

CAPÍTULO 2

Trigo: crecimiento y desarrollo: etapa vegetativa

María Rosa Simón

Introducción

El trigo es un cultivo ampliamente adaptado, que se cultiva en zonas templadas que varían desde zonas secas hasta zonas de altas precipitaciones, en zonas cálidas, húmedas o secas, hasta ambientes fríos. Eso es posible dada la compleja naturaleza de su genoma, que provee plasticidad al cultivo. Es una planta C3, por lo que prospera en ambientes frescos (Acevedo *et al.*, 2002). Así es que existen diferentes tipos de trigo en base a sus requerimientos que se cultivan en distintas regiones a nivel mundial. Existen trigos primaverales con escasos o nulos requerimientos de vernalización y trigos invernales con importantes requerimientos de vernalización. Si bien los trigos primaverales pueden responder a la vernalización, sus requerimientos son menores que los de los trigos invernales (Levy & Peterson, 1972). Así el trigo puede adaptarse a regiones de altas latitudes en condiciones de inviernos muy fríos donde se siembran trigos primaverales con o sin sensibilidad al fotoperíodo durante la primavera, con la humedad de los deshielos y lluvias en condiciones de veranos cortos, o también trigos invernales sembrados en otoño cuando el suelo no se congela. También en zonas de latitudes bajas se pueden sembrar trigos sin requerimientos de vernalización ni fotoperíodo al comienzo del invierno, o en zonas de bajas latitudes con veranos frescos, típicos de zonas altas, pueden sembrarse trigos sin requerimientos de vernalización ni fotoperíodo en verano. En otras regiones, como Argentina pueden sembrarse trigos sin requerimientos o escasos requerimientos de vernalización y fotoperíodo, en épocas tardías en el invierno o trigos con algunos requerimientos de vernalización y/o fotoperíodo en el otoño.

El crecimiento y desarrollo del trigo pueden ser descriptos a través de diferentes estadios que se inician en la siembra. En algunos casos el crecimiento y desarrollo se subdivide en subperíodos para facilitar su estudio, que pueden variar en la bibliografía y que serán considerados en este capítulo en base a la morfología externa del cultivo como: 1- Pre-siembra, germinación, emergencia y pre-macollaje hasta la cuarta hoja 2: macollaje, 3: encañazón, espigazón, floración 4: formación de estructuras del grano, llenado del grano, madurez. En otros casos se los menciona haciendo alusión a la morfología interna considerando la fase vegetativa, la fase reproductiva temprana desde el inicio de la diferenciación reproductiva hasta la formación de la última espiguilla (espiguilla terminal), la fase reproductiva tardía que comprende la encañazón, espigazón y floración y finalmente el crecimiento y desarrollo del grano. De cualquier manera,

el crecimiento y desarrollo del cultivo son procesos continuos, tal como se describirá en este capítulo. Diversas escalas han sido diseñadas para diagramar la ontogenia del trigo, en base a su morfología externa la más utilizada ha sido la escala de Zadoks *et al.* (1974) (Fig.1) que se basa en un código decimal, en que el primer dígito define los siguientes estadios de crecimiento: 0: germinación; 1: crecimiento de plántula; 2: macollaje, 3: elongación de tallo; 4: vaina engrosada; 5: emergencia de inflorescencia; 6: floración; 7: desarrollo lechoso del grano; 8: desarrollo pastoso del grano; 9: madurez. El segundo dígito, con valores de 0 a 9 puede indicar número de hojas, de macollos, de nudos y otros, según el estadio considerado.

