

DURACIÓN DE LA ETAPA REPRODUCTIVA Y EL RENDIMIENTO DE TRIGO

DURATION OF THE REPRODUCTIVE STAGE AND THE GRAIN YIELD OF WHEAT

Ernesto Solís Moya^{1*}, Miguel Hernández Martínez¹, Anatoli Borodanenko², José Luis Aguilar Acuña¹
y Óscar Arath Grajeda Cabrera¹

¹Programa de Trigo, Campo Experimental Bajío, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Apdo. Postal 112 C.P. 38000 Celaya, Gto., México. Tel. 01 (461) 611-5323. Correo Electrónico: esolism6@prodigy.net.mx ²Programa de Trigo, Instituto de Ciencias Agrícolas, Universidad de Guanajuato. Ex - Hacienda el Copal Apdo. Postal. 311. C.P 36500. Irapuato, Gto., México. Tel. 01 (462) 624-8678.

* Autor para correspondencia

RESUMEN

En este trabajo se evaluó el efecto de la temperatura y el fotoperiodo sobre la duración del periodo reproductivo y su relación con el rendimiento y sus componentes, en ocho genotipos de trigo (*Triticum* spp.). Se establecieron tres fechas de siembra con intervalos de 30 d, del 16 de noviembre del 2001 al 15 de enero del 2002. Se registró la duración de los periodos de iniciación floral a iniciación de la espiguilla terminal (etapa reproductiva temprana) e iniciación de la espiguilla terminal a antesis (etapa reproductiva tardía), y la influencia de la duración de estos periodos sobre el rendimiento de grano y sus componentes. La menor duración del ciclo biológico hasta madurez fisiológica se obtuvo en la fecha de siembra más tardía (15 de enero), y la mayor duración en la primera fecha. La tercera fecha de siembra dio el menor rendimiento de grano, debido principalmente a que en esa fecha se tuvo el menor tamaño de grano, menor número de espiguillas por espiga, así como menor cantidad de granos de flores distales. En general, los genotipos con menor duración de la etapa reproductiva temprana presentaron los rendimientos más altos. Las correlaciones importantes ($r \geq 0.70$) entre duración de etapas reproductivas y el rendimiento, ocurrieron para la etapa reproductiva tardía ($r = 0.73$). Esto se debió principalmente a que el número de granos distales aumentó al prolongarse dicha etapa ($r = 0.70$) lo que también condujo a lograr mayor número de granos por espiga ($r = 0.79$).

Palabras clave: *Triticum* spp, granos por unidad de superficie, iniciación floral, componentes de rendimiento, cociente fototérmico, temperatura.

SUMMARY

This work evaluated the effect of temperature and photoperiod on reproductive period duration and their relationship with yield, and yield components, in eight wheat genotypes (*Triticum* spp.). Three planting dates at 30 d intervals of were established, from the 16 November 16 2001 to January 15 2002. The length in days from floral initiation to terminal spikelet initiation (early reproductive stage), and from initiation of the terminal spikelet to anthesis (late reproductive stage), and the effect of the duration of these stages on yield and its components were evaluated. The last planting date (January 15), re-

ported the smallest duration in the biological cycle until physiologic maturity, while the first date produce the biggest duration. The third planting date gave the smallest grain yield per ha, mainly due to the smallest grain size, lesser spikelets per spike and less amount of grains in distal flowers. In general, the genotypes with the shortest duration of the early reproductive stage presented the highest yields. The most important correlations ($r \geq 0.70$) between duration of reproductive stages and yield occurred at the late reproductive stage ($r = 0.73$), because the number of distal grains increased as the stage duration increased ($r = 0.70$). In turn this led to an increasing number of grains per spike ($r = 0.79$).

Index words: *Triticum* spp, grains for surface unit, floral initiation, yield components, photothermal quotient, temperature.

INTRODUCCIÓN

El rendimiento de grano de trigo (*Triticum* spp.) está determinado por el peso y el número de granos por unidad de superficie y este último componente es el que presenta correlación más alta con el rendimiento (Abbate *et al.*, 1998). El número de granos por unidad de superficie se establece en la fase reproductiva, que comprende el periodo entre las etapas de iniciación floral y antesis (Slafer *et al.*, 1996). La fase reproductiva inicia cuando el ápice del tallo realiza el cambio de estado vegetativo a reproductivo e inicia la diferenciación de primordios de espiguillas. La primera evidencia de la iniciación floral es cuando el ápice presenta un abultamiento en la parte media, y los primordios de las espiguillas inician su diferenciación como protuberancias dobles en los flancos del ápice; la cresta superior representa un primordio de espiguilla y la inferior uno foliar. Los genotipos precoces llegan a iniciación floral en menor tiempo que los tardíos y producen un número menor de hojas (Kirby y Appleyard, 1984).

Antes de la diferenciación de la espiguilla terminal, la planta comienza a producir primordios florales y continua con este proceso hasta alcanzar un máximo de 7 a 11 flores por espiguilla (Kirby, 1988); de éstas, sólo sobreviven de tres a cinco flores hasta el momento de antesis, debido a la fuerte competencia por fotoasimilados entre la espiga y el tallo que inicia su crecimiento una vez que la espiguilla terminal ha completado su diferenciación y formación (Slafer *et al.*, 1996).

Hay evidencia de que si se reducen las fuerzas de demanda de carbono en otros órganos de la planta y se incrementa en la espiga en crecimiento, entonces se aumenta el número de granos. A esto se debió el éxito de la revolución verde, la cual fue consecuencia de la introducción de genes de enanismo que permitieron reducir el porte de la planta y contribuyeron a disminuir la susceptibilidad al acame y aumentar el índice de cosecha. El aumento del índice de cosecha también se debió al incremento del número de granos por m², componente del rendimiento que se favoreció por la mayor asignación de biomasa a las espigas a expensas de los tallos, durante el periodo de crecimiento de las inflorescencias (Brooking y Kirby, 1981). Los genotipos que poseen genes de enanismo producen más granos por unidad de superficie debido a que en ellos hay menos competencia entre la espiga y el tallo en desarrollo, durante la etapa de crecimiento activo de la espiga. De esta forma, en trigos de porte bajo hay más asimilados disponibles para la espiga en crecimiento, que en los de porte alto, lo que les permite incrementar el suministro de carbono a las flores en desarrollo y lograr mayor número de granos y mayor rendimiento (Fischer y Stokman, 1986). Según Fischer (1985) el periodo crítico que determina el número final de granos por unidad de superficie es el que transcurre entre la iniciación de la espiguilla terminal y la antesis.

