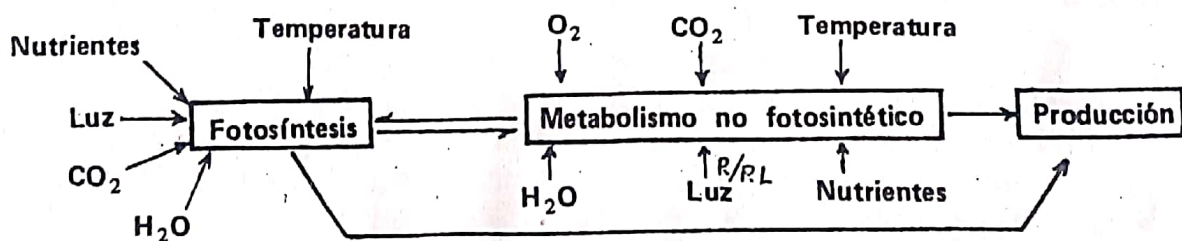
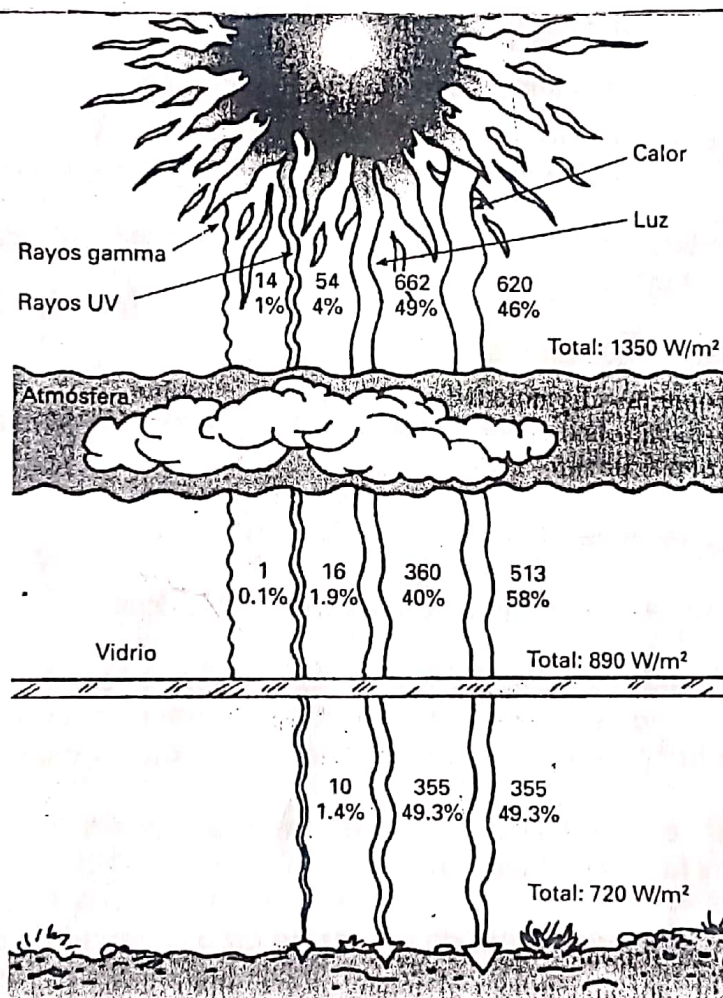


FISIOLOGÍA VEGETAL 2011

ECOFISIOLOGÍA DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y EL RENDIMIENTO

Ing. Agr. Daniel O. Gimenez ^(1,2), Ing. Agr. José Beltrano ⁽²⁾



DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
 FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES
 UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Las perspectivas de aumentar las áreas bajo cultivo son concretas y fáciles de lograr con una tecnología adecuada. Al mismo tiempo es necesario puntualizar que es posible aumentar los volúmenes de alimentos por arriba de las crecientes necesidades mundiales, aún reduciendo las superficies de cultivo, sobre la base de una intensa tecnificación que multiplicaría los rendimientos. Esto es una posibilidad real y concreta que evidentemente no se puede llevar a cabo por razones de diversa índole. Quedarían así zonas naturales que no se sustraerían a otros fines humanos, además de representar reservas para circunstancias muy especiales.

Técnicas y energía empleadas

El otro grupo de factores es aquel correspondiente a las técnicas empleadas, que dependen de las condiciones ecológicas y debe partirse de vegetales altamente eficientes, que respondan a dicha tecnología. Se trata de condicionar un medio que controle las plagas de las plantas; que suministre el agua en volúmenes adecuados, sin excesos ni deficiencias a través de sus estados de desarrollo; que suministre los nutrientes requeridos; que permita la aireación de los suelos para una eficaz respiración de los sistemas radicales; que elimine la maleza que compite con las plantas de cultivo por agua, los nutrientes minerales y el espacio físico en el suelo; por el, CO_2 , la luz y el espacio físico en la atmósfera. Además que modifique su desarrollo dirigiendo los procesos hacia la producción, que en circunstancias son contrarios a su naturaleza desde el punto de vista biológico, que desarrollen un número adecuado de hojas con una estructura y posición eficiente por unidad de superficie, de manera que el follaje no sea demasiado denso, como para determinar una deficiencia de luz o de CO_2 , ni demasiado ralo de modo que la fotosíntesis total disminuya por la existencia de espacios sin hojas, etc.

El manejo de una técnica tan especializada requiere un alto grado de mecanización y el empleo de grandes cantidades de energía como combustible. Con un trabajo manual cada agricultor alimenta a 6 a 8 personas, dependiendo de las condiciones ecológicas, la especie cultivada, etc. Si se trabaja con animales esta relación es mayor y se calcula aproximadamente la producción de una hectarea para mantener a cada uno de ellos, lo que disminuye la superficie bajo explotación. Si el cultivo está altamente mecanizado, cada agricultor puede alimentar a 50 o más personas dependiendo de diversos factores, pero disminuye la relación entre energía productiva (alimentos) y la energía consumida (combustible).

Los rendimientos están estrechamente relacionados con el grado de tecnificación que a la vez se encuentra en relación con el progreso científico-técnico, sobre la base de un desarrollo industrial que hace a la fabricación de máquinas agrícolas, síntesis de pesticidas, herbicidas, etc. Así nos encontramos con naciones densamente pobladas, como Holanda, que si bien importa cierta cantidad de forrajes, es en general exportadora de alimentos, además de bulbos, de flores y de otros productos de la agricultura, mientras que países no desarrollados con baja densidad de población, son deficitarios en calorías.

Discusión

La conclusión de todo lo mencionado hasta ahora, es que en el mundo existen sistemas biológicos, factores ecológicos, una superficie total en producción como así también un desarrollo científico-técnico que pueden asegurar una producción global, en volúmenes suficientes, para sostener varias veces la población actual de la tierra. Es evidente que los problemas de la alimentación son de orden económico-político (mercados, barreras aduaneras, divisas disponibles, poder adquisitivo, intercambio, transporte, etc.). Si bien tal tema escapa a los objetivos de este artículo, es un hecho que existen naciones con superproducción de alimentos, países que reducen los excesos de las calorías disponibles (de vegetales a carne y grasa animales), disminuyendo las áreas de cultivo y suministros en una escala importante, lo que ha ocurrido durante décadas en USA; naciones que tienen problemas en ubicar sus excedentes (arroz, manzanas, naranjas, y otros artículos agropecuarios; como Argentina durante 1974). Por otra parte existen países con deficiencia alimenticia crónica, cuyos habitantes no tienen poder adquisitivo, ni el estado las divisas necesarias para adquirir los productos en el exterior.

Es un hecho también la relación ya mencionada entre el desarrollo científico-técnico y producción alimentaria (EEUU, Japón, Holanda, Bélgica, Alemania, etc.) y la insuficiencia de alimentos y la falta de

desarrollo por otra parte. Los problemas que se plantean a estos países para tecnificar su agricultura son varios: 1) los sistemas productivos tienen que ser conformados regionalmente, según las condiciones ecológicas, para lo cual se requiere una preparación científica-técnica y medios de trabajos especiales; 2) hay que modificar los factores del medio según sus necesidades (abonado, aplicación de pesticidas y herbicidas, etc.); 3) es necesario una intensa mecanización y un alto suministro de combustible y 4) una economía que permita todo ello. La obtención de cultivares eficientes en parte, puede subsanarse con la ayuda de los países desarrollados y la metodología de la tecnificación puede importarse adaptándose a las condiciones de cada país. No obstante a los países no desarrollados se les plantea el problema de la adquisición de maquinaria agrícola, pesticidas, herbicidas, equipos de riego, abonos, etc., que deben importar, todo lo cual implica enormes desembolsos que elevan los costos de producción fuera del alcance del poder adquisitivo de la población y posiblemente supere las divisas disponibles para importarla, que en numerosos casos también se requieren en otros objetivos impostergables.

Es evidente, que los países buscan el autoabastecimiento alimenticio y están dadas las bases biológicas, ecológicas y de tecnificación para que lo logren, pero es evidente también que ello solo podrá ocurrir en la medida que desarrollen las bases industriales de tal tecnificación. Los países desarrollados aumentan su producción, incrementando los rendimientos; los países no desarrollados incrementando las superficies de cultivo, aún a costas de los rendimientos. Los primeros se están independizando paulatinamente de la importación, por lo tanto los países con excedentes (Argentina, Australia, Canadá, etc.) tendrán que desplazar su exportación hacia naciones que se industrializan rápidamente en las cuales invierten sus recursos, y es probable que esto ocurra durante muchos años.

INTRODUCCION

La vida transforma la superficie de la tierra. En este proceso actúan desde los microorganismos hasta el hombre, con su actividad organizada. Los resultados de esta transformación se valoran según nuestros puntos de vista y objetivos materiales y psicológicos. Cuando se reconstituye un bosque en un campo de pastoreo o de cultivo, suele considerarse un proceso perjudicial, aunque desde un punto de vista biológico represente un progreso hacia condiciones de equilibrio y un aumento de la masa viva. En numerosos casos coinciden el progreso biológico y los requerimientos del hombre, tendencia más útil y adecuada por la cual es conveniente dirigir la bioproducción.

Si se considera el problema desde el punto de vista general, la disminución de la masa viva (destrucción de bosques, eliminación de fauna, desertización de praderas y estepas, eliminación de plancton por contaminación de las aguas) es, en última instancia, un proceso regresivo aunque circunstancialmente pueda favorecer a un sector determinado de la población. Podemos considerar a la producción biológica como toda una síntesis de masa viva y materia orgánica, cualquiera sea su destino. Se observa que ella está regida por dos procesos fundamentales, uno de integración y otro de desintegración, los cuales actúan en tal forma que tienden hacia un equilibrio dinámico o estado "cuasi estable". Estos procesos de síntesis y destrucción se producen tanto dentro de cada organismo como en las comunidades representadas por especies autótrofas y heterótrofas. El desarrollo cada vez más intenso de la actividad humana, en particular los medios de influir sobre dicho equilibrio, tiende a alterarlo. Ello se produce a través de numerosos factores que actúan sobre los procesos de síntesis y de destrucción y que intervienen directamente en su estructura o en su funcionamiento.