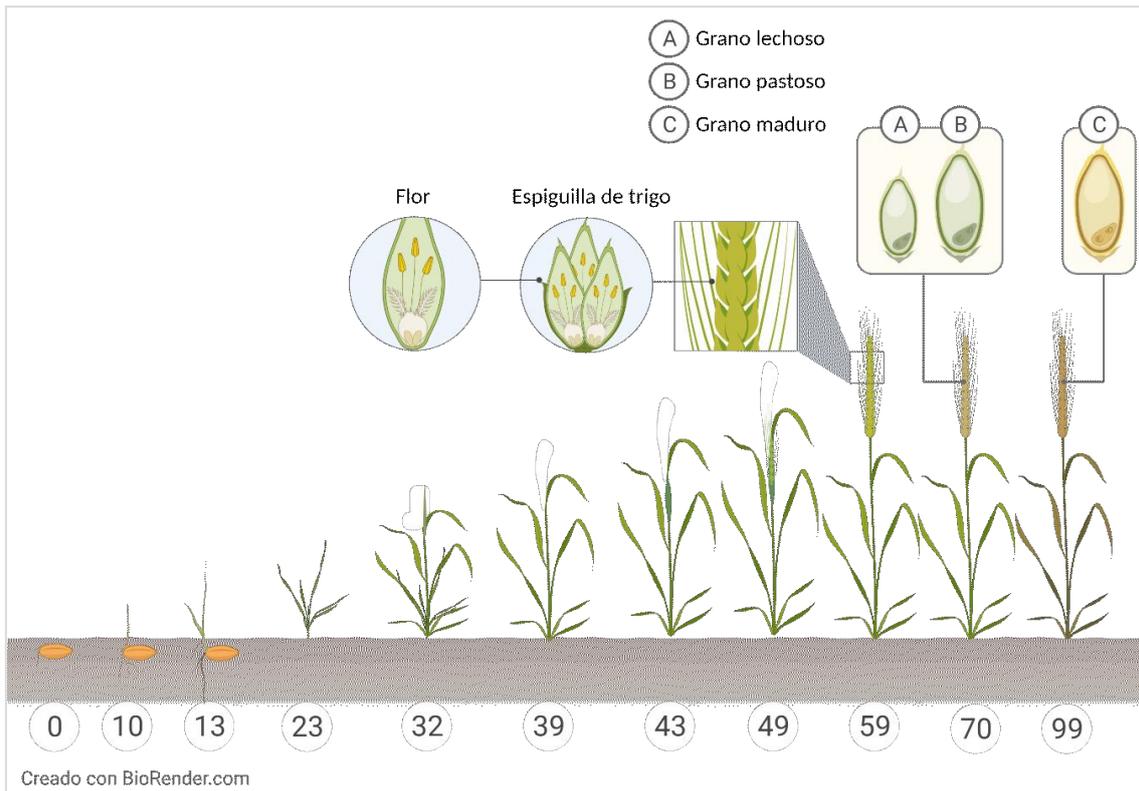


Fig.2.1. Escala de Zadoks
(Adaptado de <http://cimmyt.org>)

Otra escala externa muy usada es la de Feekes (adaptada de Large, 1954) que establece los estadios 1: emergencia y formación de macollo principal; 2: comienzo de macollaje; 3: macollos formados; 4: comienzo de crecimiento erecto, alargamiento de vainas, 5: vainas de hojas erectas; 6: primer nudo visible; 7: segundo nudo visible; 8: hoja bandera visible; 9: lígula de hoja bandera visible; 10: estado de vaina engrosada (10.1 a 10.5.4. desde aristas visibles, a través de espigazón, floración, madurez acuosa) 11: maduración. Otra escala externa usada es la de Haun (1973), que considera la proporción de elongación de una hoja con respecto a la anterior. También hay escalas de desarrollo interno como pueden ser la de Gardner *et al.* (1985) o la de Waddington *et al.* (1983) que describen los diferentes estadios del ápice vegetativo y reproductivo.

El crecimiento está determinado por la tasa de crecimiento del cultivo (TCC), que es el incremento en peso seco aéreo por unidad de superficie y de tiempo, expresado en $g.m^{-2}.d^{-1}$

(Monteith, 1972), y es el producto entre la radiación fotosintéticamente activa incidente en el cultivo (RFA, en MJ m⁻² d⁻¹), la eficiencia de interceptación que es el porcentaje de radiación incidente fotosintéticamente activa acumulada interceptada por el cultivo (RFA_i, en % MJ. m⁻².d⁻¹) y la eficiencia de uso de la radiación (EUR, en g.MJ⁻¹), que es la cantidad de materia seca producida por el cultivo por unidad de radiación interceptada, de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$TCC = RFA \times RFA_i \times EUR$$

La RFA depende de la latitud y época del año. A su vez, la RFA_i se describe mediante una función exponencial basada en la Ley de Beer-Lambert de transmisión de la luz (Monsi & Sae-ki, 1953) como:

$RFA_i = 1 - e^{-k \cdot IAFV}$, siendo $e = 2,72$, que es la base de los logaritmos naturales, IAFV (expresado en m² de hojas. m⁻² de suelo) es el índice de área foliar verde y k es un coeficiente de extinción lumínica adimensional.

El IAFV que permite lograr la mayor radiación interceptada absorbida está dado por el índice de área foliar crítico que es el que permite interceptar el 95% de la radiación incidente, condicionado por características genotípicas, por la densidad, estado hídrico y nutricional. Puede considerarse también el IAF en lugar del IAFV, pero aún cuando intercepte el 95%, si las hojas están enfermas o senescentes no podrán absorber la totalidad de la radiación. Se estima que este IAFV crítico se encuentra entre 4,3 y 4,5 de acuerdo a los valores de k que oscilan para cultivares argentinos entre 0,42 y 0,52 (Abbate *et al.*, 2017). Luego la EUR, dependerá de la tasa fotosintética, del valor de k , ya que es mayor en cultivares con bajo k , de la temperatura que afecta la fotosíntesis y la respiración, y también de la relación fuente/destino. Varía entre 2,7 y 2,3 g MJ⁻¹ en los ambientes potenciales de la región pampeana, correspondiendo los mayores valores a localidades frescas y húmedas y los menores a localidades con clima más cálido. La fuente más importante de variación de la TCC para una determinada localidad es el IAFV con valores inferiores al crítico; con valores superiores, la RFA_i es el factor limitante y la EUR solo presenta reducciones importantes en situaciones alejadas del potencial (Abbate *et al.*, 2017).

