

TOMO LVIII

**ACADEMIA NACIONAL
DE AGRONOMIA Y VETERINARIA**

ISSN 0327-8093

BUENOS AIRES

REPUBLICA ARGENTINA

Acto de incorporación del Académico de Número Ing. Agr. Dr. Antonio J. Hall



Sesión Pública Extraordinaria
del
10 de Junio de 2004

Disertación del Académico Ing. Agr. Dr. Antonio J. Hall

Infancia y adolescencia de la ecofisiología de los cultivos en la Argentina: el caso girasol

Introducción

La ecofisiología de los cultivos extensivos es una disciplina que aterriza casi recientemente en Argentina, al menos si las características definitorias de un aterrizaje exitoso son el establecimiento de un cuerpo de conocimientos de cierta envergadura, cubriendo un espectro razonable de procesos importantes para el funcionamiento global del cultivo, y con evidencias de progresos sostenidos en el tiempo en esos conocimientos. Una aplicación subjetiva de estos criterios sugiere que solamente se puede hablar, en la Argentina, de cuerpos de investigación significativos en ecofisiología de trigo, maíz y girasol, con progresos incipientes en otros cultivos. Lo que sigue es un intento de ilustrar el proceso de asentamiento de la disciplina en nuestro país utilizando como ejemplo el caso de los estudios sobre girasol.

La ecofisiología de cultivos y las disciplinas afines

La ecofisiología de los cultivos extensivos se puede distinguir de disciplinas afines por una serie de propiedades distintivas de su objeto de estudio. Una muy importante son las escalas temporales y espaciales del mismo (Osmond y Chow, 1986). La ecofisiología de cultivos se interesa por procesos y fenómenos que se cumplen en días a meses, y con escalas espaciales de varios metros cuadrados hasta hectáreas. Por contraste, un fisiólogo que estudia los procesos de

captación y transformación de energía luminica en la fotosíntesis está interesado en fenómenos que ocurren a una escala espacial de varios Ångstrom cuadrados y en tiempos de una milésima a una millonésima de segundo. En el otro extremo de la escala de organización, un ecólogo interesado en la vegetación natural frecuentemente opera en relación a un tipo de vegetación o un paisaje que cubre varios o centenas de km² y en el cuál los cambios operados después de un disturbio pueden ocurrir sobre decenas o centenas de años. Un aspecto nada trivial de este tipo de diferencias de escala entre niveles de organización tiene que ver con la extrapolabilidad de los conocimientos de un nivel a los vecinos. Frecuentemente, pero no siempre, la bondad de las extrapolaciones puede verse muy afectada por el cambio de escala, y en la literatura no es inusual hallar ejemplos de extrapolación indebida entre niveles (documentados en, por ejemplo, Passioura, 2002; Sinclair et al., 2004). Los conocimientos acerca de la respuesta de la tasa de fotosíntesis a nivel de hoja son útiles para comprender el funcionamiento fotosintético del canopeo (arreglo de superficies foliares de un cultivo), pero solamente se puede tener una descripción efectiva de la fotosíntesis a nivel canopeo si se agregan a esos conocimientos una serie de propiedades del sistema cultivo y ambiente, tales como la categorización de las hojas del canopeo por su grado de exposición a la luz directa y difusa, por su nivel de nitrógeno foliar específico, y por los

cambios diarios y estacionales operados en esas categorías. Por otro lado, el control de los procesos de desarrollo que definen la fecha de floración en un cultivo según el momento del año en que se siembra, parecen mucho menos sensibles al cambio de nivel de organización y se puede extrapolar con éxito desde experimentos efectuados con plantas aisladas para predecir el comportamiento de un cultivo.

Resulta particularmente apropiado considerar las relaciones entre la ecofisiología de cultivos y las disciplinas afines de la agronomía y la ecofisiología de especies o comunidades no cultivadas, ya que estas disciplinas comparten, en alguna medida, objetivos y técnicas. La ecofisiología de cultivos comparte con la agronomía un interés dominante, el rendimiento y la calidad de los productos cosechados en cultivos mono o pauci-específicos uniformemente arreglados en el espacio, pero se diferencia de aquélla porque estudia en detalle los procesos subyacentes y su funcionamiento durante todo el ciclo del cultivo. En su forma más elemental, la agronomía busca conocer el resultado final de la aplicación de determinados tratamientos, con poca inversión en el estudio de los procesos afectados por esos tratamientos durante el ciclo. Los ecólogos que se dedican a especies o comunidades no cultivadas, frecuentemente estudian arreglos no regulares de individuos, se interesan más en los límites de supervivencia de las especies en estudio que en su rendimiento, y buscan entender el comportamiento de sistemas multi-específicos. Las diferencias entre el interés por el rendimiento y el interés por la supervivencia han sido y continúan siendo fuentes de extrapolación indebida desde la ecología a la ecofisiología de

cultivos (Passioura, 2002; Sinclair et al., 2004).

La ecofisiología de cultivos es, entonces, la disciplina que estudia los mecanismos y procesos propios de conjuntos espacialmente ordenados de plantas y su relación con los factores ambientales (aéreos y subterráneos) a las escalas espaciales y temporales propias del cultivo o a escalas cercanas que permiten extrapolaciones efectivas a la de cultivo. En esta presentación, concentro la atención en la ecofisiología de cultivos anuales cultivados para grano.

Inicios y actividad en la disciplina en el país.