La naturaleza produce espontáneamente, y el hombre primitivo recogía de esta producción lo que le convenía y lo que podía, pues estaba completamente a merced de las condiciones naturales, favorables o desfavorables, del ambiente. Con la adquisición y profundización del conocimiento comenzó a comprender los fenómenos que lo rodeaban, lo cual le permitió controlar paulatinamente el mecanismo de la producción natural. Luego de descubrir que los vegetales podían cultivarse, el hombre seleccionó las formas más adecuadas a sus propósitos y domesticó las especies que le eran más favorables. Una especie de cultivo (doméstica) no se diferencia fundamentalmente de una silvestre: las funciones básicas (como la división celular, la respiración, la fotosíntesis, la regulación, son las mismas. A través del proceso de domesticación, las plantas fueron adquiriendo ciertas características convenientes para su cultivo y perdiendo otras que eran convenientes para ellas en sus condiciones naturales, pero estos cambios no afectan su forma fundamental de vida. De tal manera, aspectos importantes, como la defensa contra los factores ambientales adversos, poseen la misma naturaleza que en las plantas silvestres. Por estas razones, el estudio de las estructuras y procesos que ocurren en los vegetales, se puede realizar indistintamente en especies silvestres o domésticas que sean adecuadas para la experimentación, y los resultados son válidos para ambos tipos de vegetales.

PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

Los vegetales son los únicos organismos vivos capaces de convertir energía lumínica, con el sol como fuente, en energía química, a través del proceso de fotosíntesis. Esta energía química está representada en moléculas orgánicas de distinta naturaleza, como hidratos de carbono, proteínas, lípidos, metabolitos secundarios, etc., constituyendo lo que se denomina **biomasa**, que le servirán a la planta para llevar a cabo sus funciones vitales y completar su ciclo de vida, a la par de representar para el hombre la energía destinada a su alimentación, ya sea en forma directa o a través de su conversión en proteína animal, en sistemas pecuarios de producción. Es así que debemos hacer una primera diferencia en la producción de biomasa entre la llamada **productividad primaria (PP)** y **productividad primaria neta (PPN)** con el **rendimiento**. Este último va a estar representado por la biomasa efectivamente aprovechada por el hombre, a través de la obtención de distintos productos ya sean para alimentación directa (granos, tubérculos, raíces,

frutos, hojas y tallos de hortalizas, inflorescencias, etc.), para su conversión en carne (biomasa aérea de plantas forrajeras), para su aprovechamiento textil (fibras), para su aprovechamiento industrial (especies arbóreas forestales) o para su aprovechamiento ornamental (flores, especies arbóreas ornamentales).

En algunos casos, como en la producción de forraje, casi toda la productividad primaria del sistema (excepto las raíces), es igual al rendimiento del sistema de producción. En otros casos el rendimiento diferirá de la productividad primaria, en virtud del **patrón de partición** del vegetal, de la energía química obtenida a través de la fotosíntesis (fotoasimilados), hacia los órganos o productos (sacarosa en el caso de la caña de azúcar), que son de interés económico para el hombre, como se verá más adelante. Dentro de lo que es la **productividad primaria**, también es necesario diferenciar ésta de la **productividad primaria neta**. Mientras que la primera será la biomasa generada por el sistema por unidad de área y por unidad de tiempo, la segunda será la estrictamente medible, dado que se han descontado las pérdidas de energía química en procesos como la respiración, la fotorespiración, o ambas, según la especie de la que se trate. Es así que la PPN será función de la fotosíntesis neta, según la siguiente expresión:

$$PPN = FN = \text{Fotosíntesis bruta (FB)} - (\text{Respiración oscura (RO)} + \text{Fotorespiración (FR)}) \quad (1)$$

En la tabla 1 se presentan valores medidos de PPN para distintas comunidades vegetales, naturales y modificadas (cultivos), medida en gramos de materia seca (MS) por unidad de superficie y unidad de tiempo.

Tabla 1.

Comunidad	(g M.S. m ⁻² . año ⁻¹)
Caña de azúcar	9.000
Selva tropical lluviosa	1.000 - 5.000
Pantanos	800 - 4.000
Cultivos (maíz, soja, etc.)	100 - 4.000
Bosque de coníferas de clima templado	600 - 3.000
Pastizales de clima templado	150 - 1.500
Desiertos	10 - 250
Tundra	10 - 400
Rocas - Hielo	0 - 10

Teniendo en cuenta la expresión (1), es lógico pensar que la magnitud de la productividad primaria de una comunidad vegetal será función de un balance energético, entre los procesos de producción y de consumo de energía, esto es fotosíntesis y escotorespiración más fotorespiración, respectivamente. Por lo tanto los factores determinantes de la magnitud de la productividad primaria, serán aquellos que afecten a estos procesos y se los puede considerar como sigue:

- 1) La cantidad de luz (fotones) capaz de ser interceptada y absorbida por la comunidad.
- 2) La capacidad y eficiencia de conversión de la energía lumínica en energía química.
- 3) La magnitud del consumo de energía, a través de escoto y fotorespiración.

La cantidad de luz (fotones) capaz de ser interceptada y absorbida por la comunidad

En este sentido es necesario puntualizar que la intercepción de la luz por parte de la comunidad vegetal será función de las características propias de la radiación incidente, tanto en cantidad como en calidad y de las características inherentes a la comunidad vegetal como son aquellas que caracterizan al canopy de la misma, con respecto a su arquitectura, su densidad (medida a través de su índice de área foliar o IAF), la distribución y permanencia de éste en el tiempo (Duración del área foliar o DAF).

Características de la radiación incidente: la radiación incidente en la superficie terrestre es de aproximadamente $1,3 \text{ KJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, de los cuales sólo un 40 % es efectivamente activo en la fotosíntesis, dado que un 60 % de la radiación corresponde a una longitud de onda no absorbida por las plantas, esto es fuera del rango de los 400 a 700 nm (radiación fotosintéticamente activa o PAR). Del 40 % fotosintéticamente activo, existen pérdidas por reflexión (5-15%), en igual cantidad de flujo en todas las longitudes de onda del espectro visible, un 8% como calor y otra (10%) se trasmite a través de las hojas. De la restante (fotosíntesis bruta), sólo es convertido en fotosíntesis neta el 5 %, dado que un porcentaje de la radiación incidente fue convertida en fotoasimilados que la planta consumió para respiración y otras actividades metabólicas. Cuando la luz incide normalmente sobre una hoja su penetración depende de las características de la cutícula y de los tejidos epidérmicos, en empalizada y esponjoso. La luz que pasa la epidermis llega a las células del tejido en empalizada y la que no es absorbida al esponjoso. Parte de esta radiación que incide sobre éste es reflejada hacia el tejido en empalizada. La que alcanza la epidermis abaxial interna también vuelve hacia el mesófilo y, en parte, la atraviesa y se transmite fuera de la hoja.

Debido a estos fenómenos ópticos dentro del mesófilo se crea una "turbulencia" de fotones que aumenta su absorción por los cloroplastos, maximizando su utilización.

En la tabla 2 se presentan valores de irradiancia, expresados como densidad de flujo fotónico (DFF) y calidad de ésta, expresada como relación Z.

Tabla 2.

Condiciones	DFF ($\mu\text{m} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Z (R/RL)
Luz solar plena	1900-2200	1,19
Puesta del sol	26,5	0,96
Luz de luna	0,005	0,94
Sotobosque	17,7	0,13
IAF = 4	150	0,2
Lagos (1 m de profundidad)	1200	1,20
Suelo (5 mm de profundidad)	8,6	0,88

Características del canopeo de los distintos cultivos

La biomasa como se mencionó antes, es el producto de la fotosíntesis en la cual están incluidos los elementos incorporados por las raíces, que no sobrepasan el 10 % del peso seco total. Toda la materia seca de una planta está entonces formada por sustancias fotoasimiladas.

La cantidad de biomasa producida será función de la intensidad del proceso fotosintético global del cultivo y éste estará determinado por la cantidad de fotones que son capaces de ser interceptados por el canopeo del mismo. Como ya se mencionó, esta capacidad de intercepción de fotones dependerá de la densidad o amplitud del canopeo, de su disposición en el espacio o arquitectura del mismo y de la duración del área foliar a lo largo del tiempo. Es necesario entonces definir el concepto de canopeo como el espacio comprendido por la sumatoria de hojas y aire interpuesto entre ellas, limitado por y desde el suelo hasta una línea imaginaria que una las hojas más externas del cultivo o planta. Básicamente los canopeos pueden diferenciarse en canopeos laxos o densos. El grado de laxitud o densidad de un canopeo puede ser cuantificada a través de un índice de crecimiento como es el índice de área foliar o IAF que se define como la superficie fotosintetizante por unidad de superficie de suelo:

$$\text{IAF} = \frac{\sum \text{área foliar (m}^2\text{)}}{\text{Área de suelo (m}^2\text{)}}$$

La magnitud del IAF en los cultivos va de valores de cero, a la siembra, hasta valores variables según las especies. En la tabla 3 se indican valores corrientes y máximos de IAF, para distintas especies cultivadas, en su plenitud.

Tabla 3

Especie	IAF
Trigo	6-7
Caña de azúcar	8
Pinos	8-14
Girasol	5-6
Soja	5-8
Papa	5

La evolución del IAF a lo largo del ciclo de un cultivo es variable según las características del mismo. La velocidad de emergencia de las primeras estructuras fotosintetizantes dependerá en primera medida del tamaño de la semilla, de este modo semillas más grandes con mayor cantidad de reservas tendrán por lo general una emergencia más precoz que las semillas pequeñas. Luego de la emergencia, el desarrollo inicial de la masa foliar tiende a ser lento, con el resultado de que la intercepción de luz durante las primeras etapas del crecimiento del cultivo suele ser escasa, incluso en presencia de condiciones ambientales favorables. Al respecto Watson (1971) entiende que este comportamiento actúa como factor principal de ineficiencia en los sistemas de producción de cultivos. La selección por hojas grandes, su expansión rápida, un incremento marcado en el tamaño de las hojas sucesivas y una ramificación temprana, así como siembras efectuadas a menor distancia, pueden reducir el retraso inicial en el incremento del IAF. En pocos cultivos, como el maíz y el girasol, puede controlarse la estructura del canopeo mediante la densidad de siembra, ya que en la mayoría la variación de ésta se ve compensada por el grado de ramificación y el área foliar. Luego de este retraso inicial, ocurre por lo común un aumento rápido en el IAF, seguido por una declinación que también puede ser muy rápida. La intercepción de luz alcanza, por lo general, una proporción alta únicamente cuando el IAF es superior a 3-4, situación que se da en sólo 2 a 3 meses para muchos cultivos anuales, y no siempre en los momentos de radiación más alta o condiciones de crecimiento más favorables. En este sentido el factor más importante a tener en cuenta es el ángulo de inserción de las hojas. En los cereales de invierno, por ejemplo, tienen ángulos de inserción mayores a 90° con respecto a la horizontal (especies erectófilas), durante más de los primeros 60 días posteriores a la siembra, el valor de IAF no alcanza a 1 (trigo, avena, etc.), mientras que en la papa, que tiene ángulos de inserción de sus hojas menores o iguales a los 90° , con respecto a la horizontal, (especies planófilas), a los 15 a 20 días de la emergencia el valor de IAF supera la unidad. Relacionado con este concepto también va a ser variable para ambas especies la magnitud de su índice de área foliar crítico (IAFc), entendiéndose por este como el IAF que es capaz de interceptar el 95 % de la radiación incidente sobre el cultivo. De este modo el cultivo de papa alcanzará valores de IAFc mucho antes que lo haga un cultivo de trigo.