A su vez el rendimiento puede expresarse como la biomasa acumulada en el ciclo del cultivo (BT) multiplicado por el índice de cosecha (IC), que representa la partición hacia los órganos reproductivos o a través de sus componentes numéricos como se verá más adelante

$$Rendimiento = BT \times IC$$

o también en condiciones de limitaciones hídricas como el agua evapotranspirada (AE) entre la emergencia y la madurez fisiológica multiplicada por la eficiencia del uso del agua (EUA) para transformarse en biomasa, multiplicado por el índice de cosecha

$$Rendimiento = AE \times EUA \times IC$$

Presiembra, germinación, emergencia, premacollaje

El período previo a la siembra, incluyendo aplicaciones de herbicidas y todas las prácticas culturales que se realicen, afecta especialmente los estadios iniciales del cultivo. Desde la imbibición de la semilla y la reactivación del metabolismo se inicia la etapa vegetativa que continúa hasta la diferenciación floral en que comienzan a diferenciarse espiguillas. En esta etapa se hace necesario tener en cuenta los requerimientos para una adecuada germinación de la semilla, como así también otros factores que resultan determinantes para una adecuada instalación del cultivo y su posterior desarrollo. Entre ellos se pueden mencionar: la dormancia, la calidad de la semilla y preparación del suelo, la temperatura y humedad, el oxígeno disponible para la germinación, las características edáficas y la adecuada ubicación del período de siembra de acuerdo a los requerimientos de los cultivares y características climáticas de las subregiones en el momento de la siembra, en el período crítico y llenado de granos

Para que se produzca la germinación, la semilla necesita reunir una serie de condiciones:

Dormancia: El trigo y muchas otras especies no germinan o lo hacen en forma deficiente inmediatamente después de cosechados, aún en condiciones óptimas, debido a un proceso de dormancia. La dormancia está condicionada por características genéticas, pero los factores ambientales durante el desarrollo y maduración del grano y en el almacenaje también tienen incidencia. El trigo posee sustancias fenólicas en las glumelas, pericarpio, testa que tienen efecto inhibitorio de la germinación (Krogmeier & Bremner, 1989). Estas estructuras también reducen el oxígeno que llega al embrión a través de su efecto de barrera y de reacciones de oxidación de compuestos fenólicos, especialmente a temperaturas altas de 30°C en la germinación (Lenoir *et al.*, 1983).

La dormancia se incrementa con temperaturas bajas en el desarrollo del grano (Nakamura *et al.*, 2011). La sequía en el llenado del grano puede producir diferentes efectos, en algunos casos favorece la ruptura de la dormancia promoviendo la germinación (Gualano & Benech-Arnold, 2009), en tanto que en algunos trigos con baja dormancia se ha observado el efecto opuesto (Biddulph *et al.*, 2005) incrementando la tolerancia al brotado. Además, los granos rojos tienen un nivel más alto de dormancia que los blancos (Gordon, 1979). Mayor cantidad de ácido abscísico en el grano es también indicador de dormancia, aunque las giberelinas tienen un efecto antagónico promoviendo la germinación (Rodríguez *et al.*, 2015).

La baja hidratación del grano y la temperatura muy alta durante la imbibición de la semilla se relacionan con el mantenimiento de altos niveles de ácido abscísico en el embrión promoviendo la dormancia. También la hipoxia, la luz blanca y azul pueden mantener el ácido abscísico (Benech Arnold *et al.*, 2006).

La dormancia se pierde a temperatura ambiente durante el almacenaje, aunque se incrementa con la alta temperatura (Simpson, 1990) y en ese período se hace menos sensible al efecto inhibitorio de la hipoxia (Bradford *et al.*, 2007) y de la luz (Chaussat & Zoppolo, 1987), es decir necesitan más oxígeno y luz para germinar antes que después de la madurez. En tanto que mantenidas a -18°C la dormancia se mantiene (Lenoir *et al.*, 1983). También puede producirse una dormancia secundaria en condiciones de alta temperatura y falta de oxígeno producida por inmersión en agua en semillas que aún tienen algún grado de dormancia primaria (Hilhorst, 2007).

En trigo, la dormancia es de importancia para evitar el brotado precosecha que disminuye la calidad y el rendimiento en grano en condiciones de lluvias en ese período. En los granos susceptibles al brotado, la germinación se inicia rápidamente e induce la expresión de enzimas hidrolíticas como la alfa amilasa que se mide mediante el índice de caída o *“falling number”* y de proteasas que degradan el almidón y las proteínas de reserva. Así estos granos no son adecuados para la fabricación de pan y deben ser utilizados como forrajeros. También puede conducir a reducción en la duración de la viabilidad de la semilla (Gualano *et al.*, 2014). La dormancia es un carácter controlado por múltiples genes y se han encontrado numerosos loci de tratamientos cuantitativos (QTL), uno de ellos en el cromosoma 4 AL explicando el 40% de la variación fenotípica.

Sanidad de la semilla y preparación del suelo: Asimismo, la semilla debe estar sana o curada con fungicidas, que de acuerdo al tipo de patógeno que la afecte podrán ser de contacto o sistémicos. Debe tener además, un adecuado poder germinativo y energía germinativa. Serán también de importancia para una adecuada germinación la preparación del lote y/o pasaje de herbicidas previo, como así también las características del barbecho y de los rastrojos.

