

EFFECTOS DE LA VERNALIZACION Y FOTOPERIODO EN LA FORMACION DE LOS PRIMORDIOS FLORALES EN TRIGO¹

Por ORLANDO RENE RIVOIR ²

El concepto actual de desarrollo, independiente del crecimiento, implica una serie de procesos bioquímicos aún desconocidos, que pueden ocurrir sin ninguna expresión aparente o bien provocar un cambio morfológico.

Generalmente, como sucede con el proceso de vernalización, la expresión morfológica consecuente se produce con posterioridad. Como es conocido, para que un trigo invernal se vernalice requiere un lapso de frío determinado; cumplidos estos requerimientos, los primordios apicales continúan teniendo la expresión característica del estado vegetativo, hasta que se produce el cambio citado un tiempo después. No obstante, en el momento actual algunos autores sostienen otro criterio que considera que las plantas de trigo y centeno invernales florecen irremediabilmente cualquiera sean las condiciones de temperatura o longitud del día a que están sometidas. Es evidente que desde la terminación de los cambios bioquímicos, determinados por el efecto del frío, hasta la expresión mor-

¹ Trabajo comunicado en las VI Jornadas de Botánica y IV de Fisiología Vegetal, realizadas en octubre de 1962, en la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Plata.

² Ingeniero agrónomo. Jefe de Trabajos Prácticos de la Cátedra de Fisiología Vegetal y Fitogeografía de la Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de La Plata.

El autor agradece al Ing. Agrón. Enrique M. Sívori, profesor titular de la Cátedra de Fisiología Vegetal y Fitogeografía de la Facultad de Agronomía, las sugerencias recibidas durante la realización del trabajo y la lectura y corrección de los originales.

fológica, la planta está sometida a condiciones exteriores que pueden variar, como las mismas temperaturas y longitud del día.

El concepto clásico de desarrollo fásico implica que en trigo, durante este período, son necesarias un número máximo de horas de luz (fotoestado), por debajo del cual no se inicia el estado reproductivo. No obstante al extenderse los ensayos a condiciones distintas, particularmente de alta temperatura, se pudieron observar resultados contradictorios. Así Claver y Sívori, 1950, determinan que bajo un fotoperíodo de 6 horas y luego de un tiempo prolongado (más de 5 meses) obtienen espigas de aproximadamente 2 mm. Rumi y Rivoir, 1959, en trigo Kanred vernalizado y mantenido 23 días a luz continua y alta temperatura y luego pasado a un fotoperíodo de 8 horas y alta temperatura durante 25 días, no obtienen la iniciación del estado reproductivo.

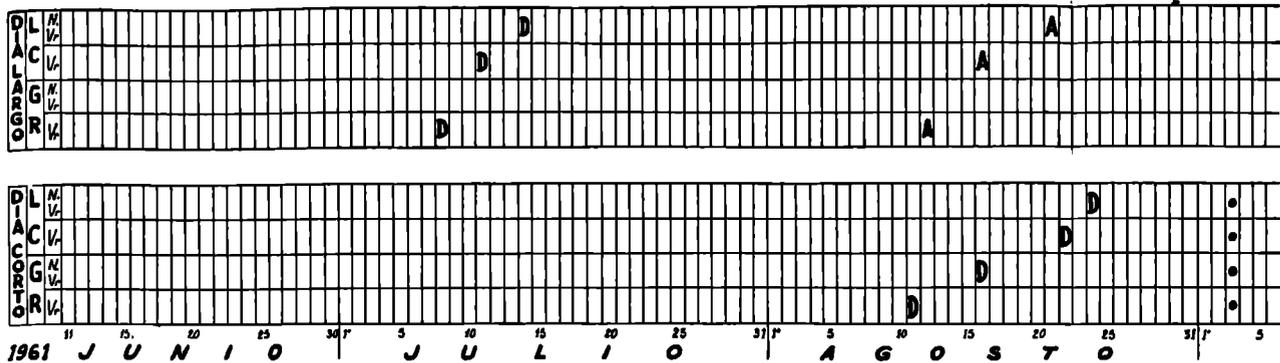
Queda planteada así la cuestión sobre la indispensabilidad del requerimiento fotoperiódico. Consideramos que los resultados divergentes obtenidos en muchos problemas, el de la reacción a la vernalización y fotoperíodo, se presentan al no considerar la relación entre la longitud del día y la temperatura para cada uno de los procesos.