Tiempo atrás existía preocupación por el hecho de que los valores máximos de IAF alcanzados por los cultivos podían ser superiores al óptimo, con el resultado de que se reducía la fotosíntesis neta a causa de que la respiración de las hojas inferiores sombreadas podía exceder su propia fotosíntesis. Hoy en día se sabe que dichas hojas más viejas no son parásitas de la planta, dado que poseen bajas tasas de respiración y puntos de compensación lumínicos bajos, sin llegar a ser su tasa de fotosíntesis neta es negativa, ya que senescen y abscisionan, con el resultado final que la fotosíntesis neta global tiende a estabilizarse a un valor tope con un IAF alto. La senescencia esta modulada por el valor de Z (Tabla 2), con valores bajos se inicia el reciclaje en las hojas de las macromoléculas y orgánulos celulares hacia los órganos jóvenes, las hojas exportan aminoácidos y azúcares sencillos, luego abscisionan.

Los valores de IAF serán características genotípicas de cada especie y cultivo, pero no obstante ello, son variables fuertemente influenciadas por el ambiente y por el hombre a través de sus labores culturales. De este modo la disponibilidad de agua y nutrientes del suelo, los niveles de temperatura del ambiente, la densidad de siembra, la presencia o no de malezas, la acción de patógenos o plagas, etc., incidirán fuertemente en la magnitud de estos índices en el cultivo. Si bien el IAF es una variable determinante en la

“cosecha” de luz por parte de los cultivos, también la arquitectura del canopeo de los individuos de ese cultivo tendrá gran relevancia, entendiéndose por ello la disposición de las hojas en el espacio. Es así como distintas especies con el mismo valor de IAF, interceptarán distinta cantidad de fotones en virtud de su diferente arquitectura, ya sean especies planófilas o erectófilas, como ya se definió. En base a trabajos de dos investigadores japoneses, Monsi y Saeki (1953) se pudo evaluar el comportamiento en el cultivo, de estos dos tipos de especies, y la influencia de la arquitectura del canopeo en la captación de luz, a través de la creación de un índice que representa la variación de la irradiancia, cuando la luz penetra dentro de un canopeo de un cultivo herbáceo. Ellos encontraron que el logaritmo natural del cociente entre la irradiancia que llega a un estrato determinado dentro del canopeo (I) sobre la irradiancia incidente en el tope de canopeo (I₀), es una función lineal del producto del IAF por una constante de proporcionalidad, que denominaron coeficiente de extinción (K) (Figura 1).

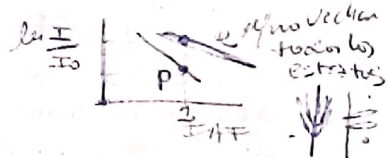
$$\ln \frac{I}{I_0} = (1-K) \cdot IAF \quad (2)$$

Donde:

- I: Irradiancia en un estrato dado
- I₀: Irradiancia incidente en el tope del canopeo
- K: Coeficiente de extinción
- IAF: Índice de área foliar



$$\ln \frac{I}{I_0} = (1-K) \cdot IAF$$



El coeficiente K indica el grado con que la luz se extingue a medida que atraviesa los distintos estratos de hojas del canopeo. En la figura 2 se observa que cuanto mayor es la pendiente de K, mayor es la intercepción de la luz por las hojas y, por lo tanto, más abrupta es la disminución de la irradiancia a medida que se penetra en el canopeo. De este modo si las hojas estuvieran en un solo plano horizontal, el valor de K sería máximo y si se dispusieran todas en posición vertical, sería mínimo (transmisión máxima).

Analizando estos conceptos se puede concluir que con valores de K pequeños, la irradiancia en el perfil es más uniforme que cuando son altos. Esta conclusión conduce a otra: una menor intercepción de luz de alta irradiancia en las hojas superiores resultará en un mayor aprovechamiento en todos los estratos. El coeficiente K de todas maneras no es un índice muy preciso dado que en su formulación se supone que las hojas se distribuyen al azar y la orientación es uniforme, lo cual no ocurre así en todos los cultivos. Además este coeficiente será variable en función del valor de IAF y de la altura del canopeo.

En la tabla 4 se muestran distintos valores de IAF y su correspondiente valor de coeficiente K, para distintas comunidades vegetales y cultivos. De la tabla 4 surge como conclusión que las especies erectófilas presentan valores menores de K y las especies planófilas, valores mayores de este coeficiente, evidencia que permite afirmar que en especies erectófilas la penetración de luz al interior del canopeo es mayor, estando en este caso casi todas las hojas saturadas de fotones, contribuyendo la luz que reflejan los estratos superiores a la saturación de las inferiores. Con valores de IAF alto, las masa foliares que presentan hojas en posición más vertical poseen una tasa fotosintética más alta que aquellas que adoptan una disposición horizontal, al menos en condiciones de cielo despejado con el sol bien elevado, a causa de que se produce una menor saturación de luz de las hojas superiores y una distribución más uniforme a través de la masa foliar. Por consiguiente, las hojas dispuestas en forma más vertical pueden representar una ventaja significativa en los cultivos.

Tabla 4

Comunidades	IAF (m ⁻² hojas · m ⁻² suelo)	Coefficiente K
Arroz	10	-
Avena	7	-
Caña de azúcar	8	-
Cebada	6	0,48
Girasol	6	0,70
Maíz	8	0,40
Papa	5	0,60
Remolacha azucarera	5	0,63
Soja	6	0,70
Trigo	7	0,40
Rey grass	8,3	0,35
Trébol rojo	3,5	0,90
Alamo	10	-
Pinus taeda	8,6	-
Picea abies	8,4	-
Picea sitchensis	9,8	-

Al respecto, Watson y Witts (1959) indicaron que el grado de inclinación de las hojas constituía una de las diferencias importantes entre la remolacha azucarera silvestre y la cultivada. Asimismo se encontró una estrecha asociación entre rendimientos altos y hojas erectas en especies como arroz, cebada, trigo y avena. Sin embargo en maíz se encontraron tanto correlaciones positivas como negativas entre hojas erectas y rendimiento, en diferentes poblaciones y por diferentes investigadores. Este comportamiento contradictorio puede deberse al hecho de que la inclinación foliar ha sido considerada casi enteramente en términos de distribución de luz en la masa foliar, sin tener en cuenta que se pueden ocasionar otros efectos contrapuestos como que las hojas más erectas pueden afectar de modo adverso el ingreso de anhídrido carbónico a la masa foliar o su difusión al interior del canopeo. Pareciera que las hojas erectas favorecen más a cultivos con inflorescencia axilares que producen frutos en muchos nudos, como la soja, arveja y algodón, dado que todas las hojas proveen de fotoasimilados a todos los frutos, diferente a lo que ocurre en cereales, donde sólo las hojas superiores aportan fotoasimilados a los granos. Sin embargo en los cereales la distribución uniforme de luz en el canopeo, favorecería la fotosíntesis de las hojas inferiores que exportan una mayor proporción de fotoasimilados a las raíces, de modo que el crecimiento de éstas podría ser más activo y sostenido en el tiempo, con la ventaja de una absorción de agua y nutrientes más dilatada y una mayor exportación de citocininas sintetizada en raíz, a la parte aérea, retrasando la senescencia de los órganos foliares aéreos.

La capacidad y eficiencia de conversión de la energía lumínica en energía química

La totalidad de la energía contenida en los fotones no es convertida en energía química, sino que dependerá de la eficiencia que posea el sistema fotosintético para transformar la primer forma en la segunda. El grado de esta transformación se denomina **Eficiencia de Conversión (ε, épsilon)** que difiere mucho de la máxima eficiencia potencial. Para poder calcular ε es necesario conocer el número de fotones requeridos para reducir un mol de CO₂ (**requerimiento cuántico**) o su inversa, es decir el número de moles de CO₂ reducidos por cada mol de fotones interceptados (**rendimiento cuántico**). Ambos se calculan como sigue:

$$\text{Requerimiento cuántico} = \theta = \frac{\text{moles de fotones requeridos}}{\text{mol de CO}_2 \text{ reducido}}$$

$$\text{Rendimiento cuántico} = \theta^{-1} = \frac{\text{moles de CO}_2 \text{ reducidos}}{\text{moles de fotones absorbidos}} \times 100$$

Se ha determinado experimentalmente que el requerimiento cuántico para una especie C3 es de 12 moles de fotones, y en C4 de 15 moles de fotones, por cada mol de CO₂ reducido. Se asume que para la síntesis de una molécula de glucosa se requieren 112.000 cal . mol⁻¹. Por otra parte la energía de los fotones en el rango de 400 a 700 nm de longitud de onda es de 70.000 cal . mol⁻¹ para fotones de la región del azul (400 nm) y de 40.000 cal . mol⁻¹, para fotones de la región del rojo (700 nm) lo que da un valor promedio para los fotones del PAR de 51.900 cal . mol⁻¹ de fotones. De este modo se puede calcular la eficiencia como sigue:

$$\epsilon = \frac{112.000 \text{ cal . mol}^{-1}}{51.900 \text{ cal . mol}^{-1} \cdot \text{moles requeridos}} \times 100$$

El resultado de esta fórmula arroja un valor de 18,3 % para una especie C3 y de 14,3 % para una C4. Como puede apreciarse, no importa la energía contenida en cada fotón, sino el número de ellos que son absorbidos por los pigmentos fotosintéticos. Sin embargo a los fines prácticos se estima la eficiencia para ambas especies en un valor del 12 %, en virtud que la mayor eficiencia teórica calculada para una especie C3, es neutralizada por mayores pérdidas de carbono producidas, además de por respiración, por fotorespiración (33 % en conjunto), mientras que en el caso de una especie C4, al no detectarse fotorespiración, dichas pérdidas son del orden del 20 %. En síntesis, la materia orgánica fotosintetizada durante el ciclo del cultivo, o biomasa, estará determinada por la integral del número de fotones absorbidos por la comunidad y el valor de la eficiencia de conversión:

$$\text{Biomasa total} = I \epsilon \cdot dt$$

En la figura 6 se gráfica la relación existente entre los fotones absorbidos durante el ciclo de cultivo y la materia seca producida. Si bien los cálculos anteriores son válidos para evaluar la eficiencia en plantas aisladas, puede ser posible de inexactitudes a la hora de evaluar la eficiencia de conversión energética en el cultivo global. Por ese motivo otros investigadores han introducido el concepto de la **Eficiencia en el uso de radiación (EUR)**, que se define como la cantidad de materia seca formada por cada megajoule (MJ) de energía interceptada. Su expresión matemática sería:

$$\text{EUR} = \frac{\text{g MS} \cdot \text{m}^{-2}}{\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}} = \text{g} \cdot \text{MJ}^{-1}$$

En la Tabla 5 se presentan distintos valores de EUR en distintas localidades y en distintos comunidades y cultivos.

Tabla 5

Cultivo	Metabolismo	Irradiancia (MJ.m ⁻² .dia ⁻¹)	C (g.m ⁻² .dia ⁻¹)	ε (%)	EUR (g.MJ ⁻¹)	Localidad o País
Girasol	C3	-	53-73	5	-	Argentina
Maíz	C4	18,8	29	6,1	1,54	N. Zelandia
Maíz	C4	30,8	52	6,4	1,69	California
Maíz	C4	20,9	52	9,8	2,49	Nueva York
Papa	C3	16,7	23	5,4	1,38	Países Bajos
Sorgo	C4	28,9	51	6,7	1,87	California
Pennisetum sp.	C4	21,3	54	9,5	2,53	Australia
Eucalyptus sp.	C3	-	5,89	-	-	Argentina
Alamo	C3	-	2,46	-	-	India
Prosopis sp.	C3	-	8,16	-	-	India

coeficiente de productividad neta
Eficiencia de conversión

A partir del análisis de los datos de la Tabla 5 se puede deducir que el maíz es la especie que más se acerca a la máxima eficiencia teórica (12 %) y que el girasol es el cultivo con valores más altos de C, esto es mayor producción de MS por unidad de superficie y por unidad de tiempo, a pesar de ser una especie C3. Algunas de las razones de este comportamiento son las siguientes:

- * Las hojas no se saturan aún con las irradiancias de la luz solar plena ($2500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
- * Conductancia estomática y del mesófilo elevada
- * La conductancia no disminuye con estreses moderados
- * La Rubisco y posiblemente todo el sistema enzimático del ciclo de Calvin es más activo

En forma opuesta a la eficiencia mostrada por girasol, en el género *Pinus sp*, la eficiencia es mucho más reducida dada la tasa de fijación de CO_2 , que es de sólo $0,6 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \text{ hoja} \cdot \text{s}^{-1}$ (datos no mostrados). Las razones para ello son:

- * Rubisco menos activa
- * Conductancia estomática reducida, posee además estomas hundido
- * Resistencia elevada a la difusión del CO_2 en el mesófilo
- * Las acículas si bien senescen a los 10 - 12 años, presentan una tasa de fijación máxima entre el año y los 2 años y luego decae bruscamente.
- * Inadecuada saturación fotónica de las clorofilas.
- * Lento transporte de los electrones entre los fotosistemas PS II y PS I.