Temperatura y humedad: La germinación se produce en un amplio rango de temperatura que va desde los 4° C a los 37° C, con un óptimo ubicado entre los 12 y 25 ° C (Acevedo *et al.*, 2002). Una semilla que no está en dormancia necesita para reanudar su crecimiento y desarrollo, absorber agua, además de una temperatura adecuada y suficiente oxígeno. Con un 25 % de su peso en agua, el grano comienza un proceso de germinación incipiente, alcanzando la plenitud de la actividad enzimática con un 40 % (Evans *et al.*, 1975). La penetración del agua en el grano de trigo no es tan rápida como en el maíz debido a la característica de la testa continua. El agua penetra con mayor facilidad a través de la apertura del hilum y también por difusión a través del pericarpio y cubiertas seminales. El suelo debe tener un contenido adecuado de humedad entre 60-80 % de la capacidad de campo. Tanto la deficiencia como el exceso son determinantes de falencias de germinación-nacimiento. En el inicio hay una absorción rápida de agua por el embrión y la concentración pasa del 12% al 40%, luego se incrementa más lentamente y el volumen aumenta alrededor de un 40% en las primeras 24 h (Milthorpe & Moorby, 1982).

Oxígeno: La tasa de intercambio gaseoso se incrementa rápidamente al comenzar la absorción de agua; la tasa de producción de anhídrido carbónico se aproxima a menudo a una función exponencial del contenido de agua durante las primeras fases a 25° C, antes de que se rompa la testa. Esta, antes de romperse, representa una barrera para la difusión del oxígeno hacia dentro de la semilla. Para la mayoría de las semillas, el suministro de oxígeno es insuficiente y, por ende, la fermentación es importante, si no el principal proceso respiratorio, hasta que se rompe el tegumento seminal. La remoción de éste conduce, a menudo, a una duplicación o triplicación de la tasa de absorción de oxígeno. Sin embargo, ciertas especies, como el arroz, son capaces de germinar en ausencia de oxígeno; en tanto que otras, como el trigo, no germinan en estas condiciones. Su presencia es indispensable para que se produzcan los procesos reductivos y oxidativos. A medida que el proceso avanza y con el aumento de humedad, se incrementa su demanda (Milthorpe & Moorby, 1982).

Época de siembra: La época de siembra se definirá teniendo en cuenta diversas características regionales entre ellas la ubicación de la espigazón para que no sea anterior a la fecha media de última helada, las condiciones de humedad en el momento de la siembra y la ubicación de la floración y el llenado del grano en un momento en que la radiación sea alta y las temperaturas y humedad no sean demasiado elevadas. Estos aspectos serán considerados en el capítulo de época y densidad de siembra.

Germinación

La escala de Zadoks mencionada describe los estadios 0.0 a 0.9 con diferentes estadios de germinación hasta que la primera hoja se despliega. Una vez que el embrión se ha embebido en agua, produce hormonas que estimulan la actividad enzimática. Para que el embrión crezca se necesitan fuentes de energía. Una oferta limitada de reservas es almacenada dentro del embrión mismo, principalmente en el escutelo, como componentes de variada complejidad. Algunos de esos componentes son solubles y, por lo tanto, están inmediatamente disponibles para la nutrición del embrión (por ejemplo, azúcares, dextrinas y proteínas solubles). Los componentes más complejos son desdoblados por las enzimas producidas en el embrión. Estas desdoblan el almidón y las proteínas en azúcares y aminoácidos suministrando energía para el crecimiento del embrión, una semilla de mayor tamaño contiene más almidón y provee más energía haciendo que el crecimiento de la plántula sea más rápido y vigoroso, originando generalmente más macollos que pueden traducirse en más rendimiento y mayor facilidad para superar diferentes estreses (Roy, 1973). A su vez, los cultivos provenientes de semillas con alto contenido de proteína pueden desarrollar también niveles más altos de compuestos proteicos, y mayor porcentaje de emergencia (Torres & Paulsen, 1982).

El endosperma también proporciona al embrión diversos componentes, para lo cual las paredes de sus células tienen que ser disueltas para liberar el almidón y las proteínas. Las células epiteliales del escutelo entran en contacto con el endosperma almidonoso y cuando ingresa suficiente cantidad de agua en la semilla para iniciar la germinación, esas células se elongan y humedecen. Las mismas secretan tres enzimas: citasas, que pueden disolver las paredes de las células del endosperma; amilasas, que convierten el almidón en maltosa, y maltasas que convierten la maltosa en glucosa. Las células de la aleurona también secretan citasas, amilasas y otras enzimas.

