación media y efectiva para las estaciones del estudio (1975-1984). La precipitación efectiva representa el 75% de probabilidad de que ésta sea igualada o superada (por ej, ver Hargreaves, 1975).

Cuadro 1. Características de las estaciones meteorológicas empleadas*.

Estación	Región	Lat.	Long.	Altitud (msnm)	Precipitación Anual (mm)	Temperatura Media Anual (C)
Alajuela (Central)	Central (Pacífico)	10 01	84 16	840	2 370	22.2
Cañas (Ingenio)	Pacífico Norte	10 25	85 29	40	1 860	27.8

* Datos del Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica (1970-1984) y de Hargreaves (8)

- La cantidad de agua disponible (AD) para los cultivos (tradicionalmente, el contenido volumétrico entre capacidad de campo y marchitez permanente) fue fijada en 100 mm m⁻¹. Este valor es fácilmente encontrable o superable en las zonas del estudio. El valor de AD es modificado por un coeficiente de agotamiento (CA), el cual expresa el porcentaje de AD que el cultivo puede extraer previo a sufrir déficit hídrico (4). Se utilizó en la evaluación de veranillos un CA = 0.5 (50%), el cual es conservador y representa un cultivo recientemente establecido. Otro componente importante que determina el agua del suelo es expresado por la profundidad de raíces (PR) del cultivo. Para la evaluación comparativa de veranillos se utilizó un valor fijo de PR de 30 cm. Se considera que esta PR es la mínima que debe usarse para caracterización regional y representa la PR de un cultivo recientemente establecido. Para otros análisis, el valor de PR puede variar. Así, AQUA redefine agua disponible al cultivo, ADC = AD * CA * PR. Con base en los valores recién mostrados, se tiene un valor de ADC = 15 mm, como reserva máxima en el suelo asequible al cultivo para la evaluación de veranillos. El ADC puede visualizarse como el valor máximo de un tanque de almacenamiento de agua del cual el cultivo toma agua para consumirla en evapotranspiración y se "rellena" con precipitación.
- Los valores de ETP usados en este trabajo son promedios de aquellos calculados por el método de Penman modificado para estas regiones por Ramírez (20). Estos valores son de 3 mm d⁻¹ para Alajuela y 4 mm d⁻¹ para Cañas. En este esfuerzo de caracterización regional de los veranillos, no se consideró necesario el modificar la ETP por un coeficiente de cultivo (kc). Por eso, en este caso, ETP = ETC (evapotranspiración del cultivo). Esta es una medida de seguridad en la caracterización regional que acrecienta el consumo de agua, ya que en estadíos tempranos de desarrollo de un cultivo, ETC < ETP (4).
- La metodología de cálculo seguida por AQUA representa una ecuación de continuidad, utilizando

precipitación diaria como entrada, ETP o ETC diaria obtenida a partir de valores mensuales como salida, y ADC del suelo visto como tanque de almacenamiento. Un día con déficit es aquél en que ADC ≤ 0, lo cual se alcanza cuando ADC proveniente del día anterior y la precipitación de ese día no satisfacen la evapotranspiración. Más detalles sobre la mecánica de AQUA fueron descritos por Radulovich (17).

Fecha de siembra más temprana

En condiciones óptimas, la siembra al inicio de la estación de lluvias debe contar con suficiente agua para germinación y establecimiento del cultivo y ser seguida de suficiente P para el subsecuente crecimiento del mismo. Para esto, una mínima P debe caer antes de sembrar y debe existir una alta probabilidad de que esa mínima P será seguida del inicio formal de las lluvias, en un período corto. Otras consideraciones de importancia se refieren a la especie a sembrar y a las prácticas culturales. Con estos puntos en mente, se incorporaron, en orden de precedencia, los siguientes criterios en la simulación para determinar la fecha de siembra más temprana que se puede considerar como segura:

- a) Una mínima cantidad de P (30 ± 3 mm) debe caer en la década inmediatamente previa a sembrar. Esta cantidad es la recomendada por FAO (6);
- b) Se consideró necesario minimizar los déficits hídricos durante el establecimiento temprano. En los 15 d siguientes a la emergencia, los cultivos susceptibles al déficit sólo pueden sufrir un día con déficit y los más tolerantes, no más de dos días con déficit. También se consideró que si no hay P adicional desde la siembra a la emergencia (5 d), los cultivos susceptibles (de siembra poco profunda) cuentan con 5 mm de agua en el suelo al emerger mientras que cultivos más tolerantes (de siembra más profunda) cuentan con 8 mm como sobrantes de P pre-siembra. Estos criterios fueron analizados por el modelo AQUA, utilizando valores mostrados en el Cuadro 2;

Cuadro 2. Valores del cultivo y suelo, usados en el modelo AQUA para dos tipos de cultivos, susceptible y resistente al déficit hídrico. Agua disponible en el suelo AD = 100 mm m⁻¹ *.

Días Pos. Emerg.	kc	CA (%)		PR(m)		ADC(mm)	
		Suscep.	Resist.	Suscep.	Resist.	Suscep.	Resist.
1-15	0.50	50	60	0.20	0.25	10	15
16-30	0.50	50	60	0.40	0.50	20	30
31-60	0.70	60	65	0.60	0.80	40	55
> 60	1.00	60	65	0.80	1.00	50	65

* Datos adaptados (3, 4, 14)

- c) Durante o inmediatamente después del periodo de 15 d de establecimiento, la estación de lluvias debe comenzar formalmente. El inicio formal de la estación de lluvias en estas regiones, es caracterizado por P frecuente y abundante hasta la primera manifestación de veranillo. La entrada de la estación de lluvias constituye generalmente un periodo sin déficit, en contraposición a días con déficit que ocurren durante el periodo prehúmedo previo a la entrada formal de las lluvias; y,
- d) Por lo menos dos días sin lluvia, o tres días con $P < 5 \text{ mm d}^{-1}$, deben transcurrir para iniciar las operaciones de siembra.

Utilizando estos criterios y los valores mostrados en el Cuadro 2, se corrió AQUA con quince años de valores diarios de P para cada una de las estaciones. Los valores mostrados en el Cuadro 2 han sido utilizados con éxito para explicar rendimientos de arroz, frijol y maíz (17). Se comenzó el análisis con las primeras lluvias del año, buscando establecer las siguientes fechas:

- 1) Fecha más temprana de siembra para cada año. Estos valores, para el conjunto de años, dan un rango que fluctúa entre el valor del año en que se pudo sembrar más temprano de todos y el que se tuvo que sembrar más tarde de todos;
- 2) La fecha más tardía de entrada formal de las lluvias de todos los años considerados.

Evaluación dinámica de los efectos de los veranillos

Se seleccionaron años con veranillos severos (1977 y 1983 para Alajuela; 1979, 1981 y 1982 para Cañas) y se comparó el grado de déficit que enfrentaría un cultivo sembrado en la fecha de siembra más temprana con el déficit encontrado por un cultivo sembrado a mediados de junio, como es lo tradicional. Este último caso, el cultivo reciente, contó constan-

temente con las características descritas arriba para la metodología de evaluación de veranillos (esto es, ADC = 15 mm y ETC = ETP). Para el cultivo sembrado en la fecha de siembra más temprana se utilizaron los valores mostrados en el Cuadro 2 y se corrió el modelo para dos cultivos hipotéticos con ciclos de vida de 80 y 100 d. Se empleó además la modalidad de cultivo resistente o susceptible para cada uno de los ciclos de vida (Cuadro 2).

RESULTADOS Y DISCUSION

Evaluación de veranillos

La severidad de los veranillos, representados en la Fig. 1 como una disminución en la P mensual de junio a agosto, fue evaluada por dos métodos convencionales contra un método de balance hídrico diario; los resultados se muestran en la Fig. 2. Según la posición de los puntos en relación a la línea (Fig. 2a), se puede ver que el método de pentadas, en las que $P < ETP$ sobreestima el número de días con déficit en todos los valores menos uno, cuando se compara al déficit calculado diariamente por AQUA para un cultivo recientemente establecido. Esta sobreestimación va de 1.25 a 4 veces el número de días con déficit calculados por AQUA asumiendo que el cultivo cuenta con 15 mm de ADC y se da precisamente porque la metodología de considerar sólo $P < ETP$ ignora esa capacidad de almacenamiento de agua del suelo.

En la Fig. 2b se puede ver, por la posición de los puntos respecto a la línea, que el método de contar número de días sin lluvia cuando se presentan consecutivamente en grupos de cinco o más, subestima en el rango de valores bajos. El método de contar días sin lluvia subestima la severidad de los veranillos, en el rango de valores bajos, porque no toma en cuenta aquellos periodos en que la $P > 0$ pero $< ETP$, en los cuales puede presentarse déficit.

Según se puede apreciar en la Fig. 1 y se corrobora en la Fig. 2, los veranillos son bastante más severos en

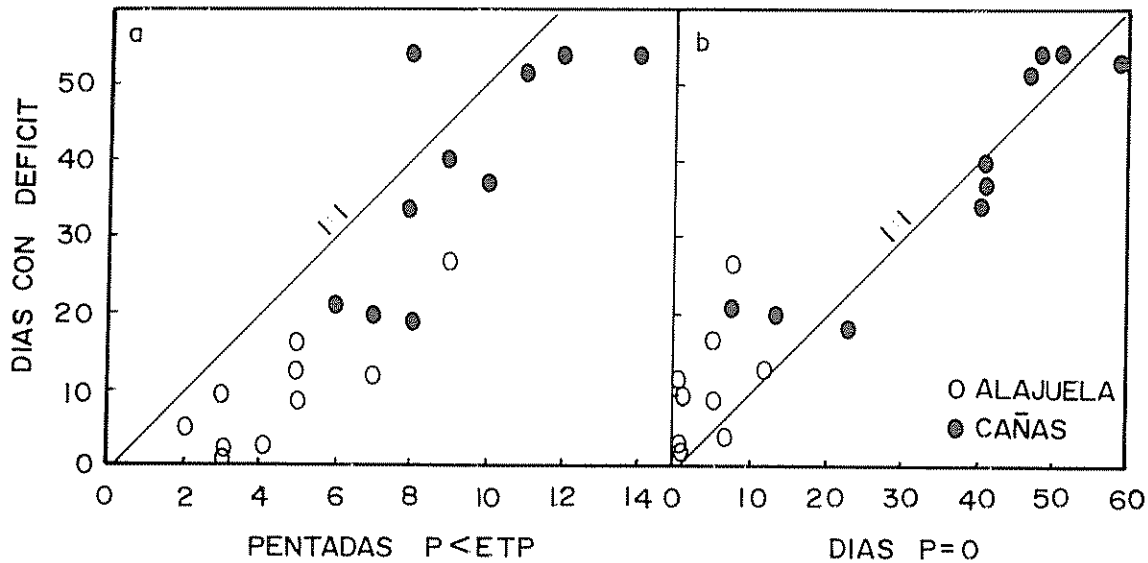


Fig. 2. Evaluación de veranillos mediante diferentes métodos en las zonas de Alajuela y Cañas

Cañas (y en general en la zona del Pacífico Norte de Costa Rica) que en Alajuela. El número de días con déficit calculados diariamente para un cultivo recién establecido, va de 20 a más de 50 para Cañas, mientras que sólo un valor fue sobre 20 d para Alajuela, con el 60% de los valores menores que 10 d

Fecha de siembra más temprana

En el Cuadro 3 se muestran los resultados de la simulación para determinar la fecha de siembra más temprana. De acuerdo con los criterios señalados anteriormente, las fechas más tempranas en que hubiera sido posible sembrar fueron el 25 de abril para Alajuela y 6 de mayo para Cañas. Las fechas más tardías fueron: mayo 12 para Alajuela y mayo 23 para Cañas (Cuadro 3). Calculado como número de días a partir del 1º de abril, el promedio de la fecha de siembra más temprana para Alajuela fue abril 30 (con 9 de 15 años entre abril 25-30) y mayo 15 para Cañas (con 9 de 15 años entre mayo 6-15). Estos valores promedios son 10 d más temprano para Alajuela y

similares para Cañas que aquéllos determinados por Ramírez (19) mediante un análisis de probabilidad de precipitación. Ambos métodos proporcionan un rango de fechas de siembra; sin embargo, el método de balance hídrico aquí propuesto es prácticamente determinístico referente a los límites de tal rango si se evalúa un suficiente número de años. Este método requiere de determinación de la fecha cada año, al aproximarse el rango, permitiendo así sembrar apenas sea seguro hacerlo, lo cual puede ser antes, durante o después que el promedio.

Utilizar sólo 40-50 mm de P acumulada, a partir del 1º de abril como indicador de fecha de siembra (11), rindió fechas de siembra más tempranas para las dos estaciones. Sin embargo, según se determinó por AQUA, en aproximadamente 25% de los casos el cultivo hubiese sufrido sobre 5 d (usualmente consecutivos) con déficit, a desarrollarse durante los primeros 15 d post emergencia. Esto puede considerarse como causa de pobre establecimiento lo cual enfatiza la necesidad de ser más precisos y seguros en

Cuadro 3. Fechas claves en la determinación de la fecha de siembra más temprana.

Estación	Fecha de siembra más temprana	Fecha de siembra más tardía	Fecha más tardía de entrada formal de las lluvias	Fecha promedio de siembra más temprana	
				Días desde 1º abril (CV %)	Fecha
Alajuela	Abril 25	Mayo 12	Mayo 05	30.1 (13.3)	Abril 30
Cañas	Mayo 06	Mayo 23	Mayo 31	45.2 (10.9)	Mayo 15

determinar fecha de siembra, aún a costo de sacrificar algunas lluvias demasiado tempranas. La fecha más tardía de entrada formal de las lluvias para el periodo de 15 años fue mayo 5 en Alajuela y mayo 31 en Cañas (Cuadro 3)

De acuerdo con este análisis, en cualquier año en que 20-30 mm de P cayeron inmediatamente antes o después de abril 25 en Alajuela y mayo 6 en Cañas, no se produjo déficit, al menos por los 15 d post emergencia en Alajuela y sólo un día con déficit para el cultivo susceptible en 20% de los años evaluados para Cañas, lo cual es permisible según el modelo. Ninguna fecha antes de abril 25 en Alajuela y mayo 6 en Cañas, cumplió con todos los criterios para asegurar el establecimiento adecuado del cultivo. En la medida que la fecha más tardía de entrada formal de las lluvias se aproxima, los requerimientos mínimos para sembrar pueden ser flexibilizados, considerando la inminente entrada de lluvias.

Estos resultados, incluyendo la seguridad de que la entrada formal de las lluvias ocurre a más tardar a principios de mayo en Alajuela y a fines de mayo en Cañas (Cuadro 3), y el hecho de que todas las fechas determinadas caen dentro de un periodo corto que es de 17 d entre la fecha más temprana y la más tardía, contribuyen a la efectividad esperada al usar este método u otros similares por desarrollar.

Plantar en la fecha más temprana, según el método propuesto en este trabajo, lo que se determina cada año dentro del rango esperado, garantiza un gran margen de certeza de que se logrará un exitoso establecimiento y crecimiento del cultivo sin déficit hídrico, contribuyendo, al mismo tiempo, a alargar en lo posible la estación de secano (o temporal)

Otro punto importante, con relación a fecha temprana de siembra, se refiere a P excesiva que ocurre algunos años durante el inicio de la época de lluvias. Si la siembra no se realiza lo más temprano posible en esos años, días venideros con alta P no sólo demorarán las operaciones de siembra sino también pueden significativamente inhibir la germinación y el establecimiento temprano de cultivos recién sembrados. En zonas de veranillo severo, puede ser importante evitar la coincidencia de ciertos estadios de desarrollo susceptibles (como floración) con los periodos de mayor déficit hídrico.

Evaluación dinámica de los efectos de los veranillos

Esta evaluación se efectuó simulando el crecimiento de un cultivo mediante AQUA a partir de la fecha más temprana de siembra del año seleccionado, utilizando los valores del Cuadro 2. Según se muestra en las Figs 3 y 4, la severidad de los veranillos sobre cul-

tivos establecidos son radicalmente menores en número de días con déficit que sobre un cultivo recientemente establecido (con sólo 15 mm de ADC). Asimismo, los valores fueron mucho menores que los de péntadas con $P < ETP$, empleados como comparación.

También se observa en las Figs. 3 y 4 que el cultivo de ciclo corto (80 d) prácticamente no sufrió déficit considerable. Esto, a pesar de que los años evaluados son aquéllos con veranillos severos. Resultaría factible en estas regiones y en otras similares sembrar un cultivo de ciclo corto, como frijol o soya, y escapar los efectos de los veranillos cosechando antes de sentirlos. Para lograr esto, resulta fundamental sembrar en la fecha más temprana en que sea seguro hacerlo, según se discutiera en párrafo anterior.

La estrategia de enfrentamiento de los veranillos, ejemplarizado por los cultivos de ciclo de 100 d (Figs. 3 y 4), rindió, para los 15 años evaluados, ciertos grados considerables de déficit para 1977 en Alajuela y 1982 en Cañas. Sin embargo, los días con déficit, no superaron el 20% de los días de vida del cultivo y se presentaron principalmente al fin del ciclo, lo cual minimiza sus efectos (4). Esta estrategia de enfrentamiento de veranillos se fundamenta, además de la siembra temprana, en la capacidad de almacenamiento de agua de los suelos, la cual debe ser substan-

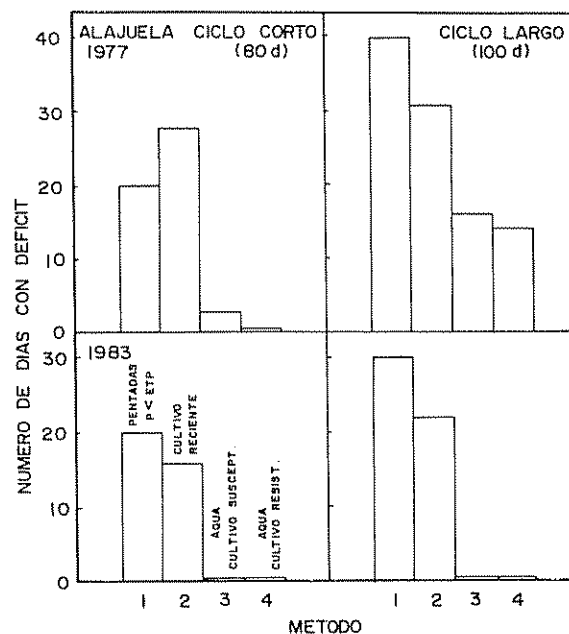


Fig. 3. Evaluación de severidad de veranillos para años selectos de Alajuela. Los métodos mostrados en esta Figura y la Figura 4 son: 1) No. de días de péntadas en los cuales $P < ETP$; 2) No. de días con déficit con ADC máximo de 15 mm; 3 y 4) No. de días con déficit corriendo AQUA desde la fecha de siembra más temprana.

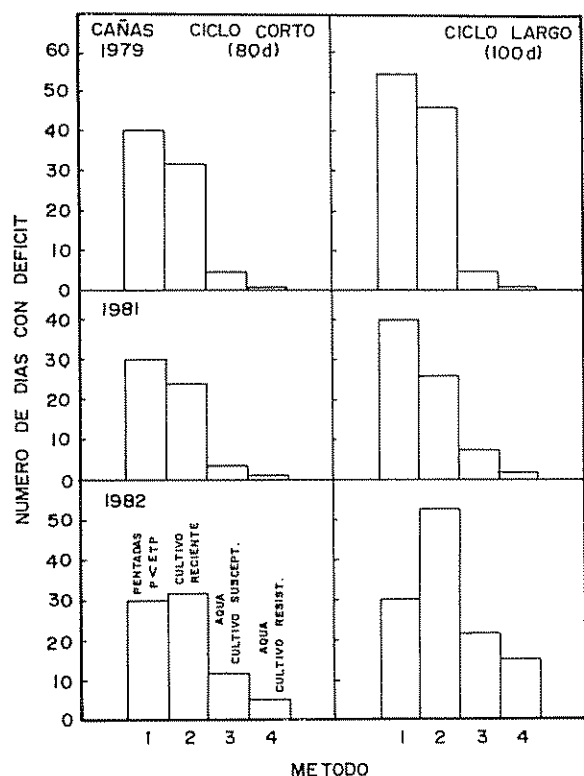


Fig. 4. Evaluación de severidad de veranillos para años selectos de Cañas

cial ($AD \geq 80 \text{ mm m}^{-1}$). Además, dependiendo de la zona y de las condiciones, se deberá escoger cuál estrategia, si escape o enfrentamiento, es la más adecuada.

Resulta evidente, por la serie de análisis presentados, que es probable reducir los efectos dañinos de los veranillos sobre los rendimientos de los cultivos. Sin embargo, la práctica tradicional en Costa Rica es sembrar a mediados de junio, lo cual enfrenta un cultivo incipiente, de poca profundidad radicular, a la severidad del veranillo. Esto puede fundamentarse en evitar que la floración coincida con los veranillos. Por otra parte, es interesante considerar la opción de producir dos cultivos de secano por año, sembrando el primero en la fecha más temprana de siembra y el segundo, después del veranillo. Sobre este punto,

LITERATURA CITADA

1. COX, W.J.; JOLLIFF, G.D. 1987. Crop-water relations of sunflower and soybeans under irrigated and dry-land conditions. *Crop Science* 27:553-557
2. CROP-WATER RELATIONS. 1983. Ed. by I.D. Teare, M.M. Peet. New York, John Wiley. 547 p.
3. DOORENBOS, J.; KASSAM, A.H. 1979. Yield response to water. Rome, FAO. Irrigation and Drainage Paper no. 33. 193 p.

existe un gran potencial que desarrollar a través de la investigación, en la búsqueda de esquemas de cultivos que satisfagan las necesidades agrológicas imperantes.

Por ejemplo, existe amplia evidencia de que los cultivos de algodón, girasol, maíz y sorgo pueden ser producidos con un 65-75% de los rendimientos con sólo el agua almacenada en el suelo al momento de la siembra (1, 5, 9, 16). La validación de campo de estos esquemas de cultivo y otros, se encuentra actualmente en progreso y sus aspectos teóricos son discutidos en otra parte (18).

CONCLUSIONES

Según el análisis simulativo, efectuado principalmente como demostración de uso del método y considerando la capacidad de almacenamiento de agua del suelo y la adaptabilidad de los cultivos, los veranillos, en las zonas estudiadas, tienden a no ser severos. Es posible concluir que:

- Las grandes pérdidas que se atribuyen a los veranillos sean principalmente debidas a que la siembra se hace con poca antelación; por ello, los cultivos tradicionalmente enfrentan la escasez de agua en estadios poco desarrollados y susceptibles al déficit hídrico.
- La metodología de fecha de siembra, una vez delimitados los criterios que se seleccionen, ofrece una alternativa aplicable a la solución de un problema, hasta ahora tratado a la ligera.
- Las estrategias evaluadas para disminuir los efectos de los veranillos, escape y enfrentamiento, mostraron gran potencial de aplicación y ahora procede a hacer su evaluación a nivel de campo.
- El trabajo presentado se apega a niveles intermedios de modelación agrometeorológica, de fácil y necesaria implementación en áreas en donde la producción depende de la precipitación (cultivo de temporal).

4. DOORENBOS, J.; PRUIT, W.O. 1984. Crop water requirements. Rome, FAO. Irrigation and Drainage Paper no. 24. 144 p.
5. FACI, J.M.; FERERES, E. 1980. Responses of grain sorghum to variable water supply under two irrigation frequencies. *Irrigation Science* 1:149-159.
6. FRERE, M.; POPOV, G.F. 1979. Agrometeorological Crop Monitoring and Forecasting. Rome, FAO. Plant Production and Protection Paper no. 17. 64 p.