% de radiación que refleja
Esta reducida eficiencia se ve en parte compensada por un alto valor de IAF (8 a 14), una capa límite muy delgada y una arquitectura del canopeo que muestra un valor bajo de coeficiente de extinción K y del albedo (coníferas = 5-15%; cultivos y pastizales = 5-25%). Una comunidad que a pesar de estar constituida por plantas de metabolismo C3, presentan una gran productividad, es el pajonal. Las razones de ello son:

- * Tienen una arquitectura foliar de tipo erectófilo, con alta capacidad de captación de fotones durante su ciclo vital.
- * La superficie fotosintetizante se mantiene siempre verde.
- * No sufren estrés hídrico ni de bajas temperaturas.
- * No presentan limitantes en cuanto a la disponibilidad de nutrientes.

La magnitud del consumo de energía, a través de escoto y fotorespiración.

La tasa de crecimiento medida como acumulación de MS de un cultivo, se puede expresar a través del **Coefficiente de Productividad Neta** o C (expresado como $\text{g MS} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$) como ya se ha visto en crecimiento. Este representa la ganancia neta diaria de MS en todo el cultivo y como ya se expresó **será función de un balance entre energía sintetizada y consumida**, en procesos de escoto y fotorespiración. Este balance variará con la ontogenia del cultivo, con la tasa de crecimiento, con la cantidad de biomasa, con la relación entre órganos fotosintéticos: órganos no fotosintéticos y condiciones del ambiente. En términos generales, un cultivo respira más cuanto mayor es su demanda energética. De este modo cultivos jóvenes, en pleno crecimiento, experimentan mayores tasas de respiración específica, esto es por unidad de biomasa producida. Esto responde a la mayor demanda de esqueletos de carbono para crear las nuevas estructuras, a la reposición de éstas, y a la alta demanda energética (ATP) para sostener el crecimiento. A medida que la planta se desarrolla y envejece, esta demanda se reduce y la respiración también disminuye.

Un cultivo consume en procesos respiratorios entre el 50 y el 75 % de los carbohidratos fotosintetizados. Una gran proporción de esta respiración se da en las raíces, ya que éstas respiran entre un 20 y un 40 % del total de los fotoasimilados producidos por la planta durante el día.

La respiración del cultivo se estima como la suma de dos términos, **respiración de mantenimiento** y **respiración de crecimiento**. La respiración de mantenimiento tiene como objetivo el sostenimiento energético de los procesos que sustituyen estructuras que sufrieron degradación, como el recambio

enzimático y proteico, el mantenimiento de estructuras de membrana y la incorporación de nutrientes y transporte de nutrientes inorgánicos y orgánicos. La respiración de crecimiento, representa el costo metabólico de convertir los productos de la fotosíntesis traslocados, en compuestos estructurales, citoplasmáticos o de reserva. **A medida que el crecimiento de la planta aumenta, también aumentan su tasa de respiración específica y la proporción de la respiración de crecimiento respecto a la de mantenimiento.**

Por lo antes expuesto, surge como estrategia para optimizar la producción del cultivo, minimizar los costos respiratorios de mantenimiento con el objetivo de destinar más carbono a la respiración de crecimiento, optimizando la economía del carbono del cultivo. En este sentido es sabido que en condiciones limitantes de nutrientes y agua, las raíces pueden llegar a consumir hasta el 70 % de los fotosimilados que le llegan durante el día de la parte aérea de la planta, con el fin de aumentar su crecimiento y poder explorar mas regiones de suelo, para subsanar estas limitantes. **De allí que un buen status hídrico y nutricional de la planta minimizaría estas pérdidas de carbono.** Por otro lado la reducción de factores de estrés, causado por **inadecuados niveles térmicos, plagas, enfermedades o malezas, minimizaría la alteración de estructuras vegetales que luego demandarán de gastos de carbono en respiración de mantenimiento, para reponerlas.** Otra estrategia es la selección de genotipos que tengan bajo costo de respiración de mantenimiento (por aumento en la eficiencia del transporte de fotosimilados y en la vida media de sus proteínas). También se han detectado genotipos con una relación inversa entre crecimiento y respiración, esto es que genotipos con una tasa de crecimiento más rápida tienen tasas de respiración de mantenimiento más bajas, de manera que la mayor parte de la energía producida por la respiración se destina al crecimiento activo. En la tabla 6 se muestran algunos valores de respiración de mantenimiento y de crecimiento en distintos cultivos.

Tabla 6

Cultivo	Respiración de Mantenimiento (g . g ⁻¹ . día ⁻¹)	Respiración de Crecimiento (g . g ⁻¹)
Trebol blanco (20 °C)	0,015	0,75
Maíz (plántula a 25 °C)	0,008	
Poroto (plántula a 25 °C)	0,022	
Algodón (hojas a 30 °C)	0,026	
Algodón (capsulas)	0,005	0,75

RENDIMIENTO

Como ya se explicó la cantidad de biomasa vegetal no es un indicador del rendimiento de un cultivo, excepto en el caso de hortalizas de hoja, donde se consumen las mismas (lechuga, espinaca, acelga, coles) o especies destinadas a su aprovechamiento forrajero o pastizales naturales. Por lo tanto la **cantidad de biomasa destinada al crecimiento y expansión de los órganos que son aprovechables por el hombre, ya sean granos, frutos, tubérculos, fibra, etc. es la denominada productividad secundaria o rendimiento de las comunidades vegetales o los cultivos.** De este modo se puede formular un índice de la eficiencia de la conversión de energía en productos utilizables directa o indirectamente por el hombre, llamado **Índice de cosecha.**

$$\text{Índice de cosecha} = \text{IC} = \frac{\text{Cantidad de biomasa aprovechable}}{\text{Cantidad de biomasa total}}$$

La magnitud de este índice es variable entre comunidades y dentro de una misma comunidad o cultivo y va a depender en gran parte del **patrón de partición de la energía**, operado por la especie, como se ha citado al comienzo del texto. El mismo puede ser afectado por varios factores, algunos de ellos propios de la especie y otros propios del ambiente de cultivo. Por lo tanto son susceptibles de ser modificados por el

hombre, ya sea a través del fitomejoramiento o de la implementación de distintas tecnologías de cultivo, como efectivamente lo ha sido hasta la actualidad. Los mismos se pueden discriminar como sigue:

- 1) Características del traslado de fotoasimilados hacia los destinos o sitios de almacenaje
- 2) Número y tamaño potencial de esos sitios de almacenaje de fotoasimilados
- 3) Duración del período de llenado de los destinos
- 4) Duración del área foliar

En la Tabla 7 se presentan valores de producción de materia seca total y de índices de cosecha, hallados en distintos cultivos y comunidades vegetales

Tabla 7

Cultivo	Producción de MS total (ton . ha ⁻¹ . año ⁻¹)	IC (%)
Caña de azúcar	150	50
Cebada	18	48
Girasol	27	27
Papa (Holanda)	37	75
Papa (Argentina)	19	84
Remolacha azucarera	27	70
Soja	10	45
Trigo	30	40
Poroto	8	59
Arroz	15	51
Maíz híbrido	10	42
Rye grass perenne	26	85
Picea abies	22	61
Pinus radiata	46	66
Pseudotsuga menziesii	28	71
Eucalyptus grandis	25	88-94

Características del traslado y distribución de fotoasimilados hacia los destinos.

Es importante destacar que puede haber situaciones en que ni la fuente de producción ni el destino de fotoasimilados limitan la tasa de almacenamiento y donde la capacidad del sistema de translocación puede aparecer como limitante en algún punto del recorrido ubicado entre ambos. En muchos sistemas parece que la tasa de exportación de fotoasimilados varía en forma paralela a la tasa de fotosíntesis. En otras especies como remolacha azucarera, caña de azúcar y algunas gramíneas de metabolismo C₄, la proporción de compuestos fotosintetizados exportados puede permanecer constante en una amplia gama intensidades de luz y tasas fotosintéticas. También se ha observado para vid y remolacha azucarera una relación directa entre la sección del floema y el crecimiento de frutos o la tasa de exportación de fotoasimilados, esto es a mayor capacidad del sistema floemático, mayor tasa de exportación de fotoasimilados, lo que estaría indicando que en muchas especies el floema puede limitar el ritmo de translocación.

La fuerza de atracción del destino constituye un determinante importante en los patrones de translocación, de la distribución de materia seca y, por ende, del rendimiento, pero aún no está claro si esto depende de la activación de la translocación local del órgano de almacenaje, de la descarga de fotoasimilados en él, de la conversión enzimática o de los procesos de almacenamiento, con o sin ayuda de

hormonas producidas por el lugar de recepción. Por lo tanto el conocimiento de estos procesos es una de las tareas a emprender en el futuro, por los fisiólogos de cultivos.

Número y tamaño potencial de los sitios de almacenaje

Con respecto a la distribución de los fotoasimilados en general se supone que la capacidad de un órgano o tejido de actuar como destino depende de su tamaño y de su actividad metabólica. Se cree que buena parte de los efectos de los factores ambientales sobre la distribución de fotoasimilados son el reflejo de sus efectos diferenciales sobre la actividad de los distintos destinos potenciales de las plantas.

En algunas especies cultivadas, el tallo puede constituir un depósito transitorio de fotoasimilados. Estas sustancias pueden ser retranslocadas a otros órganos de reserva o a los frutos cuando estos se desarrollan. En la papa, por ejemplo, un porcentaje del peso final de los tubérculos puede provenir de material almacenado en el tallo. El tallo pierde peso rápidamente cuando comienza la senectud foliar, al término del ciclo de cultivo de la papa, y puede proveer un 20 a 25 % del total de la materia seca que se deposita en el tubérculo, durante ese período. También en el trigo un 10% del peso final del grano puede provenir de materiales almacenados en el tallo. Se ha sugerido que este carácter, el almacenamiento transitorio de fotoasimilados, podría ser aprovechado para la creación de nuevas variedades, con mayor capacidad de almacenamiento. Esta sugerencia radica en el hecho que cultivos como trigo y papa, donde la mayor demanda de fotoasimilados para el llenado del granos y tubérculos, se produce simultáneamente con la pérdida mas o menos pronunciada de hojas por senectud, el almacenamiento transitorio le permitiría a esas variedades, asegurar mayor rendimiento a través de una mayor provisión de fotoasimilados a los órganos cosechables. Se le atribuye a las reservas almacenadas en el tallo un papel importante en amortiguar los efectos de las fluctuaciones en las condiciones ambientales, sobre la provisión de fotoasimilados a los destinos, al verse reducida o alterada la integridad de la masa foliar del canopeo del cultivo. Este carácter puede ser de utilidad en sistemas de producción sin subsidios energéticos, pero no en aquellos donde las limitantes están reducidas (fertilización, riego, control de plagas, por ejemplo) donde la acumulación de reservas en el tallo sería un factor de desaprovechamiento de las mismas, dado que no pueden ser acumuladas en los destinos aprovechables, como los granos. El carácter de número y tamaño de destinos, en muchas especies ha sido seleccionado por los fitotecnistas, a veces inadvertidamente, a lo largo del proceso de mejoramiento de las especies vegetales de cultivo, al utilizar como criterio de selección el IC.