Luego de la ruptura de la testa comienza el crecimiento visible del embrión, emerge la radícula, seguida de otras raíces seminales primarias que pueden ser hasta ocho y profundizar hasta 2 m y el coleoptile. Los azúcares y aminoácidos son transferidos a los tejidos en crecimiento del embrión (Fig. 2.2a). El epicotile debe elongarse para ubicar la zona de la corona de donde se originarán los macollos y las raíces verdaderas, a unos pocos centímetros de la superficie del suelo cuando la profundidad de siembra supera los 4 cm (Fig. 2.2b). Cuanto mayor es la elongación implica menor tasa de acumulación de materia seca radicular y foliar, menor número de hojas y menor elongación de entrenudos (Fig.2.3). Los cultivares semienanos tienen usualmente menor elongación del epicotile (Kirby, 1993).

Emergencia-premacollaje

Cuando el coleoptile emerge de la superficie del suelo su crecimiento cesa y aparece la punta de la primera hoja, indicando la emergencia de la plántula. Antes de que la primera hoja se vuelva fotosintéticamente funcional, la plántula depende de la energía y nutrientes provistos por las reservas del grano. La emergencia del coleoptile o de la plúmula por encima del suelo hace que la planta quede expuesta a la luz y que se produzca una supresión del crecimiento del epicótilo, estimulándose la producción de clorofila. Luego, la fotosíntesis adquiere gradualmente preeminencia sobre las reservas seminales en la provisión de reservas para el crecimiento. La escala de Zadoks describe esta fase como producción de hojas (indicada con 1), con un segundo dígito que va del 1 al 9 que implica la cantidad de hojas desplegadas. Las plántulas de trigo se vuelven totalmente independientes alrededor de la fase en que la segunda hoja emergió por completo y la tercera está comenzando a hacerlo (Peterson *et al.*, 1989).

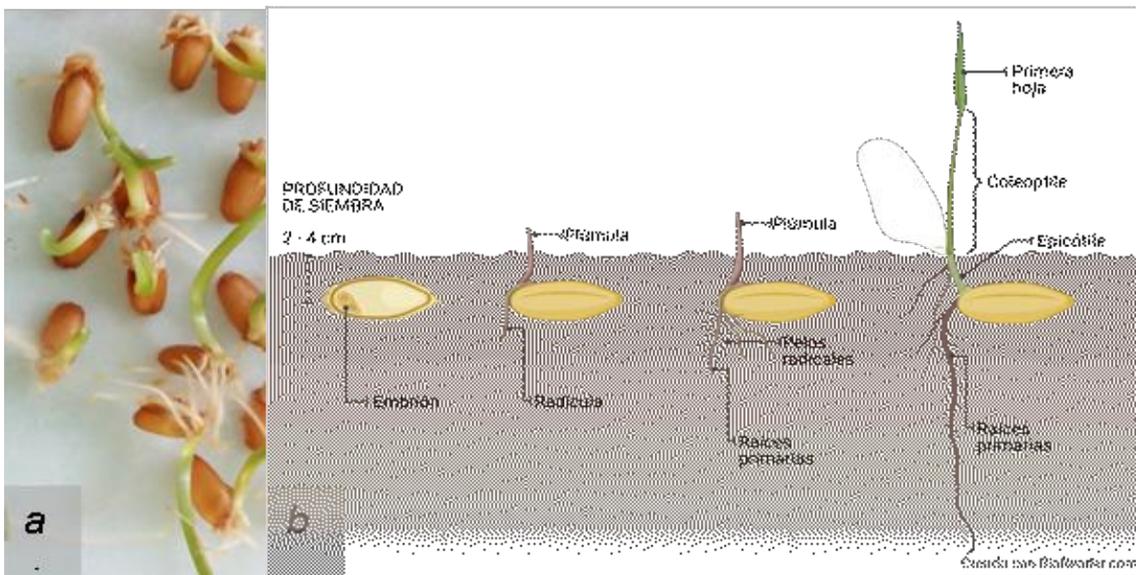


Fig. 2.2.a. Germinación de semillas de trigo, mostrando emergencia de raíces seminales y coleoptile, b. elongación del epicótilo en siembras más profundas



Fig. 2.3. Siembras a distintas profundidades

En el embrión hay 3 a 4 hojas preformadas y en el ápice vegetativo que se encuentra por debajo de la superficie del suelo se forman otras 2 a 3 hojas (Baker & Gallagher, 1983), de manera que hay entre 5-7 primordios diferenciados cuando emerge la planta. Esto asegura un tiempo mínimo de duración para el desarrollo reproductivo, ya que las hojas diferenciadas van apareciendo hasta llegar a la última que es la hoja bandera. El ápice vegetativo mantiene la forma de domo durante un período que varía con el genotipo y el ambiente. Los primordios se inician a una determinada tasa sobre la temperatura base, la temperatura tiene efecto universal ya que afecta a todos los genotipos y fases por encima de una base y hasta una temperatura óptima. Así ante incrementos de temperatura, la tasa de desarrollo se incrementa reduciendo la duración de las fases y a la inversa con disminuciones de temperatura. Para eliminar el efecto de la temperatura, la duración de las fases puede expresarse en tiempo térmico en grados centígrados días ($^{\circ}\text{Cd}$), que es la sumatoria de las diferencias entre las temperaturas medias (T_m) y las temperaturas base (T_b) para esa fase (Monteith, 1984). Para alcanzar una determinada fase fenológica se requerirá un determinado tiempo térmico. Esta sumatoria de grados día varía con el estadio de desarrollo y permitirá realizar una estimación del momento en que ocurrirá una determinada fase en un sitio en particular.