Definir un punto de partida para los estudios de la ecofisiología de cultivos en la Argentina e identificar un indicador de actividad presentan alguna dificultad. He elegido para el primero a Bermann et al. (1969), un estudio acerca del efecto de la sequía sobre el crecimiento del cultivo del maíz. Después de este estudio pionero, recién a partir de 1980 comenzaron a publicarse, por autores argentinos y en revistas internacionales, trabajos sobre la ecofisiología de esta especie (ocho trabajos entre 1980 y 1985). Luego de un intervalo adicional de cuatro a cinco años comenzaron a aparecer en forma regular trabajos sobre maíz con autores argentinos en la literatura internacional, sobre todo por autores con afiliación a la UI Balcarce y, posteriormente, a la FAUBA. Para el caso del trigo, la aparición relativamente regular de trabajos con autor argentino en la literatura internacional comenzó en 1989, con un predominio muy fuerte de investigaciones realizadas en la FAUBA y, posteriormente, en la UI Balcarce. Para

ecofisiología del girasol, los primeros trabajos de autor argentino que he podido rastrear en la literatura internacional son los de Hernández y Orioli (1985a, 1985b), de la Universidad de Sur. A partir de 1988 comienza un crecimiento sostenido de contribuciones de autores argentinos al tema, con fuerte predominio del grupo de la FAUBA y participación de los grupos de la UNS y la UI Balcarce. Al realizar el análisis precedente, se ha tomado como indicador de actividad en la disciplina y especie los trabajos publicados en revistas indexadas en el Science Citation Index (Institute for Scientific Information, Inc., Philadelphia, Penn., EE. UU. de Norteamérica) con al menos un autor con afiliación a una institución argentina. En consecuencia, la lista incluye trabajos realizados por argentinos en el exterior, típica pero no exclusivamente, en asociación con sus estudios de doctorado. El resultado de este ejercicio es que en el período 1985 al 2003 se publicaron un total de 73 trabajos de autores argentinos, a una tasa promedio de 4,05 trabajos por año. Hay que notar que se ha excluido de la lista a trabajos sobre girasol de autores argentinos a aquellos que no tienen una conexión directa con la ecofisiología de la especie, por ejemplo aquellos referidos a la bioquímica y la agronomía del cultivo.

Una revisión de la temática abordada por investigadores argentinos en ecofisiología del girasol desde 1985 a la fecha, pone de manifiesto una serie de temas que han recibido atención significativa y sostenida en el tiempo. Una lista posible sería:

- El control del desarrollo por fotoperíodo, temperatura y genotipo (Sadras y Hall, 1988, Sadras y Villalobos, 1993, Villalobos et al., 1996, León et al., 2000, Hall, 2001).

- Cuestiones ligadas a la economía de carbono del cultivo a nivel de hoja, capítulo y canopeo, y la partición del carbono asimilado (Hall et al., 1989, 1990a, 1990b, 1995, Whitfield et al., 1989, Trápani et al., 1992, 1994, Connor et al., 1993, Ploschuk y Hall, 1997, Libenson et al., 2002, Vega y Sadras, 2003).

- Efectos del nitrógeno sobre la fotosíntesis y la expansión foliar (Connor et al., 1993, 1995, Sadras et al., 1995, Trápani y Hall, 1996, Trápani et al., 1999, Rousseaux et al., 1999).

- Crecimiento y funcionamiento del sistema radica (Sadras et al., 1989, Aguirrezábal et al., 1993, 1994, Aguirrezábal y Tardieu, 1996, Dardanelli et al., 1997).

- Economía del agua del cultivo y respuestas a la sequía (Hernández y Orioli, 1985b, Sadras y Connor, 1991, Sadras et al., 1991a, 1991b, 1993b, 1993c).

- Control de la senescencia foliar (Rousseaux et al., 1996, 1997, 2000) y los efectos de la senescencia sobre la economía del nitrógeno de las hojas (Sadras et al., 1995, Sadras et al., 2000).

- Bases fisiológicas y ambientales de las interacciones genotipo X ambiente (de la Vega y Chapman, 2001, Chapman y de la Vega, 2002, de la Vega y Hall, 2002a, 2002b, de la Vega et al., 2001, 2002).

- Cambios fisiológicos generados durante el proceso de mejoramiento genético en Argentina (López Pereira et al. 1999a, 1999b, 2000)

- Efectos de la radiación, la temperatura y la tasa de crecimiento de las plantas sobre el número de granos (Andrade y Ferreiro, 1996, Chimenti y Hall, 2001, Cantagallo y Hall, 2002, Vega et al., 2000, 2001b, 2001b, Cantagallo et al., 1997, 2004).

- Efectos de la radiación, la temperatura y el genotipo sobre el peso y la calidad de los granos (Hernández y Orioli, 1985a, Ploschuk y Hall, 1995, León et al., 1995, 2003, Dosio et al., 2000, Chimenti et al., 2001, Izquierdo et al., 2002, Santalla et al., 2002, Aguirrezábal et al., 2003, Rondanini et al. 2003).
- El papel del ajuste osmótico en el mantenimiento del rendimiento bajo estrés hídrico (Chimenti y Hall, 1993, 1994, Chimenti et al., 2002).
- Generación de modelos de simulación totales o parciales del cultivo (Sadras et al. , 1989, Villalobos et al., 1996, Dardanelli et al., 1997, 2004, Dosio et al., 2003), y su aplicación al análisis de sistemas de cultivo (Messina et al., 1999, Mercau et al., 2001).

La lista precedente indica, más allá de alguna incertidumbre en la clasificación efectuada, que los investigadores argentinos han tenido un impacto cuantitativo importante sobre la literatura mundial referida a la ecofisiología de este cultivo. La existencia de varias revisiones generales o parciales sobre el tema, con autorías que incluyen a investigadores argentinos (Connor y Sadras, 1992, Connor y Hall, 1997, Sadras y Villalobos, 1994, Sadras y Trápani, 1999) refuerzan este argumento. Es importante destacar también que las investigaciones realizadas en las últimas dos décadas tienen una relevancia mundial que excede la del cultivo de girasol. Sería imposible, dado la cantidad de trabajos involucrados, realizar un tratamiento pormenorizado de las contribuciones efectuadas. En consecuencia, he elegido discutir, en lo que sigue, algunos pocos ejemplos que abonan este juicio. El lector interesado debería tener muy presente que el conjunto de

ejemplos posibles de investigaciones de fuerte originalidad excede considerablemente los abajo presentados.