Como lo aclara M. Stroun, 1958, existen también dos tendencias sobre la interpretación del período sensible a la longitud del día. Una sostiene que este período comienza luego de la vernalización y continúa en forma indefinida mientras no sea satisfecho. La otra "afirma que la duración de los procesos fotoperiódicos — en lo que respecta a factores determinantes de la floración — no se extiende más que durante un estado de desarrollo: el fotoestado. Este último sería seguido de otros estados, en el transcurso de los cuales, la duración del día sería un factor secundario (Féodorov, Kouperman, Mathon, Sironval, Stroun, etc.)".

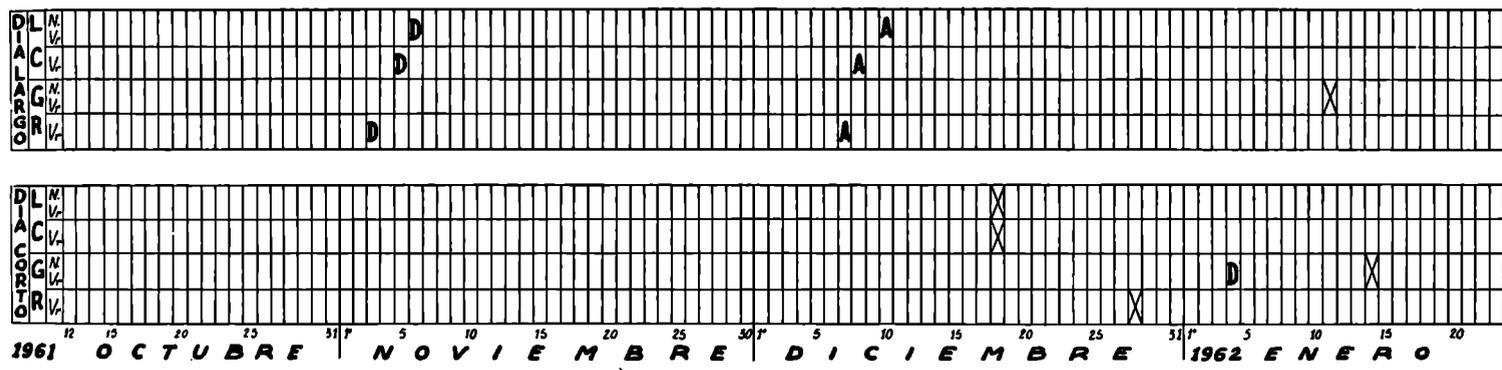
De cualquier forma resta confirmar la necesidad ineludible de un mínimo fotoperíodo posterior a la vernalización para la expresión del estado reproductivo, o bien si éste se forma bajo cualquier condición compatible con el crecimiento. Es de hacer notar que cuando Stroun obtiene cierto desarrollo de la espiga en días cortos, ha trabajado con un fotoperíodo de 8 horas, que bien puede superar la mínima necesaria para el proceso. Claver y Sívori, 1950, obtienen la espiga rudimentaria con 6 horas de luz a temperaturas altas,