En este sentido si la cantidad de destinos o el número de células no es suficiente para acumular la materia orgánica producida por la fotosíntesis, se produce una retroinhibición del proceso fotosintético operada por la acumulación de hidratos de carbono, proteínas o lípidos. El tamaño potencial de los órganos de almacenamiento esta ampliamente relacionado con la duración de su llenado, de modo que los granos grandes pueden representar una característica de rendimiento importante cuando al almacenamiento es prolongado. Como contrapartida, en ambientes donde la sequía o el calor interrumpen dicha fase, suele ser más importante tener muchos granos, y una tasa de rápida de almacenamiento, que granos grandes.

Una ventaja de los órganos grandes de almacenamiento consiste en que la proporción de tejido que no almacena, tal como el tegumento de la semilla, es más pequeña cuanto más grandes sean ellos. Pero el gran tamaño de los órganos de almacenaje puede presentar como desventaja que la difusión de O_2 y CO_2 hacia el interior de ellos, puede verse dificultado sino existe un sistema vascular adecuado. En la tabla 8 se indican para un cultivo de maíz como las diferentes densidades de siembra, repercuten sobre distintas variables del cultivo, incluida la relación entre el número de destinos (granos por planta) y el rendimiento (índice de cosecha).

Tabla 8

Densidad (pl. m ⁻²)	MS (ton. ha ⁻¹)	IAF	Rend. (ton. ha ⁻¹)	IC (%)	Peso de grano (mg)	Granos planta ⁻¹
0,5	1,9	0,20	0,97	52,1	259	753
1	3,7	0,44	1,94	52,9	263	736
2	7,0	0,89	3,53	50,5	268	662
4	11,0	1,70	5,78	52,6	224	645
8	12,1	3,05	5,78	47,9	196	374
12	13,5	3,81	6,14	45,8	194	277
18	13,5	5,24	4,51	33,6	174	146
24	11,4	6,41	4,22	36,7	179	102

Duración del período de almacenamiento o "llenado" de los destinos

La duración del período de "llenado" constituye un determinante poderoso del rendimiento. Comparando cultivos de trigo, cebada, papas y remolacha azucarera, se encontraron diferencias en la tasa de almacenamiento, pero los rendimientos finales estuvieron más claramente relacionados con las diferencias detectadas en la duración de esta fase, fenómeno que también se observó en soja. La duración del almacenamiento en varios cultivos parece estar inversamente relacionada con la temperatura como en el arroz, trigo y algodón, donde las temperaturas altas acortan el lapso de almacenamiento (Figura 3). Como la temperatura y la radiación incidente están a menudo correlacionadas, la duración de la fase de almacenamiento puede disminuir a medida que aumenta el nivel de radiación, con el resultado de que el rendimiento puede incrementarse conforme con la radiación diaria, sólo hasta un punto determinado, más allá del cual alcanza un valor estable, como sucede con el trigo en Inglaterra y el arroz en Japón (Figura 4). No está suficientemente claro por qué las temperaturas altas acortan el período de almacenamiento. Puede que aceleren el período de desintegración de las enzimas que participan en el almacenamiento o afectar las proteínas foliares, provocando una senescencia más prematura. Estos procesos pueden estar influenciados por las citocininas sintetizadas en raíz, como agentes antisenescentes y es posible que la detención del crecimiento radical indique la finalización de la actividad de almacenamiento en la parte aérea. En arvejas, por ejemplo, el crecimiento radical comienza a declinar con el inicio de la floración mientras que en arroz suele detenerse antes de la espigazón, pero se reanuda al fin del llenado del grano. En los cultivos de arroz esta reanudación del crecimiento de raíces, promovido por un drenaje del suelo a mitad de verano, puede tener efectos muy beneficiosos en el aumento del rendimiento, lo cual podría deberse a una mayor movilización de citocininas a la parte aérea. La exportación de citocininas por parte de la raíz del girasol, medida a través de exudados xilemáticos, alcanza un valor máximo inmediatamente antes de la floración y luego declina con rapidez, a medida que cesa el crecimiento radical. Por lo antes expuesto sería necesario clarificar en qué grado el almacenamiento sostenido de proteína y carbohidratos en frutos depende del crecimiento permanente de las raíces, con el fin de seleccionar variedades con este carácter, con el objeto de lograr futuros rendimientos más elevados.

Duración del área foliar

Calculando la integral del IAF a lo largo del ciclo de un cultivo tendremos otro índice de área foliar como es la duración del área foliar (DAF). Este también asumirá valores diferentes según el tipo del cultivo que se trate, y es importante a la hora de evaluar la capacidad del cultivo de interceptar la radiación a lo largo del tiempo, especialmente en el período crítico, donde se definirá el número de destinos y estos comienzan a ser llenados con fotoasimilados provenientes de las hojas (Figura 5).

En este sentido es sabido que a partir del momento en que se define el número de destinos la duración del período de llenado de los mismos guarda estrecha relación con la fuentes de fotoasimilados como es la

suma de la superficie foliar y de la duración en el tiempo de esta area foliar. Aproximadamente un 50 % de las variaciones en el rendimiento, debidas a cuestiones climáticas, prácticas agronómicas y al cultivar, están asociadas a la DAF. Diversos factores como la disminución de N_2 en el suelo, estrés hídrico, o altas temperaturas acortan el período de llenado de los destinos, al afectar la integridad del area foliar fotosintetizante.

Factores que Limitan la Producción

En principio es posible determinar cuáles son los factores que limitan la producción de un ecosistema. Estos factores pueden ser intrínsecos de las especies que constituyen la comunidad productora, o del ambiente en lo que se refiere a clima, suelo y parásitos o predadores, sean éstos virus, bacterias, hongos, insectos o plantas y animales superiores.

Si bien existen diversas plantas, herbívoros y patógenos que conviven con los cultivos, estos organismos se considera malezas, plagas o enfermedades, respectivamente, cuando su interferencia con el cultivo provoca una merma en el rendimiento o en la calidad comercial del producto final.

La importancia económica de las adversidades en la producción de cultivos puede analizarse a partir de la estimación directa de las pérdidas en el rendimiento que ocasionan, o también indirectamente a partir del uso de agroquímicos destinados a su control.

Las pérdidas varían tanto con las condiciones particulares del ambiente biótico y abiótico de la localidad y del año, como con las medidas de control implementadas. Se ha estimado que los daños ocasionados por adversidad antes y después de la cosecha, producen mermas en el rendimiento de alrededor 12% para enfermedades y plagas, y de 10% para malezas. En cuanto a las pérdidas del rendimiento de los cultivos en USA, según estimaciones de 1986, el 37% se perdió en el año por efecto de las adversidades (13% insectos, 12% patógenos y 12% malezas).

Otras pérdidas ocasionadas por las adversidades derivan de la implementación de medidas de control, por ejemplo, el trabajo y equipamiento necesario para manejarlas y controlarlas. Otro ejemplo son los costos derivados de la necesidad de rotación para disminuir el tamaño de una determinada población, lo que indica disponer de lotes con los cuales rotar y realizar actividades que sean poco rentables. Por otra parte, el uso de cultivares que presenten resistencia o buen comportamiento ante ciertas adversidades, puede significar sacrificar el rendimiento o incurrir en mayores costos de semilla. Una merma poco considerada, pero no menos importante, es la que resulta del incremento de costos debidos a la reducción en la calidad del ambiente, provocada por la contaminación del medio con agroquímicos.

Las cantidades de herbicidas, insecticidas y fungicidas utilizadas han cambiado a lo largo del tiempo debido a cambios en las prácticas y a diversos factores, como por ejemplo, las pérdidas del rendimiento ocasionados por las distintas adversidades, la eficacia de los métodos de control químico disponibles y los precios relativos de los productos. Además, la eficacia de los métodos de control ha aumentado.

Durante la década del noventa, el mercado argentino de agroquímicos acompañó el crecimiento de la producción agrícola, que se caracterizó por el logro de cosechas récord y el incremento del área cultivada con Siembra Directa. Sin embargo, en los últimos años se produjo una caída en el consumo de productos, por el incremento del área sembrada con soja transgénica, que provocó una caída en la venta de los principios activos de herbicidas tradicionalmente utilizadas en el cultivos de soja convencional y, también, a la baja en el precio promedio del litro de Glifosato. La mayor proporción de productos fitosanitarios utilizados corresponde a los herbicidas, siguiéndole en importancia los insecticidas, fungicidas, curasemillas y acaricidas.

Comparando los cultivos de soja, maíz, trigo y girasol, se observa que el cultivo de soja es el que mayor cantidad de agroquímicos consume, siguiéndole los cultivos de maíz, trigo y girasol. En todos los cultivos la mayor proporción de productos se destina al control de maleza.

$$\text{Rendimiento} = \text{MS} \left(\frac{\text{g}}{\text{m}^2} \right) \cdot \text{IG} (\%)$$

En las figuras N° 7 a la N° 11 se muestran en los cuatro cultivos mas importantes del país, las plagas y enfermedades mas frecuentes durante su ciclo ontogénico.

Descartando por el momento los parásitos y predadores, lo habitual es que en todo ecosistema natural o agrícola los factores limitativos del productor primario sean la luz, el agua, el CO₂, la temperatura y los nutrientes.

Las deficiencias debidas a la escasez de luz o de nutrientes son difíciles de percibir, salvo casos especiales, y deben determinarse por experimentación. Las limitaciones por agua pueden observarse en regiones extensas como las estepas, desiertos, chaparrales o, circunstancialmente, durante las épocas de sequía, donde la radiación no es aprovechada eficazmente porque una alta proporción de la superficie del suelo está libre de vegetación o las plantas se encuentran en un estado de marchitez temporaria bien manifiesta. En la República Argentina ello ocurre en la pampa "seca", la región del monte, el chaco occidental, la meseta patagónica y la puna de Atacama. Lo mismo puede observarse en los cultivos de ciertas regiones "límitrofes" a su área de cultivo, como podríamos clasificar a parte de la zona semiárida del sudoeste de la provincia de Buenos Aires y La Pampa, donde con relativa frecuencia disminuyen los rendimientos o se pierden las cosechas por causa de las sequías.

Aún en regiones donde no es evidente una deficiencia de agua, por medio de ensayos puede determinarse que los rendimientos están limitados por una escasa precipitación. En la zona de Pergamino, Argentina, correspondiente a la "pampa húmeda" se obtiene con riego un aumento del rendimiento del maíz superior al 50% (durante el período crítico, en el panojamiento).

Las diversas especies varían en cuanto a su necesidad de agua para crecer y desarrollar, así como en lo que respecta a su capacidad de utilizarla con relación a la producción. Existe un requerimiento de agua por superficie para un determinado cultivo y un *índice hídrico* relacionado con la cantidad necesaria para producir una unidad de materia seca o por caloría. En el Cuadro 10 se han estimado estos valores para varias especies de cultivo. La última columna indica los litros de agua necesarios para acumular 2500 calorías, por ser ésta la energía promedio utilizada diariamente por las personas en su alimentación.