La etapa reproductiva temprana, de iniciación floral a iniciación de la espiguilla terminal, es sensible a la temperatura y al fotoperiodo (Masle *et al.*, 1989). Cuando en esta etapa la tasa de desarrollo se acelera por efecto del fotoperiodo, se acorta su duración y, por consiguiente, se forman menos espiguillas (Slafer y Whitechurch, 2001). En cambio cuando la longitud de la fase es afectada por la temperatura, eso no necesariamente ocurre puesto que también afecta la tasa de iniciación de espiguillas (Slafer y Rawson, 1994). La etapa reproductiva tardía, de espiguilla terminal a antesis, también es afectada por la temperatura, mientras que el fotoperiodo tiene un efecto mínimo en la duración de esta etapa (Slafer y Whitechurch, 2001). Fischer y Maurer (1976) postularon que las temperaturas altas incidentes poco antes de la antesis reducen la duración del periodo de crecimiento de la espiga. En ambientes controlados se ha observado mayor tasa de desarrollo

de la espiga de trigo y un menor número final de espiguillas por espiga a temperaturas altas (30 °C) que a bajas (10 °C). El número alto de espiguillas a bajas temperaturas se atribuyó a un periodo más largo de diferenciación de las espiguillas (Friend, 1965). Por tanto, una estrategia para incrementar el número de granos por unidad de superficie es alargar la duración del periodo reproductivo, de manera que se produzcan más espiguillas y flores por espiga que demandarán una cantidad mayor de biomasa durante el crecimiento de las espigas, con el consecuente incremento en el número de granos por metro cuadrado y en rendimiento de grano.

Dado que en El Bajío, México no se han evaluado las fases que determinan el rendimiento de grano, esta investigación se hizo para estudiar el afecto de la temperatura y el fotoperiodo en dos etapas fenológicas, la de iniciación floral a iniciación de espiguilla terminal y la de iniciación de la espiguilla terminal a antesis. Tal efecto se midió en el número de granos y el rendimiento en ocho genotipos de trigo, bajo el postulado de que los genotipos con mayor número de granos por unidad de superficie tienen mayor duración de la fase reproductiva.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se llevó a cabo en el Campo Experimental Bajío (CEBAJ) perteneciente al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). El CEBAJ se localiza en Celaya, Guanajuato a 20° 32' LN, 100° 48' LW y 1752 msnm; su precipitación y temperatura media anuales son 578 mm y 19.8 °C, respectivamente. El suelo donde se estableció el experimento se clasifica como Vertisol de textura arcillosa, pH 7.8, materia orgánica 2.31 %, nitrógeno 5.62 mg kg⁻¹, fósforo 12.3 mg kg⁻¹ y potasio 1016 mg kg⁻¹. Los ocho genotipos incluidos fueron: Bárcenas S2002, Cortazar S94, Gálvez M87, Temporalera M87, Eneida F94, Juchi F2000, Camon 5 y Topacio C97, que se establecieron en tres fechas de siembra (FS), separados por intervalos de 30 d a partir del 16 de noviembre del 2001. Los seis primeros genotipos son trigos harineros (*Triticum aestivum* L.) y los dos últimos son trigos cristalinos (*Triticum turgidum* var. *durum*). Los tratamientos se distribuyeron en un diseño de bloques al azar con cuatro repeticiones, en una serie de experimentos (experimento semejantes repetidos), en donde cada experimento corresponde a una fecha de siembra. El modelo fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + \pi k + \theta l(k) + \tau_j + \gamma_{jk} + e_{ijkl}$$

$$i = 1, 2, \dots, b; j = 1, 2, \dots, t; k = 1, 2, \dots, q; l = 1, 2, \dots, r;$$

donde: $Yijkl$ = valor de la característica en estudio; μ = efecto común a todas las observaciones; πk = efecto de la fecha de siembra k ; $\theta l(k)$ = efecto de la repetición l dentro de la fecha de siembra k ; τj = efecto del tratamiento j ; γjk = interacción tratamiento por fechas de siembra; $\epsilon ijkl$ = error.

La parcela experimental estuvo formada por cuatro surcos de 8 m de largo separados a 0.3 m, y la parcela útil de los dos surcos centrales de 3 m de largo. Las parcelas fueron separadas por calles de 1 m de ancho. Se sembró a una densidad de 120 kg ha⁻¹, y se fertilizó con la fórmula 240N-60P-00K; la mitad del nitrógeno y todo el fósforo se aplicaron en la siembra, y la segunda mitad del nitrógeno en el primer riego de auxilio, a los 35 d. Para evitar estrés de humedad, se aplicaron cuatro riegos adicionales a los 65, 85, 100 y 115 d después de la siembra, para las dos primeras fechas de siembra. Para la tercera fecha no fue necesario aplicar el sexto riego, ya que la madurez fisiológica promedio de los genotipos ocurrió a los 113 d. Las malezas se controlaron con deshierbes manuales para evitar daños por efecto de herbicidas. En la etapa de embuche se aplicó Folicur 1000E® a una dosis de 0.5 L ha⁻¹ para controlar la roya lineal (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) y la roya de la hoja (*Puccinia triticina*).

Los caracteres medidos fueron: 1) Días a emergencia, de la siembra a la aparición de la primera hoja en al menos 50 % de las plántulas de la parcela; 2) Días a amacollo, de la siembra a la aparición del primer macollo en 50 % de las plántulas de la parcela; 3) Días a encañe, de la siembra a la detección del primer nudo en tres tallos principales de la parcela; 4) Días al espigamiento (DE), de la siembra hasta que aproximadamente 50 % de las espigas estuvieron expuestas; 5) Días a antesis (DA), de la siembra hasta que estuvieron expuestas las anteras en la parte media de la espiga en 50 % de las espigas de la parcela; 6) Días a madurez (DM), desde la siembra al momento en que 50 % de los pedúnculos de las plantas se tornaron de color amarillento; 7) Índice de cosecha (IC), mediante el cociente TRG/TRB, donde TRG = rendimiento de grano de 25 tallos de la parcela, TRB = rendimiento biológico de 25 tallos de la parcela; 8) Rendimiento de grano (RG), en gramos por parcela y se transformó a kg ha⁻¹; 9) Biomasa (BM), en t ha⁻¹, calculada por la razón RG en t ha⁻¹ / IC; 10) Número de espigas por metro cuadrado (EM2), igual a BM, en g m⁻²/TRB, en g; 11) Número de granos por metro cuadrado (GM2), igual a RG, en g m⁻²/peso del grano, en mg; 12) Número de granos por espiga (NGE), mediante el cociente GM2/EM2; 13) Número de espiguillas por espiga (NE), promedio de 10 espigas por parcela; y 14) Peso individual del grano (PIG), con el peso de 200 granos por parcela expresado en miligramos.