GRAFICO I

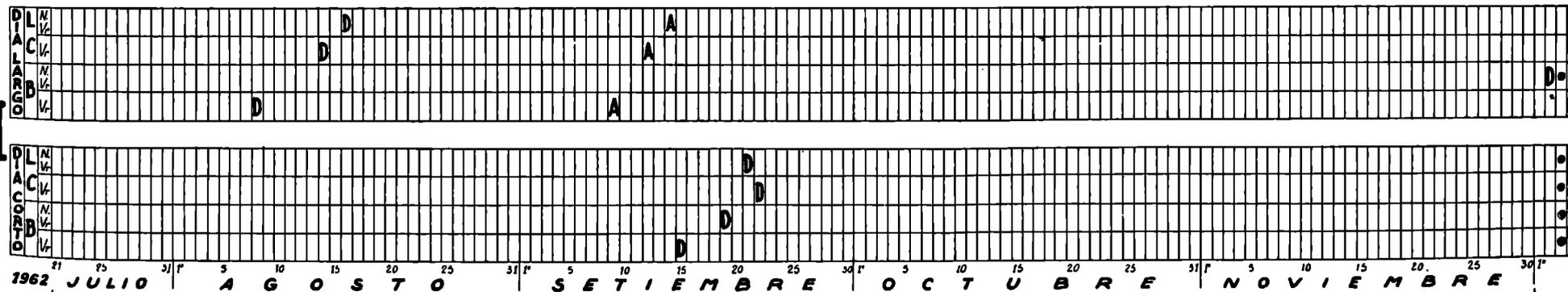
I



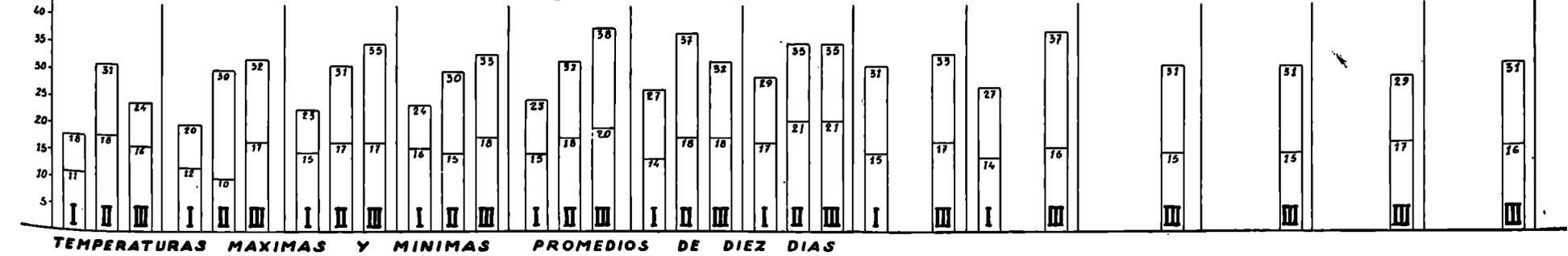
II



III



- REFERENCIAS
- D: LOMO DOBLE
 - A: ANTESIS
 - X: MUERTE DEL CULTIVO
 - : CULTIVO SUSPENDIDO
 - N: NO VERNALIZADO
 - V: VERNALIZADO
 - L: LIN CALEL M.A.
 - C: GENERAL ROCA M.A.G.
 - G: BLACKHAWK



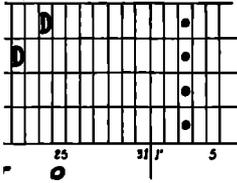
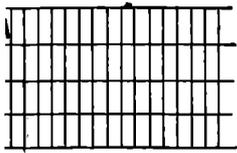
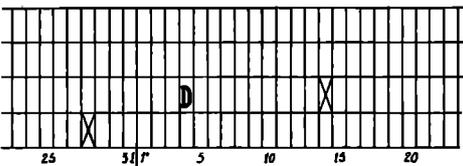
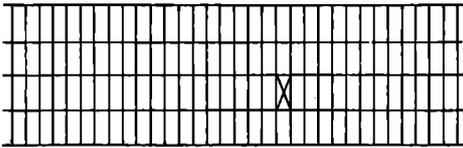


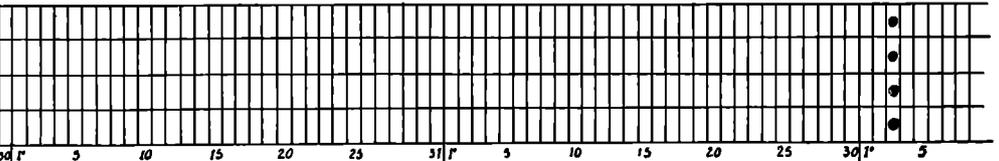
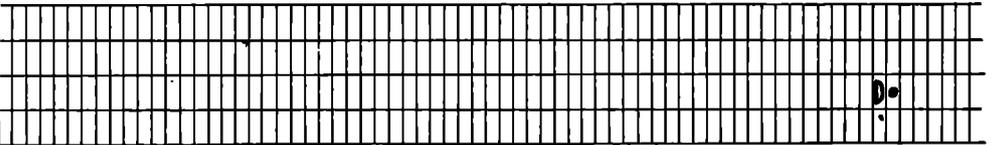
GRAFICO I