$$TT_{A-B} = \sum(T_{mi} - T_b) \quad (1)$$

(1) Corresponde a la sumatoria entre 1 y n a través de los días que dura la fase entre los estadios A y B

Por lo que la ecuación queda expresada de la siguiente manera

$$TT = (T_m - T_b) \times \text{duración}$$

El tiempo entre la diferenciación de dos hojas sucesivas se denomina plastocrono y entre la aparición de dos hojas sucesivas se denomina filocrono. Plastocrono y filocrono son fuertemente dependientes de la temperatura (Rickman & Klepper, 1991) y con influencia genotípica (Frank and Bauer, 1995), pero también el estrés hídrico severo (Cutforth *et al.*, 1992) e importantes deficiencias en nitrógeno (Longnecker *et al.*, 1993) retardan la tasa de emergencia de hojas. Así, desde que aparece la primera hoja (Fig.2.4), las siguientes aparecen a un intervalo o tiempo térmico variable entre 70 y 160 $^{\circ}\text{C}$ día sobre la temperatura base de 0 $^{\circ}\text{C}$, variando también con la posición de las hojas (Jamieson *et al.*, 1995, El Jarroudi *et al.*, 2020) y en menor proporción con el estado nutricional e hídrico (Fischer, 1993; Abeledo *et al.*, 2004, Valle *et al.*, 2010), en tanto que el plastocrono es de 40-50 $^{\circ}\text{C}$ día, con variabilidad genotípica (Kirby *et al.*, 1987, Slafer *et al.*, 2004). A mayor cantidad de hojas diferenciadas hasta el inicio de la diferenciación reproductiva, que es cuando se llega al número máximo de hojas diferenciadas, mayor será la duración del período hasta anthesis, dado que estas hojas tienen que aparecer, siendo el filocrono el doble aproximadamente del plastocrono. Esto sumado a las 3-4 hojas diferenciadas en el embrión, más las que diferencian hasta la diferenciación reproductiva hace que sigan apareciendo hojas un tiempo largo, luego de su diferenciación.



Fig. 2.4. Plántulas de trigo luego de la emergencia (estadio de una hoja)

En una primera etapa hasta la cuarta hoja las hojas emergen de un falso tallo formado por las vainas de las hojas que ya aparecieron. A partir de tercera o cuarta hoja se desarrollan también las raíces nodales o verdaderas que son generalmente más importantes que las seminales y tienen un mayor grosor. Pueden llegar hasta 2 m. de profundidad, pero el mayor porcentaje se encuentra en los primeros 30 cm (Abbate & Divito, 2017). El pasaje al estado reproductivo se produce usualmente desde alrededor de tres hojas hasta siete hojas dependiendo de los requerimientos del genotipo, la fecha de siembra y los valores de fotoperíodo y vernalización en una determinada localidad. Este pasaje, se produce entonces desde inicios de macollaje hasta macollaje avanzado, ya que el macollaje se inicia en la tercera hoja desplegada, inicio de cuarta hoja (Fig.2.5).

En el período que va desde la pre-siembra hasta la cuarta hoja se habrá definido el número de plantas.m⁻² y el cultivo puede ser afectado por diferentes enfermedades y plagas, que serán descritas en el capítulo correspondiente. A los efectos de relacionarlas con el momento del cultivo en que aparecen, se menciona que entre las enfermedades se encuentra el tizón de la plántula y entre las plagas más importantes los gusanos blancos, gusanos alambres y orugas cogolleras.

Tanto en la emergencia como en el período hasta iniciación del macollaje, el trigo puede estar expuesto a bajas o altas temperaturas. Las altas temperaturas reducirán la duración de la fase, en tanto que en las condiciones de la región triguera Argentina, las bajas temperaturas suelen ser más usuales. Si bien el ápice vegetativo se encuentra bajo la superficie del suelo, puede ser afectado con temperaturas extremas, que serán más importantes en condiciones de estrés hídrico ya que el suelo húmedo se enfría más lentamente; también los vientos y la presencia de rastrojo en superficie son una barrera para la transferencia de calor acentuando el daño por heladas. El trigo es sensible a bajas temperaturas hasta las 2-3 hojas y se hace más resistente durante el macollaje. Si bien es tolerante a temperaturas de entre -3°C y -6°C en plántula, pueden existir distintas temperaturas dentro del mismo lote, el efecto es mayor en zonas de bajos y una mayor cantidad de rastrojos en superficie actúa como barrera física para la transferencia de calor incrementando el daño. Además, la cantidad de horas de temperaturas frías y el estado hídrico y nutricional del cultivo también incide Des-

pués de la helada el calentamiento rápido, el viento, el aire seco y la alta evaporación pueden reducir la recuperación (Raper, 2017).