El momento de la iniciación floral y de la iniciación de la espiguilla terminal del ápice en desarrollo se determinó mediante disección del tallo principal y su observación al microscopio estereoscópico bajo aumento de 3X a 5X. El momento de aparición de la primera doble cresta (IF) se consideró como el inicio de formación de primordios florales (López-Castañeda y Richards, 1994), mientras que la iniciación de la espiguilla terminal (ET) se consideró cuando en el ápice del tallo principal se desarrolló un primordio de espiguilla (Kirby y Appleyard, 1984). Para estas observaciones se tomaron muestras de tres plantas por repetición, y se dejó de muestrear cuando el ápice de diez plantas alcanzó las etapas de doble cresta y espiguilla terminal el promedio de estas diez observaciones se consideró como el tiempo que requirieron los genotipos para llegar a estas etapas.

En antesis se identificaron con etiquetas 100 espigas por parcela, de las cuales se muestrearon 10 espigas por semana; se trilló cada espiga individualmente, y en cada espiguilla se separaron los granos más próximos al raquis (granos laterales) de los más distales (uno a tres granos situados entre los granos proximales al raquis) (Bindraban *et al.*, 1998). Los granos se contaron por separado y dicha información se usó para evaluar el efecto del retraso en la fecha de siembra sobre la producción de granos.

Las variables de clima se tomaron de una estación automática marca GroWeather de Davis Instruments Corporation (1997), ubicada a 100 m de distancia del experimento. Se estimaron las unidades calor (UC) para cada etapa fenológica, con una temperatura base de 4.5 °C (Ortiz-Monasterio *et al.*, 1994) y con el método residual (Flores *et al.*, 1985). El cociente fototérmico (CFT) se calculó diariamente con el siguiente algoritmo (Ortiz-Monasterio *et al.*, 1994).

Si la temperatura (T) > 10 °C, entonces $CFT d^{-1} =$ radiación solar (en MJ m⁻²)/(T-4.5); si T ≤ 4.5, entonces $CFT d^{-1} = 0$; u 4.5 < T ≤ 10 °C, entonces $CFT =$ radiación solar x [(T-4.5)/5.5]/5.5.

donde T es la temperatura media diaria [(temperatura máxima + temperatura mínima)/2] y el CFT se expresa en MJ m⁻² d⁻¹ °C⁻¹.

Los valores medios de radiación solar, temperatura y fotoperiodo por etapa fenológica en cada una de las fechas de siembra se presentan en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Valores promedio de radiación solar, temperatura media, unidades calor, cociente fototérmico y fotoperiodo por etapa fenológica en cada fecha de siembra. Ciclo otoño invierno 2001-02.

| FS | Periodo | RS | TM | UC | CF | F |
|--------------|----------|------|------|-------|-----|------|
| 15 noviembre | S a IF | 17.2 | 15.7 | 358.7 | 1.6 | 11.1 |
| | IF a ET | 15.3 | 13.9 | 170.0 | 1.7 | 11.8 |
| | ET a ANT | 18.6 | 14.7 | 509.6 | 1.9 | 11.5 |
| 15 diciembre | IF a ANT | 17.7 | 14.5 | 670.6 | 1.8 | 11.6 |
| | S a IF | 15.9 | 13.3 | 358.8 | 1.8 | 11.0 |
| | IF a ET | 19.9 | 15.8 | 169.7 | 1.8 | 11.9 |
| 15 enero | ET a ANT | 21.2 | 15.7 | 513.2 | 1.9 | 11.8 |
| | IF a ANT | 20.9 | 15.7 | 617.7 | 1.9 | 11.9 |
| | S a IF | 19.9 | 15.7 | 359.6 | 1.8 | 11.2 |
| | IF a ET | 18.8 | 15.4 | 141.9 | 1.8 | 12.3 |
| | ET a ANT | 24.6 | 17.3 | 513.5 | 1.9 | 12.1 |
| | IF a ANT | 23.1 | 16.8 | 589.5 | 1.9 | 12.2 |

FS = fecha de siembra; RS = radiación solar, en MJ m⁻² d⁻¹; TM = temperatura media en grados centígrados; UC = unidades calor; CF = cociente fototérmico; F = fotoperiodo; S a IF = etapa de siembra a doble cresta; IF a ET = etapa de doble cresta a espiguilla terminal; ET a ANT = etapa de espiguilla terminal a antesis; IF a ANT = etapa de doble cresta a antesis.

Se hicieron análisis de varianza y pruebas de comparaciones de medias (Tukey 0.05) para las etapas fenológicas y para el rendimiento y sus componentes, entre fechas de siembra y genotipos. Se estimó la asociación entre la duración de los periodos de iniciación floral a iniciación de la

espiguilla terminal [etapa reproductiva temprana (ERTE)] e iniciación de la espiguilla terminal a antesis [etapa reproductiva tardía (ERT)], con el rendimiento, sus componentes y los caracteres índice de cosecha y biomasa.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se detectaron diferencias altamente significativas entre fechas de siembra en 16 caracteres y no significativa en dos (Cuadros 2 y 3). Entre variedades hubo diferencias significativas en 18 caracteres. La interacción fechas de siembra x variedades fue significativa en 15 caracteres, y no significativa en tres. En los análisis de varianza por fecha de siembra (Cuadro 4) se observan diferencias significativas entre variedades en la primera fecha, en los siete caracteres analizados; en la segunda fecha hubo diferencias significativas entre variedades en seis de los caracteres estudiados, y no significativa en uno. En la fecha de siembra del 15 de enero hubo diferencias significativas entre variedades en seis caracteres, y no significativa en uno.