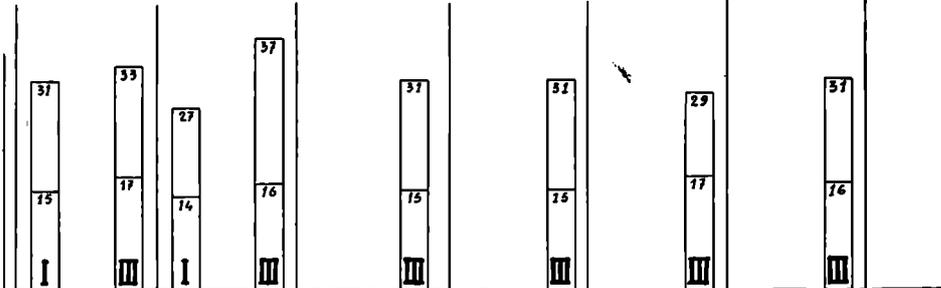
R E 1962 E N E R O

REFERENCIAS

- D** : LOMO DOBLE
- A** : ANTESIS
- X** : MUERTE DEL CULTIVO
- : CULTIVO SUSPENDIDO
- : NO VERNALIZADO
- : VERNALIZADO
- C** : LIN CALEL M.A.
- B** : GENERAL ROCA M.A.G.
- G** : BLACKHAWK



O C T U B R E N O V I E M B R E



luego de un tiempo muy prolongado. Resta estudiar qué sucedería si se redujera el fotoperíodo con una intensidad suficiente para una fotosíntesis activa, trabajando a menor temperatura.

METODO DE TRABAJO

En total se realizaron tres ensayos que designamos como I, II y III. Los dos primeros durante el año 1961, utilizando las variedades Lin Calel M.A. y General Roca M.A.G., y el III durante el año 1962 con las variedades Lin Calel M.A. y Blackhawk.

Lin Calel M.A. es un trigo primaveral que no necesita bajas temperaturas para vernalizarse, pero es una longidiurna muy exigente en fotoperíodos, que no espiga en días de 6 horas de luz (Claver y Sívori, 1950). Se desconoce si esta exigencia comprende el número de fotoperíodos largos inductores o la longitud del fotoperíodo. General Roca M.A.G. es un típico invernal, según resultados que hemos obtenido en un ensayo a campo en Santa Rosa (La Pampa), donde ya no florece en siembras de principios de setiembre. El Blackhawk, proveniente de los Estados Unidos de Norte América, es un invernal muy exigente en frío.

Cada ensayo consistió en una siembra de las variedades mencionadas, comprendiendo los siguientes tratamientos para cada una de ellas:

- a) Plantas vernalizadas en semilla recién germinada y luego transferidas a fotoperíodos de 16 horas de luz.
- b) Plantas no vernalizadas, mantenidas en fotoperíodos de 16 horas de luz.
- c) Plantas vernalizadas en semilla recién germinada y luego transferidas a fotoperíodos de 6 horas de luz.
- d) Plantas no vernalizadas, mantenidas en fotoperíodos de 6 horas de luz.

En adelante representaremos:

plantas vernalizadas con: Vr.

plantas no vernalizadas con: N.Vr.

fotoperíodos de 16 horas de luz (día largo) con: D.L.

fotoperíodos de 6 horas de luz (día corto) con: D.C.

Las semillas a vernalizar se hicieron germinar en cajas de Petri a 25° C hasta apenas insinuada la radícula en gran parte de ellas, pasándolas inmediatamente a una refrigeradora con temperaturas que oscilaban entre 3 y 5° C, donde cumplieron sus requerimientos de bajas temperaturas.

El tiempo de vernalización para cada variedad fue suministrado en exceso, en base a los requerimientos ya conocidos, con el fin de asegurar el cumplimiento del proceso. En los dos primeros ensayos Lin Calel M.A. recibió 20 días y General Roca M.A.G. 40 días. En el III, el tratamiento fue de 20 días para Lin Calel M.A. y 63 para Blackhawk.

Se utilizó una sola fecha de siembra para todos los tratamientos Vr. y N.Vr. de cada ensayo.