7. FRERE, M.; POPOV, G.F. 1986. Pronóstico agrometeorológico del rendimiento de los cultivos. Roma. Estudio FAO Producción y Protección Vegetal no 73 194 p.
8. HARGREAVES, G.H. 1975. Climate and moisture availability for Costa Rica. Logan, Utah State University Working Paper 75-E161. 23 p.
9. HSIAO, T.C.; FERERES, E.; ACEVEDO, E.; HENDERSON, D.W. 1976. Water stress and dynamics of growth and yield of crop plants. In Water and Plant Life. Ed. by O.L. Lange *et al* New York Springer Verlag p. 281-305.
10. INSTITUTO PANAMERICANO DE GEOGRAFIA E HISTORIA. 1976. Atlas Climatológico e Hidrológico del Istmo Centroamericano Guatemala Publicación no. 367. 180 p.
11. LOMAS, J.; HERRERA, H. 1984. Weather and maize yield relationships in the tropical region of Guanacaste, Costa Rica. *Agricultural and Forest Meteorology* 31:33-45.
12. LOMAS, J.; HERRERA, H. 1985. Weather and yield relationships in tropical Costa Rica. *Agricultural and Forest Meteorology* 35:133-151.
13. LUGO-LOPEZ, M.A.; ANTONI, M. 1981. A practical and simple graphic model to appraise the occurrence of dry spells in the humid tropics. *Journal of Agriculture of University of Puerto Rico* 65:264-268.
14. MILLAR, A.A. 1985. Relaciones hídricas del sistema suelo-planta-atmósfera: enfoque agronómico. IICA, Santo Domingo, R.D. (mimeógrafo)
15. PAES DE CAMARGO, M.B.; BROMINI, O.; ANGELOCCI, L.R.; ORTOLONI, A.A. 1984. Melhores épocas de plantio para arroz de sequeiro, CV IAC-1246, em função de índices biometeorológicos. *Pesquisas Agropecuárias Brasileiras* 19:1227-1233.
16. RADULOVICH, R. 1984. Reproductive behavior and water relations of cotton. Ph.D. Dissertation. Davis University of California. 138 p.
17. RADULOVICH, R. 1987. AQUA, a model to evaluate water deficits and excesses in tropical cropping: I. Basic assumptions and yield. *Agricultural and Forest Meteorology* 40:305-321.
18. RADULOVICH, R.; CARMONA, G. 1988. AQUA, a model to evaluate water deficits and excesses in tropical cropping: II. Optimization of rainfed cropping. (Manuscript).
19. RAMIREZ, P. 1982. La estación lluviosa en Costa Rica y los veranillos. In *Agroambiente* (1982, Turrialba, C.R.) Turrialba, C.R., CATIE (mimeógrafo).
20. RAMIREZ, P. 1983. Estudio meteorológico de los veranillos de Costa Rica. San José, C.R., Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica. Nota de Investigación no 5. 2/ p.
21. ROJAS, O. 1985. Estudio agroclimático de Costa Rica. San José, C.R., IICA, C.R. Publicación Miscelánea no. 617. 177 p.
22. SAMANI, Z.; HARGREAVES, G. 1987. Effect of planting date on rainfed agriculture in El Salvador. Utah State University. International Irrigation Center. (manuscript).
23. SANCHEZ, P.A. 1976. Properties and management of soils in the tropics. New York. John Wiley. 618 p.
24. SORIA, J. 1976. Los sistemas de agricultura en el Istmo Centroamericano. *Revista de Biología Tropical* 24(1):57-68.

Mineralización del Nitrógeno en Suelos de Algunas Formaciones Vegetales del Noroeste de Venezuela¹

I. Clausnitzer*

ABSTRACT

The effects of amounts of precipitation and vegetation on soil nitrogen mineralization were studied using three plots, two of them with two subplots. The nitrogen mineralization capacity was measured with the six-week field incubation technique during two years from June 1979 to June 1981. The two factors analyzed influence the amount of N mineralized. The annual patterns of nitrogen mineralization indicate that the conversion of organic N to ammonium or nitrate ions is activated after the beginning of the rainy season. During the dry season, the nitrogen mineralization decreases, the fractions of nitrate or organic nitrogen increase, and were mineralized in the next rainy season by the microorganism. Soils covered with forest had a more intensive net nitrogen mineralization compared with the soils covered with grass, due to more humus in the first. The nitrogen mineralization increased as expected with increasing precipitation in all grass-covered soils analyzed, but not in all soils with forest cover. This last result is probably due to the water content of the soils, which were similar during the period analyzed.

INTRODUCCION

La mineralización del nitrógeno ocurre en la hojarasca y en la parte superior del suelo mineral; este proceso consiste en la transformación de compuestos nitrogenados orgánicos a inorgánicos.

Los factores que influyen sobre la mineralización del nitrógeno son, principalmente: humedad, temperatura y vegetación. La acumulación del nitrógeno sigue el curso de la humedad, en muchos suelos de regiones templadas, es decir, aumenta con el incremento del contenido de agua del suelo y alcanza su valor

¹ Recibido para publicación el 5 de agosto de 1987. Este trabajo fue subvencionado por el CONDES y la Facultad de Humanidades y Educación de la Universidad del Zulia. Además, contó con la colaboración de las siguientes instituciones: Facultad de Agronomía de LUZ (Laboratorio de Edafología y Hacienda La Esperanza), Fundación Jardín Botánico de Maracaibo, CIARZU (Estación Experimental El Guayabo) e Instituto de Geobotánica de Universidad de Goettingen, Alemania. A las instituciones mencionadas, así como a todas las personas que de una u otra manera han permitido la culminación del presente trabajo, el autor expresa su sincero agradecimiento.

* Departamento de Biología Universidad del Zulia, Apartado 913, Maracaibo 4001 A Venezuela.

COMPENDIO

El presente estudio se refiere a la influencia de la precipitación sobre la mineralización del nitrógeno del suelo en condiciones ambientales. Se seleccionaron tres formaciones vegetales, de diferente régimen pluviométrico, ubicadas en las cercanías de Maracaibo, Machiques y El Guayabo; en las dos primeras, existen tanto áreas con vegetación arbórea como herbácea y en El Guayabo solamente está presente vegetación arbórea. La metodología usada fue la incubación en el campo, en lapsos de seis semanas, durante dos años. El contenido de nitrógeno se evaluó por microdestilación. Los resultados obtenidos evidencian que la mineralización del nitrógeno se activa a comienzos de la época de lluvias y disminuye apreciablemente durante la época de sequía; en este período, se acumulan nitratos y nitrógeno orgánico que son transformados por los microorganismos en la próxima época de lluvias. En los suelos de bosques ubicados en la cercanía de Maracaibo y de Machiques, la mineralización del nitrógeno es más intensa que en aquellos cubiertos por vegetación herbácea debido, probablemente, a un mayor contenido de humus. Por otra parte, la mineralización del nitrógeno aumentó con el incremento del índice pluviométrico, en el caso de las áreas cubiertas con vegetación herbácea pero no en las áreas boscosas. Los resultados anteriores se discuten e interpretan con base en el contenido de agua del suelo.

óptimo cerca a la Capacidad de Campo (19). La desecación del suelo puede causar la muerte de las bacterias nitrificantes (24). La influencia de la temperatura y de la vegetación sobre la mineralización del nitrógeno ha sido estudiada, en las regiones templadas, por varios autores (5, 10, 15, 17, 26); sin embargo, la literatura al respecto en el trópico es escasa (1, 4, 6, 20, 21, 22).

La existencia de áreas de variados índices pluviométricos, al noroeste de Venezuela, permite investigar la mineralización del nitrógeno en función del contenido de agua del suelo y de la composición vegetal específica. Si se considera que el contenido de agua del suelo es función de las precipitaciones, se espera que el aumento de este parámetro determine un incremento de la mineralización del nitrógeno. Evaluar lo anterior constituyó el objetivo de este trabajo.

MATERIALES Y METODOS

Determinación de la mineralización

La mineralización neta del nitrógeno se midió por

el método de incubación en el campo (23), en lapsos de seis semanas, desde junio 1979 hasta junio 1981. En cada área de muestreo, se distinguieron tres capas de suelo mineral (0-5 cm, 5-10 cm y 15-20 cm). Se prepararon muestras representativas de cada capa tomando muestras individuales (diez), las cuales se mezclaron, tamizaron con malla de 4 mm y se repartieron en bolsas impermeables de polietileno (seis); tres de las bolsas se enterraron en el lugar del muestreo a la misma profundidad de la toma de muestra y a las muestras restantes (tres) se les determinó el contenido de nitrógeno mineral actual (N min act.) lo más pronto posible, mediante microdestilación (11).

La colocación de las muestras en bolsas es indispensable, para impedir que el nitrógeno liberado por las bacterias sea asimilado por las plantas superiores o lixiviado por el agua de percolación. Se incubaron a la temperatura ambiental y a la profundidad de la toma de muestras.

Después de seis semanas, se determinó el contenido de nitrógeno presente en las muestras enterradas (N min inc.). La mineralización neta se calculó por diferencia de los contenidos de nitrógeno mineral actual (incubado menos actual).

Zonas en estudio

Se seleccionaron cinco áreas de muestreo sobre terrenos planos, ubicados al noroeste de Venezuela, entre 8°-11° Norte y 71°-73° Oeste, las cuales se encuentran en las cercanías de Maracaibo, Machiques y El Guayabo (Fig. 1).

Las parcelas I₁ y I₂ se ubican en las áreas naturales del Jardín Botánico de Maracaibo; las parcelas II₁ y II₂ se encuentran al noroeste de Machiques, en la granja La Esperanza, perteneciente a la Facultad de Agronomía, L.U.Z.; donde existen áreas con vegetación natural, aunque se introduce ganado ocasionalmente a tales áreas; la parcela III₂ se encuentra en las áreas naturales de la Estación Experimental de El Guayabo (CIARZU).

La precipitación promedio anual en las áreas de muestreo (I₁ y I₂; II₁ y II₂; III₂) es de 500 mm, 1500 mm y 1900 mm, respectivamente.

RESULTADOS

Los resultados obtenidos se muestran en los Cuadros 1 a 3 y en las Fig. 2 a 4. Los Cuadros 1 y 2 se refieren a las características relevantes de las zonas en estudio; el Cuadro 3, al contenido de agua del suelo y el Cuadro 4 muestra la mineralización del nitrógeno

en relación con la precipitación. La Fig. 2 presenta los climadiagramas de las zonas en estudio. La Fig. 3 señala la intensidad de la mineralización del nitrógeno en función de la precipitación de las diferentes zonas y la Fig. 4 la variación a lo largo del período de muestreo, de acuerdo a los tipos de vegetación.

DISCUSION

Características de las parcelas en estudio

El Cuadro 1 demuestra que las diferentes áreas en estudio (I₁ y I₂; II₁ y II₂; III₂) poseen una composición florística característica. Por otra parte, se observan en dichas zonas tres tipos diferentes de suelo (Aridisol, Entisol Inceptisol, respectivamente). Las especies características y los tipos de suelo son una consecuencia de la magnitud de la precipitación. Es importante destacar que el horizonte A de las áreas con vegetación arbórea presenta siempre un contenido de humus mayor que el correspondiente al área de vegetación herbácea, independientemente del espesor (Fig. 1).

Los climadiagramas de las áreas de muestreo se elaboraron usando los datos obtenidos por las estaciones meteorológicas Maracaibo (F.A.V.), Machiques

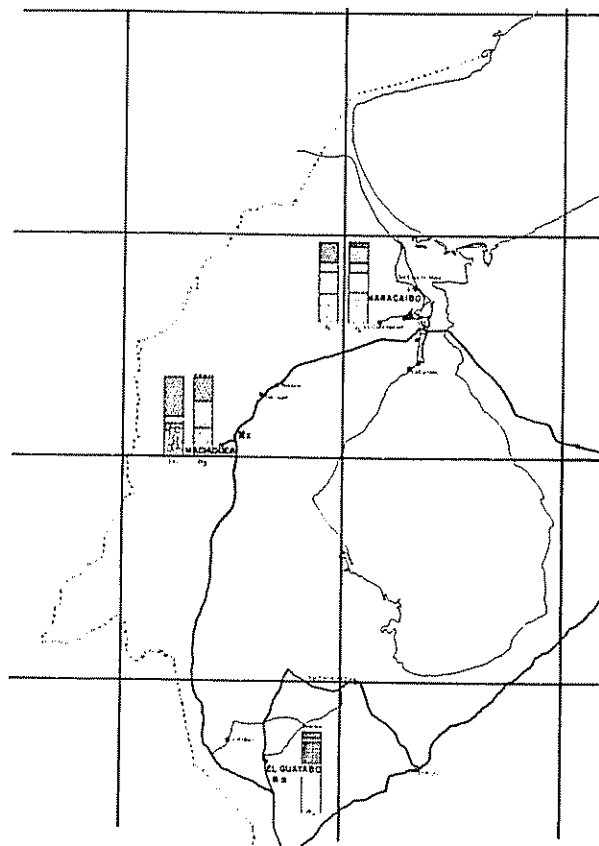


Fig. 1. Ubicación de las áreas de muestreo con sus respectivos perfiles del suelo

Cuadro 1. Características relevantes de las zonas en estudio.

Sitio y Precipitación	Vegetación	
	Arbórea	Herbácea
Maracaibo 500 mm	<i>Tabebuia billbergii</i> (Bur. & Schum) Standl <i>Caesalpinia coriaria</i> (Jacq) Willd <i>Peireskia guamacho</i> Weber <i>Pithecolobium unguis-cati</i> (L.) Benth. <i>Capparis odoratissima</i> Jacq. <i>Cercidium praecox</i> Harms. <i>Prosopis juliflora</i> D.C. I ₂ Tipo de Suelo*: Aridisol (<i>Haplargid</i>)	<i>Aristida venezuelae</i> L. <i>Panicum fasciculatum</i> S.W. <i>Cenchrus pilosus</i> H.B.K. <i>Eragrostis ciliaris</i> L. <i>Cyperus amabilis</i> Vahl I ₁ <i>Stylosanthes humilis</i> <i>Froelichia interrupta</i> (L.) Moq. <i>Oxyptalum cordifolium</i> (Vent) Schlechter Otras (6)
Machiques 1500 mm	<i>Bowdichia virgiloides</i> H.B.K. <i>Xilopia aromatica</i> (Lam.) Mart. <i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Rich <i>Curatella americana</i> L. <i>Godmania macrocarpa</i> Hemsley <i>Genipa americana</i> L. <i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) Rich. Otras (7) II ₂ Tipo de Suelo: Entisol (<i>Tropopsamment</i>)	<i>Aristida pittieri</i> Henr <i>Trachypogon plumosus</i> Nees. <i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Richt. <i>Dichromena ciliata</i> Vahl. <i>Rhynchospora cf. barbata</i> <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw. <i>Zornia diphylla</i> (L.) Pers. <i>Bulbostylis junciformis</i> <i>Turnera ulmifolia</i> L. <i>Eriosema</i> sp. II ₁ Otras (7)
El Guayabo 1900 mm	<i>Ceiba pentandra</i> Gaerth <i>Inga</i> sp. <i>Erithryna</i> sp. <i>Pterocarpus officinalis</i> III ₂ Otras (8, 16) Tipo de Suelo: Inceptisol (<i>Tropaquept</i>)	

* Según clasificación U.S.D.A. (27)

(M.A.C.) y El Guayabo (M.A.C.), respectivamente (Fig 2). La interpretación de estos gráficos refleja que la magnitud de la precipitación aumenta de norte a sur y paralelamente, se observa un ligero incremento de la temperatura media anual en la misma dirección. La distribución de las precipitaciones, en todos los casos, se caracteriza por dos períodos de lluvia; la duración de la estación seca es variable: en Maracaibo, nueve meses; en Machiques, tres meses y en El Guayabo se observa período seco.

El análisis detallado de las precipitaciones del período 1971/80 (Cuadro 2) muestra diferencias marcadas en la magnitud de las mismas. Así por ejemplo, en la estación meteorológica Maracaibo (F.A.V.) se registró en 1976 una precipitación (215 mm) mucho menor que la correspondiente al año 1979 (1056 mm). El mismo fenómeno se observa en la estación Machiques (M.A.C.) en el mismo período. En la estación El Guayabo (M.A.C.), el año 1974 fue muy húmedo (2153 mm) mientras que el año 1980

fue relativamente seco (1108 mm). Los datos antes mencionados evidencian que las formaciones vegetales no están expuestas, año tras año, a precipitaciones de igual magnitud. El bosque muy seco tropical, 500 a 1000 mm (8), recibe en determinados años precipitaciones bajas (250 a 500 mm; monte espinoso tropical) y ocasionalmente, precipitaciones altas (1000 a 1800 mm; bosque seco tropical), lo cual es muy posible que influya en la mineralización del nitrógeno.

Mineralización del nitrógeno

La Fig 3 muestra que la mineralización del nitrógeno se intensifica al aumentar la precipitación en las áreas con vegetación herbácea (I₁, II₁). Para las áreas boscosas (I₂, II₂ y III₂) se observa dicho incremento en el bosque húmedo (III₂, El Guayabo). La explicación de este hecho, posiblemente, se deba a la poca influencia de la precipitación en el contenido de agua del suelo de las áreas I₂ y II₂. En efecto, tanto en Maracaibo como en Machiques, la mayoría de las

Cuadro 2. Totales mensuales y anuales de precipitación durante el periodo 1971/80, correspondientes a las Estaciones Maracaibo, Machiques y El Guayabo, Venezuela.

Nombre de la Estación: Maracaibo (F.A.V.)													
Año	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Set.	Oct.	Nov.	Dic.	Total
71	1.1	0.5	0.0	17.7	53.3	18.3	12.3	110.6	59.6	73.5	3.6	0.0	350.5
72	50.2	0.0	17.7	40.5	134.6	21.2	2.3	19.5	10.5	117.9	3.2	13.1	430.7
73	0.0	0.0	0.0	14.5	37.1	62.0	73.5	39.6	191.5	206.5	100.1	0.0	724.8
74	2.4	0.0	2.5	9.2	156.2	10.8	3.2	81.7	155.7	126.6	40.7	0.0	589.0
75	0.0	0.0	15.1	0.5	56.1	15.2	28.4	15.0	187.8	153.2	72.3	175.6	719.2
76	1.2	0.0	0.6	12.2	22.5	37.5	15.3	7.2	40.5	74.3	3.3	0.0	214.6
77	1.0	0.0	1.3	0.0	41.3	5.0	6.1	15.2	60.5	124.9	55.2	0.0	310.5
78	0.0	14.7	14.7	74.9	21.1	73.3	14.4	38.6	66.5	84.3	45.1	6.5	454.1
79	0.2	0.0	0.0	158.9	88.2	147.5	34.7	51.3	215.3	202.0	111.3	46.7	1056.1
80	0.7	0.6	0.0	44.1	50.5	43.0	6.4	66.7	114.2	47.4	54.7	4.5	432.8

Nombre de la Estación: Machiques-Granja (M.A.C.)													
Año	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Set.	Oct.	Nov.	Dic.	Total
71	10.8	9.7	81.6	70.3	152.4	90.9	97.5	320.5	250.1	186.1	217.9	7.3	1495.1
72	53.3	27.5	85.5	333.3	141.5	115.0	126.9	75.9	104.0	178.0	61.9	59.7	1362.5
73	16.5	0.4	33.2	108.3	69.8	123.0	74.4	99.1	225.0	147.8	321.8	66.8	1286.1
74	0.7	7.0	67.1	56.5	147.1	97.5	115.5	179.2	272.6	162.6	222.6	0.3	1328.7
75	8.7	4.4	155.2	127.8	79.2	105.1	130.9	84.5	198.2	181.5	105.6	179.6	1370.6
76	11.2	30.5	33.5	112.6	79.8	59.5	96.6	154.4	42.5	227.7	53.1	123.3	1024.7
77	0.0	8.2	12.9	33.2	122.9	108.1	223.9	177.7	187.4	137.7	265.8	14.6	1292.4
78	14.6	1.5	100.0	335.1	96.0	153.6	80.5	130.8	148.7	189.3	26.3	22.1	1298.5
79	0.0	24.9	49.9	118.9	279.5	226.0	122.6	124.5	380.7	255.2	120.4	24.4	1727.0
80	5.0	12.0	11.3	108.0	102.9	182.8	179.9	219.1	110.3	213.9	44.1	73.8	1262.1

Nombre de la Estación: El Guayabo (M.A.C.)													
Año	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Set.	Oct.	Nov.	Dic.	Total
71	184.9	65.7	91.2	176.6	304.9	91.6	18.3	*	283.5*	241.0	260.3	107.4	1825.4
72	125.9	38.1	174.6	485.8	143.5	26.3	136.9	192.1	52.0	142.1	224.8	124.3	1866.4
73	12.3	23.8	56.3	101.5	328.6	90.5	112.3	124.2	126.7	148.1	446.7	91.1	1662.1
74	105.9	44.6	114.8	464.2	296.7	81.4	91.9	105.7	121.6	248.7	462.9	14.9	2153.3
75	50.8	22.0	189.4	138.0	252.2	95.8	129.8	139.9	214.3	194.4	207.8	348.5	1982.9
76	35.8	169.8	245.6	202.1	156.5	75.0	112.5	35.8	190.6	307.4	95.1	9.3	1635.5
78	67.3	24.9	143.1	421.9	86.9	206.9	50.4	71.8	119.5	153.7	242.0	147.7	1736.1
79	11.4	7.0	100.7	227.9	311.1	145.9	73.0	106.4	235.3	141.8	202.1	190.6	1753.2
80	112.4	46.9	8.2	171.6	96.2	67.3	38.4	99.8	140.9	94.1	114.1	118.3	1108.2

* Total acumulado durante Ago. y Set.

muestras de suelo (a excepción de dos de Maracaibo) de las áreas con vegetación arbórea tenían un contenido de humedad similar (Cuadro 3). Por otra parte, en las áreas con vegetación herbácea el efecto de la precipitación es más notorio; se incubaron, durante el tiempo de observaciones, cinco muestras de suelo en estado seco en Maracaibo y una en Machiques. Las muestras de suelo de El Guayabo contenían un porcentaje de agua superior a las otras muestras estudiadas debido a la mayor precipitación y al tipo de suelo, determinando que la intensidad de la mineralización del nitrógeno (113 kg N/ha y año) fuera superior. Resultados similares han sido publicados previamente (1)

A fin de interpretar la influencia de la magnitud de la precipitación sobre la mineralización del nitrógeno en las áreas seleccionadas (Maracaibo y Machiques), se compararon los resultados obtenidos en los periodos IX-XII de 1979 con los correspondientes de 1980 y IV-VI de 1980 con los de 1981 (Cuadro 4). Se observa que, en los alrededores de Maracaibo, la precipitación en el periodo IX-XII, 1979 (372 mm) fue mayor que en 1980 (221 mm). Consecuentemente, la mineralización del nitrógeno para los periodos señalados (IX-XII, 1979 y 1980) en las áreas con vegetación herbácea, experimenta la disminución esperada. De igual manera, los valores obtenidos en los periodos IV-VI, 1980 y 1981, demuestran que la mayor inten-

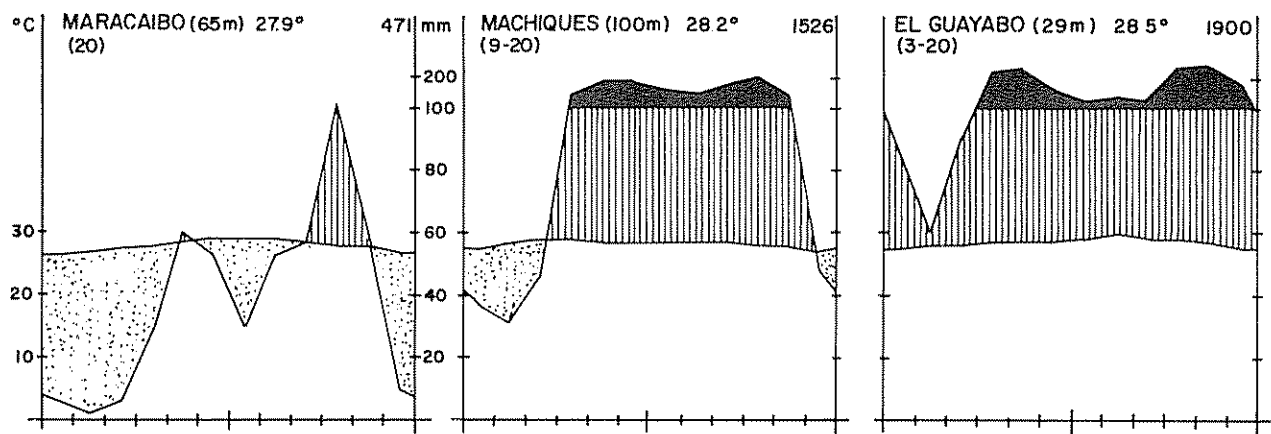


Fig 2 Climadiagramas de las estaciones meteorológicas Maracaibo (F. A. V.), Machiques (M. A. C.) y El Guayabo (M. A. C.). Representación según Walter (29).