Como puede observarse, algunas especies sólo requieren aproximadamente 300 litros de agua para producir las 2500 calorías de alimento que una persona consume diariamente, por ejemplo la papa; mientras que otras, como el poroto (frijol), necesitan cinco veces más, o en el caso del naranjo, ocho veces. Debe puntualizarse que esta eficiencia no está relacionada con la tolerancia de la planta a la deficiencia de agua. Así, en el cultivo de papa, de alta eficiencia hídrica, su rendimiento está estrechamente ligado a un abundante suministro de agua que generalmente actúa como limitativo.

Las limitaciones por bajas temperaturas son fáciles de observar en las alturas y en las latitudes elevadas, donde las comunidades son pobres en lo que respecta a masa viva. En el sur de la Patagonia, hay cultivos que no pueden realizarse por carencia de un período libre de heladas suficientemente prolongado y falta de niveles adecuados de temperaturas.

Las limitaciones por nutrientes son muy generales y se agudizan a medida que se intensifica la explotación de los sistemas. En algunas circunstancias se ponen en evidencia al compararse los rendimientos de los cultivos a través de los años o al observar el volumen de la vegetación en una determinada región geográfica, donde la abundancia de agua, luz y temperatura no determinan la exuberancia que es de esperar.

Un factor limitativo (biótico o abiótico) no implica que la producción biológica esté determinada en relación directa y rígida con dicho factor. En realidad, los factores limitativos pueden actuar tanto por deficiencia como por exceso, y se manifiestan cuando el sistema se encuentra en un estado cuasi estable. Cuando un factor limitativo por deficiencia se da con rapidez y en exceso, se produce un aumento en la velocidad del metabolismo hasta que el sistema entra nuevamente en estado "cuasi estable", en el cual puede actuar otro factor como limitativo, sea del medio o de las estructuras mismas del sistema. Por otra parte, la mayor o menor abundancia de otro factor puede hacer variar las necesidades mínimas del factor limitativo. Por ejemplo, los niveles de las temperaturas de vernalización son diferentes, según sea que la planta se encuentre sometida a días cortos o a días largos y las necesidades de K son inferiores en

presencia de Na. Por estas razones, la producción suele reaccionar positivamente al suministro de agua, o bien con el suministro de nutrientes.

Sin considerar el concepto de rendimiento máximo, lo indicado es determinar el factor limitativo para poder aumentar el rendimiento de un ecosistema. Satisfecho dicho factor, generalmente aparece otro como limitativo; ello puede depender del mismo vegetal y del medio. Así, por ejemplo, suele ocurrir que la deficiencia de agua limite la producción triguera en ciertas regiones de la República Argentina. Satisfecho este requerimiento la producción se limita a mayor nivel, como ser por la incapacidad de la planta de incorporar fósforo. Introducido un nuevo cultivar con dicha capacidad, no necesariamente se notaría un aumento apreciable en la producción, debido en este caso a la deficiencia del P en el suelo, el que puede ser suministrado artificialmente. La solución de estos problemas suele ser compleja. En primer lugar, es necesario determinar las causas limitativas y luego obtener un nuevo cultivar, según el ejemplo dado, lo cual requiere tiempo y valioso trabajo técnico de ingenieros agrónomos y forestales especialistas en el mejoramiento de cultivos.

Plantas ante un creciente aumento de CO₂ en la atmósfera

El dióxido de carbono de la atmósfera ejerce un efecto natural, denominado invernadero, que evita la disipación de los rayos calóricos de la superficie terrestre. La radiación solar visible (400 a 700 nm) y la UV (<400 nm) atraviesa la atmósfera y al incidir sobre el suelo y los demás componentes que se hayan en él, una parte se refleja y otra se absorbe y cambia su longitud de onda, haciéndose más larga. La diferencia de energía entre la luz incidente (400-700nm) y la transformada (>70nm) se disipa como rayos calóricos. Esta radiación no pasa el aire que contiene CO₂, como la opacidad de los vidrios (o el plástico) de los invernáculos, la cual se acumula como calor sensible. Este fenómeno, al ir aumentando el CO₂ del aire, incrementa su temperatura media, lo que produce el calentamiento global. Las plantas vivieron en época geológicas remotas en una atmósfera muy rica en CO₂ y muy pobre en O₂. El CO₂ comenzó a disminuir en el Cretáceo y Mioceno hasta los valores actuales (345 ppm). Con altas concentraciones de CO₂ la enzima Rubisco, a pesar de su poca afinidad por este gas (K_m = 14,2 mM) hacía funcionar el aparato fotosintético a su máxima capacidad, por lo cual el escenario de esas épocas eran bosques y selvas exuberantes, que los cataclismos convirtieron su carbono en petróleo y hulla.

Los registros paleoclimáticos de la Antártida indican que hace 150.000 años el CO₂ había disminuido a menos de 200 ppm y la temperatura media del planeta era 8°C más baja que la actual. El aire atrapado en el hielo fósil de la Antártida indica que en los últimos milenios el CO₂ atmosférico se mantuvo estabilizado en 250 ppm, aproximadamente. A partir del año 1800 fue aumentando gradualmente hasta el presente, que se halla en una concentración de 350 ppm. La proyección del aumento arroja una predicción de 570 ppm para el año 2050. Este incremento se debe a las actividades del hombre, principalmente las combustiones de los combustibles fósiles, la fabricación de cemento y otras actividades.

Con la concentración actual de CO₂, del carbono fotoasimilado las C₃ pierden el 33% de la fotorrespiración y la escotorrespiración. Este valor se reduciría a la mitad con 570 ppm pues el primer proceso sería muy reducido. Datos experimentales indicaron que con 570 ppm de CO₂ las C₃ aumentarían inicialmente la biomasa un 50% y luego declinaría al 30%. En las C₄ el incremento sería mucho menor. En esta situación las C₄ perderían gran parte de la ventaja que poseen y las más beneficiadas serían las C₃.

Conclusiones y perspectivas

Es importante señalar que los fitomejoradores en los últimos 60 años han realizado una tarea notable en el mejoramiento de las especies. En este sentido no sólo se han obtenido cultivares, de casi todas las

especies cultivadas, resistentes a condiciones adversas (plagas, enfermedades, sequía, estrés térmico, etc.), sino que han aumentado los rendimientos de manera significativa.

Con respecto al rendimiento es necesario diferenciar el mismo en **rendimiento actual**, **rendimiento máximo** y **rendimiento potencial**. El rendimiento actual esta representado por valores promedio, alcanzados con implementación de tecnología también promedio para el sistema agropecuario analizado. El rendimiento máximo, en cambio, es aquel alcanzado con la incorporación de un paquete tecnológico de avanzada para el sistema agropecuario analizado, con fuertes subsidios energéticos, ya sea través de fertilización, riego, uso intensivo de agroquímicos, etc., empleando variedades con alto potencial de rendimiento que responden a esta tecnología pero poco tolerantes a los factores de estrés bióticos y abióticos. Con respecto al rendimiento potencial, éste es el alcanzado luego de ejercer un control de las variables ambientales que inciden en la producción y el rendimiento, hacia valores óptimos, como la luz (en intensidad y calidad), longitud del fotoperíodo, temperatura, humedad, concentración de CO₂ y O₂, agua, nutrientes minerales, etc. En este aspecto se han obtenido, en experiencias en laboratorio llevadas a cabo por investigadores de la NASA (USA), rendimientos para trigo de 24 g . m⁻² . día⁻¹, mientras que el máximo registro a campo en el mundo era de solo 12-14 g . m⁻² . día⁻¹.

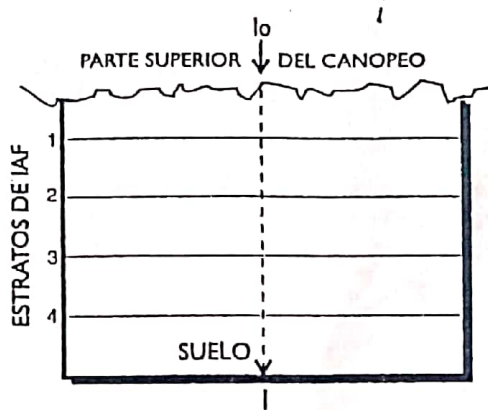
En la tabla 9 se presentan valores de rendimiento de distintos cultivos, correspondientes a nuestro país y USA.

Tabla 9

Cultivo	Prom. Arg.	Prod. max. Arg	Prom. Mundial	Prom. USA
Girasol	2.500	7.000	-	-
Maíz	5.500	15.000	3.700	8.000
Soja	2.500	4.500	-	2.500
Papa	25.000	90.000	14.800	35.000
Trigo	2.500	11.000	-	14.800

El incremento de los rendimientos actuales fue debido, fundamentalmente, al aumento del **índice de cosecha**, con frecuencia logrado accidentalmente y no por la modificación de otras variables. Por ejemplo la tasa fotosintética no fue modificada, tan es así, que los trigos silvestres tienen los mismos o inclusive valores más altos de E, que los cultivares actuales. Asimismo las pérdidas por fotorespiración no fueron disminuidas, pues no se han hallado variaciones en la tasa de ésta luego de analizar 2500 genotipos nuevos de soja, 10.000 de avena y 50.000 de trigo.

Con el avance de sistemas computarizados y el uso de modelos matemáticos de simulación se tiende en la actualidad a lograr avances tecnológicos en el incremento del rendimiento de los cultivos, mediante la creación de "ideotipos" de plantas con el objeto de optimizar su producción mediante modificaciones en la capacidad de absorción de luz de sus canopeos, a través de modificaciones en la arquitectura de los mismos. También la ingeniería genética y la biología molecular son herramientas tecnológicas pasibles de ser utilizadas en la optimización de procesos metabólicos que conduzcan a una mayor productividad y rendimiento.



$$I = I_0^{-K \cdot IAF}$$

$$\ln \frac{I}{I_0} = -K \cdot IAF$$

Figura 1

La ley de Lambert-Beer establece que una solución coloreada absorbe la misma cantidad de luz en sus distintas capas imaginarias a medida que las atraviesa. Monsi y Saeki la aplicaron a un canopeo para determinar el coeficiente de extinción K.

- I = Luz transmitida
- I_0 = Luz Incidente
- K = Coeficiente de extinción
- L = Distancia recorrida
- C = Concentración del soluto
- IAF = Índice área foliar

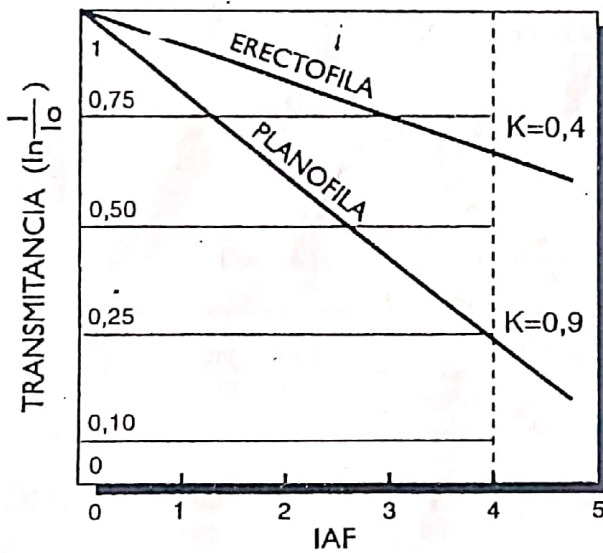


Figura 2

La luz se extingue más rápidamente en un canopeo de una planófila (K= 0,9). En una erectófila lo hace más lentamente.