Las semillas para los tratamientos N.Vr. se hicieron germinar dos días antes de la fecha de siembra, consiguiendo de esta manera que en ese momento se encontraran aproximadamente en el mismo estado de crecimiento que las Vr. La siembra se hizo en cajas de plástico de 45 × 30 cm, por 15 cm de profundidad, que se colocaron en invernáculo en las condiciones fotoperiódicas mencionadas, 16 y 6 horas de luz. Las 16 horas de luz se lograron iluminando las plantas con un equipo de ocho tubos fluorescentes de 40 W y cuatro lámparas incandescentes de 75 W, desde antes de la puesta del sol hasta completar el período correspondiente. La condición de D.C. (6 horas de luz) se obtuvo por medio de un sistema de cortinas de color negro, que se abrían a las 9 horas y se cerraban a las 15 horas, utilizando de esta manera 6 horas de intensa iluminación solar.

Con el objeto de determinar lo más exactamente posible el momento morfológico en que la yema terminal pasa del estado vegetativo al reproductivo, se disecaron varias plantas de cada tratamiento cada 3 ó 4 días.

Este paso ha sido estudiado detalladamente por O. T. Bonnett, 1936, quien lo denominó "double ridge" (lomo doble). Cuando los primordios laterales del ápice van a constituir órganos vegetativos (hojas), sólo pueden observarse pequeños lomos transversales que se alternan a ambos lados del ápice del eje principal, cuya longitud es inferior a 1 mm. En el caso que el estado floral haya sido inducido, estos "lomos" aparecen divididos en dos por un pequeño

surco transversal. Este estado lo representaremos en adelante como Lo.Do.

Posteriormente se tomó la fecha de floración (antesís), por tratarse de una manifestación morfológica más uniforme que la espigazón y ser más exacta su determinación.

Las temperaturas registradas durante cada ensayo se ilustran en el gráfico I y son los promedios de 10 días de máximas y mínimas diarias. En general se observa que las temperaturas registradas durante el ensayo I fueron inferiores a las registradas en el II, y las de éste en general inferiores a las del III.

RESULTADOS Y DISCUSION

En los tres ensayos Lin Calel M.A. Vr. y N.Vr. mantenidos en D.L. formaron Lo.Do. y florecieron. Las diferencias en número de días entre el Vr. y el N.Vr. desde la siembra hasta la formación del Lo.Do. fueron sólo de tres, uno y dos días para los ensayos I, II y III respectivamente. En lo que respecta al período hasta la antesís hubo 5 días de diferencia en el ensayo I y 2 días en el II y en el III. Era de esperar que el Lo.Do. y la antesís se produjeran aproximadamente al mismo tiempo en el Vr. y el N.Vr. mantenidos en D.L. por tratarse de una variedad primaveral no exigente en bajas temperaturas. Las diferencias del ensayo I podrían atribuirse al mayor crecimiento que tenían las plántulas Vr. con respecto a las N.Vr. en el momento de la siembra.

Lin Calel M.A., mantenido en D.C. en los ensayos I y III, formó Lo.Do. tanto el Vr. como el N.Vr., habiendo sólo 2 días de diferencia entre ambos tratamientos en el ensayo I y 1 día en el III. En el ensayo II no pudo observarse la formación de Lo.Do. en D.C., pues las plantas murieron. La antesís en D.C. no se produjo en ninguno de los dos ensayos, por lo menos hasta 134 días de la siembra en el III. En ese momento las yemas se encontraban en el estado que ilustra la figura 1, y las cañas tenían entre 20 y 27 cm de largo. Estas yemas presentan un gran alargamiento relativo de las glumelas que comienzan a formar las aristas, con relación al raquis, que permanece sin crecimiento apreciable. Lo mismo ocurre con las glumas, que no alcanzan a observarse por estar incluidas dentro de las glumelas.

Se observa que en Lin Calel M.A. Vr. y N.Vr. en un mismo ensayo, lo cual indica iguales condiciones de temperatura, los D.L. adelantan notablemente la formación del Lo.Do. Este adelanto fue, en el ensayo I, de 42 y 41 días, y en el III de 39 y 36 días para los Vr. y N.Vr. respectivamente.