La mineralización del nitrógeno está relacionada con precipitaciones más altas para las áreas con vegetación herbácea. Sin embargo, esta relación no se observa en las áreas con vegetación arbórea (Maracaibo), en el período IV-VI, 1980 y 1981.

La influencia señalada también se observa en Machiques, tanto en las áreas de sabana (vegetación herbácea) como para las "matas" (vegetación arbórea). Tanto la dependencia del contenido de humus del suelo como de la mineralización del nitrógeno de la precipitación promedio de las áreas de muestreo ha sido señalada por otros autores (18, 28).

La correlación de los diferentes períodos entre sí (IV-VI, 1980 y IX-XII, 1980), no siempre es concluyente. En el caso de Machiques, una precipitación aproximadamente igual (240 mm) produjo diferente mineralización del nitrógeno; cabe destacar que la temperatura para estos períodos fue variable: mayor para IV-VI de 1980 (23.2° - 35.0°C) que durante IX-XII de 1980 (22.7° - 33.6°C), lo cual evidencia la posible influencia de la temperatura en la mineralización del nitrógeno.

Las observaciones realizadas durante el período de experimentación (junio 1979 - junio 1981) señalan que el aporte de nitrógeno mineral, expresado en kg N/ha y semana (Fig. 4), es mayor para las áreas con vegetación arbórea que para las herbáceas, como consecuencia del espesor de la capa de hojarasca y por la mayor intensidad de la mineralización del nitrógeno. Se observa que este proceso se activa a comienzos de la época de lluvias y disminuye en la sequía, según se ha informado previamente (2, 3, 13, 14, 23). Es

importante señalar que el nitrógeno mineralizable se acumula durante la época de sequía y es transformado por los microorganismos durante la próxima época de lluvias.

La mayor mineralización del nitrógeno bajo bosque está relacionada con el mayor espesor de la capa orgánica del suelo; los valores de mineralización obtenidos por otros investigadores (22), en sabanas de África, corroboran este hecho. El valor obtenido para el área con vegetación arbórea de Machiques (67 kg N/ha y año) es, aproximadamente, el doble que el informado previamente para las sabanas arboladas de África (35 kg N/ha y año).

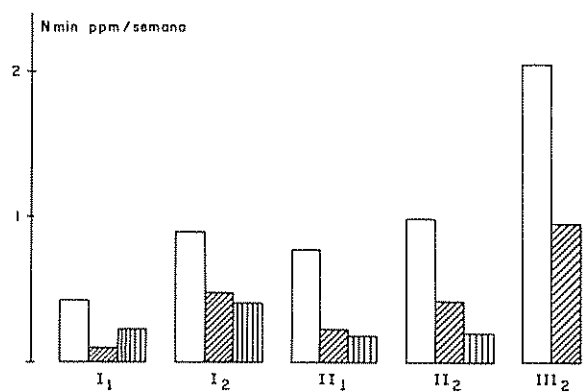


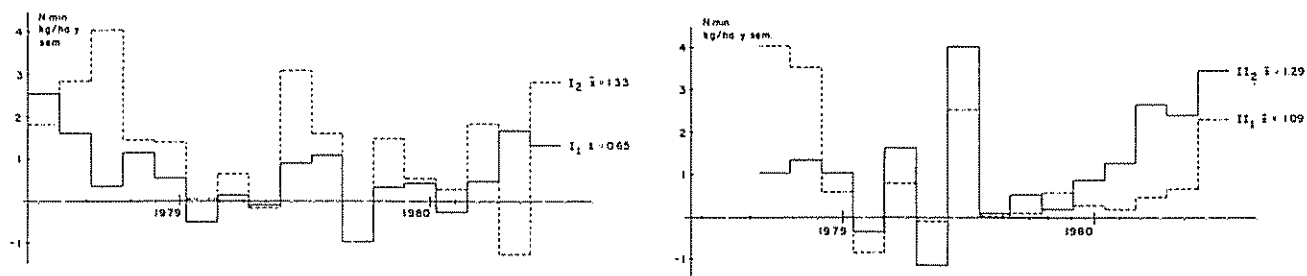
Fig 3 Intensidad de la mineralización del nitrógeno en el suelo mineral de áreas con vegetación herbácea (1) y arborea (2) bajo diferente régimen de precipitación: I = 500 mm; II = 1500 mm; III = 1900 mm. □ 0-5 cm; ▨ 5-10 cm; ▤ 15-20 cm de profundidad.

Cuadro 3. Contenido de agua del suelo mineral a 0-20 cm de profundidad, expresado en % peso seco, para la fecha y sitios señalados.

Fecha	Maracaibo		Fecha	Machiques		Fecha	El Guayabo
	I ₁	I ₂		II ₁	II ₂		
13-09-79	7	8	20-09-79	12	12		
25-10-79	7	6	01-11-79	14	14	08-11-79	40
07-12-79	7	7	12-12-79	3	2	19-12-79	32
10-01-80	4	1	17-01-80	4	5	24-01-80	34
21-02-80	0	1	28-02-80	1	4	06-03-80	22
07-04-80	0	1	10-04-80	0	1	17-04-80	38
15-05-80	9	8	22-05-80	8	11	29-05-80	40
26-06-80	5	5	03-06-80	1	3		
04-09-80	4	3	11-09-80	10	10		
16-10-80	8	9	23-10-80	8	5		
27-11-80	1	1	04-12-80	2	4		
08-01-81	0	1	15-01-81	2	3		
19-02-81	0	0	26-02-81	7	7		
02-04-81	0	0	09-04-81	11	13		
15-05-81	8	11	21-05-81	10	13		

Cuadro 4. Mineralización del nitrógeno en el suelo mineral a 0-5, 5-10 y 15-20 cm de profundidad, expresada en p.p.m. y precipitación (P) en mm, durante los períodos señalados, en dos sitios del noroeste de Venezuela.

Sitio	Area	Vegetación	0-5		5-10		15-20		P	
			IX-XII	1979	IX-XII	1980	IX-XII	1980	IX-XII	1980
Maracaibo	I ₁	herbácea	1.69	0.66	0.42		0.49	0.29	-0.42	
	I ₂	arborea	2.94	1.81	3.40		3.07	0.36	-0.02	221
Machiques	II ₁	herbácea	5.99	0.92	1.71		0.60	0.56	-0.01	
	II ₂	arborea	3.05	1.13	-0.26		1.13	0.07	0.37	243
			IV-VI		1980		IV-VI		1981	
Maracaibo	I ₁	herbácea	1.30	-0.45	0.19		1.57	-0.33	1.73	
	I ₂	arborea	2.86	1.17	0.44		1.74	0.67	0.15	552
Machiques	II ₁	herbácea	1.26	0.21	0.22		2.72	0.89	0.24	
	II ₂	arborea	2.35	0.94	0.42		4.48	2.25	0.94	716

Fig. 4. Aporte de nitrógeno (kg/ha y semana) por parte de los 20 cm superiores de suelo mineral durante el período de la investigación. I₁: vegetación herbácea con 500 mm de precipitación. I₂: vegetación arborea con 500 mm de precipitación. II₁: vegetación herbácea con 1500 mm de precipitación. II₂: vegetación arborea con 1500 mm de precipitación

LITERATURA CITADA

1. BERNHARD-REVERSAT, F. 1976 La Terre et le Vie 29:229-254
2. BIRCH, H.F. 1959. Further observations on humus decomposition and nitrification. Plant and Soil 11(3):262-286
3. BIRCH, H.F. 1960 Nitrification in soils after different periods of dryness Plant and Soil 12:81-96
4. CHOUDHURY, M.S.; CORNFIELD, A.H. 1978. Effect of soil moisture content on nitrogen mineralization during incubation of slightly alkaline gangetic alluvial soil and an acid red soil from Bangladesh Tropical Agriculture 55(1):77-80
5. CLAUSNITZER, I. 1983. Stickstoff-Mineralization in verschiedenen Entwicklungsphasen von Buchenwäldern und Fichtenforsten. Verhandlungen der Gesellschaft fuer Oekologie (Festschrift Ellenberg) Band 11:57-66
6. CLAUSNITZER, I. 1982-1983 Variaciones anuales de la mineralización del nitrógeno en suelos de Maracaibo, Venezuela. Boletín Centro de Investigaciones Biológicas (Ven) 15:67-89
7. CLAUSNITZER, I. 1984. Mineralización del nitrógeno en suelos de sabana del Estado Zulia, Venezuela. Boletín Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales Tomo 39 (142):227-224.
8. EWEL, J.; MADRIZ, A. 1968. Zonas de vida de Venezuela. Caracas, Editorial Sucre. 264 p.
9. FRANCO, W. 1979. Die Wasserdynamik einiger Waldstandorte der West-Llanos Venezuelas und ihre Beziehung zur Saisonalitaet des Laubfalls. Goettinger Bodenkundliche Berichte 61 201 p
10. GADOW, A. VON. 1975. Oekologische Untersuchungen in Ahorn-Eschenwäldern. Dissertation. Mathematische und Naturwissenschaftliche Fakultate Universität Goettingen, Alemania.
11. GERLACH, A. 1973. Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Stickstoffnettomineralisation Sipta Geobotanica 5 115 p
12. GOOSEN, D. 1971. Physiography and soils of the Llanos Orientales, Colombia. Dissertation Fysisch-Geografisch en Boscenkundig Laboratorium van de Universiteit van Amsterdam
13. GREENLAND, D.J. 1958. Nitrate fluctuations in tropical soils. Journal of Agricultural Science 50:82-91.
14. GREENLAND, D.J. 1962. Denitrification in some tropical soils. Journal of Agricultural Science 58:227-233.
15. GRIMME, K. 1977. Wasser- und Nachstoffversorgung von Hangbuchenwäldern Scripta Geobotanica 12 58 p
16. HUECK, K. 1966 Die Waelder Suedamerikas. Oekologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. Vegetationsmonographien Band 2 Gustav Fischer Verlag Stuttgart. 422 p.
17. HESSELMAN, H. 1926 Studien ueber die Humusdecke des Nadelwaldes, ihre Eigenschaften und deren Abhaengigkeit vom Waldbau Meddeland Statens Skogsfoersoeaksanstalt 22(5):508-552.
18. JAGNOW, G. 1967. Der Humushaushalt tropischer Boeden und seine Beeinflussung durch Klima, Bodennutzung, Trocknung und Erhitzung Habilitationsschrift Landwirtschaftliche Fakultate Giessen, Alemania. 188 p.
19. LEE, J.A.; STEWART, G.R. 1978. Ecological aspects of nitrogen assimilation. Advances in Botanical Research 6:1-43
20. MYERS, R.J.K. 1975. Temperature effects on ammonification and nitrification in a tropical soil. Soil Biology and Biochemistry 7(2):79-82
21. PFADENHAUER, J. 1979. Die Stickstoffmineralisation in Boeden subtropischer Regenwaelder in Suedbrasilien. Oecologia Plantarum 14(1):27-40
22. RHAM, P. DE. 1973. Recherches sur la minéralisation de l'azote dans les sols des savanes de Lamto (Cote d'Ivoire). Revue d'ecologie et de biologie du sol 10(2):169-196.
23. RUNGE, M. 1970. Untersuchungen zur Bestimmung der Mineral-Stickstoff-Nachlieferung am Standort. Flora Abt B 159:233-257
24. SCHROEDTER, H.; TIETJEN, C. 1971-1972. Statistische Betrachtungen zur Frage der Abhaengigkeit der Nitrifikation von Bodentemperatur und Bodenfeuchtigkeit. Agriculture Meteorology 9:77-91.
25. STAGNO, R.; STEEGMAYER, H. 1972. La erosión reticular en el sur del Lago de Maracaibo. Agronomía Tropical 22(12):99-118
26. STANFORD, G.E.; FRERE, R.A.; VANDER POL, R.A. 1975. Effect of fluctuating temperatures on soil nitrogen mineralization. Soil Science 119(3): 222-226.
27. UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE. 1975. Soil Taxonomy. Soil, Conservation Service. Washington, D.C.
28. VALLE, J.I. DEL. 1976. La mineralización del nitrógeno en suelos de cenizas volcánicas de Colombia y su relación con el crecimiento de *Cupressus lusitanica* Turrialba 26(1):18-23.
29. WALTER, H. 1964. Vegetation der Erde. Gustav Fischer Verlag. Jena. Tomo 1, 592 p

Ação de Herbicidas do Grupo das Dinitroanilinas sobre a Ultraestrutura da Radícula de Carrapicho (*Desmodium canum* (Gmel) Schinz et Thell — Leguminosae)¹

S. Rodrigues Machado*, C. Mirian Corso**, E. Aparecida Gregorio***

ABSTRACT

This work describes and compares the effects of the herbicides trifluralin and fluchloralin on the ultrastructure of the root meristematic cells of beggar's lice (*Desmodium canum* (Gmel) Schinz et Thell-Leguminosae).

RESUMO

Este trabalho descreve e compara os efeitos dos herbicidas trifluralin e fluchloralin, sobre a ultraestrutura das células meristemáticas da raiz de carrapicho (*Desmodium canum* (Gmel) Schinz et Thell-Leguminosae).

INTRODUÇÃO

A fitotoxicidade aos diferentes herbicidas dinitroanilinas é variável. No entanto, a maioria dos estudos sobre a ação destes compostos refere-se somente aos efeitos do trifluralin (11, 16).

Estudos morfológicos mostram que o trifluralin inibe o desenvolvimento do sistema radicular das plantas (8, 10). A nível óptico e ultraestrutural, verifica-se inibição do alongamento e da divisão celular nos mais diversos tecidos (4, 14, 16), alterações no tamanho, forma e número de núcleo (1, 3, 8, 9), dilatação e fragmentação do aparelho de Golgi e das membranas do retículo endoplasmático (2), diminuição, ausência ou orientação anormal de microtúbulos (1, 8) e ausência ou alteração na formação de placa e de parede celular (3, 5, 9, 13).

Com o propósito de determinar a fitotoxicidade de alguns compostos do grupo das dinitroanilinas, este trabalho descreve e compara os efeitos de trifluralin e fluchloralin sobre a ultraestrutura da radícula de carrapicho, leguminosa de grande interesse como forrageira.

MATERIAIS E MÉTODOS

Sementes de carrapicho (*Desmodium canum*) foram colocadas para germinar em placas de Petri, forradas com papel de filtro, contendo 62.5 ppm de trifluralin (α, α, α -trifluoro-2,6-dinitro-N, N-dipropil-p-toluidina) ou de fluchloralin (N-(2-cloroetil)-2,6-dinitro-N-propil-4-(trifluorometil) anilina). Como controle, foi utilizada somente água destilada. As placas foram cobertas com papel alumínio e incubadas durante 28 dias a 23°C (10). Após este período, segmentos do ápice radicular foram fixados em glutaraldeído 2.5% em tampão fosfato 0.1M, pH 7.3, pós-fixados em tetróxido de ósmio 1% no mesmo tampão, desidratados em série alcoólica e incluídos em araldite. Os cortes ultra-finos foram contrastados com acetato de uranila e citrato de chumbo e observados em microscópio eletrônico Philips E M. 301.

RESULTADOS

As células meristemáticas do ápice radicular de plântulas testemunhas apresentam-se uninucleadas, com os núcleos ocupando posição central, de forma arredondada e regular e com nucléolos proeminentes. O citoplasma é denso, rico em ribossomas livres, com vacúolos pequenos contendo ou não material elétron-denso (Fig. 1 A, B). A membrana plasmática apresenta-se como uma linha densa, de espessura uniforme e contorno levemente ondulado; junto à ela os microtúbulos estão orientados paralelamente uns aos outros e ao eixo maior da parede celular; esta é uniforme e contínua. São visíveis em quantidade apreciável, mitocôndrias, dictiossomas e retículo endoplasmático granular (Fig. 1B).

1 Recebido para publicação em 14 novembro 1987

* Depto de Botânica — Instituto Básico de Biologia Médica e Agrícola — UNESP — Campus de Botucatu

** Depto de Botânica — Instituto de Biociências — UNESP — Campus de Rio Claro.

*** Laboratório de Microscopia Eletrônica — UNESP — Campus de Botucatu.

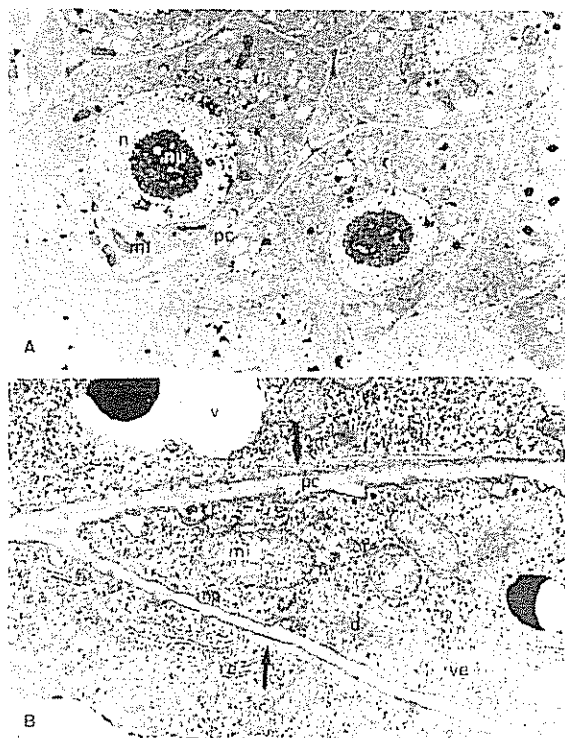


Fig. 1. Elétron-micrografia de células meristemáticas do ápice radicular de *Desmodium canum* A- (x 9 100) B- (x 38.500) pc- parede celular. n- núcleo nu- nucleólo v- vacúolo mi- mitocôndria re- retículo endoplasmático d- dictiossomos ve- vesículas mp- membrana plasmática As setas indicam microtúbulos.

Em radículas desenvolvidas em trifluralin ou fluchloralin as anormalidades celulares observadas foram semelhantes para os dois herbicidas (Figs 2 A-F, 3 A-F). O citoplasma das células meristemáticas de ápices radiculares apresenta menor densidade e maior quantidade de vacúolos, de tamanho e conteúdo variáveis; as mitocôndrias estão intumescidas e com as cristas vesiculadas; observa-se a dilatação do retículo endoplasmático; as vesículas dos dictiossomos estão agrupadas e insoladas no citoplasma, enquanto que normalmente essas vesículas aparecem livres e localizadas próximas à parede das células. Os microtúbulos estão presentes em quantidade menor e com orientação diversa daquela verificada em células do ápice testemunha. Ocorreram modificações no número, tamanho, forma e posição dos núcleos, os quais exibem contorno bizarro, nucléolos múltiplos e de aspecto homogêneo e compacto (Figs 3 A-F). A membrana plasmática, em várias regiões, se apresenta pouco nítida, com contorno bastante ondulado e descolada da parede celular (Figs. 2 A-F; 3 B,F). A parede celular, apresenta espessura e contorno irregulares e, em alguns pontos, é descontínua e incompleta (Figs. 2 D, E, F; 3 B, F).

DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo mostram que existem semelhanças entre os efeitos de trifluralin e fluchloralin na ultraestrutura celular, agindo de maneira análoga sobre a organização do citoplasma, núcleo, membranas e parede celular.

A observação de células multinucleadas ou com núcleos únicos grandes e polimorfos, em ápices tratados com trifluralin ou fluchloralin, são anormalidades semelhantes aquelas observadas por Bartels e Hilton (1), Jackson e Stetler (9) e Hess e Bayer (8), em diferentes tecidos tratados com trifluralin. Estes autores sugerem que o trifluralin desorganiza os microtúbulos do fuso mitótico e como consequência, ocorre interrupção da formação da parede celular levando ao aparecimento de células multinucleadas.

Nas células meristemáticas, a presença de agrupamentos de vesículas dos dictiossomos no citoplasma e de paredes descontínuas e irregulares resultam, em parte, da ação destes herbicidas também sobre os microtúbulos, que se encontram em menor número

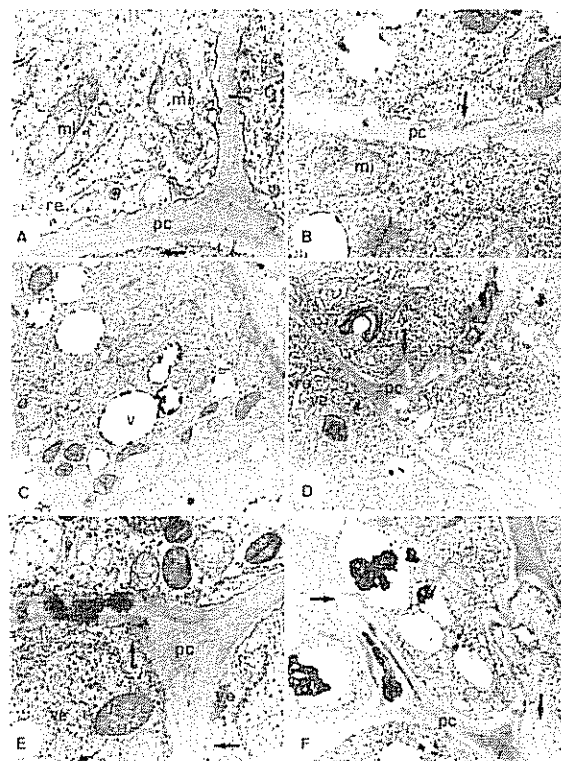


Fig. 2. Elétron-micrografia do ápice radicular de *Desmodium canum*, tratado com trifluralin e fluchloralin a 62.5 ppm. A- fluchloralin (x 36 000). B- fluchloralin (x 36 000). C- fluchloralin (x 13 200). D- trifluralin (x 21 000). E- fluchloralin (x 28 800). F- trifluralin (x 16 800) pc- parede celular. mi- mitocôndria. re- retículo endoplasmático v- vacúolo ve- vesículas As setas indicam microtúbulos.