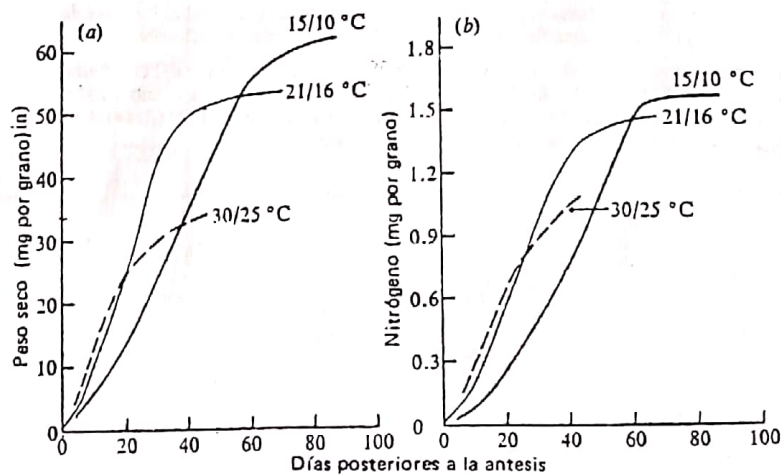


Figura 3 Efecto de la temperatura en la acumulación de (a) peso seco y (b) nitrógeno de los granos ubicados en las florecillas basales de las espiguillas del medio en la variedad de trigo "Late Mexico 120" (de Sofield y col., 1974).

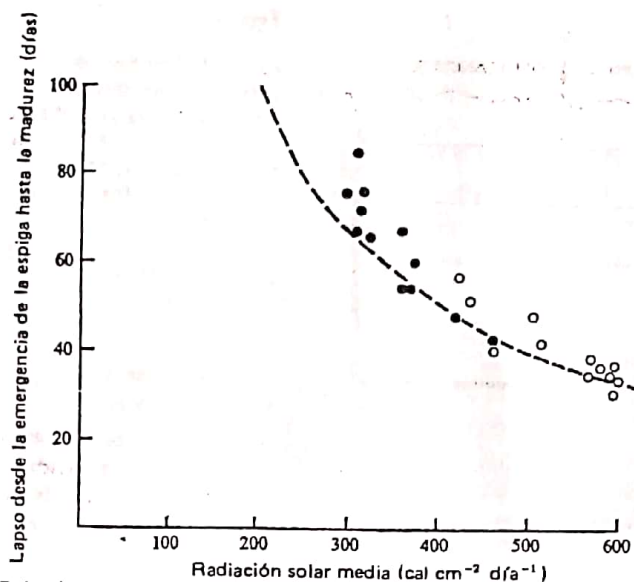


Figura 4 Relación entre la radiación incidente y la longitud del período que va desde la emergencia de la espiga hasta la madurez en el trigo. Los círculos llenos indican los resultados obtenidos por Welbank y col. (1968) en cultivos sembrados en Inglaterra; los círculos vacíos señalan los resultados no publicados de Fischer para plantaciones mejicanas. La línea quebrada representa una radiación total de 20.000 cal cm⁻².

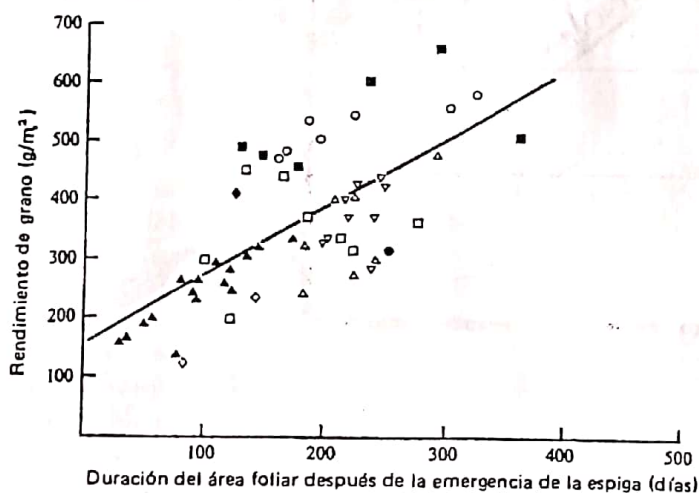
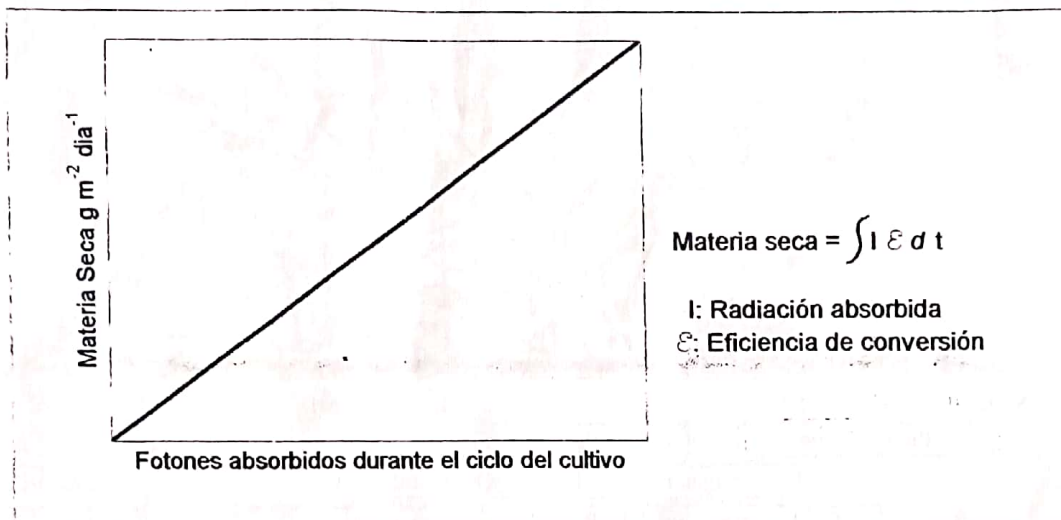


Figura 5 Relación entre el rendimiento de grano y la duración del área foliar después de la emergencia de la espiga para cultivos de trigo sembrados en una gama de ambientes.

(▲) Reino Unido, Watson y col. (1963); (○) Reino Unido, Thorne (1966); (▽) Reino Unido, Welbank y col. (1966); (□) Reino Unido, Welbank y col. (1968); (○) Reino Unido, Thorne y col. (1969); (●) Australia, Davidson (1965); (●) Australia, Turner (1966); (▲) Australia, Fischer y Kohn (1966); (●) Méjico, Fischer (no publicado).

Figura 6



Cuadro 10 Relación entre rendimiento y agua.

Especie	Tipo de producción	Uso del agua		Rendimiento $kg \times 10^3 / ha$	Valor alimenticio $cal \times 10^3 / kg$	Eficiencia del uso del agua		
		mm	$l \times 10^3 / ha$			$kg / 10^4 l$	cal/l	$l / 2500\ cal$
Trigo	grano	500	5078	6,7	32,6	13	4,3	575,4
Sorgo	grano	690	7005	8,9	33,3	12	4,3	582,9
Maní	grano (legumbre)	862	8764	4,4	41,2	5	2,1	1184,8
Poroto (frijol)	grano seco (legumbre)	515	5228	3,3	33,9	6	2,0	1143,2
Cártamo	aceite	835	8483	4,4	31,3	5	1,6	1529,3
Soja	aceite	835	8483	4,0	42,5	4	1,9	1298,4
Papa	tubérculo	400	4059	53,7	6,1	133	8,2	306,6
Tomate	fruto carnoso	475	4826	67,2	2,1	139	2,9	859,3
Naranja	fruto carnoso	1328	13487	49,3	2,9	36	1,0	2377,2

Figura 7

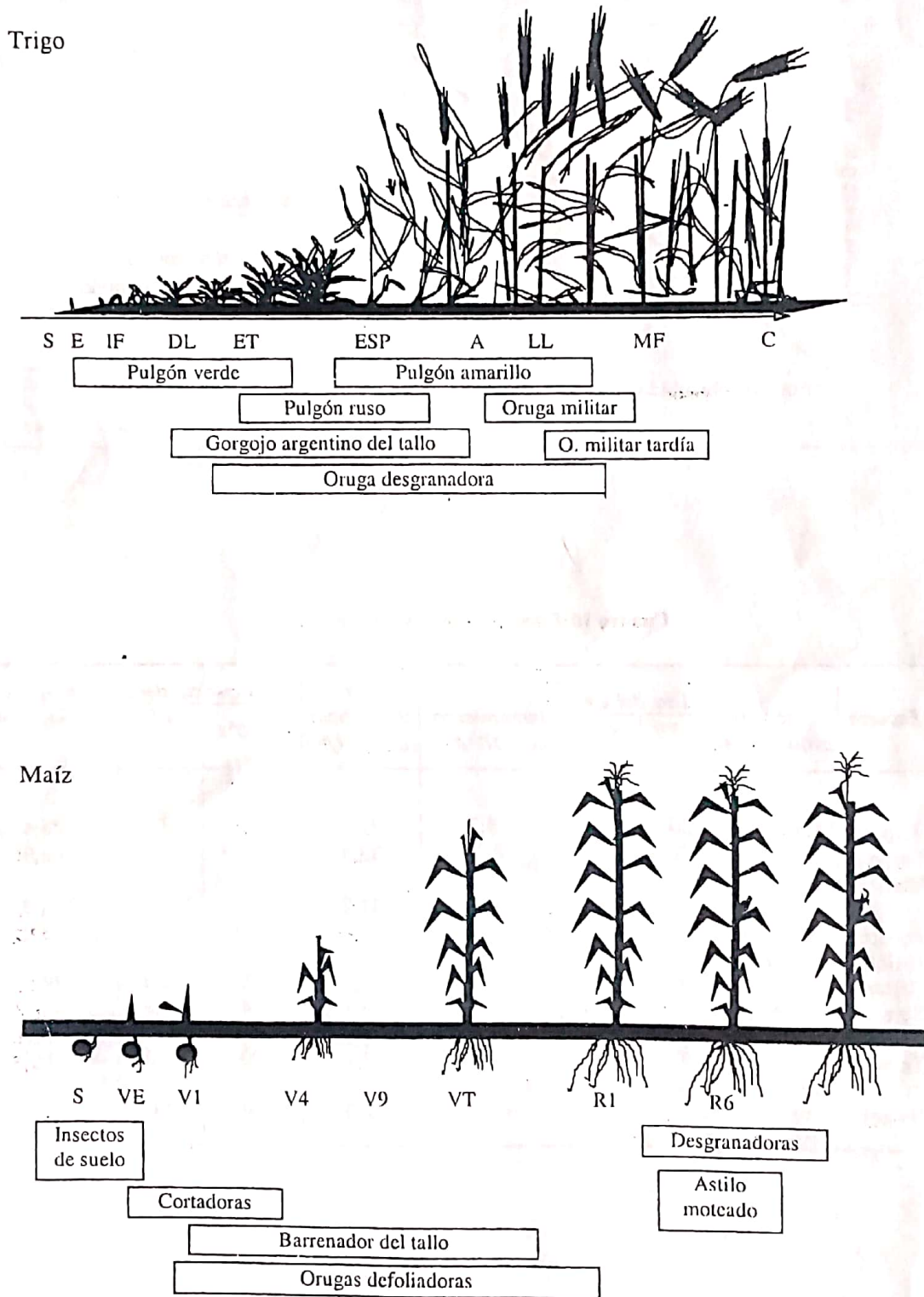
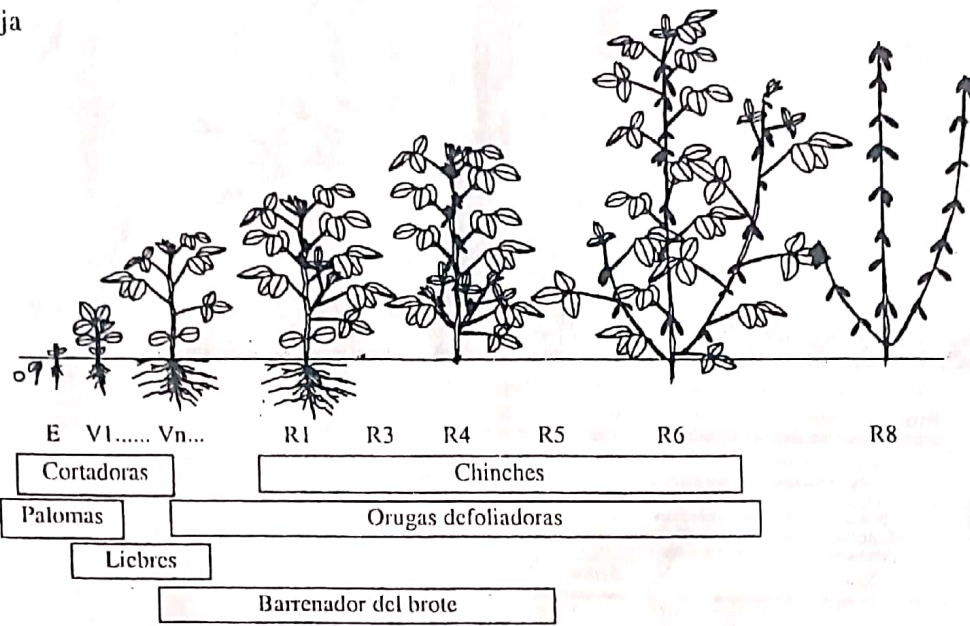