Comparando el ensayo I con el II y el III, se observa que Lin Calel M.A. Vr. y N.Vr., mantenido en D.L., en el II y III formó Lo.Do. entre 6 y 8 días antes que en el I, diferencia que podría atribuirse a las mayores temperaturas, tanto máximas como mínimas, registradas en los dos últimos ensayos.



Figura 1

Si se confrontan los resultados de los tratamientos Vr. y N.Vr. de Lin Calel M.A., mantenidos en D.C. del ensayo I con los del III se observa que en este último se formó Lo .Do. entre 9 y 12 días antes que en el I. Este adelanto también podría deberse a las mayores temperaturas registradas en el ensayo III.

En lo que respecta a la antesis, como es conocida, también se adelanta por temperaturas más altas. De acuerdo a lo dicho anteriormente, este adelanto se debe en parte a la aceleración de la formación del Lo.Do., y en parte a un efecto directo posterior a su formación. Esto último se desprende del confrontamiento de los tratamientos a D.L. del ensayo II con el III, pues habiendo transcurrido en ambos el mismo número de días hasta la formación del Lo. Do., la antesis se adelanta 4 y 5 días en el III. Las temperaturas registradas en los dos ensayos han sido semejantes hasta la formación del Lo. Do. y superiores en el III desde la formación de aquél hasta la antesis.

En las variedades invernales Vr. General Roca M.A.G. y Blackhawk, los fotoperíodos de 16 horas (D.L.) adelantan la formación del Lo.Do. En el ensayo I el trigo General Roca M.A.G. Vr. mantenido en D.L. requiere 27 días para formar Lo.Do. y en D.C. 69 días para el mismo proceso. En el ensayo III el trigo Blackhawk Vr. mantenido en D.L. necesita 18 días y en D.C. 56 días.

En las mismas variedades, pero N.Vr., los D.C. reemplazan al frío necesario para la vernalización (es la conocida vernalización a D.C.), en tal forma que en el trigo General Roca M.A.G. mantenido en D.C., los Vr. necesitaron 69 días hasta la formación del

Lo.Do. y los N.Vr. 74 días; en cambio los mantenidos en D.L. necesitaron 27 días los Vr. y los N.Vr. no lo habían formado aún a los 105 días de sembrados, momento en que se suspendió el ensayo. Es posible que si se los hubiera mantenido un tiempo más prolongado en esas condiciones, dadas las temperaturas mínimas, que han oscilado entre 11 y 17°C, hubieran terminado por formarlo. En el trigo Blackhawk mantenido en D.C. precisaron hasta la formación del Lo.Do. 56 días los Vr. y los N.Vr. 60 días; en cambio los mantenidos en D.L. requirieron 18 y 134 días los Vr. y N.Vr. respectivamente. En este último, Blackhawk N.Vr. mantenido en D.L., hay que señalar que las temperaturas mínimas, que han oscilado entre 15 y 21°C, le han permitido vernalizarse. Comunicaciones verbales del Dr. Osvaldo Caso indican que el trigo Klein Petiso no se vernaliza aún a D.C. si las temperaturas no bajan de 22°C.

De los datos recién indicados se desprende que los trigos invernales General Roca M.A.G. y Blackhawk mantenidos en D.C. no presentan mayores diferencias entre el comportamiento de los Vr. y N.Vr., pues en la primera variedad los Vr. forman Lo.Do. sólo 5 días antes que los N.Vr. y en Blackhawk la diferencia entre Vr. y N.Vr. es de 4 días. El concepto de vernalización a día corto no explicaría estos resultados, puesto que para reemplazar los 20 ó 30 días de bajas temperaturas que estos trigos requieren para vernalizarse sería necesario un número semejante de días de fotoperíodos cortos. Por lo tanto la diferencia en días hasta la formación del Lo.Do. entre Vr. y N.Vr. debería ser por lo menos de ese orden.

Como se presumía, sobre el trigo General Roca M.A.G. N.Vr. mantenido en D.C., las temperaturas más bajas adelantan la vernalización. Esta conclusión se desprende de comparar el comportamiento de esta variedad en los ensayos I y II. En el I, con temperaturas muy inferiores, tanto máximas como mínimas, el Lo.Do. se forma 18 días antes.