Pickett-Heaps (12) verificou tais anormalidades em ápices radiculares tratados com colchicina, droga conhecida como desorganizadora de microtúbulos. Hepler e Palevitz (7), afirmam que os microtúbulos são os elementos citoplasmáticos diretamente envolvidos na formação de paredes celulares, controlando a deposição e a orientação das microfibrilas de celulose. Assim, é provável que pela ação dos herbicidas tenha ocorrido desorganização dos microtúbulos, com conseqüências sobre a orientação e fusão das vesículas e deposição das microfibrilas de celulose na parede

A acentuada ondulação e descolamento da membrana plasmática em células afetadas por trifluralin ou fluchloralin, bem como intumescimento e vesiculação de mitocôndrias e aumento no tamanho de vacúolos, são alterações que sugerem possível influência destes herbicidas sobre as propriedades das membranas celulares. Em relação aos vacúolos, efeitos semelhantes foram observados por Bartels e Hilton (1), com o uso de trifluralin. Em experimentos realizados com oryzalin, herbicida do grupo das dinitroanilinas, Upadhyaya e Noodén (15) verificaram que este herbicida interage com os componentes lipídicos de membranas celulares, afetando as propriedades seletivas das mesmas. Tanto a síntese de celulose ao nível da membrana plasmática quanto a deposição das microfibrilas na parede são processos coordenados pelos microtúbulos, através de uma interação direta destes elementos (16). Acreditamos assim, que prováveis alterações na membrana plasmática, em função dos tratamentos com trifluralin ou fluchloralin, prejudicariam tal interação e, associado à desorganização microtubular levariam às modificações acentuadas a nível de parede celular, por nós verificadas

CONCLUSÃO

Nas células meristemáticas da radícula, os herbicidas trifluralin e fluchloralin causam aumento na quantidade e no tamanho de vacúolos, intumescimento do

retículo endoplasmático e de mitocôndrias, agrupamento anormal de vesículas, descolamento e ondulação excessiva da membrana plasmática, formação de núcleos com tamanho, número e estrutura anormais, orientação anormal e redução da quantidade de microtúbulos e malformação da parede celular

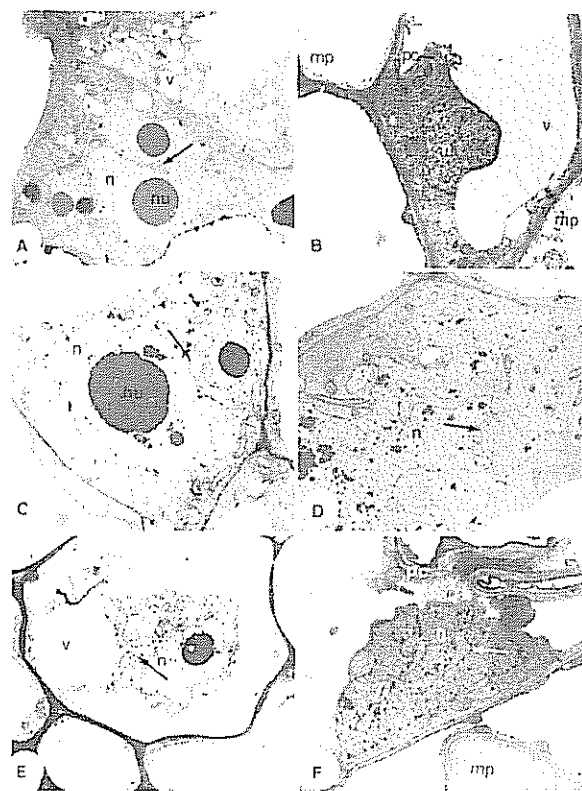


Fig. 3. Elétron-micrografia do ápice radicular de *Desmodium canum*, tratado com trifluralin e fluchloralin a 62.5 ppm. A- trifluralin (x 5.200). B- fluchloralin (x 10.400). C- trifluralin (x 6.500). D- trifluralin (x 8.000). E- fluchloralin (x 4.000). F- fluchloralin (x 9.600). pc- parede celular n- núcleo nu- nucléolo v- vacúolo. mp- membrana plasmática. As setas indicam envoltório nuclear

LITERATURA CITADA

1. BARTELS, P.G.; HILTON, I.L. 1973. Comparison of trifluralin, oryzalin, pronamide, proflam, and colchicine treatments on microtubules. *Pestic. Biochem Physiol* 3:462-72.
2. BOBAK, M. 1975. Electron microscope study of the influence of trifluralin on the ultrastructure of the membrane system in meristematic cells of the horse bean (*Vicia faba* L.) (Abstract). *Physiology Plant* 10:11-19.
3. BOBAK, M. 1976. Electron microscope study of the influence of trifluralin on the submicroscopic structure of interkinetic nuclei, on the process of karyokinesis and cytokinesis of meristematic cells in the horse bean (*Vicia faba* L.). (Abstract). *Physiology Plant* 11:19-25.
4. DOWIDAR, A.E.; EL-NAHAS, A. 1978. Effect of trifluralin on the histology and respiration of *Allium cepa* root tips. *Biologia plantarum* 20:1-4.

5. HACSKEYLO, J ; AMATO, V.A. 1968. Effect of trifluralin on roots of corn and cotton. *Weed Science* 16:513-515.
6. HEPLER, P.K.; FOSKET, D.E. 1971. The role of microtubules in vessel member differentiation in *Coleus*. *Protoplasma* 72:213-236.
7. HEPLER, P.K.; PALEVITZ, B.A. 1974. Microtubules and microfilaments. *Annual Review of Plant Physiology* 25:309-363.
8. HESS, O.; BAYER, D. 1974. The effect of trifluralin on the ultrastructure of dividing cells of the root meristems of cotton (*Gossypium hirsutum* L. "Acala 4-42"). *Journal of Cell Science* 15:429-441.
9. JACKSON, W.I.; STETLER, D.A. 1973. Regulation of mitosis. IV. An "in vitro" and ultrastructural study of effects of trifluralin. *Canadian Journal of Botany* 51:1513-1518.
10. MACHADO, S.R. 1982. Efeitos de herbicidas dinitroanilinas na morfologia externa e anatomia de plântulas de carrapicho (*Desmodium canum* (Gmel) Schinz et Thell.). Dissertação de Mestrado. Rio Claro, Brasil, Instituto de Biociências.
11. MURRAY, D.S.; STREETT, J.E.; SOTERES, J.K.; BUCHANAN, G.A. 1979. Growth inhibition of cotton (*Gossypium hirsutum*) and soybean (*Glycine max*) roots and shoots by three dinitroaniline herbicides. *Weed Science* 27:336-342.
12. PICKETT-HEAPS, J.D. 1967. The effects of colchicine on the ultrastructure of dividing plant cells, xylem wall differentiation and distribution of cytoplasmic microtubules. *Dev. Biol.* 15:206-236.

Height-Growth Gains 40 Months after Fertilization on Young *P. caribaea* var. *hondurensis* in Eastern Colombia¹

P. V. Bolstad*, M. Kane*, J. Galindo*

ABSTRACT

Eight fertilizer studies established in five-month-old *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Barr. and Golf. in the savannah region of eastern Colombia revealed significant height-growth gains due to K, P, B, and Mg fertilization, and no response to fertilization with N or Zn when measured 17 and 40 months after fertilization. Phosphorus applied as triple superphosphate (TSP) provided larger gains more consistently than equal elemental rates applied as rock phosphate, at least up to a 132 kg/ha rate. Height gains due to K fertilization increased with elemental K rate up to 32 kg/ha. Height growth response to B was highest at 1.8 kg/ha and to Mg at 26 kg/ha. No differences in growth were observed between bare-root and container stock, nor between band and broadcast applications. There were no interactions observed after P, K, and B fertilization. Foliar K levels were significantly higher and B levels were elevated as result of fertilization both five and 40 months after fertilization.

INTRODUCTION

P*inus caribaea* Mor. is a medium to large tree which is widely planted throughout the lowland tropics (9). The species has been the focus of

COMPENDIO

Se establecieron ocho ensayos de fertilización de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* durante setiembre de 1982 en una joven plantación ubicada en los Llanos Orientales de Colombia. Evaluaciones de la altura de los árboles al transcurrir 17 y 40 meses han demostrado que la aplicación de los nutrientes, fósforo, potasio, magnesio y boro aumentó la tasa de crecimiento de *P. caribaea* var. *hondurensis*, mientras nitrógeno y zinc no la aumentaron. El orden de ganancia fue potasio, fósforo, magnesio y boro. La aplicación de superfosfato triple en línea a 132 kg/ha produjo la mejor ganancia de fósforo. Ganancias debido a la aplicación de K aumentó hasta 32 kg/ha. Se observaron la máxima ganancia de B a 1.8 kg/ha y de Mg a 26 kg/ha. Las plántulas sembradas a raíz desnuda mostraron ganancias iguales o mayores que las observadas para plántulas producidas en bolsa. No se observaron interacciones entre los elementos P, K, y B. Las concentraciones foliares de K fue significativamente elevada 40 meses después de la aplicación de los fertilizantes.

much silvicultural and genetic research because it has the potential to perform suitably on millions of hectares worldwide, and commercial planting programs are established in Australia, East Africa, Fiji, South-East Asia, and Latin America.

The ability to perform well across a wide range of nutrient-poor soils contributes to the success of *P. caribaea* (9). Nonetheless, response to fertilization has

¹ Received for publication 26 July, 1987

* Research Foresters, Pizarro, S.A., Colombia

been observed in *P. caribaea*, particularly on sandy soils with low organic matter contents, and least one operational fertilization program has been established (19).

Afforestation with *P. caribaea* has been suggested as a possible land use for the "llanos" of northern South America, a savannah spanning eastern Colombia and southern Venezuela (6). This region covers more than 20% of both countries and is characterized by flat topography, mean annual temperatures near 25°C, annual rainfall between 1000 and 2500 mm, and well-drained, sandy soils. Afforestation projects using *P. caribaea* are being implemented in the region (15), and marked variation in growth and form is often observed, with severe nutrient deficiencies apparent. This paper reports height growth and foliar nutrient response of *P. caribaea* to phosphorus (P), potassium (K), boron (B), magnesium (Mg), zinc (Zn), and nitrogen (N) fertilization in the llanos of Colombia

MATERIALS AND METHODS

The research was conducted at 4° 10' N, 72° 10' W near Puerto Gaitan, Meta Department, in the llanos of eastern Colombia. The area is characterized by flat to gently rolling grass-covered plains dissected by occasional streams; woody vegetation occurs naturally only in riparian areas. Principal grass components of the savannah vegetation are *Tiachipogon* spp and *Paspalum* spp. Mean annual temperature is 26°C, and annual rainfall averages 2240 mm, 90% occurring between April and November. Elevation of the study site is 195 m above mean sea level. Soils are generally sandy, well drained, nutrient-poor Ustic Quartzipsamments. The test sites had been used for extensive cattle grazing before 1977, the year forestry activities were initiated by Pizano S.A., a Colombian forest products company. From 1977 to 1982, a series of preliminary fertilization studies were established to identify those elements limiting *P. caribaea* growth; based on these studies, a set of fertilizer trials was established during September and October, 1982, in a five month-old *P. caribaea* var *hondurensis* Barr. and Golf (hereafter referred to as *P. caribaea*) planting, the seed provenance being Santa Barbara, Honduras. The study area, originally occupied by native grasses, was double disked in preparation for planting at a spacing of 2.4 by 2.6 meters. Slope was less than 5% over the study area. Soil characteristics at trial establishment (Table 1) were obtained from composite bulk samples taken from the top 20 cm collected from each control plot

Eight different, but complementary trials were designed to determine effects of rate, application

method, and interactions between various nutrients (Table 2). Although design varied among trials, certain design characteristics were common to all. All treatment plots were 10 trees by 10 trees, consisting of two border rows on all sides and an interior measurement plot of 36 trees. Treatments were blocked, one replicate per block and four blocks per trial. Slope position was used as the principal criterion for blocking, and areas with an excessive number of leaf-cutter ant nests (*Atta* spp.) were excluded, as these sites often have atypical soil conditions.

Seedlings were produced in containers except where a specific treatment called for bare-root stock. Phosphorus was applied as triple super phosphate (TSP) or rock phosphate (RP), K as potassium chloride, B as borax, Mg as magnesium sulfate, N as ammonium nitrate, and Zn as zinc sulfate. Rock phosphate was 7.1% P, 18.3% Ca, and 48% acid insoluble. Applications were banded 10 to 15 cm to the side of the seedling, in bands 5 cm deep and 1 m long, except where broadcast applications were specified. Broadcast treatments were spread between planting rows and incorporated using a disk plow. All fertilization rates referred to are elemental kilograms per hectare. In an attempt to eliminate confounding nutrient deficiencies of limiting elements not tested in

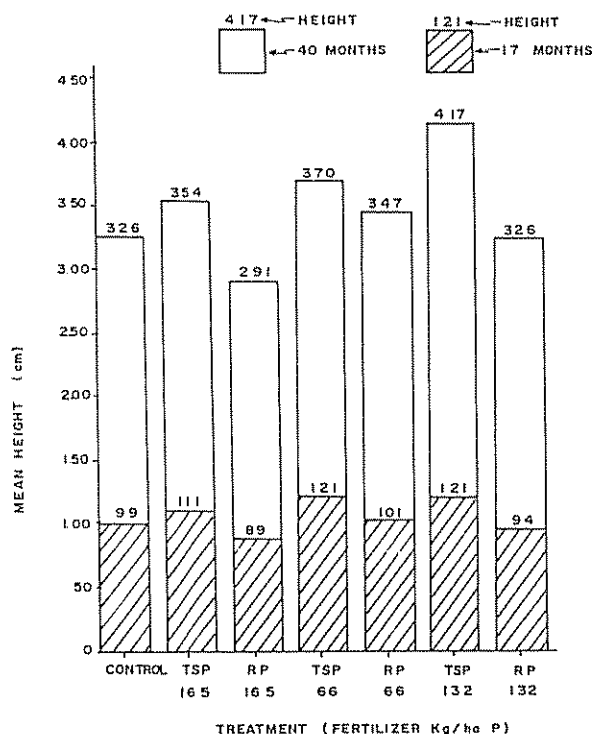


Fig. 1. Mean height 17 and 40 months after fertilization with triple super phosphate (TSP) and rock phosphate (RP) at various rates. All treatments were fertilized with K (8 kg/ha), Mg (13 kg/ha) and B (1.8 kg/ha)

the specific trial, missing elements were included with all fertilization treatments. For example, the objective of trial 1 was to evaluate P source and rate. Potassium, B, and Mg were applied at appropriate rates to all plots in addition to the P-rate dictated in the trial, to ensure that these elements would not be limiting (Table 2). This base application was made at the time of trial establishment for P, K, and B, and 16 months later for Mg when the deficiency of this nutrient became evident. Magnesium was inadvertently applied to the control plots in trial 7 at the rate of 13 kg/ha.

Height and survival of the *P. caribaea* trees were measured at 17 and 40 months after fertilization. Survival averaged over 85% and 80% during the first and second measurement periods, respectively. Analyses of variance were conducted in accordance with the experimental design chosen and statistical significance determined using appropriately calculated orthogonal contrasts at the 5% level (5), except where noted otherwise.

Foliar samples were collected at five and 40 months after fertilization for studies one, four and six. Fully expanded needles from the current year in the upper third of the crown were collected from six trees in each replication of the fertilization treatment sampled. Total N was determined by a Kjeldahl analysis and mineral elements by acid digestion, followed by

standard colorimetric, atomic absorption, and flame emission spectra analysis.

RESULTS AND DISCUSSION

General

P. caribaea exhibited a large, statistically significant height growth response to a number of fertilizer treatments, both 17 and 40 months after fertilization. Since results from the two measurements are similar, emphasis will be on the 40-month data (Table 3). Height growth response at 40 months was greatest to K fertilization, the 32 kg/ha rate providing a 41% increase in height when compared to control plots in the same trials. Height gains computed by averaging the treatment minus control heights over appropriate trials for other nutrients and listed in order of response magnitude are as follows: P band-applied as TSP at 132 kg/ha (38% gain), B at 18 kg/ha (20%), Mg at 33 kg/ha (17%), P band-applied as RP at 126 kg/ha (17%), N at 33 kg/ha (8%), and Zn at 1.2 kg/ha (8%). Height gains due to P and K after 17 months are similar to those reported by Copete and Venegas (6) for similar-aged *P. caribaea* in the same zone. Besides increased height growth, trees fertilized with $MgSO_4$ were noticeably greener, and B-fertilized plots had a much lower frequency of stunted, short-needled trees. Analyses of the two trials of P X B interaction (Trial 5) and one trial of P X B X K interaction (Trial 6) revealed no significant interactions for these three elements over the range of rates applied. Potassium foliar concentrations were significantly higher 40 months after fertilization and B foliar levels elevated markedly at five and slightly at 40 months after fertilization. Survival was generally high and unaffected by treatment. Details of both height growth and foliar nutrient response will be discussed for each element.

Phosphorus

P. caribaea responded best to phosphorus when it was banded as TSP. Large, statistically significant gains in height growth were observed at 17 and 40 months in response to most TSP-P fertilization treatments (Fig. 1). Response increased with fertilizer rate up to 132 kg/ha. Phosphorus applied as TSP increased height growth more than equal rates applied as rock phosphate, a difference statistically significant at the 1% level. After P fertilization at 132 kg/ha, the height advantage of TSP over RP was 28% at 17 months and 22% at 40 months, indicating that the slowly soluble RP is less effective than TSP up to 3.5 years after fertilization, and that the RP has not become available during this period.

Table 1. Pretreatment soil properties, 0-20 cm. Means based on eight composite samples, one from each trial.

Factor	Mean	Range	S.D.
% Sand ¹	81.0	50-90	12.0
% Silt	8.8	0-36	10.9
% Clay	10.5	8-14	2.2
% O.M. ²	1.4	1.3-1.5	0.01
P, H ³	5.8	5.6-6.0	0.6
P (ppm) ⁴	2.3	2.0-3.0	0.11
K (meq/100 g) ⁵	0.04	0.3-0.06	0.002
Mg (meq/100 g)	0.096	0.06-0.14	0.05
Ca (meq/100 g)	0.39	0.2-0.6	0.5
Al (meq/100 g) ⁶	0.25	0.17-0.46	0.04
Zn (ppm) ⁷	0.28	0.2-0.5	0.01
Fe (ppm)	15.8	11-19	1.27

1 Sand, silt and clay by the Bouyoucus method

2 Organic carbon, Walkley and Black (1934).

3 EC, pH 1:2 water soil mix.

4 Bray II

5 Leached with 1N CH_3COONH_4 (pH 7), cations determined by atomic absorption spectrophotometry.

6 Leached with 1N KCl; acidity of extract titrated with 0.1 N NaOH.

7 Zn, Cu, and Fe determined by atomic absorption spectrophotometry after an acid digest.

Table 2. Description of the objectives, design, and treatment in eight forest fertilization trials in eastern Colombia. All doses are in elemental kg/ha; ISP = triple-superphosphate, RP = rock phosphate, RCB = randomized complete block.

Trial	Objective	Design and Treatments	Base Fertilization (kg/ha)
1	Evaluation of P source and rate	Factorial of source (ISP and RP) and rate (0, 16, 32, 66, and 132 kg/ha) in a randomized complete block design (RCB).	8 K + 1.8 B + 13 mg
2	Evaluate P source, rate, and method	Factorial of application methods (banded vs broadcast), source (TSP vs RP), and rate (10 and 40 kg/ha) in a split-plot RCB.	8 K + 1.8 B + 13 mg
3	Evaluation of Zn rate	RCB of zinc rates: 0, 1.2, 5.8, and 11.3 kg/ha.	44 P + 1.8 B + 13 mg + 8 K
4	Evaluate K rate	RCB design with 5 potassium rates: 0, 4, 8, 16 and 32 kg/ha K.	44 P + 1.8 B + 13 Mg
5	Test interaction between P, K, and B	RCB complete factorial with P at three rates (0, 14 and 40 kg/ha) and B at three rates (0, 1.8, and 2.6 kg/ha).	8 K + 13 mg
6	Test interactions between P, K, and B	RCB complete factorial with P at two rates (0 and 44 kg/ha), K (0 and 8 kg/ha), and B (0 and 1.8 kg/ha)	13 kg/ha mg
7	Test interaction among type of plant and N or Mg	RCB split-plot factorial of type of plant (containerized and bare root), and fertilizer N at 0, 33 and 66 kg/ha or Mg at 13 and 26 kg/ha.	44 P + 1.8 B + 10 K
8	Test interaction among type of plant, fertilization, and application method	Factorial of plant type (containerized and bare-root), fertilization (with and without), and application method (banded or incorporated) in an RCB split-plot.	Same as Trial 3

Band application of P as TSP at the rate of 66 kg/ha caused a significant 17% greater height growth at 17 months in comparison to broadcast application, but the slight 5% difference between application methods at 40 months was nonsignificant (Fig. 2). This indicates that, although banding provides more rapid early growth by concentration P near the roots, the broadcast and incorporated TSP remains available in the root zone. Response to RP was more variable than to TSP fertilization, and no clear trend between application rate and height growth was discernable for RP (Fig. 1). Trees receiving band-applied RP averaged 17% taller than control trees at 40 months, while incorporated RP treatments provided an 8% gain over controls. The observed differences between bare-root and containerized seedlings, P-source by seedling-type interactions, were insignificant.

The observed response of *P. caribaea* to P fertilization is in agreement with results reported by a number of investigators. The 38% height-growth gain 40 months after fertilization with 132 kg/ha P as TSP is similar to the 24% increase in height reported by Cameron *et al.* (3) after split applications of a total of 292 kg/ha P, and to the 28% gain in height noted by Sundralingam and Ang (16) 38 months after ferti-

lization with 40 kg/ha P. These height gains are considerably less than the 107% increase reported by Lim and Sundralingam (10) in six year-old *P. caribaea* in Malaysia, and the larger gains reported by the Queensland Forestry Commission in annual reports since 1972. In Queensland, the standard fertilization practice is an initial aerial top dressing of 60 kg/ha of P applied as super phosphate, with subsequent foliar analysis used to identify location and timing of re-fertilization with P (17, 18). Threshold foliar P levels and sampling methodology have not been widely reported, but a successful operational P fertilization system has been established.

In this study, foliar P concentration varied widely for both treatment and control plots, between 0.06 and 0.11% dry weight basis, while treatment and control levels were similar. The general trend and range of foliar P levels are similar to those reported by Cameron *et al.* (4) for young *P. caribaea* in Australia at similar fertilization rates and, given adequate amounts of other nutrients, are in general agreement with their suggested critical levels of 0.06-0.07% using similar sampling methodology. The foliar P levels in all these studies are higher than the 0.053% reported for a 10-year-old productive *P. caribaea*

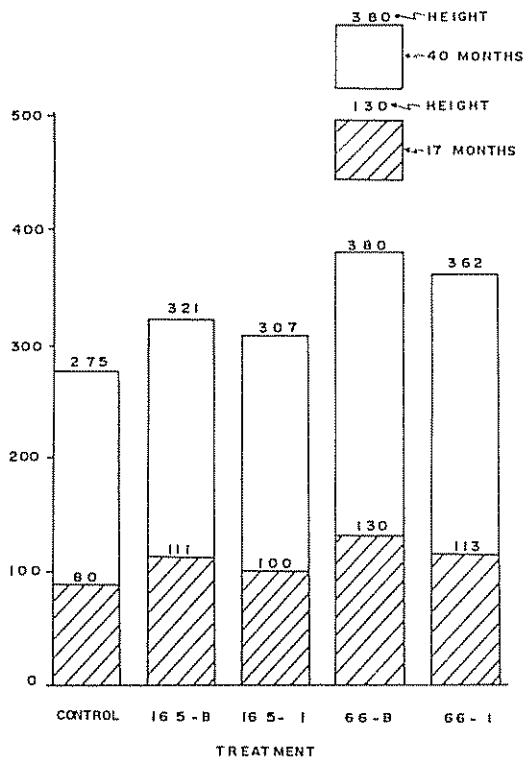


Fig 2. Mean height 17 and 40 months after fertilization at two rates of elemental P applied as triple super phosphate in banded (B) and broadcast-incorporated (I) applications. All treatments were fertilized with K (8 kg/ha), Mg (13 kg/ha) and B (1.8 kg/ha).

stand growing in Nigeria (8). The lower average value may be due differences in sampling methodology, as in the latter study composite samples of all-aged needles were taken from the whole crown, not just of current year's needles from the upper part of the crown. Since foliar P levels in conifers can vary with age of the foliage, position in the crown, time of year, crown class, and genotype (1), care should be taken in comparing results between studies.

The suggested critical values are below the well-established 0.08-0.09% reported for the closely related *P. elliotii* var. *elliotii* Engelm. (13) and *P. taeda* L. (20) in the southern United States, and requires verification in Colombia by further studies.

Potassium

Potassium fertilization significantly increased *P. caribaea* height growth (Tables 3 and 5). The K-rate trial showed increasing height response with increasing K rate (Fig. 3). Percent height advantage was higher at 40 than at 17 months for most rates, indicating fertilizer K continued to be available or was being effectively cycled. Potassium fertilization also

significantly elevated foliar K concentrations. Both mean height and mean foliar K percentage increased with increasing rate of K fertilization (Table 5). However, linear regression using individual plot means indicated a poor relationship (adjusted $r^2 = 0.28$) between plot mean height and plot foliar percent K. Scatter diagrams and a review of the raw data revealed that, above the 0.30% level, foliar K increased with height. Below the foliar K 0.30% level, foliar percent P increased with decreasing height. These high foliar percent P (> 0.10%), low to moderate foliar percent K (< 0.30%), low growth plots were those receiving low rates of K fertilization and a moderate rate of P fertilizer supplied as a "missing" element (Table 2), and were probably K-limited. Phosphorus uptake by trees in these low growth plots was high relative to K uptake. The plots with high foliar percent K (> 0.30%) generally had received higher rates of K fertilization and moderate rates of P fertilization, and thus were probably both P and K limited, at higher rates of growth. Thus, a much better relationship (adjusted $r^2 = 0.66$) was observed between plot mean height and the ratio of foliar percent K over foliar percent P (Fig. 4).