Cuadro 2. Cuadros medios del análisis de varianza de las etapas fenológicas a través de fechas de siembra en días y unidades calor, ciclo otoño invierno 2001-02.

| FV | GI | DIF | UCIF | DET | UCET | DA | UCA | DM | UCM | ERTE | ERT |
|----------|----|---------|---------|----------|---------|----------|----------|---------|----------|---------|----------|
| FS | 2 | 511.5** | 40572** | 1125.9** | 78817** | 4950.6** | 170352** | 11439** | 252583** | 193.5** | 1597.2** |
| Rep (FS) | 9 | | 59 | 1.0 | 122 | 1.5 | 235 | 106 | 659 | 1.7 | 2.0 |
| Var | 7 | 76.0** | 7569** | 163.2** | 17771** | 164.4** | 27705** | 225* | 13939** | 35.0** | 63.8** |
| FS X Var | 14 | 7.6** | 686** | 15.0** | 1671** | 18.5** | 2417** | 111 ns | 1929** | 16.8** | 16.7** |
| Error | 63 | 0.9 | 86 | 1.5 | | 1.0 | 153 | | 272 | 2.6 | 2.5 |
| Total | 95 | | | | | | | | | | |
| CV (%) | | | | 2.8 | 1.0 | 1.2 | 1.3 | 7.9 | 1.0 | 11.4 | 3.8 |

FV = Fuente de variación; FS = Fecha de siembra; Rep = repeticiones; Var = variedades; GI = grados de libertad; DIF = días a doble cresta; UCIF = unidades calor a doble cresta; DET = días a espiguilla terminal; UCET = unidades calor a espiguilla terminal; DA = días a antesis; UCA = unidades calor a antesis; DM = días a madurez; UCM = unidades calor a madurez; ERT = periodo en días de doble cresta a espiguilla terminal; ERT = periodo en días de espiguilla terminal a antesis; CV = coeficiente de variación; ns = no significativo.

Cuadro 3. Cuadros medios del análisis de varianza del rendimiento y sus componentes a través de fechas de siembra. Ciclo otoño invierno 2001-02.

| Fuente de variación | GI | RG | PIG | GM2 | EM2 | NE | NGE | GFC | GFL | |
|---------------------|----|------------|-------|------------|---------|--------|-------|-------|-------|------|
| FS | 2 | 53517964** | 574** | 90907503** | 12264 | 50.1** | 483** | 286** | 27 | |
| Rep (FS) | 9 | 1573664 | 5 | 7039832 | 5882 | 0.7 | 6 | 6 | 6 | |
| Var | 7 | 7450929** | 414** | 23870492** | 26560** | 21.4** | 134** | 31** | 57* | |
| FS X Var | 14 | 769663* | 36** | 5169538* | 3928ns | 4.4** | 67* | 15** | 29 ns | |
| Error | 63 | 371002 | 7 | 2563450 | 4731 | 0.5 | 33 | 6 | 22 | |
| Total | 95 | | | | | | | | | |
| CV (%) | | | 9.2 | 5.7 | 11.3 | 21.2 | 3.9 | 12.7 | 16.9 | 15.1 |

FV = Fuente de variación; FS = Fecha de siembra; Rep = repeticiones; Var = variedades; GI = grados de libertad; RG = rendimiento de grano en kg ha⁻¹; PIG = peso individual del grano en mg; GM2 = número de granos por metro cuadrado; EM2 = espigas por metro cuadrado; NE = número de espiguillas por espiga; NGE = número granos por espiga; GFC = número de granos de flores distales; GFL = número de granos de flores proximales; CV = coeficiente de variación; ns = no significativo.

Cuadro 4. Cuadrados medios del análisis de varianza de días a antesis, madurez, rendimiento y sus componentes por fecha de siembra. Ciclo otoño invierno 2001-02.

| FS | FV | GI | ERT | PLLG | PIG | GM2 | EM2 | GE | RG |
|--------------|--------------|----|--------|--------|---------|------------|--------|---------|-----------|
| 15 noviembre | Repeticiones | 3 | 4.1 | 8.4 | 5.8 | 1900342 | 803 | 6.3 | 924664 |
| | Variedades | 7 | 45.0** | 81.9** | 126.2** | 13527554** | 9014** | 112.9** | 3941547** |
| | Error | 21 | 3.9 | 3.7 | 10.8 | 2292986 | 1695 | 21.0 | 378864 |
| | Total | 31 | | | | | | | |
| | CV (%) | | 4.0 | 3.9 | 6.7 | 9.5 | 12.6 | 9.2 | 7.9 |
| 16 diciembre | Repeticiones | 3 | 1.9 | 0.6 | 5.6 | 14743253 | 14802 | 6.4 | 3202321 |
| | Variedades | 7 | 24.9** | 3.7** | 171.6** | 7729254* | 16477* | 86.2 ns | 3412795** |
| | Error | 21 | 2.3 | 0.9 | 3.9 | 2680112 | 9449 | 45.9 | 534883 |
| | Total | 31 | | | | | | | |
| | CV (%) | | 3.8 | 2.4 | 4.0 | 11.8 | 28.4 | 15.6 | 10.7 |
| 15 enero | Repeticiones | 3 | 0.1 | 0.5 | 3.6 | 4475900 | 2042 | 5.3 | 594007 |
| | Variedades | 7 | 27.3** | 32.1** | 188.0** | 12952760** | 8926* | 69.1 ns | 1635913** |
| | Error | 21 | 1.4 | 0.7 | 7.3 | 2717250 | 3050 | 31.3 | 199258 |
| | Total | 31 | | | | | | | |
| | CV (%) | | 3.3 | 2.1 | 6.5 | 13.1 | 18.2 | 13.2 | 8.6 |

FS = Fecha de siembra; FV = Fuente de variación; GI = grados de libertad; ERT = periodo en días de espiguilla terminal a antesis; PLLG = periodo en días de antesis a madurez; PIG = peso individual del grano en mg; GM2 = número de granos por metro cuadrado, EM2 = U espigas por metro cuadrado; GE = granos por espiga; RG = rendimiento; CV = coeficiente de variación; ns = no significativo.

La menor duración del ciclo biológico hasta madurez fisiológica se obtuvo en la fecha de siembra más tardía (15 de enero), y la mayor duración en la primera fecha (Cuadro 5). Es decir, las siembras tardías aceleran el desarrollo del trigo. Lo mismo ocurrió en las diferentes etapas que constituyen el ciclo, excepto en días a iniciación floral. La menor longitud del ciclo se asoció con menos UC. Slafer *et al.* (1996) indicaron que la duración de las etapas fenológicas de siembra a antesis son afectadas por temperatura y fotoperiodo y que la etapa de llenado de grano (antesis a madurez fisiológica) es afectada sólo por temperatura; al parecer, a esto se debe que los genotipos en promedio hayan ocupado menos UC para llegar a las etapas de iniciación floral, espiguilla terminal y antesis en la segunda y tercera fechas de siembra, en cambio, los requerimientos para el periodo de llenado de grano fueron muy similares, con diferencias de apenas 47 y 18 UC en la segunda y tercera fechas en relación con la primera fecha. Los valores del cociente fototérmico durante la etapa reproductiva tardía se incrementaron con la fecha de siembra; los valores mayores coincidieron con la menor duración de esta etapa. Al respecto, Bindraban *et al.* (1998) obtuvieron correlaciones bajas entre el cociente fototérmico y el número de granos por unidad de superficie, en experimentos realizados en El Bajío, lo cual concordó con el acortamiento de la etapa reproductiva tardía.