Comparando el ensayo I con el II se observa que el trigo General Roca M.A.G. Vr. mantenido en D.L. formó Lo.Do. 5 días antes en el ensayo II que en el I. Esta diferencia, como en el caso de Lin Calel M.A., también podría atribuirse a las mayores temperaturas registradas durante el ensayo II.

Todas las conclusiones anteriores, obtenidas del análisis de los

resultados y de los conocimientos actuales, pueden resumirse en los cuadros siguientes:

Efectos de la longitud del día y la temperatura en la vernalización de trigos invernales en estado de plántula

		Temperaturas	
		Relativamente bajas	Relativamente altas ¹
		Aceleran	Retardan
Día largo.....	Retardan	++	+
Día corto.....	Aceleran	++++	+++

+, ++, +++ y ++++ : velocidad relativa del proceso.

¹ Por debajo del límite de vernalización.

Efectos de la longitud del día y la temperatura sobre la formación de Lo.Do. en trigos invernales Vr. y en primaverales en estado de plántula

		Temperaturas	
		Relativamente bajas	Relativamente altas
		Retardan	Aceleran
Día largo.....	Aceleran	+++	++++
Día corto.....	Retardan	+	++

+, ++, +++ y ++++ : velocidad relativa del proceso.

Se considera que si bien el Lo.Do. es una manifestación morfológica que se desarrolla como consecuencia de haberse completado la vernalización, es en realidad un proceso distinto que requiere también condiciones distintas. Desgraciadamente la terminación exacta del proceso de vernalización es sólo la terminación de un proceso bioquímico y hasta este momento no se conoce ninguna reacción para su determinación. El método experimental es sumamente engorroso y lento.

A las temperaturas relativamente altas de los ensayos la formación del Lo.Do. se produce por lo menos con un fotoperíodo de 6 horas.

Efectos de la longitud del día y la temperatura durante el tiempo transcurrido entre el Lo.Do. y la antesis

		Temperaturas	
		Relativamente bajas	Relativamente altas
		Retardan	Aceleran
Día largo.....	Aceleran	+++	+++
Día corto.....	Retardan	—	—

+, ++, +++ y ++++ velocidad relativa del proceso.
 — : no florecen.

Las variedades utilizadas corresponden a dos invernales y una primaveral.

RESUMEN.— En el presente trabajo se estudian las condiciones de longitud del día y temperatura con relación a la formación del “lomo doble” en trigos.

Se realizaron tres ensayos comparativos, utilizando las variedades de trigo Lin Calel M.A. (primaveral) y General Roca M.A.G. (invernal) en los ensayos I y II, y en el III las variedades Lin Calel M.A. y Blackhawk (invernal). Cada ensayo consistió en una siembra de las variedades mencionadas en las siguientes condiciones: plantas vernalizadas mantenidas permanentemente en un fotoperíodo: a) de 16 horas de luz y b) de 6 horas de luz; plantas no vernalizadas mantenidas permanentemente en un fotoperíodo: c) de 16 horas de luz y d) de 6 horas de luz. En general las temperaturas registradas durante el ensayo I fueron inferiores a las del II, y las de éste inferiores a las del III.

Las conclusiones finales se han extraído teniendo en cuenta los períodos transcurridos desde la siembra hasta el “lomo doble” y desde el “lomo doble” hasta la antesis.

Los resultados obtenidos demuestran que en Lin Calel M.A. (primaveral) los días largos (16 horas de luz) adelantan la formación del “lomo doble”. Las altas temperaturas actúan en el mismo sentido, tanto en días cortos (6 horas de luz) como en días largos.

En las variedades invernales vernalizadas General Roca M.A.G. y Blackhawk, los fotoperíodos de 16 horas y las altas temperaturas adelantan la formación del “lomo doble”.

En lo que respecta a la vernalización se confirma que los días cortos aceleran el proceso.

En las tres variedades utilizadas, los días largos y temperaturas altas acortan el tiempo transcurrido entre el “lomo doble” y la antesis.

Bajo las condiciones del ensayo con los trigos formalizados, fotoperíodos de 6 horas fueron suficientes para determinar la formación del “lomo doble”. No obstante esto ha sucedido a temperaturas altas. Queda por estudiar el mismo fenómeno a temperaturas relativamente bajas. El trigo primaveral ensayado tuvo un comportamiento fotoperiódico semejante.