Kadeba and Aduayi (8), working in an apparently unfertilized *P. caribaea* stand growing in Nigeria, reported higher foliar K levels (0.57%) than those observed in the unfertilized plots of the present study (0.24%). The observed foliar K concentrations for both untreated and fertilized plots for the present work are also substantially lower than those reported by Cameron *et al.* (4) from Australia with similar

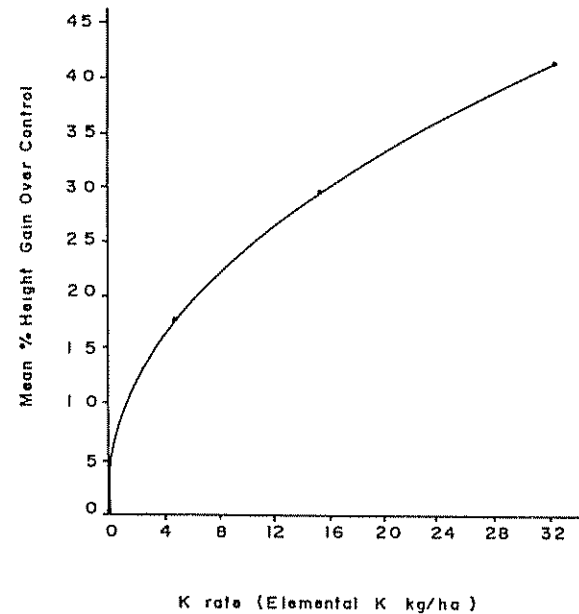


Fig 3. Mean percent height growth gain of K fertilized plots over control plots 40 months after fertilization.

Table 3. Mean height at 40 months, number of trials represented, and statistical significance for treatments implemented (TSP is triple super phosphate, P is rock phosphate).

Nutrient rate (kg/ha)	Number of trials ¹	Mean Height (cm)	Treatments significant vs control ²
Unfertilized	5	239	—
Phosphorus (TSP)			
0	4	282	—
16	3	327	3 of 3
44	5	354	5 of 5
66	4	371	4 of 4
132	1	417	1 of 1
Phosphorus (RP)			
15	3	294	0 of 3
63	2	334	0 of 2
126	1	325	0 of 1
Potassium			
0	2	270	—
4	1	315	1 of 1
8	5	354	3 of 5
16	1	347	1 of 1
32	1	374	1 of 1
Boron			
0	2	312	—
1.8	2	366	2 of 2
2.6	1	333	1 of 1
Magnesium			
13	2	361	—
26	2	422	2 of 2
Zinc			
0	1	366	—
1.2	1	401	0 of 1
5.8	2	371	0 of 2
11.3	1	365	0 of 1
Nitrogen			
0	1	361	—
33	1	389	0 of 1
66	1	362	0 of 1

1 Number of trials in which the given treatment appeared. Other elements applied at the rates (kg/ha) P 44, K 8, B 1.8, Mg 10.

2 Based on orthogonal contrast of treatment vs control in the same study ($P = 0.05$).

aged *P. caribaea* using similar needle sampling methodology, and are at the low end of the range of 0.23-1.15 foliar percent K reported for the species in Brazil (19). Needles from unfertilized treatments in the Australian study averaged 0.56% K forty-one months after establishment, while needles averaged a significantly larger 0.77% K when fertilized at a rate of 214 kg K/ha, a rate much higher than the highest K rate (32 kg/ha) tested in the present study.

Critical levels have been variously defined, but a common usage is that level associated with 90% of maximum yield (2, 11). Foliar nutrient levels for any one species are often divided into three stages: 1) low levels, associated with poor growth and a high probability of response to fertilizer; 2) marginal levels, associated with marginal growth and only a moderate probability of obtaining a fertilization response; and 3) high levels, associated with good growth and a low

probability of response to fertilizer. The results described do not allow for complete definition of all foliar percent K categories for *P. caribaea* under similar conditions, but they do give some indication of the probable ranges in the llanos region. Based on the present work, *P. caribaea* stands with foliar K levels below 0.30% and with adequate supplies of other nutrients have a high probability of responding to K fertilization. Stands with foliar percent K levels between 0.30 and at least 0.39 have a moderate probability of responding to K fertilization.

Boron

Positive height growth response to B fertilization was observed (Table 3). The height difference between the best rate, 1.8 kg/ha, and the control was significant 40 months after fertilization. Average height for plots receiving 2.6 kg/ha was lower than those receiving 1.8 kg/ha during both measurement periods, although not significantly. Foliar B concentrations were substantially higher for trees fertilized at 1.8 kg/ha (170 ppm) than for unfertilized trees (29 ppm) five months after fertilization, and were moderately elevated (34 ppm vs. 14 ppm) at 40 months (Table 4), although it was not possible to test significance. The results from B fertilization indicate deficiencies at levels higher than those reported by Van Goor (19), who suggested 10 ppm as a critical B level for *P. caribaea* in Brazil, and by Procter (14), working with *Pinus patula* in Zambia and Tanzania, and deficiencies at B levels similar to those reported by Pritchett and Llewellyn (12) working with young *Pinus elliottii* in the southeastern United States. In the B fertilized plots, there was a noticeable reduction observed in the frequency of stunted, multiple-leader, resin-exuding trees that exhibited severe B deficiency symptoms. According to Evans (7), the

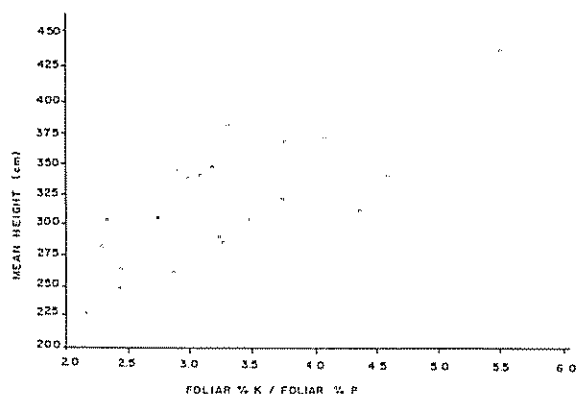


Fig. 4. Scatter diagram of 36-tree plot mean height 40 months after fertilization with various rates of K vs the ratio (foliar % K/foliar % P). Adjusted r-square of associated linear regression is 0.66.

need for B application to plantations in the tropics and sub-tropics is widespread, so managers of tropical forests should be familiar with these symptoms.

Magnesium

A strong positive and significant growth response due to Mg fertilization at 26 kg/ha was observed in *P. caribaea* (Table 3). Bare-root stock was initially greener and grew faster than did container-produced seedlings in response to Mg application, and there were significant type-of-plant and type-of-plant-by-fertilization interaction effects at 17 months; however, color, growth, and interactions were indistinguishable for the two seedling production methods at 40 months. Apparently, *P. caribaea* bare-root stock is able to obtain or utilize band-applied Mg fertilizer more quickly, but container-produced seedlings attain statistically equivalent heights within 3.5 years after fertilization. Foliar Mg levels were not affected by fertilization (Table 4). Since Mg was applied as $MgSO_4$, the observed growth and color responses might be due to added sulfur.

Zinc and Nitrogen

Neither Zn nor N significantly affected height growth at the fertilizer rates used. Young *P. caribaea* exhibited a non-significant 8% gain over the control treatment 40 months after fertilization with 33 kg/ha N and a non-significant 7% gain 40 months after fertilization with 1.2 kg/ha Zn.

CONCLUSIONS

Pinus caribaea Mor var. *hondurensis* can be grown in soils of extremely low native fertility, provided proper fertilization treatments are applied. Height growth gains of up to 95% were observed in the described studies 40 months after fertilization. The results from the present work can assist forest managers and researchers working with *P. caribaea* in sandy, infertile soils found in the llanos of eastern Colombia and southern Venezuela. Conclusions based on these studies are:

- 1) Significant height growth improvements resulted from the application of the elements P, K, B, and Mg. Largest gains occurred with P and K fertilization, although percentage growth gains from B and Mg were substantial.
- 2) There were no interactions observed between the elements P, K, and B in fertilization.

Table 4. Mean nutrient levels in *P. caribaea* foliage on fertilized and unfertilized plots, trial number 6. Fertilizer treatment was 132 kg/ha elemental P as TSP, 8 kg/ha elemental K, 26 kg/ha elemental mg, and 1.8 kg/ha B. Foliage samples were taken from each replicate and grouped by treatment prior to chemical analysis.

Treatment	N (%) ¹	P (%) ²	K (%)	Mg (%)	B (ppm)	Zn (ppm)
Unfertilized, 5 mo. sample	1.91	0.06	0.33	0.04	29	20
Fertilized, 5 mo. sample	1.31	0.08	0.66	0.04	204	13
Unfertilized, 40 mo. sample	1.46	0.09	0.25	0.03	14	18
Fertilized, 40 mo. sample	1.87	0.09	0.30	0.04	34	11

1 Kjeldahl analysis

2 P, K, Mg, B, and Zn are determined with acid digestion followed by colorimetric or atomic absorption spectra measurements. See footnotes in Table 1

Table 5. Mean height and foliar K concentrations from of trial number four 40 months after K fertilization. Observations with a common underline are not statistically different using Duncan's new multiple range test.

Fertilization rate (kg/ha)	0	4	8	16	32
Mean height (cm)	274	309	350	354	369
Foliar % K ¹	0.24	0.24	0.29	0.31	0.39

1 Measured with atomic absorption spectrophotometry on acid digestion extract

8) Based upon these results, a biologically optimum fertilizer treatment for *P. caribaea* in the llanos regions of Colombia and Venezuela on soils similar to those of the present study is 132 kg/ha P applied as TSP, 32 kg/ha K, 1.8 kg/ha B and 26 kg/ha Mg, and would produce a 78% gain in height growth over unfertilized trees after 40 months.

9) Further research is required on *P. caribaea* foliar nutrient concentrations so they can be used as an effective tool in diagnosing deficiencies and scheduling fertilization.

3) Nitrogen and zinc apparently are not limiting factors, at least during the first 3.5 years of growth.

4) Triple-super phosphate (TSP) provides significantly greater response as compared to rock phosphate (RP). Height growth response to P fertilization increases with increasing fertilization rate, at least up to 132 kg/ha elemental P. Broadcasting and banding were equally effective application methods. There were no differences in the growth of bare-root or containerized stock, nor interactions between type of seedling and P fertilizer forms.

5) There is a strong growth and foliar nutrient level response to K fertilization, at least up to the rate of 32 kg/ha elemental K. Given an adequate supply of other nutrients, foliar K \leq 0.30% and P

concentrations are $\geq 0.09\%$ probably indicative of K deficiency, which can be amended by K fertilization.

6) A large height growth response to B fertilization was observed at 1.8 kg/ha, significantly greater than the response observed in trees fertilized at

2.6 kg/ha. Incidence of forking was lower and stem form was noticeably better after B fertilization.

7) Magnesium sulfate fertilization yielded significant height growth and needle color improvements during the first 40 months after fertilization.

LITERATURE CITED

1. BALLARD, R. 1980. Phosphorus nutrition and fertilization of forest trees. In *The Role of Phosphorus in Agriculture*, ASA-CSSA-SSSA, Madison, Wisconsin, USA p. 763-804.
2. BEAVAGE, D.I.; RICHARDS, B.N. 1972. Principles and practice of foliar analysis as a basis for crop-logging in pine plantations. II. Determination of critical phosphorus levels. *Plant Soil* 37:159-169.
3. CAMERON, D.M.; RANCE, S.J.; WILLIAMS, E.R. 1981. Fertilizer response of *Pinus caribaea* var *hondurensis* on a tropical red earth, Northern Territory. *Australian Forest Research* 7(1):35-45.
4. CAMERON, D.M.; RANCE, S.J.; WILLIAMS, E.R. 1982. Effects of fertilizers on form and concentration of nutrients in needles of *Pinus caribaea* var *hondurensis* in the northern territory. *Australian Journal of Forestry Research* 12(2):105-119.
5. CHEW, V. 1977. Comparisons among treatment means in an analysis of variance. Washington, D.C., USDA. Agricultural Research Service p. 15-22.
6. COPETE, A.; VENEGAS, L. 1986. Respuesta del *Pinus caribaea* var *hondurensis* a la aplicación de diferentes nutrientes básicos. Bogotá, Colombia. INDERENA. Investigaciones Forestales no. 19.
7. EVANS, J. 1982. Maintaining and improving the productivity of tropical and subtropical plantations. In *I.U.F.R.O. Symposium on Forest Site and Continuous Productivity* Ed. by R. Ballard; S.P. Gessel p. 312-322.
8. KADEBA, O.; ADUAYI, E. 1986. Dry matter production and nutrient distribution in a *Pinus caribaea* stand planted in a subhumid tropical savanna site. *Oikos* p. 237-242.
9. LAMB, A.F.A. 1973. *Pinus caribaea*: Fast growing timber trees of the lowland tropics. England University of Oxford, Department of Forestry 254 p.
10. LIM, F.Y.; SUNDRALINGAM, P. 1974. Some preliminary results of fertilizer application on the growth of a 6-year-old *Pinus caribaea* Mor. var. *hondurensis* stand. *Malaysian Forester* 37(2):120-126.
11. PRITCHETT, W.L. 1968. Progress in the development of techniques and standards of soil and foliar diagnosis of phosphorus deficiencies in slash pine. *Forest Fertilization; Theory and Practice*. Gainesville, Fla. 18-21 Apr. 1967. TVA, Muscle Shoals, Ala.
12. PRITCHETT, W.L.; LLEWELLYN, W.R. 1966. Response of slash pine (*Pinus elliotii* engelm var *elliotii*) to phosphorus on sandy soils. *Proceedings of the Soil Science Society of America* 30:509-512.
13. PRITCHETT, W.L.; GOODING, J.W. 1975. Fertilizer recommendations for pines in the southeastern coastal plain of the United States. *Univ. of Fla. Agric. Exp. Stat. Bull. No. 774* p. 23.
14. PROCTER, J. 1966. Growth of pines at the coast. *Technical Note Forestry Div., Tanzania* p. 12.
15. SILVA, R.; AURELLANO, P.; TARBES, J.; BELLANDI, R.; CHAVES, E.; MORENO, E. 1982. Inventario forestal de la plantaciones de *Pinus caribaea* var *hondurensis* del año 1973, en Chaguaramas Sur del Edo. Mongas. *Venezuela Forestal* No. 7:27-61.
16. SUNDRALINGAM, P.; ANG, T.B. 1975. Response of *Pinus caribaea* var *hondurensis* to fertilization on Bungor soil of Rantau-Panjang forest reserve. *Malaysian Forester* 38(2):135-139.
17. QUEENSLAND DEPARTMENT OF FORESTRY. 1979. Report of research activities for 1978, 1979. Brisbane, Queensland, Australia p. 13.
18. QUEENSLAND DEPARTMENT OF FORESTRY. 1981. Report of research activities for 1980, 1981. Brisbane, Queensland, Australia p. 15.
19. VAN GOOR, C.P. 1965. A nutrição de alguns pinheiros tropicais. *Revista Técnica do Serviço Florestal do Est. de S. Paulo* No. 4/5, p. 313-430.
20. WELLS, C.G.; CRUTCHFIELD, D.M.; BERENYI, N.M.; DAVEY, C.B. 1973. Soil and foliar guidelines for phosphorus fertilization of loblolly pine. *USDA. Forest Service Research Paper SE-110* p. 27.

Germination of *Cola nitida* (Vent.) Schott and Endlicher Nut as Influenced by Nut Weight and Colour¹

M. A. O. Oladokun*

ABSTRACT

A factorial trial was conducted on germination of *Cola nitida* (Vent.) Schott and Endlicher nuts using different weights (1-5, 6-10, 11-15, 16-20, 21-25 and 26-30 g) and three nut colours (red, pink and white). Nut weight was significant at certain periods while nut colour was significant throughout the period of germination. The interaction between nut weight and nut colour was also significant at 18 and 22 weeks after sowing.

INTRODUCTION

Kola plantations have been established mainly through planting the nuts at stake in the field or through seedlings raised in the nursery. Moreover, research has suggested the possibility of establishing kola plantations through rooted cuttings or other methods of vegetative propagation. However, such vegetative techniques have by no means been perfected. Thus, until the vegetative means of propagation of kola are perfected, the factors that determine the rate, uniformity and pattern of germination of kolanuts will continue to be of concern to farmers and research workers alike (9).

Nut weight has been reported to influence germination of *C. nitida* nuts. Ashiru (1), Dublin (4) and Ibikunle and Mackenzie (7) reported improved germination with increases in nut weight. On the other hand, Clay (3) and van Eijnatten and Quarcoo (5) found no significant effect of nut weight on germination of *C. nitida* nuts. In *C. acuminata* (P. Beauv) (Schott and Endlicher), increase in nut weight enhanced the germination of the nuts (11). The role of nut weight per se on the earliness of germination of the species becomes questionable with the report of Brown and Afrifa (2), who showed that cutting off of about half the nut of *C. nitida* accelerated germination as compared to whole nuts, although it led to some delay in initial growth after germination.

COMPENDIO

Se estableció una prueba factorial para estudiar la germinación de la nuez *Cola nitida* (Vent.) Schott and Endlicher, comparando diferentes pesos (1-5, 6-10, 11-15, 16-20, 21-25 y 26-30 g) y tres colores de la nuez (rojo, blanco y rosado). El efecto del peso de la nuez fue significativo en ciertos períodos, mientras que el efecto del color de la nuez fue significativo a lo largo del período de germinación. La interacción entre el peso de la nuez y el color de la nuez también fue significativa en las semanas 18 y 22, después de la siembra.

Effect of nut colour on germination of *C. nitida* nuts has been reported by van Eijnatten (6), who stated that white nuts germinated quicker than red nuts. In *C. acuminata*, Oladokun (11) reported that though the colour effect was not significant, pink nuts germinated quicker than either red or white nuts.

At present, information is lacking on the possible interactions between nut weight and nut colour on the germination of *C. nitida*. An effort made to provide such information is reported below.

MATERIALS AND METHODS

Kola pods harvested from AA 231 trees in plot 63-7 at the Cocoa Research Institute of Nigeria Headquarters Ibadan, were processed. The nuts were sorted out into nut weight classes (1-5, 6-10, 11-15, 16-20, 21-25, 26-30 and 31 + g). Each nut weight class was sorted into the three colours (red, pink and white). The percentage distribution is outlined in Table 1. Ten nuts of each nut colour in each nut weight class (1-5, 6-10, 11-15, 16-20, 21-25 and 26-30 g) were sown in a germination tray (122 x 122 x 15cm) filled with wet sawdust. There were four replicates in the factorial trial and these were laid out in a randomised complete block design.

Daily records of seedling emergence were kept. Median time (T_m), defined as the number of days after sowing required to obtain fifty percent germination, was recorded and was used to evaluate the rate

¹ Received for publication 24 March 1987.

* Cocoa Research Institute of Nigeria P M B. 5244 Ibadan, Nigeria.

of germination of the nuts. The data collected were subjected to factorial analysis according to Litte and Hills (8).

RESULTS

Figs. 1 and 2 show interaction effects of both the nut weight and nut colour on germination of *C. nitida* nuts. In Fig 1, pink nuts were not a widespread as the red and white nuts, especially the white nuts. Significant interaction was observed at 18 and 22 weeks after sowing (Table 2). Among the white nuts, 16-20 g nuts germinated best, while other sizes were not significantly different from one another. In the case of the pink nuts, 21-25 g nuts led all others, while the rest were not significantly different

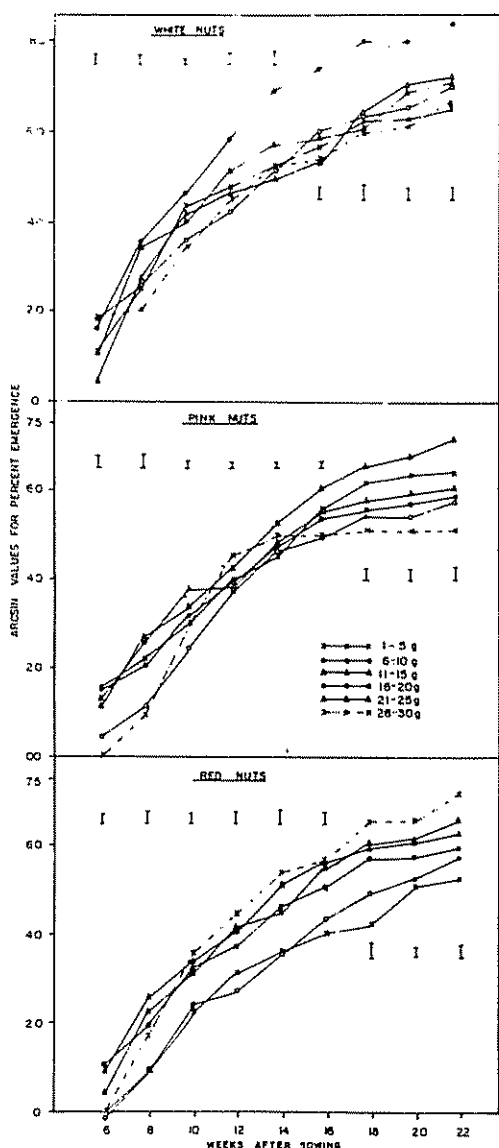


Fig. 1 Effect on nut weight and nut colour on germination *Cola nitida* nuts. Bars represent standard errors

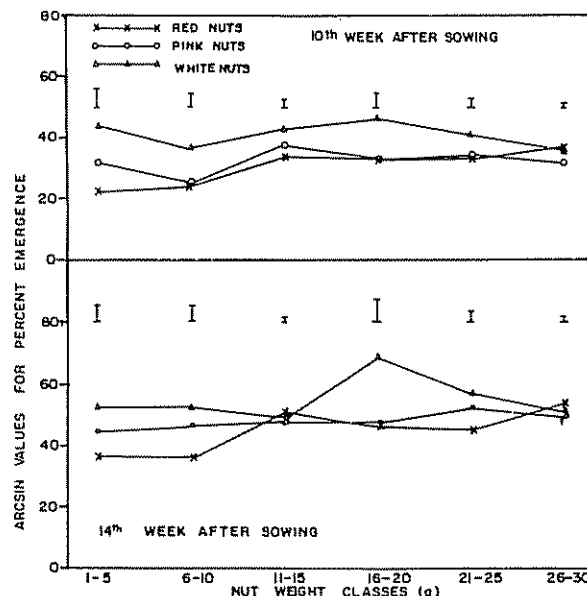


Fig. 2. The interactive effects of nut: weight and nut colour on germination of *Cola nitida* nuts. Bars represent standard errors.

from one another. Though 26-30 g nuts had a poor start among the red nuts, it finally led other weights in germination, especially after the 18th week after sowing. In general, nut weight effect was inconsistent and not significant several weeks after sowing (Fig. 3; Table 2).