Ejemplos ilustrativos

1. La determinación del número de granos.

Una aproximación muy fructífera a la comprensión de cómo se genera el rendimiento en los cultivos extensivos de granos ha sido el estudio de los controles del número y del peso de los granos y, en muchas situaciones, el primer componente resulta más sensible a los efectos del ambiente que el segundo. Muchos esfuerzos han sido invertidos en identificar las períodos críticos, dentro del ciclo de diferentes especies cultivadas, para la determinación del número de granos. Los trabajos de Cantagallo et al. (1997, 2004), y Cantagallo y Hall (2002), basados en una primera aproximación de Chimenti, han servido para identificar dos períodos críticos durante el ciclo de girasol, coincidentes con la diferenciación floral y con la fecundación y cuaje de las flores. Este patrón temporal distingue al girasol de otras especies cultivadas como maíz y trigo (especies en las que no se expresa el primer subperíodo). Estudios comparativos entre maíz, soja y girasol (Andrade y Ferreiro, 1996, Vega et al., 2000, 2001a, 2001b), utilizando un ingenioso sistema de doble muestreo para seguir los cambios de biomasa de plantas individuales dentro del cultivo durante el segundo subperíodo crítico para la determinación del número de granos, han logrado establecer la asociación entre en número de granos por planta y la tasa de crecimiento de las plantas. Estos dos conjuntos de estudios complementarios, no solamente

mejoran nuestros conocimientos acerca del girasol sino que conforman una contribución significativa a nuestra apreciación corriente de similitudes y diferencias entre especies cultivadas en lo atinente al control del número de granos.

2. La senescencia foliar: causas y consecuencias

Durante la vida de un cultivo anual, la generación y desaparición del canopeo (conformado por todas sus hojas verdes), determina la capacidad de ese cultivo de interceptar radiación, y afecta las tasas fotosintéticas y transpiratorias del mismo. Los procesos importantes en relación a la magnitud del canopeo son la generación y expansión de nuevas hojas y la posterior senescencia de las mismas. Investigadores argentinos han realizado aportes importantes al conocimiento del control de la senescencia foliar en girasol. Investigaciones acerca de los papeles de la radiación fotosintéticamente activa, roja (R) y rojo lejano (RL) en el control de la senescencia de las hojas basales del canopeo de girasol (Rousseaux et al., 1996, 2000) sirvieron para poner en evidencia que la calidad de la luz (en este caso, la relación R/RL) afecta la senescencia. Esto resulta importante porque la relación R/RL disminuye a medida que la luz solar va atravesando sucesivas capas del canopeo. En consecuencia, nuestra visión de las respuestas de la senescencia foliar al ambiente lumínico al que se halla sujeta una hoja debe incorporar la calidad además del bien conocido efecto de la cantidad de la luz.

Sadras et al. (1993b, 2000) enfocaron un aspecto distinto del proceso de desaparición del canopeo, a

saber, los cambios en los perfiles de nitrógeno específico foliar en hojas ubicadas en diferentes posiciones del canopeo durante la fase de llenado de los granos. Esos estudios, los primeros en examinar el patrón espacial de exportación de nitrógeno desde el canopeo de un cultivo, abrieron también una nueva e importante veta sobre el tema de la optimización de la distribución de nitrógeno en el canopeo. La totalidad de los estudios previos sobre este tema habían sido realizados utilizando canopeos de especies que eran malezas y/o cuyos frutos no representaban una proporción importante de la biomasa total de las plantas, y en situaciones en que el perfil de luz dentro del canopeo era el único factor activo de control. Los estudios en girasol mostraron que la exportación de nitrógeno hacia el grano genera efectos adicionales importantes sobre el perfil de distribución de nitrógeno en el canopeo (que incluso pueden borrar parcialmente el efecto luz). Estos hallazgos fueron la base de un análisis novedoso del tema de la optimización de la distribución de nitrógeno en el canopeo que incorporó, por primera vez en este tipo de análisis, el componente de tamaño foliar (característica por demás evidente en la parte superior de un canopeo de girasol) (Connor et al., 1995).

3. Temperatura, rendimiento y calidad de aceite

Dos aspectos fundamentales que hacen a la calidad del grano de girasol son el contenido de aceite y la proporción del mismo que deriva del ácido oleico y el ácido linoleico. Ambos atributos están bajo un fuerte control genético, y en los cultivares tradicionales la composición de los

ácidos grasos del aceite normalmente está dominada por el ácido linoleico. Se sabe, hace ya mucho tiempo (Canvin, 1965) que la exposición a temperaturas más frías aumenta la proporción de ácido linoleico y disminuye la de oleico, y la naturaleza de los procesos biosintéticos subyacentes y sus respuestas a la temperatura han sido muy estudiadas (Velasco et al., 2004). No obstante, seguía sin resolver si el factor ambiental que definía la proporción de linoleico en el grano era la temperatura media diaria o la temperatura nocturna. Izquierdo et al. (2002), en un elegante experimento en el que cultivaron plantas con temperaturas medias diarias iguales obtenidas con combinaciones de temperaturas diurnas y nocturnas diferentes (incluyendo un tratamiento de día frío y noche caliente) demostraron que la señal ambiental efectiva era la temperatura nocturna. Esta demostración es un punto de partida importante para una mucha más efectiva exploración de las variaciones regionales en calidad de aceite de girasol.

También se han estudiado los efectos de las altas temperaturas durante diferentes sub-fases del llenado de los granos sobre el rendimiento y la calidad del aceite (Rondanini et al., 2003, Rondanini, com.pers.). Estas investigaciones son particularmente relevantes en girasol, ya que los granos alcanzan temperaturas notoriamente mayores que la temperatura del aire durante las horas centrales de días soleados, a diferencia de lo que ocurre con los granos de, por ejemplo, trigo y maíz. Estos estudios han servido para poner de manifiesto, entre otras cosas, el papel que juega el solapamiento entre el evento de exposición a estrés térmico y la dinámica de los procesos determinantes del ren-

dimiento y la acumulación de aceite. Según el ajuste resultante, los efectos de pocos días de exposición a altas temperaturas sobre el rendimiento y la calidad del aceite pueden resultar reversibles o irreversibles.