SUMMARY. — The effects of vernalization and photoperiod in the formation of flower primordia in wheat, by ORLANDO RENÉ RIVOIR. — In this work the conditions of day-length and temperature in relation to the formation of “double ridge” in wheats are studied.

Three comparative trials have been fulfilled by making use of the Lin Calel M. A. (spring-type) and General Roca M.A.G. (winter-type) varieties of wheat for the trials I and II, and the Lin Calel M.A. and Blackhawk (winter-type) varieties for the III one. Each trial consisted in a sowing of the mentioned varieties under the following conditions: vernalized plants permanently kept in photoperiod: a) of 16 hrs light and b) of 6 hrs light; non-vernalized plants, permanently kept in a photoperiod; c) of 16 hrs light and d) of 6 hrs light. As a rule, the recorded temperatures during the experiment I were lower than those of the II and those of the later one lower than those of the III one.

The final conclusions have been drawn by considering the periods elapsed from the sowing to the “double ridge” and from the “double ridge” to the anthesis.

The results obtained show that in Lin Calel M.A. (spring-type) long days (16 hrs light) anticipate the formation of “double ridge”. High temperatures produce the same results either in short days (6 hrs light) or in long ones.

In vernalized winter-type varieties General Roca M.A.G. and Blackhawk the photoperiods of 16 hrs and the high temperatures advance the formation of “double ridge”.

In respect to vernalization it has been confirmed that short days accelerate the process.

In the three varieties used for the experiments, long days and high temperatures reduce the time elapsed between “double ridge” and the anthesis.

Under the conditions of the trial with vernalized wheats, photoperiods of 6 hrs were sufficient to determine the formation of “double ridge”. Nevertheless this has occurred in high temperatures. The same phenomenon at relatively low temperatures remains to be studied. The spring type wheat operated showed similar photoperiodic behavior.

BIBLIOGRAFIA

- BONNETT, O. T., *The development of the wheat spike.* — Jour. Agr. Res., 53, pp. 445-451, 1936.
- CLAVER, F. K. y E. M. SÍVORI, *Estudio de la reacción al fotoperiodo y temperaturas de tres variedades de trigo.* — Rev. Fac. Agr. (tercera época), 27 (2) : 129-140. La Plata, 1950.
- COMMONWEALTH AGRICULTURAL BUREAUX, *Vernalization and development of plants.* — (Joint publications), 1935.
- GREGORY, F. G., *The control of flowering in plants.* — Symposia Sec. Expl. Biol., nº 2, pp. 75-103, Cambridge, 1948.
- HURD-KARRER, A. M., *Comparative response of a spring and winter wheat to day length and temperature.* — Jour. of Agr. Res., vol. 46, pp. 867-888, 1953.

- KOZMILOV, A. A., *How many light stages en wheat?*. — *Fiziología Rastenii*, 6 (2) : 239-241, 1959.
- RUMI, C. P. Y O. R. RIVOIR, *Variaciones bioquímicas relacionadas con el desarrollo en trigo*. — *Rev. Fac. Agr.* (3ª época), 36 (1) : 65-78, La Plata, 1959.
- RIVOIR, O. R., *Exigencias de vernalización y fotoperiodicidad en variedades argentinas de trigo*. — *Rev. Fac. Agr.* (3ª época), 38 (1-2) ; La Plata, 1962.
- SÍVORI, E. M., *Epoca de siembra y período vegetativo del trigo. Interpretación según la teoría del desarrollo*. — *Rev. Arg. Agr.*, 24 : 144-156, 1957.
- STROUN, M. *Photostade et spectrostade*. — *Physiol. Plant.* 11 (3) : 548-564, 1958.
- *Note préliminaire sur la formation de l'épi chez les Blés durs en relation avec la durée de l'éclaircissement*. — *Bull. Soc. bot. Fr.*, 4-6 : 184, 1953.
- *Note préliminaire sur la différenciation du cone de croissance du Blé dur "Mahmoudi 552" en relation avec la durée de l'éclaircissement*. — *Bull. Soc. bot. Fr.*, 7-9 : 313, 1953.
- WHITE, R. O., *Crops production end environment*. — *Faber and Faber Limited, London*, 1946.