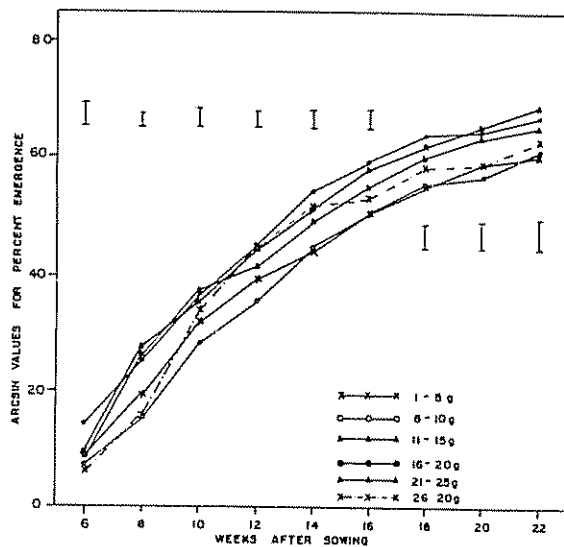
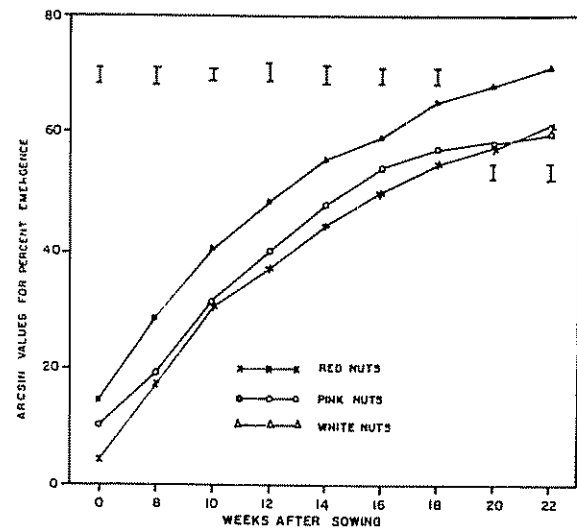
In Fig. 2, the interaction between nut weight and nut colour was further elucidated. However, the influence of nut weight was not consistent in each nut colour. It was, however, observed that colour effect on germination was significant, especially at the 14th week after sowing. This is further shown in Fig. 4.

Figs. 3 and 4 show the pooled nut weight and nut colour effects. The pooled nut weight effect was not significant except at 8, 12 and 14 weeks after sowing (Fig. 3; Table 2). However, in Fig. 4, white nuts germinated significantly better than the other two colours; also, Table 2 shows that nut colour was significant in germination of the nuts ($0.1\% < P < 5\%$).

In Fig 5, the rate of germination was determined using the median time (T_m) values. Except for the nuts weighing 11-15 g, the order of the rate of germination was white < pink < red nuts. Thus, white nuts recorded the shortest median time values. Statistical analysis of the median time values showed that both the nut size and nut colour effects were significant at $P < 1.0\%$ and $P = 0.1\%$ respectively.

Table 1. Contingency table showing the percent frequency of each category of nuts of *Cola nitida*.

Nut size (g)	NUT COLOUR		
	Red	Pink	White
1 - 5	78.67	10.67	10.67
6 - 10	79.89	14.34	5.76
11 - 15	82.85	13.38	3.77
16 - 20	82.94	12.62	4.44
21 - 25	80.20	14.09	5.70
26 - 30	81.61	12.64	5.75
31 +	81.69	12.68	5.63

Fig. 3. Pooled nut weight effect on germination of *Cola nitida* in nut weight: nut colour factorial trial. Bars represent standard errors.Fig. 4. Pooled colour effect on germination of *Cola nitida* in nut weight: nut colour factorial trial. Bars represent standard errors.

DISCUSSION

The fact that the nut weight effect on germination of *C. nitida* was not significant throughout the study period agrees on the one hand with part of the findings of Clay (3) and van Eijnatten and Quarcoo (5), and on the other with part of the findings of Ashiru (1), Dublin (4) and Ibikunle and Mackenzie (7). It is suggested that the conflicting results reported by the previous workers were due to the time of recording as well as the source of the nuts.

White nuts germinated fastest. This is in agreement with van Eijnatten (6), but contrary to the findings on colour effect on germination of *C. acuminata* (11). In *C. acuminata*, it was reported that white nuts germinated poorest while pink nuts recorded the shortest median time values.

In spite of the fact that white nuts germinate better than other colours, the proportion of white nuts in a population of *C. nitida* is rather small (4 - 11%) (Table 1). In *C. acuminata*, white nuts are even rarer (3 - 4%) (10) than in *C. nitida*. However, in *C. acuminata* pink nuts which germinated better than other nuts recorded the highest percent frequency (64%) (10). In terms of market value, white nuts are preferred to pink or red nuts. Thus, if plant breeders can selected or breed for white-coloured nuts in *C. nitida*, the frequency may increase to match the germination potential as well as their preferential consumer demand.

CONCLUSION

Nut weight and nut colour influenced germination of *C. nitida* nuts. However, it is the effect of nut

Table 2. Mean square values of germination of *Cola nitida* nuts

Source of Variation	DF	PERIOD AFTER SOWING (WEEKS)									Tm
		6	8	10	12	14	16	18	20	22	
Between nut size (S)	5	97.46NS	365.31***	153.29NS	164.46*	196.69*	158.58NS	157.68NS	142.40NS	144.28NS	1231.98**
Between nut colour (C)	2	526.68*	872.65**	729.21***	834.52**	729.23***	491.23**	683.01***	858.16***	948.59***	3292.34***
SXC interaction	10	144.59NS	85.02NS	64.11NS	83.40NS	131.54NS	168.47NS	236.01*	160.36NS	217.42*	314.94NS

TM = Median time values

* = Significant at 5%

** = Significant at 1%

*** = Significant at 0.1%

colour that was most clearly significant. The interaction between the nut weight and nut colour was also significant at certain periods after sowing.

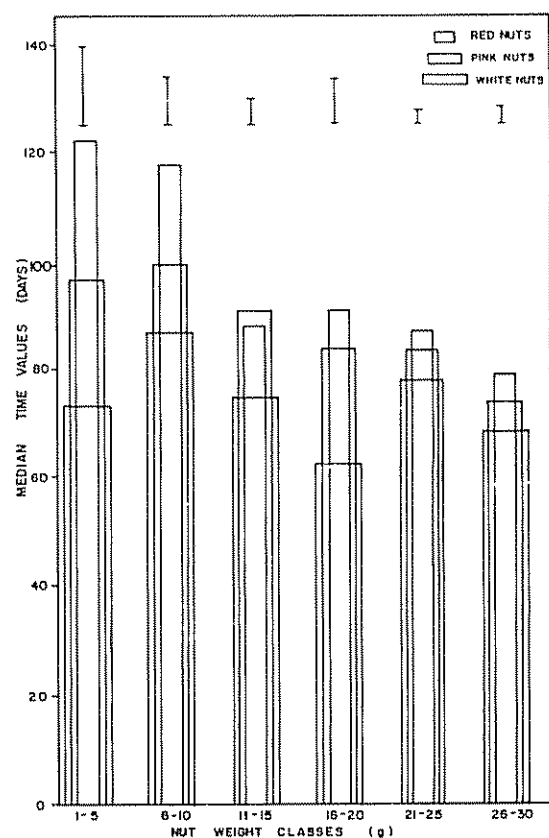


Fig 5. Median time (Tm) values of germination of *Cola nitida* nuts. Bars represent standard errors.

LITERATURE CITED

1. ASHIRU, G.A. 1969. Effect of kinetin, thiourea and thiourea dioxide, light and heat on seed germination and seedling growth of kola, *Cola nitida* (Schott and Endlicher) Journal of the American Society of Horticultural Science 94:429-432.
2. BROWN, D.A.; AFRIFA, M.K. 1971. Effect of cutting Cola nut on the germination rate and subsequent seedling characters. Ghana Journal of Agricultural Sciences 4:117-120
3. CLAY, D.W.T. 1964. Germination of the Kola nut, *Cola nitida* Tropical Agriculture (Trinidad) 41:55-60.
4. DUBLIN, P. 1965. Le Colatier (*Cola nitida*) en Republique Centrafricaine. Cafe, Cacao, The 9:97-115.
5. EIJNATTEN VAN, C.L.M.; QUARCOO, I. 1968. Studies on Kola; germination studies. 1966/67 Cocoa Research Institute of Nigeria Annual Report. p 45-50.
6. EIJNATTEN VAN, C.L.M. 1969. Kolanut. In Outline of perennial crop breeding in the tropics. Ed. by P.F. Ferwerda, P. Wit. Wageningen, Netherlands, Agricultural University p. 289-307.
7. IBIKUNLE, B.A.O.; MACKENZIE, J.A. 1974. Germination of Kola, *Cola nitida* (Vent) (Schott and Endlicher) Turrialba 24(3):187-192.
8. LITTLE, T.M.; HILLS, F.J. Statistical methods in agricultural research. Davis, EE.UU., University of California.
9. OLADOKUN, M.A.O. 1982. Morpho-physiological aspects of germination, rooting and seedling growth in Kola (*Cola* spp). Ph.D. Thesis. Ibadan, Nigeria. University of Ibadan.
10. OLADOKUN, M.A.O. 1975. Fruit characteristics in *Cola acuminata* II. Nut size, cotyledon number and colour.
11. OLADOKUN, M.A.O. 1975. Germination studies on *Cola acuminata* (P. Beauv) (Schott and Endlicher). Turrialba 35(2):109-115

Effect of Seed Treatments with Systemic Insecticides on Germination of Selected Wheat and Oat Cultivars¹

J.E. Araya*, J.E. Foster**, J.J. Roberts***

ABSTRACT

In laboratory tests, the systemic insecticides carbofuran and disulfoton were applied to seeds of wheat cultivars Abe and Caldwell, and oat cultivars Clintland 64 and Porter to protect the seedlings against *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae), a primary vector of barley yellow dwarf virus (BYDV). Standard dosages (1 000 ml AI/100 kg seed) of carbofuran did not reduce germination. Increasing dosages of disulfoton were progressively more toxic to the seeds, possibly in part because of the organic solvent of the formulation used. Seedling protection through the use of such treatments may be economically feasible as only slight changes in seeding rate would be required to offset reductions in germination.

COMPENDIO

En estudios de laboratorio, semillas de los cultivares de trigo Abe y Caldwell y de avena Clintland 64 y Porter fueron tratadas con los insecticidas sistémicos carbofuran y disulfoton para proteger a las plántulas contra el áfido *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae), uno de los principales vectores del virus del enanismo amarillo de la cebada (barley yellow dwarf virus, o BYDV). Dosis convencionales de carbofuran (1.000 ml IA/100 kg de semilla) no redujeron la germinación. Dosis crecientes de disulfoton fueron progresivamente tóxicas a las semillas, posiblemente en gran parte por el solvente orgánico de la formulación utilizada. La protección de plántulas mediante estos tratamientos puede estar económicamente justificada ya que solo pequeños cambios en la dosis de semilla pueden ser requeridos para corregir la reducción en germinación.

INTRODUCTION

The bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae) is an important insect pest of cereals, damaging hosts both by direct feeding and by transmitting barley yellow dwarf virus (BYDV) (17). The greatest damage and yield loss occurs when young seedlings are infected with BYDV (10, 16). Resistant cultivars would provide the best means of control. However, in wheat and oats, only low levels of resistance against *R. padi*

and/or BYDV are available. Resistant cultivars are best used in concert with other methods of pest control to achieve maximum and stable pest suppression (1). As suggested by Painter (11) and McMillian *et al* (8), the use of insecticides on resistant crops may provide more effective control than either method alone. Resistant cultivars may require less frequent treatment with a pesticide or insect pathogen, or lower rates of application (9).

¹ Received for publication 20 July, 1987.

This article is based on a portion of the Ph.D. thesis of the senior author, and reports the results of research only. Mention of a proprietary product does not constitute an endorsement or a recommendation for its use by the USDA. Purdue University Agricultural Experimental Station Journal Paper No. 10,206

* Profesor Asociado de Entomología, Departamento de Sanidad Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile. Currently, Postdoctoral Research Associate, Department of Entomology, Purdue University, West Lafayette, Indiana 47907, USA.

** Research Leader, Insect and Weed Control Research Unit, USDA-ARS, and Professor of Entomology, Department of Entomology, Purdue University, West Lafayette, Indiana 47907, USA.

***Wheat Geneticist, USDA-ARS, Department of Agronomy, University of Georgia, Georgia Experiment Station Georgia 30212, USA.

The residual action of seed systemics can protect cereal crops from aphids for 2-10 weeks (2). Low dosages of systemic insecticides applied as a seed treatment on aphid/BYDV tolerant cultivars would provide control of *R. padi* and the virus it transmits. Reduced dosages cost less and decrease the risk of damage to the seeds. Seed systemics do not affect the beneficial fauna directly, as has been reported with many foliar insecticides (6, 18), but they often lower germination (15, 19). However, Kirk and Wilson (7) reported that seed treatments with disulfoton had no effect on wheat germination.

This study evaluated the germination of selected wheat and oat seeds with reduced dosages of the systemic insecticides carbofuran and disulfoton.

MATERIALS AND METHODS

This research was conducted in the greenhouse facilities of the Insect and Weed Control Research Unit, United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Purdue University, West Lafayette, Indiana.

Treatments were all combinations between two wheat (Abe and Caldwell) and two oat (Clintland 64 and Porter) cultivars, and carbofuran (Furadan® 35% ST) or disulfoton (Disyston® 85% EC) at 0 250, 500, and 1 000 ml AI/100 kg seed (2). No fungicide was used to avoid interactions as reported by Pike and Glazer (13) and Kirk and Wilson (7)

Seeds were mixed with 10 ml water per kg for 5-10 min before adding the insecticide and mixing for 10 min (12). Once dried, four replicates of 100 seeds per treatment were placed in germination trays with moist absorbent paper. The seeds were processed following the procedures described by Copeland (14), which specify readings of percentage germination, percentage abnormal seedlings, and percentage non-germinated seeds at the fourth and seventh days for wheat, and at the fifth and 10th days for oats. Data obtained were compared through separate analysis of variance (ANOVAs) for each crop, and those means with significant differences ($P \leq 0.05$) were separated through contrasts and Student-Neuman-Keuls' tests (2).

RESULTS AND DISCUSSION

Carbofuran treatments, across cultivars, days of reading, and dosages, did not affect the germination of wheat nor that of oats (Table 1). Disulfoton treatments were toxic to both wheat and oat germinating seeds. Because of this, further study of the effects of other formulations of disulfoton and their carriers on the germination of small grains seems warranted.

Carbofuran did not affect the percentage of abnormal wheat seedlings, nor did disulfoton. However, both compounds caused significantly more abnormal seedlings when compared with the controls in oats. This would suggest that a certain level of toxicity exists for both compounds, although carbofuran did not reduce percentage germination.

Both carbofuran and disulfoton resulted in an increased proportion of nongerminated seeds in wheat over the controls, although the effect on carbofuran was relatively small compared to that of disulfoton. In oats, carbofuran-treated seeds did not differ statistically in percent germination from the controls, but disulfoton led to an increased percentage of non-germinated seeds.

Table 1. Effects of seed treatments with carbofuran or disulfoton on germination parameters of wheat and oats, calculated through contrasts across cultivars, days, and dosages*.

Insecticide	Percent germination	Percent abnormal seedlings	Percent non-germinated seeds
a) Wheat**:			
Carbofuran	86.71 a	7.00 a	6.29 b
Disulfoton	51.50 b	5.21 a	43.29 a
Control	88.31 a	7.25 a	4.44 c
b) Oats***:			
Carbofuran	87.54 a	11.69 a	8.56 a
Disulfoton	72.71 b	12.98 a	14.31 b
Control	88.06 a	3.38 b	8.56 a

* Means in the same column followed by different letters are significantly different ($P \leq 0.05$). Results for each crop are from different ANOVAs.

** Means of cvs. Abe and Caldwell; days 4th and 7th; and 250, 500, and 1 000 ml AI/100 kg seed.

*** Means of cvs. Clintland 64 and Porter; days 5th and 10th; and 250, 500, and 1 000 ml AI/100 kg seed.

The effect on germination increased with the dosage of disulfoton (Table 2). These results are in accord with those reported by DePew (6). The almost nonexistent toxicity of carbofuran, as reported in this study, agrees with the results obtained by Ruppel (15).

Different results among cultivars are to be expected when using seed treatments with these insecticides. In the present study, the differences were clear in wheat, but in oats only appeared in the percentage of abnormal seedlings (Table 3).

The negative effect on germination of some treatments concurs with the findings of Kirk and Wilson (7) in barley seeds treated with 180-1 500 g phorate/100 kg seed; DePew (5), with barley seeds treated with disulfoton or phorate at 550-1 000 g AI/100 kg seed; Ruppel (15), in barley, wheat, oats, and rice seeds treated with carbofuran at dosages higher than 3 992 g AI/100 kg seed; Ward *et al.* (19), in wheat seeds treated with disulfoton at 453.6 g AI/100 kg seed; and Arretz and Araya (3, 4) with wheat and barley seeds treated with carbofuran or disulfoton at 1 000 g AI/100 kg seed.

The levels of effects of seed systemic insecticides on germination were such that only slight adjust-

ments in seeding rates could offset reduction in germination. The economic benefit of treatment

Table 2. Effect of seed treatments with carbofuran or disulfoton on germination parameters of wheat and oats, calculated through contrasts across cultivars and days*.

Insecticide and dosage (ml AI per 100 kg seed)	Percent germination	Percent abnormal seedlings	Percent non-germinated seeds
a) Wheat**:			
Carbofuran 250	87.25 a	7.56 a	5.19 ab
Carbofuran 500	86.81 a	6.75 a	6.44 ab
Carbofuran 1000	86.06 a	6.69 a	7.25 b
Disulfoton 250	74.19 b	7.88 a	17.94 c
Disulfoton 500	46.88 c	4.31 a	48.81 d
Disulfoton 1000	33.44 d	3.44 a	63.13 e
Control	88.31 a	7.25 a	4.44 a
b) Oats***:			
Carbofuran 250	86.06 b	6.38 b	7.56 a
Carbofuran 500	86.31 b	3.63 a	10.06 b
Carbofuran 1000	90.25 a	1.69 a	8.06 a
Disulfoton 250	82.56 c	6.50 b	10.94 b
Disulfoton 500	79.13 d	10.63 c	10.25 b
Disulfoton 1000	54.44 e	21.81 d	21.75 c
Control	88.31 a	3.38 a	8.56 a

* Means in the same column followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$). Results for each crop are from different ANOVAs

** Means of cvs. Abe and Cadwell; and days 4th and 7th.

*** Means of cvs. Clintland 64 and Porter; and days 5th and 10th.

LITERATURE CITED

- ADKISSON, P.L. 1980. Resistant varieties in pest management systems. In *Breeding plants resistant to insects*. Ed by F.G. Maxwell, P.R. Jennings. New York. John Wiley p. 233-251.
- ARAYA, J.E. 1985. Studies of biology and control of *Rhopalosiphum padi* (L.) in selected wheat and oat cultivars with seed systemic insecticides. Ph.D. Thesis. West Lafayette, Indiana. Purdue University. 145 p.
- ARREIZ, P.; ARAYA, J. 1978. Control de áfidos en cebada con insecticidas sistémicos granulares al suelo, a la semilla y al follaje, en dos localidades de la zona central de Chile. *Investigación Agrícola (Chile)* 4:79-86.
- ARREIZ, P.; ARAYA, J. 1980. Control de áfidos en trigo mediante insecticidas sistémicos granulares aplicados al suelo, tratamientos a la semilla y aspersiones al follaje. *Simiente (Sociedad Agronómica de Chile)* 50:50-56.
- DePEW, L.J. 1964. Systemic insecticides to control greenbugs on spring-planted barley. *Journal of Economic Entomology* 57:250-252.
- HELLPAPP, C. 1982. Untersuchungen zur Wirkung verschiedener Insektizide auf Pradatoren von Getreideblattläusen unter Freilandbedingungen. *Anzeiger für Schadlingskunde Pflanzenschutz Umweltschutz* 55:129-131.
- KIRK, R.E.; WILSON, M.C. 1960. The effect of seed treatments with phorate and other systemic insecticides on the germination of wheat. *Journal of Economic Entomology* 53:575-577.
- McMILLIAN, W.W.; WISEMAN, B.R.; WIDSTROM, N.W.; HARRELL, E.A. 1972. Resistant sweet corn hybrid plus insecticide to reduce losses from corn earworms. *Journal of Economic Entomology* 65:229-231.

could thus be significant in a season of heavy cereal aphid infestations.

Table 3. Effect of seed treatments on the germination of wheat and oat cultivars, calculated through contrasts across insecticides, dosages, and days*.

Cultivars	Percent germination	Percent abnormal seedlings	Percent non-germinated seeds
a) Wheat:			
Abe	73.98 a	6.38 a	19.64 a
Caldwell	69.71 b	6.16 a	24.13 b
b) Oats:			
Clintland 64	81.52 a	6.82 a	11.66 a
Porter	81.00 a	8.61 b	10.39 a

* Means of treatments of carbofuran or disulfoton at 0, 250, 500, and 1 000 ml AI/100 kg seed; days 4th and 7th for wheat, and 5th and 10th for oats. Means in the same column followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$). Results for each crop are from different ANOVAs.

9. ORTMAN, E.E.; PETERS, D.C. 1980 Introduction. In Breeding plants resistant to insects Ed. by F.G., Maxwell, P.R. Jennings. New York John Wiley p. 3-13
10. OSWALD, J.W.; HOUSTON, B.R. 1953 Host range and epiphytiology of the cereal yellow dwarf virus Phytopathology 43:309-313
11. PAINTER, R.H. 1951. Insect resistance in crop plants. Kansas, EE UU The University Press of Kansas. 520 p.
12. PIKE, K.S. 1978. Greenbug protection in seed-treated winter wheat. Journal of Economic Entomology 71:827-832
13. PIKE, K.S.; GLAZER, M. 1980 Compatibility of insecticide-fungicide wheat seed treatments with respect to germination, seedling emergence, and greenbug control. Journal of Economic Entomology 73:759-761.
14. RULES FOR testing seeds 1978. Association of Official Seed Analysis. Ed. by L.O. Copeland
15. RUPPEL, F.R. 1971 Effect of seed treatment with carbofuran and propoxur on germination of small grains. Journal of Economic Entomology 64:1 554-1556.
16. SMITH, H.C. 1967 The effects of aphid numbers and stage of plant growth in determining tolerance to barley yellow dwarf virus in cereals. New Zealand Journal of Agricultural Research 10:445-466
17. STERN, V.M. 1967 Control of the aphids attacking barley and analysis of yield increases in the Imperial Valley, California. Journal of Economic Entomology 60:485-490.
18. VAZQUEZ, G.M.; CARRILLO S, J.L. 1972. Efecto de diversos insecticidas sobre la fauna benéfica presente en el trigo en el Valle de Mexicali durante 1970-71. Agricultura Técnica en México 3: 145-149
19. WARD, C.R.; OWENS, J.C.; HUDDLESTON, E.W.; ASHDOWN, D.; BAILEY, C.F. 1972. Phytotoxic and residual properties of disulfoton used on wheat. Journal of Economic Entomology 65:561-563

Conservación de la Capacidad Caulogénica de Callos de *Arachis major* (Leguminosae) durante Prolongados Subcultivos¹

E.A. Prado*, A.N. Secchi*, L.A. Mroginski**

ABSTRACT

Anthers with uninucleated pollen grains of *Arachis major* Krap. and Greg. have been cultured on Murashige and Skoog medium (MS) containing different concentrations of naphthaleneacetic acid (NAA) and benzyladenine (BAP). The best medium for callus induction was MS + NAA₁ (~β) X BAP 3 mg/l. The calluses that have been maintained – without cultures – for 7 or 9 months in the dark grew slowly, but did not develop shoots. This occurred when the calluses were exposed to light. The caulogenetic capacity was maintained during 15 transferences (24 months of incubation) in MS + NAA 2 mg/l + BAP 0.5 mg/l medium. The regenerated shoots transferred to a MS + NAA 1 mg/l kinetin 0.04 mg/l medium developed roots.

COMPENDIO

Anteras de *Arachis major* Krap. y Greg. conteniendo granos de polen uninucleados fueron cultivadas en el medio de Murashige y Skoog (MS) suplementado con diversas combinaciones entre ácido naftalenacético (ANA) y 6-bencilamino purina (BAP). El mejor medio para la inducción de callos fue MS + ANA 1 mg/l + BAP 3 mg/l. Los callos que fueron mantenidos – sin ser subcultivados – durante 1, 7 ó 9 meses en oscuridad crecieron lentamente pero no diferenciaron vástagos, lo cual ocurre cuando son expuestos a la luz. Sucesivos subcultivos de callos en MS + ANA 2 mg/l + BAP 0.5 mg/l posibilitan el mantenimiento de la capacidad caulogénica aún después de 15 transferencias (24 meses de incubación). Los vástagos obtenidos fueron enraizados mediante su cultivo en MS + ANA 1 mg/l + cinetina 0.04 mg/l

INTRODUCCION

La aplicación de las técnicas de cultivo *in vitro* de protoplastos, células y tejidos, en el fitomejoramiento, requiere la utilización de sistemas que posibiliten la regeneración de plantas enteras. En las leguminosas, estos sistemas han sido desarrollados para

¹ Recibido para publicación el 27 de junio de 1987

* Cátedra de Genética, Facultad de Ciencias Agrarias (UNR) Santa Fe 2051, Rosario (2000), Argentina.