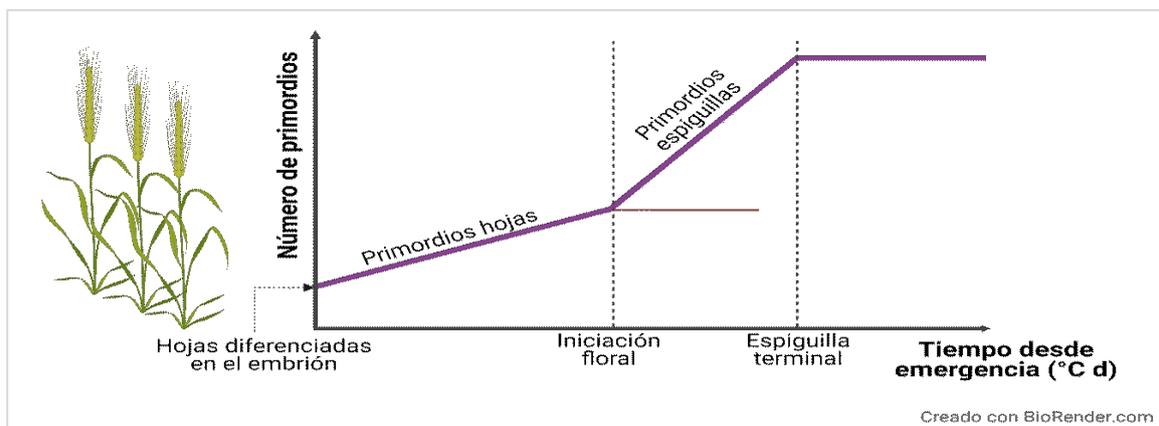


Fig.2.5. Diferenciación de primordios foliares y primordios de espiguillas (Adaptado de Miralles & Slafer, 2000)

Referencias

- Abbate, P. (2017). Bases ecofisiológicas del manejo del cultivo de trigo en la región pampeana. En P. B. Abadia, G. Divito, F. García (Comp), / G.A. Divito, F.O. García (Eds.), *Manual del cultivo de trigo* (33-52) Unidad Integrada Balcarce. EEA INTA-FCA UNMP, Buenos Aires, Argentina – Acassuso: International Plant Nutrition Institute.
- Abbate, P.E. & Divito, G.A. (2017). Como crece y se desarrolla el cultivo de trigo. En P. B. Abadia, G. Divito, F. García (Comp), / G.A. Divito, F.O. García (Eds.), *Manual del cultivo de trigo* (22-32) Unidad Integrada Balcarce. EEA INTA-FCA UNMP, Buenos Aires, Argentina – Acassuso: International Plant Nutrition Institute.
- Abeledo, L.G., Calderini D.F. & Slafer G.A. (2004) Leaf appearance, tillering and their coordination in old and modern barleys from Argentina. *Field Crops Research* 86, 23–32.
- Acevedo, E., Silva, P. & Silva, H. (2002). Wheat growth and physiology. En B.C. Curtis, S. Rajaram & H. Gomez Macpherson (Eds.). *Bread Wheat Improvement and Production* (1-47). FAO.
- Baker, C.K. & Gallagher, J.N. (1983). The development of winter wheat in the field. The control of primordium initiation rate by temperature and photoperiod. *Journal of Agricultural Science*, 101, 337-344.
- Benech-Arnold, R.L., Gualano, N., Leymarie, J., Côme, D. & Corbineau, F. (2006) Hypoxia interferes with ABA metabolism and increases ABA sensitivity in embryo of dormant barley grains. *Journal of Experimental Botany*, 57, 1423–1430.
- Biddulph, T.B., Mares, D.J., Plummer, J.A. & Setter, T.L. (2005) Drought and high temperature increases preharvest sprouting tolerance in a genotype without grain dormancy. *Euphytica*, 143, 277–283.
- Bradford, K.J., Côme, D. & Corbineau, F. (2007) Quantifying the oxygen sensitivity of seed germination using a population-based threshold model. *Seed Science Research*, 17, 33–43.
- Chaussat, R. & Zoppolo, J. (1983) Lumière et germination de l'Orge. *Bios*, 14, 30–32.