4. Las raíces y el agua.

Conocer la dinámica de la distribución de raíces de un cultivo en el suelo es de tan o, considerando nuestro grado actual de ignorancia, mayor importancia relativa para una adecuada descripción del funcionamiento del cultivo que el conocimiento acerca del canopeo. Los estudios de Sadras et al. (1989) proveyeron una de las primeras descripciones de la evolución estacional del sistema radical de un cultivo extensivo, y Aguirrezábal y Tardieu (1996) y Aguirrezábal et al. (1993, 1994) exploraron los efectos de la temperatura y la radiación incidente sobre el crecimiento radical en girasol, pero he elegido otro aspecto de los estudios sobre raíces para ilustrar este ejemplo. Un tema candente en ecofisiología de cultivos es cuán eficaces son las raíces en extraer agua y cómo este atributo varía entre cultivos y entre suelos. Dardanelli et al. (1997) dieron un paso importante en este sentido al estudiar la tasas de profundización del sistema radical y las tasas de extracción de agua en diferentes estratos del suelo expresadas por diferentes cultivos de verano bajo condiciones de alta demanda transpiratoria. Los resultados pusieron de manifiesto diferencias entre especies y dentro de especies en los patrones de profundización del sistema radical, profundidad máxima de extracción de agua por los cultivos y tasas de extracción (destacándose el girasol por su mayor tasa de

profundización, mayor profundidad alcanzada por las raíces y la alta tasa de extracción de agua). Estos hallazgos fueron un insumo importante para la formulación de una nueva aproximación al modelado de extracción de agua por los cultivos (Dardanelli et al., 2004).

5. Ecofisiología de la interacciones genotipo por ambiente

Las interacciones genotipo por ambiente, particularmente cuando tienen un mayor peso relativo que el componente genético en la explicación de las variaciones en el rendimiento u otros atributos del cultivo, entorpecen de manera importante el proceso del mejoramiento genético vegetal porque generan incertidumbre en la estimación de la superioridad general de un genotipo y, en muchos casos, resulta muy difícil discernir sus orígenes. En particular, se sabe muy poco acerca de las bases fisiológicas de estas interacciones y frecuentemente se carece de indicadores indirectos o diferentes al rendimiento que faciliten el proceso de selección. La aplicación de técnicas de clasificación y ordenamiento al análisis de los resultados de ensayos multisitio ha permitido demostrar que la selección por adaptación específica a las regiones central y norte de la Argentina resultaría en un aumento en la tasa de respuesta a la selección (de la Vega et al. 2001, 2002, Chapman y de la Vega, 2002). Se constató además que siembras tardías en Venado Tuerto servirían como ambiente de selección indirecta para la región girasolera norte (N. de Sta. Fe, Chaco, Bolivia). Manipulaciones de las condiciones ambientales y el seguimiento del crecimiento, desarrollo y rendimiento de cultivos experimentales en

siembras normales y tardías en Venado Tuerto, han servido para identificar dos atributos útiles para el proceso de mejoramiento, en particular para selección indirecta para la región norte (de la Vega y Hall, 2002a, 2002b). En este caso particular, diferencias entre híbridos de girasol en su capacidad para cuajar granos en la porción central del capítulo y para mantener durante más tiempo el área foliar del cultivo en siembras tardías presentaron una mayor correlación fenotípica con la región norte que el rendimiento per se y sirvieron para identificar materiales con mejor adaptación a dicha región. Éste constituye uno de los pocos casos conocidos (fuera de contrastes asociados a la duración del ciclo o el tiempo hasta floración) en la bibliografía donde se ha podido establecer conexiones entre caracteres fácilmente observables (y, por lo tanto, útiles en el proceso de selección) conectados a la determinación del rendimiento, y a la adaptación a condiciones ambientales particulares. Representa, por lo tanto, un ejemplo de las conexiones, frecuentemente buscadas pero raras veces halladas, entre la ecofisiología y el mejoramiento de un cultivo.

6. El ajuste osmótico y la mitigación de la pérdida de rendimiento bajo sequía.

En 1993 se demostró que existía variabilidad intraespecífica para el atributo de ajuste osmótico en girasol y que las diferencias observadas en etapas tempranas del crecimiento eran buenas predictoras del grado de ajuste osmótico expresado en etapas posteriores del ciclo (Chimenti y Hall, 1993). En la década siguiente, se demostró que el atributo era heredable, se perfeccionó una técnica para seguir

la presencia del atributo en el proceso de selección a nivel de plántula y se logró obtener familias F4 y F5 de alto y bajo nivel de ajuste osmótico dentro de un fondo genético similar. Esto último se logró a partir de cruzamientos entre individuos de líneas endocriadas que expresaban distinto nivel de ajuste osmótico bajo sequía, seguidos de selección disruptiva. Estas familias (dos en cada categoría) fueron expuestas a sequías prolongadas (30 ó 36 días) en la fase de pre-antesis (Chimenti et al., 2002) o en la fase de post-antesis (Chimenti, com. pers.) en cultivos a densidad comercial y en condiciones de campo. En ambos casos, se encontró que, sometidas a sequía, las familias de alto ajuste osmótico extrajeron más agua de los estratos profundos del perfil y rendían más que las familias de bajo ajuste osmótico. Estas diferencias entre familias con diferente nivel de ajuste osmótico estaban asociadas a diferencias en la dinámica del área foliar verde y en el número de granos (sequía pre-antesis) o el peso unitario de los mismos (sequía post-antesis). Los resultados de esta línea de investigación, aparte de su obvia importancia para la obtención de cultivares de girasol con mayor tolerancia a la sequía, lo son en un sentido más amplio. Se ha discutido, frecuentemente sobre la base de información parcial, acerca del valor de este atributo como fuente de tolerancia a la sequía en especies cultivadas (por ej., Serraj y Sinclair, 2002). Dos argumentos en este sentido han sido que: i) el costo metabólico del ajuste osmótico en un cultivar que expresa este atributo podría reducir el rendimiento en años con buena provisión de agua, y ii) el ajuste osmótico es un atributo potencialmente interesante desde el punto de vista de la supervivencia pero

irrelevante en condiciones de agricultura comercial, ya que los rendimientos de los cultivos sometidos a sequías de la intensidad requeridas para que el atributo confiera alguna ventaja serían insuficientes como para justificar su cosecha. Los resultados de las investigaciones en girasol demuestran que las familias con alto grado de ajuste osmótico tienen rendimientos, bajo riego, indistinguible de los rendimientos de las familias de bajo ajuste osmótico, que la incorporación del atributo mejora significativamente la capacidad del cultivo de reducir las pérdidas de rendimiento bajo sequía, y que los rendimientos bajo sequías prolongadas obtenidos aún con las familias de bajo ajuste osmótico se encuentran claramente dentro de la zona de rendimientos comercialmente interesantes.