** Facultad de Ciencias Agrarias (UNNE), Instituto de Botánica del Nordeste, C.C. 209, Corrientes (3400), Argentina.

relativamente pocas especies (9). En el género *Arachis*, varios trabajos informan sobre la obtención de plantas *in vitro* de mani, *A. hypogaea* (1, 3, 8, 13, 16, 17), como de algunas especies silvestres de *Arachis* (1, 7, 13, 14, 17). Sin embargo, en la mayoría de estos casos, o bien se utilizaron explantos conteniendo estructuras meristemáticas preexistentes (ápices caulinares, embriones) o bien, la regeneración de plantas tuvo lugar en callos primarios cuya capacidad caulogénica decayó marcadamente luego de algunos subcultivos.

En este trabajo se informa acerca de un procedimiento que permite el mantenimiento de la capacidad regeneradora de vástagos a partir de callos de *Arachis major*. Existe la necesidad de la exposición a luz de los callos con el objeto de lograr la diferenciación de vástagos

MATERIALES Y METODOS

Se trabajó con *Arachis major* Krap et Greg. Brasil, MS, 40 km S de Aquidauana (leg. Hammons *et al.* 559, $2n = 20$, que pertenece a la sección *Tetraecetoides* (4). Las plantas se mantienen cultivadas en terrenos de la Facultad de Ciencias Agrarias, UNNE (Corrientes, Argentina); material herborizado de las mismas plantas está depositado en el herbario CTES. Las experiencias fueron iniciadas durante el verano de los años 1982 y 1983

Se seleccionaron botones florales cuyas anteras contenían granos de polen uninucleados. Para su determinación se empleó la técnica descrita por Mroginski y Fernández (6). Los botones florales fueron desinfectados con etanol 70° durante un minuto, seguido de NaOCl al 20% de la solución comercial con 80 g de cloro activo por dm^3 (10 min) y luego enjuagados tres veces con agua bidestilada esté-

Cuadro 1. Efecto del ANA y BAP en la inducción de callos de anteras de *Arachis major* cultivadas *in vitro* durante 45 días. En todos los casos, se utilizó como medio M.S.

Reguladores de crecimiento (mg/l)		Número de anteras cultivadas	Número de anteras con callo	% de anteras que forman callos
ANA	BAP			
0.01	3	220	14	6.3*
0.1	3	220	22	10.0
1	3	184	35	19.0
3	3	208	37	17.7
2	0.5	208	35	16.8

* Las diferencias son significativas. $X^2 = 10.16$; $p < 0.05$

ril. Las anteras fueron cultivadas en tubos de ensayo (15 x 1.5 cm) de vidrio, conteniendo 5 ml de medio de cultivo y 4 anteras por tubo. Los tubos fueron obturados con papel de aluminio e incubados en oscuridad a $25 \pm 1^\circ C$ durante 1, 7 ó 9 meses, según experiencia.

Los medios de cultivo consistían de las sales minerales, vitaminas y sacarosa, de acuerdo con Murashige y Skoog (10), agar al 1% (todos estos componentes son denominados en adelante MS) y diferentes combinaciones entre ácido naftalenacético (ANA) y 6-bencil amino purina (BAP) que se consignan en el capítulo de resultados. El pH de los medios fue ajustado, antes del agregado del agar, a 5, 8 con HCl y/o con NaOH. Los tubos, conteniendo los medios, fueron esterilizados en autoclave durante 20 min. a 1 atm. Para la inducción de callos a partir de las anteras se cultivaron un mínimo de 60 tubos de cada uno de los medios.

Con el objeto de estudiar el efecto de la incubación en oscuridad sobre la capacidad caulogénica, 10 callos originados en MS + ANA 2 mg/l + BAP 0.5 mg/l y 10 callos originados en MS + ANA 3 mg/l + BAP 3 mg/l fueron cultivados, sin ningún subcultivo a medios frescos, durante uno, siete o nueve meses, en condiciones de oscuridad y a $25 \pm 1^\circ C$. Al cabo de dichos periodos, los callos fueron transferidos a frascos de vidrio conteniendo 20 ml de medio e incubados a $27 \pm 1^\circ C$, con un fotoperíodo de 16 h (aproximadamente, 50 ueinst/ m^2 s suministrados por dos lámparas fluorescentes Gro-lux y una lámpara fluorescente "blanco niveo"). En todos los casos, aproximadamente la mitad de los callos fueron transferidos a medio fresco mientras que la otra mitad, contenida en los tubos originales, también fue sometida a las mismas condiciones de iluminación.

En otro experimento, 10 callos fueron cultivados en cinco medios diferentes (Cuadro 2) en oscuridad, a $25 \pm 1^\circ C$, durante nueve meses. Al cabo de este periodo, del total de los callos la mitad se mantuvo en los medios originales (a) y la otra mitad se transfirió a medio fresco (b). La mitad de estos callos transferidos se mantuvo sin nuevos subcultivos (c) y la otra mitad se volvió a transferir a los 30 días (d). Este procedimiento se repitió hasta la 15a transferencia. (Fig. 1). En todos los casos, los callos fueron incubados a $27 \pm 1^\circ C$ con un fotoperíodo de 16 h.

RESULTADOS

Después de 15 días de incubación, aparecieron, en algunas de las anteras cultivadas, pequeñas masas callosas, de consistencia friable y de color blanco amarillento que, luego de aproximadamente tres meses de

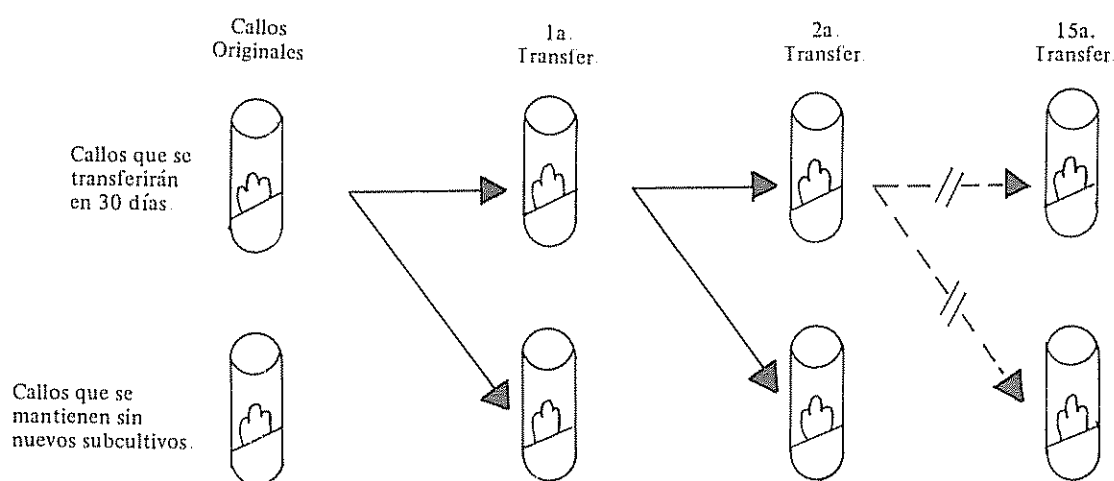


Fig. 1. Esquema de transferencias llevadas a cabo en el experimento para probar el mantenimiento de la capacidad de regeneración de los callos subcultivados

cultivo, alcanzaban a cubrir enteramente la superficie. En el Cuadro 1 se presentan los resultados obtenidos a los 45 días de incubación de las anteras en cinco medios de cultivo, resultantes de la combinación entre diferentes concentraciones de ANA y BAP. Si bien hubo inducción de callos en todos los medios ensayados, el mayor porcentaje fue obtenido en MS + ANA 1 mg/l + BAP 3 mg/l. No obstante, es de destacar que en este medio sólo el 19% de las anteras incubadas formaron callos.

Los callos iniciados en MS + ANA 2 mg/l + BAP 0.5 mg/l o en MS + ANA 3 mg/l + BAP 3 mg/l, mantenidos en oscuridad durante uno, siete o nueve meses, no mostraron, en general, ningún signo de diferenciación de vástagos. Sin embargo, independientemente del lapso en que crecieron en oscuridad, aproximadamente a los 15 días de que los callos fueran transferidos a la luz (en los dos casos, la mitad subcultivada a medio fresco o la mitad que permanecía en el medio original), presentaron áreas pigmentadas de verde. En estas áreas, a partir de los 60 días de incubación, se diferenciaron primordios foliares y vástagos (Fig. 2). Este proceso de diferenciación se adelantó 10 días en los callos subcultivados a medios frescos en relación con los callos que permanecían en el medio original.

En otro experimento, se comprobó el efecto de la composición del medio de cultivo sobre la capacidad caulogénica de los callos que crecieron durante nueve meses en oscuridad y luego fueron sucesivamente subcultivados 15 veces. Los resultados (Cuadro 2) muestran que el mantenimiento de la capacidad caulogénica de los callos está estrechamente relacionada con las concentraciones de reguladores de crecimiento empleadas. Al aumentar la concentración de ANA

con respecto a BAP, se obtuvieron vástagos durante un mayor número de transferencias. En los medios con ANA 0.01 y 0.1 ó 1 mg/l en combinación con BAP 3 mg/l, se obtuvieron vástagos únicamente hasta la tercera o cuarta transferencia. Luego, los callos subcultivados solamente crecieron —triplicando su volumen en el término de un mes— pero no regeneraron vástagos (Fig. 3). Estos callos fueron friables y las áreas verdes desaparecieron progresivamente. En cambio, los callos subcultivados en MS + ANA 3 mg/l + BAP 3 mg/l mantuvieron la capacidad de regenerar vástagos hasta la sexta transferencia, mientras que los subcultivados en la relación de ANA: BAP más alta (MS + ANA 2 mg/l + BAP 0.5 mg/l) posibilitaron la regeneración de vástagos aún luego de 15 transferencias, lo cual, sumado al período inicial de incubación en oscuridad, significa 24 meses a partir del establecimiento de los cultivos

En muy pocas ocasiones los callos diferenciaron simultáneamente vástagos y raíces. Cuando ello ocu-



Fig. 2. Primordios foliares (izq.) y caulinares (der.) regenerados en medio MS + ANA 2 mg/l + BAP 0.5 mg/l en la 7a. transferencia (X 9.5)

Cuadro 2. Vástagos* obtenidos en los sucesivos repiques mensuales.

Reguladores en mg/l		Transferencias mensuales														
ANA	BAP	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
0.01	3	3		2												
0.1	3		5	14	7											
1	3			5												
3	3			15	25	2	4									
2	0.5	15	2	15	27	11	13	1	1		7	17	3	21	12	15

* Únicamente fueron considerados los vástagos de más de 0.5 cm de longitud.

rió, se originaron en lugares diferentes (Fig. 4). Por este motivo y con el objeto de obtener plantas, los vástagos de más de 5 mm de longitud fueron transferidos a medios diferentes. De un total de seis medios ensayados, únicamente se consiguió el enraizamiento de los vástagos en MS + ANA 1 mg/l + cinetina 0.04 mg/l. En este medio, el 11.6% de los vástagos formó raíces a partir de los 30 días de incubación (Fig. 5).

DISCUSION

La obtención de plantas, a partir de callos de anteras de *Arachis major*, comprende tres etapas: 1) inducción de callos; 2) regeneración de vástagos a partir de callos y 3) enraizamiento de los vástagos. En la primera etapa, si bien se puede conseguir con el empleo de varias combinaciones entre ANA y BAP, el porcentaje de anteras que forman callos es relativamente bajo y en el mejor de los casos (MS + ANA 1 mg/l + BAP 3 mg/l), alcanzó al 19%. Estos resultados concuerdan con lo informado para esta especie por Mroginski y Fernández (7) y son similares a los obtenidos con anteras de *A. hypogaea* y *A. villosa*

(1), mediante el uso de otros reguladores de crecimiento

Un aspecto interesante en lo que respecta a la regeneración de vástagos, a partir de callos, es el requerimiento de su exposición a luz. Los callos en oscuridad crecen lentamente pero la diferenciación de vástagos, independientemente de la composición de los medios ensayados, es prácticamente nula, inclusive luego de nueve meses de incubación. La caulogénesis únicamente se hace evidente cuando los callos, mantenidos en el medio original o subcultivados a medio fresco,

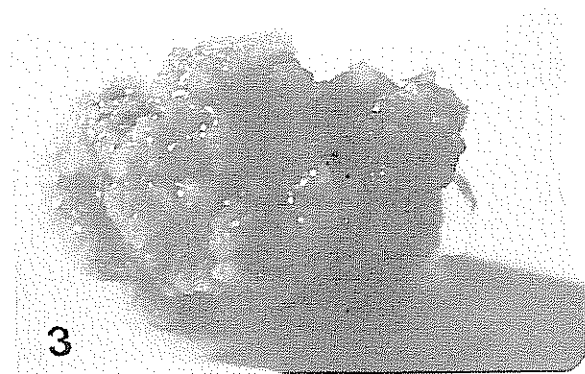


Fig. 3. Callo que ha perdido la capacidad regenerativa en medio MS + ANA 3 mg/l + BAP 3 mg/l en la 10a transferencia



Fig. 4. Callo con raíces y áreas verdes en medio MS + ANA 3 mg/l + BAP 3 mg/l en la 2a transferencia (X 8.5)

son expuestos a la luz. Respuestas similares han sido observadas en el cultivo de hojas inmaduras de *A. hypogaea* (información personal de Mroginski, I.Bo. NE., Corrientes, 1983) y de *Pisum sativum* (15), como en especies de *Stylosanthes*, género que está estrechamente relacionado con *Arachis*. Callos de *S. hamata* (18) y de *S. guyanensis* (5), si bien proliferaron mejor en oscuridad, sólo regeneraron vástagos al ser expuestos a la luz. Aunque la información existente acerca del papel de la luz en la organogénesis es aún incompleta, es probable que promueva caulogénesis por sus efectos sobre los fenómenos morfogénicos y no a través de la fotosíntesis (2, 11, 19).

La caulogénesis, si bien se produce en las mismas condiciones químicas que la iniciación de callos, es más profusa al aumentar la concentración de ANA y más aún si se reduce el nivel de BAP. Asimismo, los callos incubados en estas condiciones conservan la capacidad caulogénica durante un mayor número de transferencias (15 transferencias).

El mantenimiento de la capacidad de regeneración de vástagos dependería de las concentraciones relativas de la auxina y la citocinina y no de sus cantidades absolutas. Probablemente, un nivel de citocinina que supere determinada relación con la concentración de auxina de callos resulte inhibitoria para la diferenciación y/o ulterior crecimiento de vástagos. Esta relación se alcanzaría más rápidamente cuando el aporte exógeno de auxinas sea bajo, en relación con el de citocininas (medios conteniendo ANA a razón de 0.01 y 0.1 mg/l, en combinación con 3 mg/l de BAP, pero se demora a medida que aumenta la concentración de ANA (medios conteniendo 1 y 3 mg/l de ANA, en combinación con 3 mg/l de BAP) y quizás no se produzca cuando el contenido de ANA del medio supere al de BAP (medio con ANA 2 mg/l y BAP 0.5 mg/l).

El enraizamiento, si bien en baja frecuencia, de los vástagos regenerados *in vitro* fue logrado mediante su cultivo en MS + ANA 1 mg/l + cinetina 0.04 mg/l. Este resultado concuerda con lo informado por Narasimhulu y Reddy (12) con vástagos obtenidos a partir de secciones de plántulas de *A. hypogaea*.



Fig. 5. Raíz regenerada a partir de un vástago cultivado en medio MS + ANA 1 mg/l + cinetina 0.04 mg/l (X 8.5).

LITERATURA CITADA

1. BAJAJ, U.P.S.; RAM, A.K.; LABANA, K.S.; SINGH, H. 1981. Regeneration of genetically variable plants from the anther-derived callus of *Arachis hypogaea* and *Arachis villosa*. *Plant Sci Lett* 23:35-39.
2. HUGHES, K.W. 1981. *In vitro* ecology: Factors affecting growth and morphogenesis in plant culture systems. *Env. and Exptl. Bot.* 21:281-288.
3. KARTHA, K.K.; PAHL, K.; LEUNG, N.L.; MROGINSKI, L.A. 1981. Plant regeneration from meristems of grain legumes: soybean, cowpea, peanut, chickpea and bean. *Canadian Journal of Botany* 59:1671-1679.
4. KRAPOVICKAS, A. 1973. Evolution of the genus *Arachis*. In *Agricultural genetics* Ed by Rom Moav Jerusalem 135-151.
5. MEIJER, E.G.M.; BROUGHTON, W.J. 1981. Regeneration of whole plants from hypocotyl-root, and leaf derived tissue cultures of the pasture legume *Stylosanthes guyanensis*. *Physiol. Plant* 52:280-284.
6. MROGINSKI, L.A.; FERNANDEZ, A. 1979. Cultivo "in vitro" de anteras de especies de *Arachis* (*Leguminosae*). *Oleagineux* 34:243-248.

7. MROGINSKI, L.A.; FERNANDEZ, A. 1980. Obtención de plántulas por cultivo "in vitro" de anteras de especies silvestres de *Arachis* (*Leguminosae*). *Oleagineux* 35:89-92.
8. MROGINSKI, L.A.; KARIHA, K.K.; SHYLUK, J.P. 1981. Regeneration of peanut (*Arachis hypogaea*) plantlets by "in vitro" culture of immature leaves. *Can J. Bot* 59:826-830.
9. MROGINSKI, L.A.; KARIHA, K.K. 1984. Tissue culture of legumes for crop improvement. *Plant Breeding Reviews* 2:215-264.
10. MURASHIGE, T.; SKOOG, F. 1962. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. *Physiol Plant*. 15:473-497.
11. MURASHIGE, T. 1974. Plant propagation through tissue cultures. *Ann Rev. Plant. Physiol* 25:135-166.
12. NARASIMHULU, S.B.; REDDY, G.M. 1983. Plantlet regeneration from different callus cultures of *Arachis hypogaea* L. *Plant Science Letters* 31:157-163.
13. PITTMAN, R.N.; BANKS, D.S.; KIRBI, J.S.; MITCHELL, E.D.; RICHARDSON, P.E. 1983. *In vitro* Culture of immature peanut (*Arachis* spp) leaves: Morphogenesis and plantlet regeneration. *Peanut Science* 10:21-25.
14. PITTMAN, R.N.; JONHSON, B.B.; BANKS, D.J. 1984. *In vitro* differentiation of a wild peanut, *Arachis villosulicarpa* Hoehne. *Peanut Science* 11:24-27.
15. RUBLUO, A.; MROGINSKI, L.A.; KARIHA, K.K. 1982. Morphogenetic responses of pea leaflets cultured *in vitro*. *Proceedings. In Intl Cong Plant Tissue and Cell Culture* p. 151-152.
16. RUSSO, S.L.; VARNELL, R.J. 1978. *In vitro* responses of peanut tips to 2,4 D and Kirretin. *Proc. Soil and Crop Sci. Florida* 37:34-36.
17. SASIRI, D.C.; NALINI, M.S.; MOSS, J.P. 1981. Tissue culture and prospects for improvement of *Arachis hypogaea* and other oil seed crops. *In Proc. Costed Symp. on Tissue Culture of Economically Important Plants* p. 42-57.
18. SCOWCROFT, W.R.; ADAMSON, J.A. 1976. Organogénesis from callus culture of legume *Solanum hamato*. *Plant Sci Lett* 7:39-42.
19. SEIBERT, M.; KADKATE, P.G. 1980. *In vitro* Plant tissue culture as a source of biochemicals p. 123-141.

Notas y Comentarios

Premio Nobel de Economía de 1987

Robert Solow, del Massachusetts Institute of Technology, ganador del Premio Nobel de Economía de este año, es el último de los grandes gigantes de la economía keynesiana de la postguerra en recibir el premio. Dos de los otros son sus viejos colegas en el MIT: Paul Samuelson y Franco Modigliani, ganadores del premio en 1970 y 1985, respectivamente. El cuarto, James Tobin, de Yale, lo ganó en 1981. Es extraño que tres de estos cuatro fueron galardonados en la década que vio a los que dirigieron la política económica arrojar muchas de sus teorías al cesto de papeles.

Sin embargo, este último premio está concedido en un momento mejor de lo que podría parecer. El keynesianismo estuvo profundamente fuera de moda en los círculos académicos durante los novecientos setenta; primero, los monetaristas, y después los teóricos "neo-clásicos", ganaron los corazones y mentes de los graduados en los Estados Unidos. Pero, en los novecientos ochenta, las teorías con un sabor distintamente keynesiano están ganando terreno nuevamente. Una generación más joven de keynesianos eclécticos se ha apoderado de ideas del enemigo, elaborándolas en teorías que duplican algunas de las prescripciones de las generaciones anteriores, aunque por diferentes razones. Buena parte de la investigación actual, por ejemplo, se ocupa de modelos que suponen que las expectativas son "racionales" (una prerrogativa reclamada primero por la escuela neo-clásica), pero dentro de los cuales puede ser razonable que los gobiernos manejen la demanda agregada de una manera keynesiana.

Pero el mejor trabajo fundamental de Solow, llevado a cabo en los novecientos cincuenta y novecientos sesenta, tenía poco que ver con estas posteriores controversias macroeconómicas. Su contribución más grande fue a la teoría moderna del crecimiento. Uno de sus artículos clásicos mostró cómo tomar en cuenta el hecho de que el trabajo y el capital son sustitutos mutuos, con el resultado de que las economías pueden tener simultáneamente crecimiento prolongado y empleo satisfactorio.

También provocó una literatura voluminosa sobre la "función de la producción", con sus laboriosas mediciones estadísticas que mostraron la forma cómo el progreso tecnológico ha estado mejorando la productividad del trabajo y del capital en Estados Unidos (2). Las estadísticas sugieren que el trabajo es el fac-

tor más importante de la producción en un cierto sentido sutil. Tanto el trabajo como el capital se necesitan en la producción. Un incremento de uno por ciento en el trabajo parece aumentar la producción unas tres veces más de lo que hará un uno por ciento de aumento en el capital. Esto corresponde en gran parte con el hecho ampliamente conocido de que los salarios constituyen unos tres cuartos del producto nacional, mientras que un cuarto es la parte de los ingresos de los propietarios. Estos y otros resultados fueron ampliamente corroborados por otros investigadores y por el National Bureau of Economic Research, una entidad no comercial.

Ya en la quinta edición de su conocido texto de introducción a la Economía, Samuelson (1) había incorporado esta contribución de Solow a su capítulo sobre teoría de la producción y los productos marginales. Esto contribuyó a que las ideas de Solow tuviesen gran difusión. En 1969, publicó su obra "Growth Theory: an exposition", la que ha sido desde entonces lectura casi obligada para los que estudian economía.

Los modernos keynesianos, incluso Samuelson, han adoptado algunas ideas de los neoclásicos. Por ejemplo, la distinción entre los cambios anticipados y no anticipados de política, subrayada en trabajos de neoclásicos como Lucas y Sargent, ha sido tomada para sus propios propósitos. La manera más fácil de seguir esta evolución en el desarrollo del pensamiento moderno keynesiano es comparar las sucesivas ediciones del texto introductorio de Samuelson. Para la duodécima edición de "Economics", aparecida en 1987 (nuevamente publicada por McGraw-Hill), Samuelson ha remodelado las partes macroeconómicas del libro. El nuevo tratamiento toma prestado uno de los conceptos más familiares de la antigua teoría de los precios. Elabora la distinción entre el lado de la oferta y el lado de la demanda en la economía. Las anteriores ediciones se enfocaban casi exclusivamente sobre la demanda. Poco a poco se ha estado llegando a la conciencia de que el lugar de la oferta tiene que ser estudiado en su propio derecho.