La tercera fecha de siembra (15 de enero) dio el menor rendimiento de grano por hectárea, debido principalmente a que en esa fecha se obtuvo el menor tamaño de grano, menor número de espiguillas por espiga, así como menor cantidad de granos de flores distales (Cuadro 6). Entre la primera y segunda fechas las diferencias en rendimiento de grano no fueron significativas, pues aunque se detectaron diferencias en diversos componentes, tales componentes se compensaron. No se detectó diferencia significativa en espigas por metro cuadrado entre fechas, quizás debido a que la temperatura y los valores de fotoperiodo hasta la etapa de espiguilla terminal fueron similares en las tres fechas (Cuadro 1). Masle (1985) menciona que el amacollamiento, proceso que determina el número potencial de espigas por planta, inicia con la aparición de la cuarta hoja y se extiende hasta que la competencia entre plantas por recursos es suficientemente alta para restringir el crecimiento de nuevos tallos. El fin del amacollamiento y principio de la muerte de tallos en condiciones de campo, frecuentemente coincide con la iniciación de la espiguilla terminal al establecerse una fuerte competencia por asimilados (Fischer, 1985). La mortalidad de macollos termina alrededor del espigamiento (en condiciones de campo). En la etapa de antesis, el número de espigas por planta y el número de espigas por metro cuadrado ya ha sido establecido (Slafer *et al.*, 1996).

Cuadro 5. Efecto de la fecha de siembra sobre la duración de diversas etapas de desarrollo y del ciclo biológico, en promedio de ocho genotipos de trigo. Ciclo otoño invierno 2001-02.

| FS | DIF | UCIF | DET | UCET | DA | UCA | DM | UCM | ERTE | ERT |
|--------------|------|-------|------|-------|------|--------|-------|--------|--------|--------|
| 15 noviembre | 32 b | 354 a | 49 a | 514 a | 98 a | 1014 a | 148 a | 1682 a | 16.9 a | 49.4 a |
| 15 diciembre | 34 a | 300 b | 48 b | 456 b | 88 b | 913 b | 129 b | 1534 b | 14.1 b | 40.8 b |
| 15 enero | 26 c | 288 c | 38 c | 416 c | 73 c | 872 c | 113 c | 1522 b | 11.9 c | 35.4 c |
| DSH (0.05) | 0.6 | 5.4 | 0.7 | 7.7 | 0.7 | 4.3 | 1.1 | 16.0 | 1.0 | 1.0 |

FS = fecha de siembra; DIF = días a doble cresta; UCIF = unidades calor a doble cresta; DET = días a espiguilla terminal; UCET = unidades calor a espiguilla terminal; DA = días a antesis; UCA = unidades calor a antesis; DM = días a madurez; UCM = unidades calor a madurez; ERTE = días de doble cresta a espiguilla terminal; ERT = periodo en días de espiguilla terminal a antesis; DSH = diferencia significativa honesta de Tukey al 0.05; medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

Cuadro 6. Efecto de la fecha de siembra sobre el rendimiento, número de granos por unidad de superficie y sus componentes. Ciclo otoño invierno 2001-02.

| FS | RG | PIG | GM2 | EM2 | NE | NGE | GFC | GFL |
|--------------|--------|--------|---------|-------|--------|--------|--------|---------|
| 15 noviembre | 7735 a | 49.7 a | 15925 a | 342 a | 19.7 a | 48.9 a | 17.6 a | 31.8 a |
| 15 diciembre | 6828 a | 48.9 a | 13848 b | 326 a | 18.8 b | 43.4 b | 12.8 b | 30.7 ab |
| 15 enero | 5184 b | 42.0 b | 12587 b | 303 a | 17.2 c | 42.2 b | 12.2 b | 30.1 b |
| DSH (0.05) | 999 | 1.6 | 1885 | 41 | 0.43 | 2.1 | 1.8 | 1.8 |

FS = fecha de siembra; DSH = diferencia significativa honesta de Tukey al 0.05; RG = rendimiento de grano en kg ha⁻¹; PIG = peso individual del grano en mg; GM2 = número de granos por metro cuadrado; EM2 = espigas por metro cuadrado; NE = número de espiguillas por espiga; NGE = número granos por espiga; GFC = número de granos de flores distales; GFL = número de granos de flores proximales; medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

En los Cuadros 7, 8 y 9 se presentan los datos de rendimiento, sus componentes y la duración del ciclo de los ocho genotipos evaluados. La variedad más rendidora fue diferente en cada fecha: Camon 5 en la primera, Cortazar S94 en la segunda y Bárcenas S2002 en la tercera. En todos los casos se debió a que también produjeron la mayor cantidad de granos por metro cuadrado, mientras que el tamaño del grano sólo influyó en alto grado en la segunda fecha. Los demás componentes del rendimiento también son afectados en grados variables por las fechas de siembra, de modo que ninguno de estos componentes constituye un criterio de selección de alta confiabilidad para predecir la obtención de altos rendimientos. En otras palabras, el componente más relacionado con el rendimiento de grano es el GM2. El retraso en la fecha de siembra ocasionó una reducción en la duración de la etapa reproductiva tardía (ERT) y del periodo de llenado de grano (PLLG); sin embargo, los genotipos más rendidores como Bárcenas S2002, en la segunda FS expresó una ERT 7.6 % inferior al de la primera fecha, con lo cual la cantidad de granos sólo disminuyó en 4.3 %; en la tercera fecha la ERT de esta variedad se redujo en 28.1 %, lo cual ocasionó una reducción en GM2 de 16.2 %. En cambio, en los genotipos menos rendidores como Gálvez M87, registraron una ERT más larga que Bárcenas S2002 en la primera fecha y más corta en la segunda y tercera fecha (23.5 y 36.5 %, menor en relación con la primera fecha); lo cual, ocasionó que los granos por metro cuadrado disminuyeran en 24.3 y 30.8 %, respectivamente. Se observó en la mayoría de los genotipos un peso individual del grano similar en las

dos primeras fechas de siembra, lo cual pudiera deberse a que en la primera fecha se originó mayor número de granos, y con ello aumentó su número en las posiciones distales, los que al ser de menor tamaño originaron reducción en su peso promedio (Slafer *et al.*, 1996). Esto también pudiera indicar que los granos proximales se forman a una mayor tasa de desarrollo que los granos distales, por lo que requieren un menor periodo de llenado.