Conclusiones

Los ejemplos precedentes y otros tantos igualmente apropiados que ha sido necesario omitir por falta de espacio, constituyen argumentos sólidos a favor de la noción que los avances del conocimiento acerca de la ecofisiología del girasol realizados en la Argentina son importantes en un marco que excede el del cultivo y el de la Argentina. Ejercicios similares al presente, aplicados a las publicaciones de autores argentinos en maíz y trigo, arrojarían resultados similares. Corresponde, entonces, intentar discernir qué factores fueron decisivos en el proceso exitoso de asentamiento de la disciplina. En el caso del girasol, la asociación entre investigadores argentinos y del extranjero y la conexión entre programas de investigación y la formación de recursos humanos (maestrías y doctorados) han sido

factores importantes. Aproximadamente la mitad de los trabajos publicados sobre girasol (1985-2004) estuvieron asociados a tesis de maestría y doctorado completados en la Argentina (dos tercios de esa fracción) o en el extranjero (un tercio). Las conexiones con investigadores del extranjero también ha sido un factor importante: aproximadamente el 40% de los trabajos publicados incluyen en su autoría a investigadores extranjeros o investigadores graduados argentinos residentes en el exterior al momento de efectuarse la investigación (al efectuar esta estimación se excluyeron de esta categoría los trabajos asociados a un doctorado o maestría realizado en el exterior). Puedo dar fe, por experiencia propia, que estas interacciones son una fuente muy importante de ideas y aproximaciones nuevas.

En el título de esta disertación he evitado utilizar el término madurez. Esta reticencia refleja la convicción que el grado de cobertura de los principales procesos del cultivo resulta, en girasol al igual que en las otras especies para las que existe un cúmulo importante de conocimientos generados en el país, insuficiente. Para citar algún ejemplo, no existen para el girasol y en la Argentina estudios sobre cambios estacionales, geográficos o de manejo en la eficiencia en el uso de agua. De la misma forma, desconocemos como varía la eficiencia en el uso del nitrógeno y su dependencia del ajuste entre las dinámicas de oferta del suelo y de demanda del cultivo para diferentes suelos y sistemas de manejo. Hay muy poco hecho sobre el control del desarrollo por genotipo y fotoperíodo (León et al., 2000, Hall, 2001) a pesar de los avances logrados en el mapa genético de la especie (Yu et al., 2003). Las bases

ecofisiológicas de la tolerancia a la densidad poblacional y la susceptibilidad al vuelco y el quebrado, ambos temas acerca de cuya importancia hay un consenso generalizado, recién comienzan a ser abordados. El hecho de que no exista información sólida acerca cuestiones tan básicas como las que aquí se señalan, habla a las claras que aún no se pueda considerar que los estudios en este campo hayan adquiridos cierta madurez. También es importante, al considerar la evolución futura de la disciplina en el país las señales preocupantes que sugieren que se está produciendo una importante polarización en los estudios biofísicos de los sistemas naturales y cultivados. Este proceso muestra un crecimiento importante en los estudios a los niveles molecular y regional o global, combinado con una reducción de fondos disponibles para estudios en los eslabones intermedios de la cadena de niveles de organización. Según el desenlace de esta polarización en nuestro país, la ecofisiología de los cultivos podrá, o no, llegar a la madurez en la misma.

Resumiendo, este análisis de las investigaciones en ecofisiología del girasol demuestra que los investigadores de nuestro país han realizado contribuciones sustanciales al conocimiento sobre el cultivo, que la conexión entre la investigación y la formación de recursos humanos ha jugado un importante papel en el establecimiento de la disciplina, así como lo han hecho los trabajos en colaboración con investigadores de otras partes del mundo. Si bien existen grupos de investigación formados y activos en el tema, demostrado a través de una producción sostenida en el tiempo, la cobertura temática resulta incompleta e insuficiente para atender las

demandas reales de solución de problemas las que, por otra parte, están en continua evolución. Por último, la experiencia en otras partes del mundo y en la Argentina indica que es importante asegurar, dentro del espectro de disciplinas asociadas a la agronomía, la actividad en el campo de la ecofisiología. Ésta será la única garantía de que el país disponga de investigadores entrenados en el abordaje de los problemas propios de las escalas temporales y espaciales que caracterizan a los cultivos, problemas que, por otra parte, no es posible abordar con genuinas expectativas de éxito desde otros niveles de organización.

La exposición estuvo ilustrada por numerosas diapositivas.

Agradecimientos

Agradezco a la Academia por el honor que me ha conferido; a mi familia por haber tolerado las restricciones inherentes a un esposo y padre investigador; a mis mentores por haber orientado mis pasos hacia la investigación en la ecofisiología de los cultivos; a mis colegas del IFEVA por generar y mantener un ambiente donde aprender es inevitable; a mis amigos argentinos y de otras partes del mundo con quienes he compartido los desafíos, éxitos y fracasos en la investigación por su estímulo, amistad e ingenio; y a los estudiantes de grado y postgrado que me han corregido y educado en cada interacción que hemos tenido.