El nuevo enfoque sobre el agregado de la oferta admite, en efecto, que el manejo de la macroeconomía no es sólo un asunto de manejar la demanda. En realidad es un asunto más riesgoso de lo que antes se creía. Es necesario ahora que se conozcan las dos mitades, constituidas por el agregado de la demanda y el agregado de la oferta, y estudiar cómo interactúan para determinar la producción, el empleo, los precios y la inflación. Esta concepción de dos lados hace posible incorporar muchas de las nuevas teorías que no encajaban en el antiguo enfoque basado en la demanda.

La contribución de Robert Solow a este nuevo keynesianismo ha sido reconocido finalmente en este Premio Nobel. Legiones de sus estudiantes en el MIT piensan que el galardón ha sido otorgado con demasiado retraso. A.G.

REFERENCIAS

1. SAMUELSON, P.A. 1961. Economics, an introduction. Fifth edition. New York, Toronto, London, McGraw-Hill 853 p.
2. SOLOW, R.M. 1957. Technical change and the aggregate production function. Review of Economics and Statistics 39:312-320.

Nueva alfalfa producida por ingeniería genética

Científicos australianos han producido un nuevo tipo de alfalfa, obtenido mediante la ingeniería genética, que puede mejorar la producción de lana de los ovinos que la comen. Será la primera planta de este tipo que se ha liberado en el ambiente australiano y estará sujeta a ciertas normas ambientales recientemente establecidas. Los investigadores laboran en la división de industria vegetal de la conocida entidad australiana Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (SCIRO).

En este caso, han transferido un gen que codifica para aminoácidos ricos en azufre de una semilla de arveja (*Pisum*) a las hojas de la planta de alfalfa. El crecimiento de la lana está limitada por la disponibilidad de aminoácidos sulfurados. Las albúminas de la arveja, a diferencia de la mayoría de las demás, se resisten a su destrucción en el rumen de los rumiantes, de manera que casi todo el valor nutritivo puede ser absorbido por las ovejas.

Los investigadores, dirigidos por Don Spencer y Thomas Higgins, han estado trabajando en el proyecto durante diez años. Comenzaron por transferir el gen a las hojas de tabaco, debido a que esta especie se regenera fácilmente a partir de un cultivo de tejidos. Están ahora intentando transferir el gen al trébol subterráneo (*Trifolium subterraneum*) el pasto cultivado más difundido en Australia. A largo plazo, el gen podría ser también transferido al trébol blanco (*Trifolium repens*) o a otras leguminosas tropicales.

El equipo está colaborando con el gobierno para cumplir las disposiciones sobre manipulación genética y el ambiente, en anticipación a un esperado incremento de proyectos que alcancen la etapa de liberación a los campos de cultivo.

Antes de esto, sólo ha habido otra liberación al ambiente. Esta vez fue un microorganismo y no una planta. A mediados de 1987, Alan Keyr, del Waite Agricultural Research Institute (WARI), de Australia del Sur, comenzó ensayos de campo de una bacteria genéticamente alterada para controlar la agalla de corona (*Pseudomonas tumefaciens*), que paraliza el crecimiento de ciertos árboles frutales. Antes de esto, había habido dos liberaciones en ambiente cerrado, lo que incluye pruebas de una vacuna contra la gastroenteritis de los lechones, realizadas en un establo completamente aislado.

Se planea un número de otras liberaciones para los próximos años, incluso ensayos de una nueva soya que es más rica en proteínas y supernoduladora. A.G.

Plaga amenaza a los barones de la cocaína

Los que están cultivando la coca en el Perú para producir cocaína están enfrentando a un nuevo e inesperado adversario. Grandes enjambres de una especie de mariposa poco conocida han destruido casi 20 mil hectáreas de cultivos ilegales de coca, causando pérdidas a los traficantes de la droga estimadas en más de 37 millones de dólares, según informa, desde Lima, Mary Dempsey, corresponsal de *New Scientist*, 117(1 598):27.

El gobierno peruano ha manifestado que tiene planes para utilizar estos insectos contra los traficantes que la producen en lugares inaccesibles del país. En un intento de explotar este recurso inesperado, el Ministro de Agricultura ha pedido a los investigadores de las universidades que traten de desarrollar un medio de propagar masivamente las mariposas. Pero, los entomólogos actuales conocen poco a este insecto, sencillamente porque el cultivo de la coca ya no es de interés nacional como parte de la producción agrícola que contribuye a la riqueza del país.

Pero ese no era el caso hace cerca de cincuenta años, cuando la producción de cocaína bruta era importante para la medicina mundial, especialmente la odontología y también como anestésico local para ojos, nariz y garganta. Su producción en algunos países andinos era legal y supervisada por organismos internacionales. Como estudiante de agronomía, me tocó ser parte de una excursión a la selva central del Perú para conocer ciertos cultivos tropicales, y dormir en un corredor que bordeaba un gran patio de una fábrica de cocaína, donde de día se secaban las hojas de coca, y nos acostamos sobre unas gruesas mantas

de lana burda, en las que se envasaban las hojas secas, con luces fuertes encima de los grupos para ahuyentar unos vampiros que buscaban sangre que chupar en la oscuridad. Una experiencia para recordar toda la vida.

Además, otra gran parte de los cultivos de coca de los países andinos servía para atender el consumo interno de las hojas como masticatorio estimulante y como infusión. Muchas civilizaciones en los viejos y nuevos mundos han usado diversas plantas estimulantes y de uso como medicinas en su vida cotidiana, plantas como la manzanilla, la cola, la yerba mate, para no hablar del té y el café. En el caso de la coca, De Candolle, hace ya 100 años, propugnó su cultivo en otras partes como "un tónico que da fuerza en la lucha por la vida sin las desventajas de las bebidas alcohólicas (*Origin of cultivated plants*, 1884). Los peligros del hábito a la cocaína vinieron después, y el mejoramiento del cultivo de la coca dejó de ser objeto de la atención de los organismos oficiales dedicados a la agricultura de esos países. Imaginémoslo lo que hubiera pasado a la agricultura tropical si el café hubiera contenido una sustancia adictiva junto con la cafeína y que los traficantes de drogas hubieran aprovechado esta circunstancia.

Pero en los novecientos treinta, como estudiante de agronomía y como funcionario de la Estación Experimental de La Molina pude presenciar el descubrimiento original de esta plaga, por un profesor primero y estimado amigo después, el Dr. J. E. Wille, el distinguido científico cuya labor en el desarrollo del "control integrado" de las plagas del algodón en la Costa Central del Perú es el ejemplo clásico de este sistema en los principales textos mundiales sobre el control de plagas agrícolas.

En esa época apareció una plaga de los cocales de la región montañosa de Huánuco, en el valle del río Huallaga y en los valles de sus afluentes, la que fue estudiada por Wille (*Tropenpflanzer* 35:9-25, 47-64, 1936). Posteriormente, fue encontrada en toda la "Montaña" (zona amazónica peruana), desde el Cuzco hasta Jaén. Enviados especímenes al USDA de Washington, D.C., fue identificada como nueva especie, *Eloria noyesi* por Schaus del Bureau of Entomology.

El *Eloria noyesi* Sch. pertenece a la familia Liparidae, que incluye algunas orugas especialmente dañinas a los cultivos. Se presenta con mayor fuerza en los cocales durante los meses de diciembre a abril, aunque se le puede encontrar durante todo el año en los cocales. La mariposa es estrictamente nocturna, que prefiere vivir en la oscuridad, escondiéndose de día debajo de las hojas de los pacaes (*Inga* spp) que rodean los cocales, o en la parte inferior de los arbustos

de la coca. Los huevos son depositados uno al lado de otro, formando cadenas en las hojas más tiernas de los arbustos. Las orugas son llamadas en Huánuco "malunyas". Si bien es cierto que las orugas cuando son pequeñas solamente comen el parénquima inferior de las hojas más tiernas, cuando crecen comen la hoja entera, perforándola primero y esqueletizándola más tarde, hasta no dejar de ellas sino la nervadura central cuando el ataque es bien serio. Además de las hojas, las malunyas devoran también los brotes tiernos de las plantas, logrando a veces secar y matar las plantas que llegan a ser muy atacadas. Wille publicó, en la primera edición de su libro "Entomología Agrícola del Perú" (La Molina, 1943, p. 191) una fotografía de uno de esos campos de coca devastados en esa época, en que se veían sólo palitos secos, lo que nos hace pensar en la impresión que deben haber sufrido los narcoproductores, a los que se refieren las noticias recientemente publicadas.

La crónica de la corresponsal de *New Scientist* da la impresión de una nubarrada de mariposas que devoraba las hojas de los cocales. Es obvio que se refiere a las larvas de esas polillas pues los adultos alados solo se ocupan de reproducir la especie, alimentándose de néctar de flores, o no alimentándose durante su corta vida destinada a la cópula y la colocación de los huevos.

Conviene anotar que hay otra polilla que también se encontró en la Montaña Norte del Perú, en Otuzco y Cajabamba, más al Norte que Huánuco, donde se encontró por primera vez a *Eloria noyesi*. Se trata de la *Euclodora cocae* Bush., de la familia Tineidae, encontrada en 1929, en los cocales de la parte montañosa del departamento de La Libertad por Alberto Barton (*Memoria, E.E.A. La Molina*, 1929), estudiada por Wille en los mismos artículos sobre el tema publicado en *Tropenflanzer*, e identificada por August Bush (*Proc. Entomol. Soc. Wash.* 33(3):59, 1931). La polilla es pequeña, de seis a siete milímetros y la oruga es muy voraz. Tal vez valdría la pena de estudiarla también y enrolarla en la lucha contra el narcotráfico.

Este medio de lucha conviene aprovecharlo. Tarpoto y otras zonas en que se cultiva ilegalmente la coca está suficientemente lejano y aislado de las zonas de cultivo legal. Se puede partir de los estudios sobre la biología de estos insectos realizados por Wille. La multiplicación inicial se puede realizar en el laboratorio, como se hizo en los novecientos treinta. Agustín Martos, de la Universidad Nacional Agraria, con quien conversó Miss Dempsey en Lima, puede iniciar la multiplicación en sus laboratorios mientras se encuentra una base segura en la selva.

En cuanto al uso de insecticidas, su empleo por los fabricantes de cocaína puede ser contraproducente. Los arseniatos pueden contaminar las cubas de extracción del alcaloide, interfiriendo en la purificación con un tóxico tan poderoso como el arsénico. El DDT, que parece estar intentando usar los productos ilegales, puede repetir la catástrofe que produjo este insecticida en la producción algodonera en algunos valles de la Costa del Perú cuando se usó sin medida, al matar a los enemigos naturales de la plaga que se quiere combatir. El control integrado, para tener éxito, necesita conocer bien la ecología del insecto dañino, sobre todo en relación con sus predadores y parásitos naturales. El ataque a los cocales ilegales se debería hacer antes de que sus productores profundicen, con la ayuda de algunos entomólogos que contraten, elaborar un proyecto de control integrado que evite o disminuya el uso de plaguicidas. A. Gobitz.

Gramínea que sobrevive al fuego

Una especie rara de gramínea, *Amphicarpon purshii* (peanut grass), perteneciente a un género del que sólo existen dos especies, ambas del Este de los Estados Unidos, sobrevive en un lugar, Pine Barrens, de New Jersey, en el que ocurren incendios frecuentemente, y en otros habitats similares. La planta produce semillas grandes bajo tierra, temprano en su etapa de crecimiento. Más tarde, en años buenos, produce semillas corrientes, al aire libre, pero estas no sobreviven para germinar si hay algún incendio.

Gregory P. Cheplick y James A. Quinn, de la Universidad de Rutgers, New Jersey, encontraron que las semillas subterráneas no son realmente resistentes al fuego (*J. Ecol.*, v. 76, p. 263). Después de haber sido sometidas a una temperatura de 60°C por cinco minutos, las semillas subterráneas tenían una tasa de germinación muy reducida y no podían sobrevivir en la superficie del suelo durante incendios, donde la temperatura media puede llegar a ser de 85°C. Sin embargo, sólo una capa superficial del suelo, de un espesor de un centímetro, se vuelve realmente caliente cuando hay fuego. Las semillas subterráneas están enterradas a una profundidad de 3.5 centímetros, de tal manera que no están expuestas a altas temperaturas.

Premio Nobel de Medicina y Biología de 1987

El laureado Nobel en Medicina y Biología en 1987, Dr. Susumo Tonegawa, de nacionalidad japonesa, es la segunda persona desde 1961 que no ha compartido el premio. Por casualidad, tanto Tonegawa como la

solitaria ganadora anterior, Dra. Bárbara McClintock (Cf. *Turrialba* 33:416), explicaron cómo los pedazos de DNA son cambiados de un lugar a otro

El trabajo pionero de Tonegawa de explicar cómo el cuerpo puede hacer tantos anticuerpos que luchan contra las enfermedades, ha resuelto el problema que ha preocupado a los inmunólogos desde los novecientos sesenta, de cómo el cuerpo lucha contra una amplia gama de infecciones.

Los experimentos de Tonegawa se realizaron en el Instituto de Inmunología de Basilea, Suiza, en el que trabajó de 1971 a 1981. Sus experimentos demostraron que los genes que codifican a los anticuerpos se agrupan entre sí en los cromosomas. Este movimiento explica cómo los 100 000 genes del sistema genético humano puede producir miles de millones de diferentes anticuerpos. El Comité Nobel del Instituto Karolinska, en Estocolmo, expresó que Tonegawa había ganado la acolada "por su descubrimiento del principio genético de la generación de la diversidad de anticuerpos". Actualmente, trabaja como profesor de biología en el Massachusetts Institute of Technology (MIT).

En una importante serie de experimentos cuyos resultados presentó en 1976, mostró por primera vez que los diferentes genes que codifican a las proteínas que forman los anticuerpos se habían movido físicamente para reunirse juntos en un cromosoma. Los experimentos, publicados en 1976 (*Proc. Nat. Acad. Sci.*, octubre 1976) fueron "convincientes y elegantes", según manifestó la Asamblea Nobel.

Los experimentos confirmaron una teoría postulada por William Dreyer y Claude Bennett, del California Institute of Technology, en la que sugerían que millones de anticuerpos diferentes podrían ser producidos si fuera posible combinar al azar las diferentes proteínas que constituyen esos anticuerpos. Nadie en ese momento podía explicar el mecanismo que podría llevar a cabo esta tarea.

El problema central, antes de Tonegawa, era explicar cómo el cuerpo puede hacer miles de millones de anticuerpos individualmente distintos. De todos estos millones de anticuerpos, uno puede ser el más apropiado para acercarse a la partícula invasora y destruirla. "La paradoja de un número limitado de genes y una capacidad aparentemente ilimitada para generar diferentes anticuerpos ha sido un gran enigma para los inmunólogos y genetistas por más de una década", escribió Philip Leder, un inmunólogo de la Harvard Medical School, en Boston, en un artículo aparecido en *Scientific American* (1982)

Tonegawa, trabajando con Nobumichi Hozumi, aclaró la paradoja en experimentos con células de ratón. Compararon el ordenamiento de los genes que codificaban para ciertas cadenas proteínicas de anticuerpos en células embrionales de ratón con aquellas en células de ratones adultos, que es el momento en que las células realmente comienzan a fabricar anticuerpos. Encontraron que conforme desarrolla la célula, ésta baraja los genes. Algunos genes terminan poniéndose más juntos en el cromosoma.

El experimento de Tonegawa mostró que durante el desarrollo de un mamífero, cada uno de estos diferentes genes se llegan a juntar al azar. Esto en sí mismo produce miles de diferentes posibles y variables en el material genético. Esto y otras consideraciones indican que hay miles de millones de posibilidades de variación en el grupo final de anticuerpos.

Tonegawa dejó el Japón en 1961, para vivir en el extranjero, cuando tenía 22 años. "Nunca tuve la oportunidad allá de hacer investigación, y me siento mucho más a gusto aquí" dijo recientemente. Recibió su doctorado en la Universidad de California, en San Diego, e hizo investigaciones en la misma universidad. Posteriormente fue al Salk Institute, también en San Diego, antes de partir a trabajar en Basilea.

En el MIT trabaja ahora con las células-T, las que reconocen a los microbios directamente, en vez de dispararles anticuerpos, como los hacen las células-B, con las que trabajaba en Suiza. Las células-T también reacomodan su DNA. A.G.

La biotecnología amenaza a las naranjas

Primero, habían naranjas. Después, apareció el jugo recién exprimido de las naranjas. Ahora, un extravagante ejercicio en biotecnología podría servir de alivio a las manos que exprimen, al producirse jugo fresco de naranjas en el tubo de prueba.

Brent Tisserat, un genetista del Fruit and Vegetable Laboratory del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, en Pasadena, California, ha logrado hacer crecer y multiplicar las pequeñas bolsitas de jugo de las frutas cítricas (vesículas fusiformes de los hesperidios, el tipo de fruta del género *Citrus*), en cubetas de laboratorio. Encontró estas técnicas mientras probaba los efectos de nutrimentos, hormonas y otras sustancias sobre el sabor y otras propiedades de la fruta (*New Scientist* 114(1 563):37).

También tuvo éxito en hacer crecer la fruta sin necesidad del árbol. "Encontramos una manera de mantener la integridad del tejido, para poder estudiar

al verdadero tejido de la fruta, lejos del árbol". Tisserat toma pedazos de la fruta con un poco de cáscara y hace crecer el tejido frutal en un medio de cultivo especial con nutrimentos y hormonas correctamente balanceados. "Cuánto más joven es el tejido es cuando empieza el experimento", dice él, "Mejor oportunidad se tiene para manipular su modo de crecimiento. Ahora podemos seleccionar vesículas de jugo individuales y hacerlas crecer en el cultivo".

Las vesículas de jugo se cultivan en gabinetes especiales donde la luz, el calor y la humedad son controlados por una computadora. Los pequeños segmentos brotan de la superficie de la fruta y se multiplican. Los cultivos de cítricos generalmente se mueren después de unas pocas semanas conforme el medio de cultivo se contamina con el material de deshecho de las células vegetales. Pero los nuevos cultivos sobreviven hasta por un año sin tener que ser recultivados (el equivalente de laboratorio de cambiar de maceta). El éxito de Tisserat no se ha limitado a las naranjas. También ha cultivado limones y toronjas de laboratorio.

De manera que ¿cuál puede ser el futuro del jugo de naranja? Según Tisserat, se necesita más investigación para saltar de un laboratorio a una "fábrica" de vesículas de naranja, pero puede ser posible. Y si es posible con naranjas, ¿por qué no con otras frutas y verduras? Esta clase de cultivos artificiales podrían tener muchas ventajas. "Podrían eliminar la estacionalidad, y producir todo el año" dice Tisserat, "No tendríamos que hacer aspersiones de ninguna clase porque no habrían plagas y enfermedades. Y podrían hacer nuestros productos más nutritivos controlando lo que ponemos en nuestros cultivos". Por supuesto, habría que examinar los aspectos económicos, pues los hombres de laboratorio, como Tisserat, casi nunca tienen en cuenta el costo de producción. Esta sería la prueba de fuego, de la cual no se sabe nada todavía. A.G.

La coca como tónico

El mascar hojas de coca puede tener algo más que efectos cerebrales. Investigaciones preliminares del Centro de Investigaciones de Biología Andina, en Lima, Perú, sugieren que los alcaloides de la coca pueden ayudar a la respiración en grandes altitudes. La gente se ha adaptado a las cantidades reducidas de oxígeno a tales alturas (más de tres mil metros sobre el nivel del mar). Tienen corazones más grandes y 25 por ciento más sangre que la gente que vive al nivel del mar. La coca, parece, afina aún más la fisiología de la circulación.

Luz Oyola de Bardales, directora en ejercicio del Centro, ha encontrado que una infusión hecha con hojas de coca aumenta la eficiencia de las enzimas citocromas. Los citocromas son portadores de electrones esenciales en la producción de trifosfato de adenosina (ATP), portadora de energía en las células animales. La ATP se produce por la rotura de la glucosa en el ciclo de ácido cítrico (glicolisis) y en la oxidación de los subproductos NADH y FADH₂ en la fosforilación oxidativa.

Bardales estudió la tasa en la que NADH y FADH₂ eran usados en la fosforilación oxidativa en los mitocondrios de tejido del cerebro, corazón e hígado de ratas. Encontró evidencia de que la actividad, o producción de enzimas citocromas, se incrementaba en la presencia de infusiones de hojas de coca. Bardales manifiesta que sus resultados sugieren que los alcaloides de la coca pueden aumentar la eficiencia de la célula para utilizar el oxígeno. A.G.

Tomate transgénico

El supertomate podría ser uno de los más grandes logros de la ingeniería genética. Roger Beachy, de la Universidad Washington, en Saint Louis, Missouri, y colegas de la Compañía Monsanto, han producido un tomate que resiste al ataque del virus del mosaico del tabaco, según el trabajo presentado en la reunión anual de la American Association for the Advancement of Science, celebrada en Boston en febrero de 1988. Este virus reduce los rendimientos de los tomates y de otros cultivos todos los años. En el futuro, la ingeniería genética podría diseñar muchas plantas más que resistan el ataque de un gran número de plagas y enfermedades.

Beachy hizo un tomate resistente insertando en las plantas el gen que codifica la proteína que forma la cubierta exterior del virus. Las células que contengan la proteína que sirve de vaina están protegidas contra la infección por el virus mismo. En ensayos de campo, el año pasado (1987), las plantas propagadas a partir de dichas células mostraron "excelente resistencia, excelente rendimiento".

El tomate transgénico suministrará a los productores un cultivo más confiable. Más importante, Beachy ha mostrado que es posible aplicar la ciencia para introducir la resistencia en el complejo genético de las plantas, dejando al lado el proceso lento y a menudo no confiable de cruzamientos para seleccionar linajes resistentes.

Investigadores de Monsanto han obtenido ya tomates que resisten al ataque del gusano cornudo del ta-

baco (*Manduca sexta* (Joh.) Lepidoptera), cuyas orugas, esparcidas por toda América, se alimentan de las hojas del tabaco, del tomate y de otras solanáceas. A.G.

Hormigas que saben cuando es la hora de almuerzo

Las hormigas tropicales tienen un sentido exacto del tiempo, especialmente cuando se trata de la hora de alimentarse. John Harrison y Michael Breed, de la Universidad de Colorado, que trabajan en la Estación Biológica de la Organización de Estudios Tropicales (OTS) en Costa Rica, estudiaron a la hormiga tropical gigante (*Paraponera clavata*), la cual, como la abeja melífera, se alimenta principalmente de néctar.

Los investigadores colocaron una "carnada" de agua azucarada en los troncos de árboles por donde las hormigas buscaban comida y encontraron que más de 150 hormigas llegaron dentro de 15 minutos. Alimentaron a las afortunadas hormigas en el mismo lugar y hora durante cinco días.

En el sexto día, los investigadores no suministraron ninguna azúcar. Los números de hormigas que se presentaron a los lugares de comida, desde una hora antes del momento en que había estado proveyéndose, hasta una hora después, fueron contadas y comparadas con los números en los sitios de control a la misma distancia del sendero de búsqueda de alimento, pero donde nunca se había puesto azúcar.

En este sexto día, los números que se presentaban en los sitios de premio fueron todavía altos, pero disminuyeron rápidamente conforme pasaron los días, y después de otros seis días, no eran diferentes de los de los controles. Estas hormigas, que se alimentan de néctar, claramente pueden aprender tanto el lugar como la hora en que el néctar es servido. Una capacidad que no puede servir mucho a las especies que se alimentan de semillas o de insectos.

Los investigadores especulan que muchas, o quizás todas, las hormigas tienen un sentido del tiempo circadiano para usarlo para orientarse, pero sólo las especies que usan néctar ponen en uso su sentido del tiempo para recoger su alimento. Esto les daría la clara ventaja que, en la compleja estructura del bosque tropical húmedo, pueden minimizar el tiempo que emplean en buscar alimento mediante el uso de fuentes de néctar disponibles con regularidad, . . . mientras ellas duren. A.G.