El genotipo Camon 5 obtuvo en promedio de las tres fechas de siembra, el mayor rendimiento (7 588 kg ha⁻¹) como consecuencia de producir mayor número de granos por unidad de superficie (16 064) (Cuadro 10). Así mismo, este material registró en promedio el periodo reproductivo más largo, tanto en la etapa de crecimiento activo de la espiga (espiguilla terminal a antesis) como en el periodo reproductivo completo (iniciación floral a antesis). Al parecer la duración de la etapa de iniciación de espiguillas (iniciación floral a iniciación de la espiguilla terminal), es menos importante, o está menos asociada con el número de granos por unidad de superficie y el rendimiento de grano, ya que los genotipos más productivos registraron los valores más bajos. Los resultados de este estudio muestran que la etapa que más influye en el rendimiento de grano es la que comprende el periodo de iniciación de la espiguilla terminal a antesis, tal como indica Fisher (1985), y que una mayor duración de esta etapa traerá como consecuencia un incremento en flores por espiguilla, granos por metro cuadrado y rendimiento de grano, como observaron González *et al.* (2003). Es evidente que esta

Cuadro 7. Fenología, rendimiento de grano y componentes, de ocho genotipos de trigo sembrados el 15 de noviembre, 2001.

| Genotipo | ERT | PLLG | PIG | GM2 | EM2 | NGE | RG |
|-----------------|---------|---------|----------|-----------|---------|-------|----------|
| Bárceñas S2002 | 48.7 bc | 52.2 a | 53.6 ab | 15983 abc | 384 a | 42 b | 8556 ab |
| Cortazar S94 | 48.7 bc | 53.8 ab | 55.8 a | 14588 bc | 297 abc | 49 ab | 8146 abc |
| Gálvez M87 | 52.0 ab | 46.0 cd | 43.8 cd | 17589 ab | 306 abc | 57 a | 7660 bcd |
| Temporalera M87 | 47.0 c | 46.8 cd | 48.6 abc | 14937 bc | 303 abc | 50 ab | 7222 bcd |
| Eneida F94 | 45.3 c | 55.2 a | 53.3 ab | 13891 c | 285 bc | 47 ab | 7403 bcd |
| Juchi F2000 | 46.3 c | 48.5 c | 38.8 d | 16471 abc | 388 a | 42 b | 6382 d |
| Camon 5 | 54.8 a | 50.0 bc | 49.4 abc | 19370 a | 374 ab | 52 ab | 9542 a |
| Topacio C97 | 52.5 ab | 43.3 d | 47.9 bc | 14570 bc | 272 c | 54 a | 6972 cd |
| DSH | 4.7 | 4.6 | 7.8 | 3591 | 98 | 11 | 1460 |

ERT = periodo en días de espiguilla terminal a antesis; PLLG = periodo en días de antesis a madurez; PIG= peso individual del grano en mg; GM2= número de granos por metro cuadrado; EM2 = espigas por metro cuadrado; NGE = número granos por espiga; RG = rendimiento en kg ha⁻¹; DSH = diferencia significativa honesta de Tukey al 0.05; medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

Cuadro 8. Fenología, rendimiento de grano y sus componentes, de ocho genotipos de trigo sembrados el 15 de diciembre, 2001.

| Genotipo | ERT | PLLG | PIG | GM2 | EM2 | NGE | RG |
|-----------------|---------|---------|----------|----------|-------|------|----------|
| Bárceñas S2002 | 45.0 a | 41.0 a | 52.0 bcd | 15294 a | 326 a | 48 a | 7938 ab |
| Cortazar S94 | 40.8 b | 41.0 a | 55.5 ab | 14612 ab | 339 a | 43 a | 8090 a |
| Gálvez M87 | 39.8 bc | 40.3 ab | 47.0 c | 13303 ab | 293 a | 50 a | 6229 bc |
| Temporalera M87 | 36.3 c | 38.5 b | 47.6 de | 13361 ab | 350 a | 39 a | 6361 abc |
| Eneida F94 | 40.7 b | 39.8 ab | 49.5 cde | 13871 ab | 323 a | 47 a | 6847 abc |
| Juchi F2000 | 40.3 b | 41.5 a | 36.1 f | 15146 a | 493 a | 42 a | 5465 c |
| Camon 5 | 42.8 ab | 40.3 ab | 52.6 abc | 14261 ab | 307 a | 42 a | 7444 ab |
| Topacio C97 | 40.5 b | 39.5 ab | 57.3 a | 10939 b | 303 a | 36 a | 6250 bc |
| DSH | 3.7 | 2.3 | 4.8 | 3882 | 230 | 16 | 1734 |

ERT = periodo en días de espiguilla terminal a antesis, PLLG = periodo en días de antesis a madurez; PIG= peso individual del grano en mg; GM2= número de granos por metro cuadrado; EM2 = espigas por metro cuadrado; NGE = número granos por espiga; RG = rendimiento en kg ha⁻¹; DSH = diferencia significativa honesta de Tukey al 0.05; medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

Cuadro 9. Fenología, rendimiento de grano y sus componentes, de ocho genotipos de trigo sembrados el 15 de enero, 2002.

| Genotipo | ERT | PLLG | PIG | GM2 | EM2 | NGE | RG |
|-----------------|--------|---------|---------|----------|--------|------|-----------|
| Bárceñas S2002 | 35.0 b | 44.0 a | 45.5 ab | 13392 a | 342 ab | 40 a | 6083 a |
| Cortazar S94 | 35.5 b | 42.8 ab | 46.8 a | 12035 ab | 286 ab | 43 a | 5618 abc |
| Gálvez M87 | 33.3 b | 36.0 f | 34.4 cd | 12178 ab | 258 ab | 48 a | 4160 d |
| Temporalera M87 | 32.8 b | 37.0 ef | 38.0 cd | 13416 a | 333 ab | 40 a | 5063 abcd |
| Eneida F94 | 33.0 b | 41.5 bc | 46.9 a | 11371 ab | 281 ab | 41 a | 5326 abc |
| Juchi F2000 | 35.3 b | 38.3 e | 32.3 d | 14558 a | 383 a | 38 a | 4688 cd |
| Camon 5 | 39.8 a | 40.5 bc | 40.3 bc | 14562 a | 302 ab | 49 a | 5778 ab |
| Topacio C97 | 38.8 a | 38.5 de | 51.9 a | 9182 b | 240 b | 39 a | 4757 bcd |
| DSH | 2.8 | 2.0 | 6.4 | 3909 | 131 | 13 | 1058 |

ERT = periodo en días de espiguilla terminal a antesis, PLLG = periodo en días de antesis a madurez; PIG= peso individual del grano en mg; GM2= número de granos por metro cuadrado; EM2 = espigas por metro cuadrado; NGE = número granos por espiga; RG = rendimiento en kg ha⁻¹; DSH = diferencia significativa honesta de Tukey al 0.05; medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

etapa se puede alargar mediante reducción de la etapa de iniciación de las espiguillas, puesto que genotipos como Topacio C97, con periodos más largos en esta etapa, obtuvieron menor producción de granos y rendimiento.