Referencias

- Aguirrezábal, L.A.N. and Tardieu, F., 1996. An architectural analysis of the elongation of the field grown sunflower root system. Elements for modeling the effects of temperature and intercepted radiation. *J. Exp.Bot.* 47: 411-420.
- Aguirrezábal, L.A.N., Pellerin, S. and Tardieu, F., 1993. Carbon nutrition, root branching and elongation. Can the present state of knowledge allow a predictive approach at a whole plant level? *Environ. Exp.Bot.* 33: 121-130.
- Aguirrezábal, L.A.N., Deleens, E. and Tardieu, F., 1994. Root elongation rate is accounted for by intercepted PPFD and source sink relations in field and laboratory grown sunflower. *Plant Cell Envir.* 17: 443-450.
- Aguirrezábal, L.A.N., Lavaud, Y., Dosio, G.A.A., Izquierdo, N.G., Andrade, F.H., González, L.M., 2003. Intercepted solar radiation effect during grain filling determines sunflower weight per seed and oil concentration. *Crop Sci.* 43: 152-161.
- Andrade, F.H. and Ferreiro, M. (1996). Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Res.* 48: 155-165, 1996.
- Bermann, B., Ginzo, H.D. y Soriano, A., 1969. Eco-fisiología del maíz I: Relaciones entre la economía del agua y el crecimiento en plantas de maíz con riego y sin riego. *Rev. Investig. Agrop.*(ser. 2), 6:635-64.
- Cantagallo, J.E. and Hall, A.J. 2002. Seed number in sunflower as affected by light stress during the floret differentiation interval. *Field Crops Res.* 74: 173-181.
- Cantagallo, J.E., Chimenti, C.A., Hall, A.J., 1997. Number of seeds per unit area in sunflower correlates well with a photothermal quotient. *Crop Sci.* 37:1780-1786.
- Cantagallo, J.E., Medan, D., and Hall, A.J., 2004. Grain number in sunflower as affected by shading during floret growth, anthesis and grain setting. *Field Crops Res.* 85: 191-202.
- Canvin, D.T. 1965. The effect of temperature on the oil content and fatty acid composition of the oils from several oil seed crops. *Can.J. Bot.* 43: 63-69.
- Chapman, S.C, de la Vega, A.J., 2002. Spatial and seasonal effects confounding interpretation of sunflower yields in Argentina. *Field Crops Res.* 73: 107-120.
- Chimenti, C.A. and Hall, A.J., 1993. Genetic variation and changes with ontogeny of osmotic adjustment in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Euphytica*, 71:201-210.

- Chimenti, C.A. and Hall, A.J., 1994. Responses to water stress of the apoplastic water fraction and the bulk modulus of elasticity in sunflower (*Helianthus annuus* L.) genotypes of contrasting capacity for osmotic adjustment. *Plant Soil*, 166: 101-107.
- Chimenti, C.A. and Hall, A.J., 2001. Grain number responses to temperature during floret differentiation in sunflower. *Field Crops Res.* 72: 177-184.
- Chimenti, C.A., Hall, A.J. and López, M.S., 2001 Embryo growth rate and duration in sunflower as affected by temperature. *Field Crops Res.* 69: 81-88.
- Chimenti, C.A., Pearson, J. and Hall, A.J., 2002. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. *Field Crops Res.* 75:235-246.
- Connor, D.J. and V.O. Sadras. 1992. Physiology of yield expression in sunflower. *Field Crops Res.* 30: 333-389.
- Connor, D.J. and Hall, A.J , 1997. Sunflower physiology. En Schneiter, A.A. (ed.) *Sunflower Technology and Production, Agronomy Monograph 35* : 113-182, American Society of Agronomy : Madison, USA.
- Connor, D.J., Hall, A.J. and Sadras, V.O., 1993. Effect of nitrogen content on the photosynthetic characteristics of sunflower leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 20: 251-263.
- Connor, D.J., Sadras, V.O. and Hall, A.J., 1995. Canopy nitrogen distribution and the photosynthetic performance of sunflower crops during grain filling - a quantitative analysis. *Oecologia*, 101: 274-281.
- Dardanelli, J.L., Bachmeier, R., Sereno, R. and Gil, R.,1997. Rooting depth and soil water extraction patterns of different crops in a silty loam haplustoll. *Field Crops Res.* 54: 29-38.
- Dardanelli, J.L., Ritchie, J.T., Calmon, M and Collino, D.J. (2004). An empirical model for root water uptake. *Field Crops Res.* 87:59-71.
- de la Vega A.J., S.C. Chapman, 2001. Genotype by environment interaction and indirect selection for yield in sunflower II. Three-mode principal component analysis of oil and biomass yield across environments in Argentina. *Field Crops Res.* 72:39-50.
- de la Vega, A.J. and Hall, A.J., 2002a. Effects of planting date, genotype and their interaction on sunflower yield. I. Determinants of oil-corrected grain yield. *Crop Sci.* 42: 1191-1201.