- El Jarroudi, M., Kouadio, L., Junk, J. & Clive, H. (2020). Prediction of Leaf Emergence for Efficient Crop Protection: Assessing Field Variability in Phyllotherms for Upper Leaves in Winter Wheat and Winter Barley. *Agronomy*, 10, 1825.
- Evans, L.T., Warlaw, I.F. & Fischer, R.A. (1975). En L.T. Evans (Ed.), *Trigo (traducción de Crop Physiology)*. (113-164). Buenos Aires, Argentina: Editorial Hemisferio Sur.
- Fischer, R.A. (1993) Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. II. Physiology of grain yield response. *Field Crops Research*, 33, 57–80.
- Frank, A.B. & Bauer, A. (1995). Phyllochron differences in wheat, barley and forage grasses. *Crop Science*, 35, 19-23.
- Gardner, J.S., Hess, W.M. & Trione, E.J. (1985). Development of the Young Wheat Spike: A Sem Study of Chinese Spring Wheat. *American Journal of Botany*, 72, 584-559.
- Gordon, I.L. (1979) Selection against sprouting damage in wheat. III Dormancy, germinative alpha-amylase, grain redness and flavonols. *Australian Journal of Agricultural Research*, 30, 1–16.
- Gualano, N.A. & Benech-Arnold, R.L. (2009) The effect of water and nitrogen availability during grain filling on the timing of dormancy release in malting barley crops. *Euphytica*, 168, 291–301.
- Gualano, N.A., Del Fueyo, P.A. & Benech-Arnold, R.L. (2014) Potential longevity (Ki) of malting barley (*Hordeum vulgare* L.) grain lots relates to their degree of pre-germination assessed through different industrial quality parameters. *Journal of Cereal Science*, 60, 222–228.
- Haun, J.R. (1973). Visual quantification of wheat development. *Agronomy Journal*, 65, 116-117.
- Hilhorst, H.W.M. (2007) Definitions and hypotheses of seed dormancy. In K.J. Bradford, & H. Nonogaki, (Eds), *Seed development, dormancy, and germination* (50–71) Oxford, UK: Blackwell Publishing.
- Jamieson, P.D., Brooking, I.R., Porter, J.R. & Wilson, D.R. (1995). Prediction of leaf appearance in wheat: A question of temperature. *Field Crops Research*, 41, 35–44.
- Kirby, E., Porter, J., Day, W., Adam, J., Appleyard, M., Ayling, S., Baker, C.K., Belford, R.K. P. V. Biscoe, P.V. Chapman, A., Fuller, M.P., Hampson, Hay, J.R.K., Matthews, S., Thompson, W.J., Weir, A.H., Willington, V.H & Wood, D.H. (1987). An analysis of primordium initiation in Avalon winter wheat crops with different sowing dates and at nine sites in England and Scotland. *The Journal of Agricultural Science*, 109, 123-134.
- Kirby, E.J.M. (1993). Effect of sowing depth on seedling emergence, growth and development in barley and wheat. *Field Crops Research*, 35, 101-111.
- Krogmeier, M.J. & Bremner, J.M. (1989). Effects of phenolic acids on seed germination and seedling growth in soil. *Biology and Fertility of Soils*, 8, 116–122.
- Large, E.C. (1954). Growth stages in cereals. Illustration of the "Feekes" Scale. *Plant Pathology*, 3, 128-129.
- Lenoir, C., Corbineau, F. & Côme, D. (1983). Rôle des glumelles dans la dormance des semences d'orge. *Physiologie Végétale*, 21, 633–643.
- Levy, J. & Peterson, M. (1972). Responses of Spring Wheats to Vernalization and Photoperiod. *Crop Science*, 12, 487-490.

- Milthorpe, F.L. & Moorby, J. (1982). Germinación y emergencia de la plántula. En F.L. Milthorpe & J. Moorby (Eds), *Introducción a la fisiología de los cultivos* (141-156). Buenos Aires, Argentina: Hemisferio Sur.
- Miralles, D. & Slafer, G. (2000). Wheat development. En E. Satorre, G. Slafer (Eds.) *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination* (13-42), Binghamton, New York: Food Product Press.
- Monsi, M. & Saeki, T. (1953). U"ber den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fu"r die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany*, 14, 22–52.
- Monteith, J.L. (1972). Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9, 747–766.
- Peterson, C.M., Klepper, B. & Rickman, R.W. (1989). Seed Reserves and Seedling Development in Winter Wheat. *Agronomy Journal*, 81, 245-251.
- Rickman, R.W. & Klepper, E.L. (1991). Tillering in wheat. In T. Hodges (Ed), *Predicting crop phenology* (73-83). Boca Raton, FL, USA: CRC Press.
- Raper, T. (2017). Freeze-Damage-Jointing-Wheat. Recuperado de <http://news.utcroops.com/2017/03/freeze-damage-jointing-wheat/> Institute of Agriculture the University Tennessee.
- Roy, N.N. (1973). Effect of seed size differences in wheat breeding by single seed descent. *Journal of Australian Institute of Agricultural Science*, 39, 70-72.
- Simpson, G.M. (1990) Seed dormancy in grasses. Cambridge, Cambridge University Press.
- Slafer, G.A., Miralles, D., Savin, R., Whitechurch, E. & González, F.G. (2003). Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad en trigo. En E.H. Satorre, R.L. Benech Arnold, G. A. Slafer, E.B. de la Fuente, D. J. Miralles, M. E. Otegui & R. Savin (Eds), *Producción de granos* (99-132). Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina: Universidad de Buenos Aires.
- Torres, J.L. & Paulsen, G.M. (1982) Increasing seed protein content enhances seedling emergence and vigor in wheat, *Journal of Plant Nutrition*, 5, 1133-1140.
- Valle, A.B.D. & Calderini, D. (2009). Phyllochron and tillering of wheat in response to soil aluminum toxicity and phosphorus deficiency. *Crop and Pasture* 61, 863-872.
- Waddington, R., Carwright, P.M. & Wall, P.C. (1983). A Quantitative Scale of Spike Initial and Pistil Development in Barley and Wheat. *Annals of Botany*, 51, 119-130.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T. & Konzak, C.F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14, 415-421.