Por otra parte, la similitud de la duración de la etapa reproductiva de los genotipos Camon 5 y Topacio C97 y

sus diferencias en número de granos y rendimiento, pone en evidencia que si bien una mayor duración de la etapa reproductiva induce un incremento en el rendimiento de grano (Cuadro 7), el rendimiento también depende de otros factores, entre ellos la capacidad de administrar eficientemente los asimilados producidos en las etapas vegetativa y reproductiva; esto es, en la habilidad que tienen algunos

genotipos de producir sólo los tallos que puedan llegar a formar espigas con grano y evitar la producción de tallos estériles que merman el rendimiento. Los valores obtenidos por las variedades Bárcenas S2002 y Temporalera M87 demuestran que un periodo corto de iniciación de espiguillas y un periodo largo de espiguilla terminal a antesis genera mayor rendimiento de grano, mientras que lo opuesto lo reduce.

En el Cuadro 11 se presentan las correlaciones entre las variables estudiadas. Las correlaciones importantes, de cuando menos 70 %, entre duración de etapas reproductivas y el rendimiento, ocurrieron para la etapa reproductiva tardía (de iniciación floral a iniciación de la espiguilla terminal), con 73 %. Esto se debió principalmente a que el

número de granos distales aumentó al prolongarse dicha etapa reproductiva tardía (70 %), lo que también condujo a lograr mayor número de granos por espiga (79 %). Otras correlaciones importantes fueron entre el rendimiento y la cantidad de biomasa (86 %), que indica que los mayores rendimientos se obtienen con más frecuencia en los genotipos con alta producción de biomasa; según Calderini *et al.* (1999), al menos 20 % del aumento en el rendimiento se debe al incremento en biomasa; así mismo sostienen que en el futuro, incrementos mayores en rendimiento de grano pueden lograrse con aumentos de biomasa, siempre y cuando se mantengan los altos valores de índice de cosecha, o sea de asignación de biomasa al grano.

Cuadro 10. Comparación de medias de tres etapas fenológicas de la etapa reproductiva, número de granos y rendimiento por genotipo en trigo. Ciclo otoño invierno 2001-02.

| Genotipo | ERTE | ERT | IFA | NE | GM2 | RG |
|-----------------|----------|---------|---------|---------|-----------|---------|
| Bárcenas S2002 | 12.3 d | 42.9 bc | 55.3 cd | 18.3 b | 14890 abc | 7526 a |
| Cortazar S94 | 13.6 cd | 41.7 cd | 55.3 cd | 18.0 bc | 13745 bcd | 7285 ab |
| Gálvez M87 | 15.9 ab | 41.7 cd | 57.5 ab | 22.3 a | 14357 abc | 6016 cd |
| Temporalera M87 | 17.5 a | 38.7 e | 56.1 bc | 19.3 b | 13904 abc | 6215 cd |
| Eneida F94 | 14.0 bcd | 39.7 de | 53.7 d | 18.3 b | 13045 cd | 6525 bc |
| Juchi F2000 | 14.1 bcd | 40.5 de | 54.7 dc | 18.3 b | 15392 ab | 5512 d |
| Camon 5 | 12.6 cd | 45.8 a | 58.3 a | 19.5 b | 16064 a | 7588 a |
| Topacio C97 | 14.6 bc | 43.9 ab | 58.5 a | 16.5 c | 11564 d | 5993 cd |
| DSH | 2.1 | 2.0 | 1.7 | 0.93 | 2049 | 780 |

ERTE= días de doble cresta a espiguilla terminal; ERT= días de espiguilla terminal a antesis; IFA= días de doble cresta a antesis; NE= número de espiguillas por espiga GM2= granos por metro cuadrado; RG = rendimiento de grano en kg ha⁻¹; DSH = diferencia significativa honesta de Tukey al 0.05; medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, 0.05).

Cuadro 11. Valores de correlación entre la duración de las etapas reproductiva temprana y tardía con rendimiento, sus componentes, índice de cosecha y biomasa, en trigo. Ciclo otoño invierno 2001-02.

| | ERTE | ERT | NE | GM2 | PIG | RG | NGE | SC | SL | IC | BM | EM2 |
|------|------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| ERTE | 1 | 0.37** | 0.61** | 0.26** | 0.03 | 0.25** | 0.31** | 0.38** | 0.25* | -0.22* | 0.37** | 0.11 |
| ERT | | 1 | 0.47** | 0.57** | 0.38** | 0.73** | 0.54** | 0.70** | 0.17 | 0.13 | 0.68** | 0.23* |
| NE | | | 1 | 0.38** | -0.10 | 0.26** | 0.56** | 0.52** | 0.46** | -0.14 | 0.34** | 0.13 |
| GM2 | | | | 1 | -0.18 | 0.72** | 0.35** | 0.48** | 0.10 | 0.07 | 0.70** | 0.69** |
| PIG | | | | | 1 | 0.54** | 0.14 | 0.13 | -0.03 | 0.33** | 0.38** | -0.09 |
| RG | | | | | | 1 | 0.40** | 0.50** | 0.07 | 0.33** | 0.86** | 0.52** |
| NGE | | | | | | | 1 | 0.79** | 0.55** | 0.25* | 0.28** | -0.03 |
| SC | | | | | | | | 1 | 0.35** | 0.27** | 0.36** | 0.05 |
| SL | | | | | | | | | 1 | 0.01 | 0.08 | -0.08 |
| IC | | | | | | | | | | 1 | -0.20 | -0.24* |
| BM | | | | | | | | | | | 1 | 0.69** |
| EM2 | | | | | | | | | | | | 1 |

*, ** = significativo a 0.05 y 0.01 de probabilidad respectivamente; ERTE= días de doble cresta a espiguilla terminal; ERT= días de espiguilla terminal a antesis; NE = número de espiguillas por espiga; GM2= granos por metro cuadrado; PIG = peso individual del grano, en mg; RG = rendimiento, en kg ha⁻¹; NGE = número de granos por espiga; SC = número de granos distales; SL número de granos proximales; IC = índice de cosecha; BM = biomasa; EM2 = espigas por metro cuadrado.