- de la Vega, A.J. and Hall, A.J., 2002b. Effects of planting date, genotype and their interaction on sunflower yield. II. Components of oil yield. *Crop Sci.* 42: 1202-1210.
- de la Vega, A.J., Chapman, S.C. and Hall, A.J., 2001. Genotype by environment interaction and indirect selection for yield in sunflower. I. Two-mode pattern analysis of oil and biomass yield across environments in Argentina. *Field Crops Res.* 72: 17-38.
- de la Vega, A.J., Hall, A.J. and Kroonenberg, P.M., 2002. Investigating the physiological bases of predictable and unpredictable genotype by environment interactions using three-mode pattern analysis. *Field Crops Res.* 78: 165-183.
- Dosio, G.A.A., Aguirrezábal, L.A.N., Andrade, F.H. and Pereyra, V.R., 2000. Solar radiation intercepted during seed filling and oil production in two sunflower hybrids. *Crop Sci.* 40: 1637-1644.
- Dosio, G.A.A., Rey, H., Lecoeur, J., Izquierdo, N.G., Aguirrezábal, L.A.N., Tardieu, F., and Turc, O., 2003. A whole-plant analysis of the dynamics of expansion of individual leaves of two sunflower hybrids. *J. Exp. Bot.* 2003 54: 2541-2552.
- Hall, A.J., 2001. Sunflower ecophysiology: some unresolved issues. *Oleag. Corps Gras Lip.* 8:15-21.
- Hall, A.J.; Chimenti, C.A.; Vilella, F. and Freier, G., 1985. Timing of water stress effects on yield components in sunflower. pp. 131-6, *Proceedings XI International Sunflower Conference, Internat. Sunfl. Assoc.: Mar del Plata.*
- Hall, A.J., Connor, D.J. and Whitfield, D.M., 1989. Contribution of pre-anthesis assimilates to grain filling in irrigated and water stressed sunflower crops. I. Estimates using labelled carbon. *Field Crops Res.* 20: 95-112.
- Hall, A.J., Whitfield, D.M. and Connor, D.J., 1990a. Contribution of pre-anthesis assimilates to grain-filling in irrigated and water-stressed sunflower crops. II. Estimates from a carbon budget. *Field Crops Res.* 24: 273-94.
- Hall, A. J., Connor, D.J. and Whitfield, D.W., 1990b. Root respiration during grain filling in sunflower: The effects of water stress. *Plant Soil:* 121: 57-66.
- Hall, A.J., Connor, D.J. and Sadras, V.O., 1995. Radiation-use efficiency of sunflower crops: Effects of specific leaf nitrogen and ontogeny. *Field Crops Res.* 41: 65-77.
- Hernández, L.F. and Orioli, G.A., 1985a. Imbibition and germination rates of sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds according to fruit size. *Field Crops Res.* 10: 355-360.

- Hernández, L.F. and Orioli, G.A., 1985b. Relationships between root permeability to water, leaf conductance and transpiration rate in sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars. *Plant Soil* 85: 229-235.
- Izquierdo, N., Aguirrezábal, L., Andrade, F., Pereyra, V., 2002. Night temperature affects fatty acid composition in sunflower oil depending on the hybrid and the phenological stage. *Field Crops Res.* 77: 115-126.
- León, A.J., Le, M., Rufener, G.K., Berry, S.T. and Mowers, R.P., 1995. Use of RFLP markers for genetic linkage of oil percentage in sunflower seed (*Helianthus annuus*). *Crop Sci.* 35: 558-564.
- Leon, A.J., Andrade, F.H. and Lee, M., 2000. Genetic mapping of factors affecting quantitative variation for flowering in sunflower. *Crop Sci.* 40: 404-407.
- León, A.J., Andrade, F.H. and Lee, M., 2003. Genetic analysis of seed –oil concentrations across generations and environments in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Crop Sci.* 43: 135-140.
- Libenson, S., Rodríguez, V., López Pereira, M., Sánchez, R. A., and Casal, J. J., 2002. Low red to far-red ratios reaching the stem reduce grain yield in sunflower. *Crop Sci.* 42: 1180-1185.
- López Pereira, M., Sadras, V.O. and Trápani, N. 1999a. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995. I. Yield and its components. *Field Crops Res.* 62:157-166.
- López Pereira, M., Sadras, V.O. and Trápani, N., 1999b. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995. II. Phenological development, growth and source-sink relationship. *Field Crops Res.* 63: 247-254.
- López Pereira M., Sadras V.O. and Trápani N., 2000. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995 III. Dry matter partitioning and grain composition. *Field Crops Res.* 67 :215-221.
- Mercau, J.L., Sadras, V.O., Satorre, E.H., Messina, C., Balbi, C., Uribelarrea, M. and Hall, A.J., 2001. On-farm assessment of regional and seasonal variation in sunflower yield in Argentina. *Agric. Syst.* 67 : 83-103.
- Messina, C.D, Hansen, J.W. and Hall, A.J, 1999. Land allocation conditioned on ENSO phases in the Pampas of Argentina. *Agric.Syst.* 60:197-212.

- Osmond, C.B. and Chow, W.S., 1988. Ecology of photosynthesis in sun and shade: Summary and prognostications. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 1-9.
- Passioura, J.B., 1996. Simulation models: Science, snake oil, education or engineering. *Agron. J.* 88: 690-694.
- Passioura, J.B., 2002. Environmental biology and crop improvement. *Funct. Plant Biol.*, 29:537-546.
- Ploschuk, E.L. and Hall, A.J., 1995. Capitulum position in sunflower affects grain temperature and duration of grain filling. *Field Crops Res.* 44: 111-117.
- Ploschuk, E.L. and Hall, A.J., 1997. Maintenance respiration coefficient for sunflower grains is less than that for the entire capitulum. *Field Crops Res.* 49:147-157.
- Rondanini, D., Savin, R. and Hall, A. J., 2003. Dynamics of fruit growth and oil quality of sunflower (*Helianthus annuus* L.) exposed to brief intervals of high temperature during grain filling. *Field Crops Res.* 83: 79 – 90.
- Rousseaux, M.C., Hall, A.J. and Sánchez, R.A., 1996. Far-red enrichment and photosynthetically active radiation level influence leaf senescence in field-grown sunflower. *Physiol. Plant.* 96: 217-224.
- Rousseaux, M.C., Bailaré, C.L., Jordan, E.T. and Vierstra, R.D., 1997. Directed overexpression of PHVA locally suppresses stem elongation and leaf senescence responses to far-red radiation. *Plant Cell Environ.* 20:1551-1558.
- Rousseaux, M.C., Hall, A.J. and Sánchez, R.A., 1999. Light environment, nitrogen content, and carbon balance of basal leaves of sunflower canopies. *Crop Sci.* 39: 1093-1100.
- Rousseaux, M.C., Hall, A.J. and Sánchez, R.A., 2000. Basal leaf senescence in a sunflower (*Helianthus annuus*) canopy: responses to increased R/FR ratio. *Physiol. Plant.* 110: 477-482.
- Sadras, V.O. and Hall, A.J., 1988. Quantification of temperature, photoperiod and population effects on plant leaf area in sunflower crops. *Field Crops Res.* 18: 185-96.
- Sadras, V.O. and Hall, A.J., 1989. Patterns of water availability for sunflower crops in semi-arid central Argentina. A simulation-based evaluation of their interactions with cropping strategies and cultivar traits. *Agric.Syst.* 31: 221-238.