Figura 8

Soja



Girasol

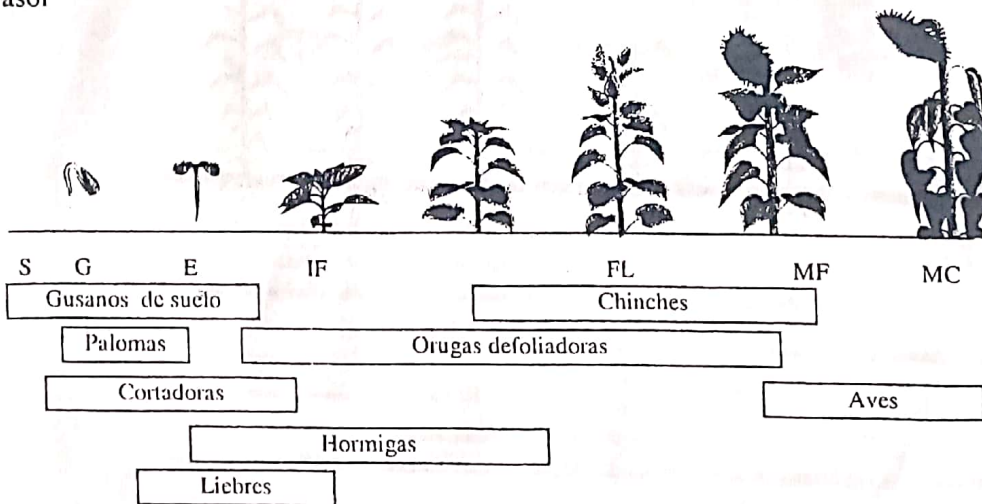
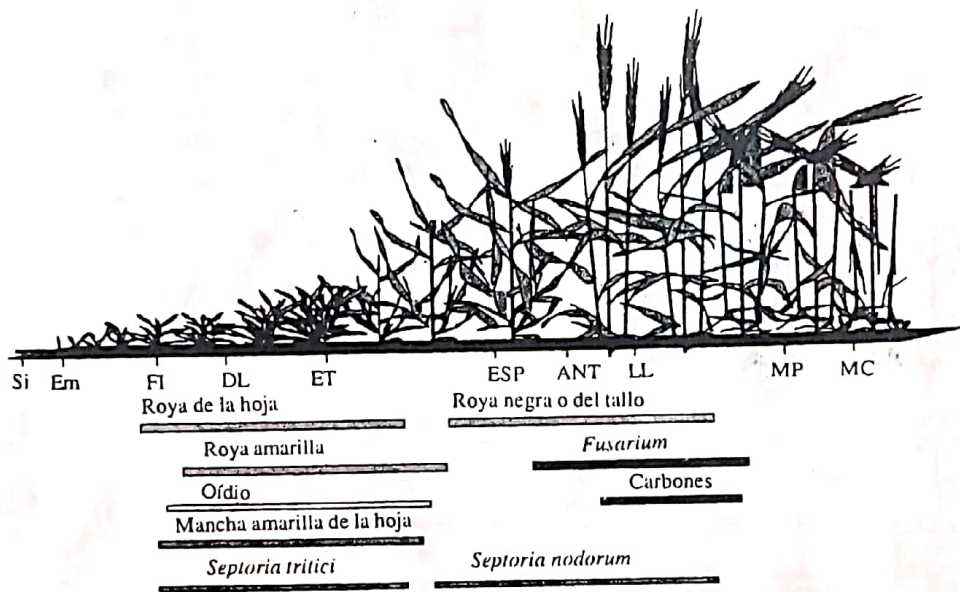
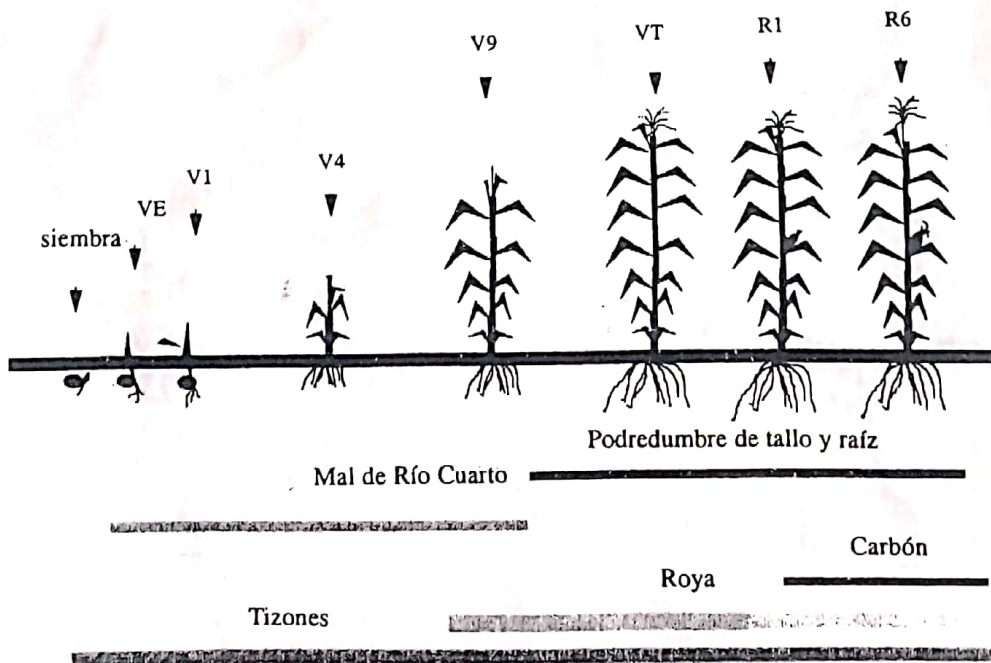


Figura 9

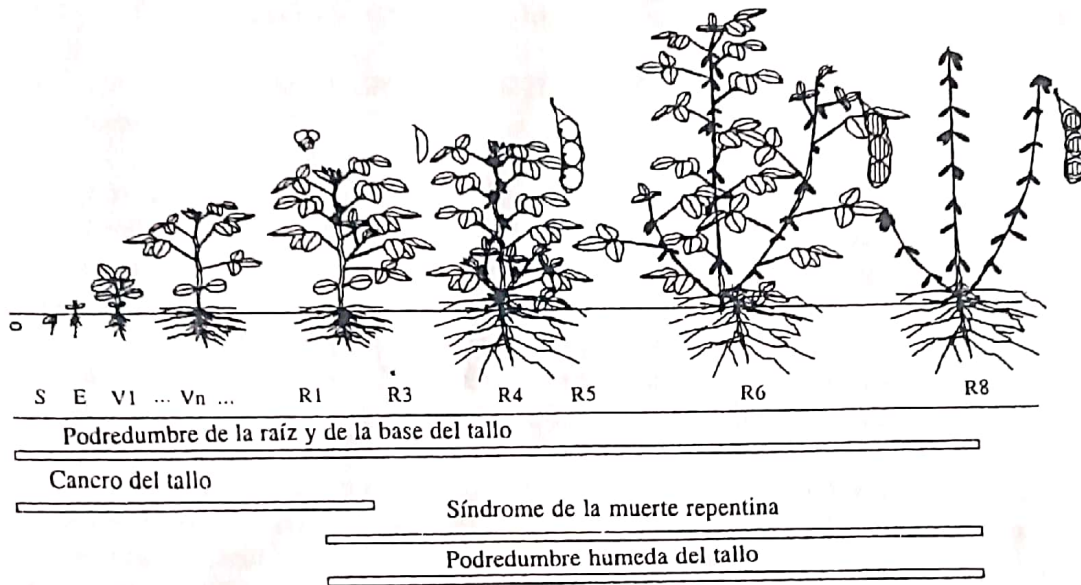


Aparición de síntomas de las distintas enfermedades en relación al ciclo ontogénico del cultivo de trigo.

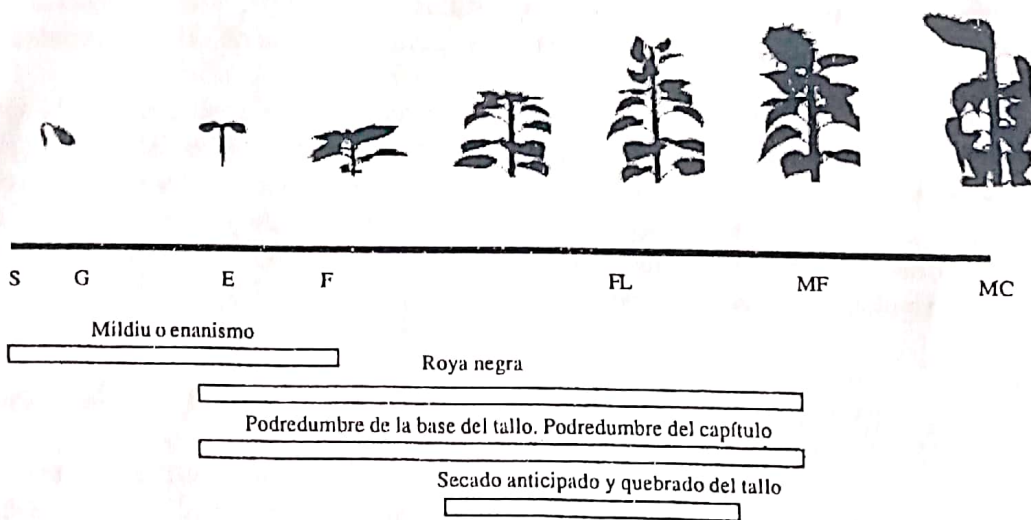


Esquema de la incidencia de las principales enfermedades del maíz.

Figura 10



Aparición de síntomas de las distintas enfermedades en relación al ciclo ontogénico del cultivo de soja.



Aparición de síntomas de las distintas enfermedades en relación al ciclo ontogénico del cultivo de girasol.