La alta asociación entre la etapa reproductiva tardía y el número de granos distales, indica que con la siembra del 15 de noviembre o en ambientes que permiten un periodo reproductivo tardío largo, los granos distales contribuyen significativamente a incrementar el rendimiento al aumentar el número de granos por metro cuadrado, y es menos importante la contribución por efecto del incremento en el número de espiguillas por espiga. La cantidad de granos por metro cuadrado mostró una asociación con el rendimiento más alta que la observada entre éste y el peso individual del grano, lo cual coincide con lo señalado por Abbate *et al.* (1998).

El índice de cosecha se asoció positivamente con el rendimiento de grano ($r = 0.33$). Sin embargo, el grado de asociación fue menor al observado entre el rendimiento y la biomasa ($r = 0.86$) o entre el rendimiento y la cantidad de granos ($r = 0.72$). La biomasa también se asoció positivamente con la cantidad de granos ($r = 0.70$) pero no correlacionó con el índice de cosecha. De los componentes que determinan el número de granos por metro cuadrado, el número de espigas por metro cuadrado mostró mayor asociación que la obtenida con el número de granos por espiga y con el número de espiguillas por espiga, lo cual pudiera indicar que mayores incrementos en rendimiento serán posibles si se aumenta la producción de espigas por unidad de superficie y poco pudiera esperarse por la vía que conduzca a un mayor número de espiguillas por espiga.

CONCLUSIONES

Las diferentes fechas de siembra permitieron diferenciar tanto la duración de la etapa reproductiva temprana como la etapa reproductiva tardía. En la fecha de siembra del 15 de noviembre hubo condiciones climáticas que favorecieron el alargamiento de la etapa reproductiva tardía, lo cual condujo a una mayor producción de granos por unidad de superficie y mayor rendimiento de grano. En general, los genotipos con menor duración de la etapa reproductiva temprana presentaron los rendimientos más altos. Las correlaciones importantes ($r \geq 0.70$) entre duración de etapas reproductivas y el rendimiento ocurrieron para la etapa reproductiva tardía (de iniciación floral a iniciación de la espiguilla terminal), con ($r = 0.73$). Esto se debió principalmente a que el número de granos distales aumentó al prolongarse dicha etapa reproductiva tardía ($r = 0.70$), lo que también condujo a lograr mayor número de granos por espiga ($r = 0.79$).

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el financiamiento parcial a través del proyecto número 108011-5-I39292-B.

BIBLIOGRAFÍA

- Abbate P E, L Lázaro, F H Andrade (1998) ¿Es posible incrementar el número de granos por unidad de superficie? *In: Explorando Altos Rendimientos de Trigo*. M M Koolí, D Martino (eds). La Estanzuela, Uruguay, Octubre 20 al 23, 1997. CIMMYT-INIA. pp:71-89.
- Brooking I R, E J M Kirby (1981) Interrelationship between stem and ear development in winter wheat: The effects of Norin 10 dwarfing gene. *Gai/Rht2*. J. Agric. Sci. 97: 373-381.
- Bindraban P S, K D Sayre, E Solís M (1998) Identifying factors that determine kernel number in wheat. *Field Crops Res.* 58:223-224.
- Calderini D F, M P Reynolds, G A Slafer (1999) Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. *In: Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. E M Satorre, G A Slafer (eds). Food Products Press, The Haworth Press, Inc. N.Y. pp:351-377.
- Davis Instruments Corp (1997) Growweather System. Console User's Manual. 5 p.
- Fischer R A (1985) Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci. Camb.* 105:447-461.
- Fischer R A, R Maurer (1976) Crop temperature modification and yield potential in a dwarf spring wheat. *Crop Sci.* 16:855-859.
- Fischer R A, Y M Stockman (1986) Increased kernel number in Norin 10-derived dwarf wheat: evaluation of the cause. *Austr. J. Plant Physiol.* 13:767-784.
- Flores M J J, L Chan C, A Bravo L (1985) Fenología de maíz y frijol en el altiplano de Zacatecas. II. Unidades calor (UC) y desarrollo fenológico. *Fitotecnia* 7:66-81.
- Friend D J C (1965) Ear length and spikelet number of wheat grown at different temperatures and light intensities. *Can. J. Bot.* 43:345-353.
- González F G, G A Slafer, D J Miralles (2003) Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *Field Crops Res.* 81:17-27.
- Kirby E J M (1988) Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crops Res.* 18:127-140.
- Kirby E J M, M Appleyard (1984) Cereal development guide. 2nd Ed. Plant Breeding Institute. Arable Unit, National Agricultural Centre. Stoneleigh, Kenilworth, Warwickshire CV82LZ, England. 95 p.
- López-Castañeda C, R A Richards (1994) Variation in temperate cereals in rainfed environments II. Phasic development and growth. *Field Crops Res.* 37:63-76.
- Masle J (1985) Competition among tillers in winter wheat: consequences for growth and development of the crop. *In: Wheat Growth and Modelling*. W Day, R K Atkin (eds). Plenum Press: New York. pp: 33-54.
- Masle J, G Doussinault, B Sun (1989) Response of wheat genotypes to temperature and photoperiod in natural conditions. *Crop Sci.* 29:712-721.
- Ortiz-Monasterio R J I, S S Dhillon, R A Fischer (1994) Date of sowing effects on grain yield and yield components of irrigated spring wheat cultivars and relationships with radiation and temperature in Ludhiana, India. *Field Crops Res.* 37:169-184.
- Slafer G A, H M Rawson (1994) Sensivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modelers. *Austr. J. Plant Physiol.* 21:393-426.
- Slafer G A, D F Calderini, D J Miralles (1996) Yield components and compensation in wheat: Opportunities for further increasing yield

potential. *In*: Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers. M P Reynolds, S Rajaram, A McNab (eds). México, D. F. CIMMYT. pp:101-133.

Slafer G A, E M Whitechurch (2001) Manipulating wheat development to improve adaptation. *In*: Application of Physiology in Wheat Breeding. M P Reynolds, J I Ortíz-Monasterio, A. McNab (eds). México, D. F. CIMMYT. pp:160-171.