Sadras, V.O. and Connor, D.J., 1991. Physiological basis of the response of harvest index to the fraction of water transpired after anthesis. A simple model to estimate harvest index for determinate species. *Field Crops Res.* 26: 227-239.

Sadras, V.O. and Villalobos, F.J., 1993. Floral initiation, leaf initiation and leaf appearance in sunflower. *Field Crops Res.* 33: 449-457.

Sadras, V.O. and F.J. Villalobos. 1994. Physiological characteristics related to yield improvement in sunflower (*Helianthus annuus* L.). En Slafer, G. ed. Genetic improvement of field crops. New York. Marcel Dekker. pp.287-319.

Sadras, V.O., and Trápani, N. 1999. Leaf expansion and phenologic development: key determinants of sunflower plasticity, growth and yield. En Smith, D.L., and Hamel, C. eds., Physiological control of growth and yield in field crops. Berlin. Springer-Verlag. pp. 205-232.

Sadras, V.O., Hall, A.J., Trapani, N.T. and Vilella, F., 1989. Dynamics of rooting and root length:leaf area relationships as affected by plant population in sunflower crops. *Field Crops Res.* 22: 45-57.

Sadras, V.O., Whitfield, D.M., and Connor, D.J., 1991a. Transpiration efficiency in crops of semi-dwarf and standard-height sunflower. *Irrig. Science* 12: 87-91.

Sadras, V.O., Whitfield, D.M., and Connor, D.J., 1991b. Regulation of evapotranspiration and its partitioning between transpiration and soil evaporation by sunflower crops. A comparison between hybrids of different stature. *Field Crops Res.* 28: 17-37.

Sadras, V.O., Hall, A.J. and Connor, D.J., 1993a. Light-associated nitrogen distribution profiles in flowering canopies of sunflower (*Helianthus annuus* L.) altered during grain growth. *Oecologia*, 95: 488-494

Sadras, V.O., Villalobos, F.J., and Fereres, E., 1993b. Leaf expansion in field-grown sunflower in response to soil and leaf water status. *Agron. J.* 8: 564-570.

Sadras, V.O., Villalobos, F.J., Fereres, E. and Wolfe, D.W., 1993c. Leaf responses to soil water deficits: comparative sensitivity of leaf expansion rate and leaf conductance in field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Soil* 153: 189-194.

Sadras, V.O., Echarte, L. and Andrade, F.H., 2000. Profiles of leaf senescence during reproductive growth of sunflower and maize. *Ann. Bot.* 85: 185-195.

Santalla, E.M., Dosio, G.A.A., Nolasco, S.M., Aguirrezábal, L.A.N. (2002) Effects of intercepted solar radiation on sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed composition from different head positions. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 79: 69-74.

- Serraj, R and Sinclair, T.R. 2002. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions?. *Plant Cell Env.* 25:333-341.
- Sinclair, T.R., Purcell, L.C and Sneller, C.H., 2004. Crop transformation and the challenge to increase yield potential. *TRENDS Pl. Sci.* 9: 70-75.
- Trápáni, N. and Hall, A.J., 1996. Effects of level of insertion and nitrogen supply on the expansion of leaves of field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Soil* 184: 331-340.
- Trapani, N., Hall, A.J., Sadras, V.O. and Vilella, F., 1992. Ontogenetic changes in radiation use efficiency of sunflower (*Helianthus annuus* L.) crops. *Field Crops Res.* 29: 301-315.
- Trapani, N., Hall, A.J. and Villalobos, F.J., 1994. Pre-anthesis partitioning of dry matter in sunflower (*Helianthus annuus* L.) crops. *Field Crops Res.* 37: 235-246.
- Trapani, N., Hall, A.J., and Weber, M. , 1999. Effects of constant and variable nitrogen supply on sunflower (*Helianthus annuus* L.) leaf cell number and size. *Ann. Bot.* 84: 599-606.
- Vega, C.R.C., and Sadras, V.O., 2003. Size-dependent growth and the development of inequality in maize, sunflower and soybean. *Ann. Bot.* 91:795-805.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A., 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Ann. Bot.* 85: 461-468.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., 2001a. Reproductive partitioning and seed set efficiency in grain crops. *Field Crops Res.* 72: 163-175.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A., Valentinuz, O.R., 2001b. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower and maize. *Crop Sci.* 41: 748-754.
- Velasco, L., Pérez-Vich, B. and Fernández-Martínez, J.M., 2004. Grain quality in oil crops. En Benech Arnold, R.L. and Sánchez, R.A. (eds.) *Seed physiology: Applications to agriculture.* Food Products Press, New York NY, U.S.A.
- Villalobos, F.J. and J.T. Ritchie. 1992. The effect of temperature on leaf emergence rates of sunflower genotypes. *Field Crops Res.* 29: 37-46.
- Villalobos, F.J., Sadras, V.O., Soriano, A., and Fereres, E., 1994c. Planting density effects on dry matter partitioning and productivity of sunflower genotypes. *Field Crops Res.* 36: 1-11.

Villalobos, F.J., Hall, A.J., Ritchie, J.T. and Orgaz, F., 1996. Oilcrop-Sun: A development, growth and yield model of the sunflower crop. *Agron. J.* 88: 403-415.

Whitfield, D.M., Connor, D.J. and Hall, A.J., 1989. Carbon dioxide balance of sunflower (*Helianthus annuus* L.) subjected to water stress during grain filling. *Field Crops Res.* 20: 65-80.

Yu, J.K., Tang, S., Slabaugh, M.B., Heesacker, A., Cole, G., Herring, M., Soper, J., Han, F., Chu, W.C., Webb, D.M., Thompson, L., Edwards, K.J., Berry, S., Leon, A.J., Grondona, M., Olungu, C., Maes, N., Knapp, S., 2003. Towards a saturated molecular genetic linkage map for cultivated sunflower. *Crop Sci.* 43: 367-387.