

RESISTENCIA AL ENCAMADO

José María Carrillo Becerril

**Departamento de Biotecnología. Unidad de Genética y Mejora
Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos
Universidad Politécnica de Madrid
Ciudad Universitaria, Madrid-28040
E-mail: josem.carrillo@upm.es**

8.1. INTRODUCCIÓN

Se conoce como encamado el proceso por el que los tallos de las plantas son desplazados de una manera permanente de su posición vertical. Puede culminar en que las plantas se queden dobladas o tumbadas sobre el suelo, y a veces puede llevar rotura de los tallos. Los tallos pueden permanecer rectos en su encamado o adoptar formas curvas.

El encamado a menudo no se distribuye uniformemente en el campo afectado, puede afectar solo a ciertas secciones del campo. El grado de encamado, es decir, el grado en que los tallos se desplazan de la perpendicular puede también variar en diferentes lugares dentro del campo. La permanencia, junto con el grado, determina la severidad del encamado.

Este proceso afecta principalmente a cultivos pertenecientes a las familias de cereales y leguminosas. Normalmente ocurre después de que las inflorescencias, es decir, espigas, panículas, etc. hayan emergido. Se ha observado que los cereales pueden encamar en cualquier tiempo desde la emergencia de su espiga hasta que los granos han madurado. Y las plantas son más propensas al encamado conforme avanzan en el desarrollo y llegan a la maduración.

El encamado puede reducir la producción hasta casi anularla, y causa además diferentes daños en el cultivo, como disminuir la calidad, e incrementa los gastos de la cosecha.

El encamado es un fenómeno complejo que está influenciado por muchos factores ambientales, incluyendo el viento, la lluvia, la topografía, el tipo de suelo, las enfermedades e incluso el cultivo previo. Frecuentemente está asociado con condiciones que promueven el crecimiento de la planta como puede ser un abundante abonado.

8.2. TIPOS Y CAUSAS DEL ENCAMADO

8.2.1. Tipos de encamado

Hay dos tipos básicos de encamado que pueden ser causados por factores abióticos o bióticos: el encamado de raíz y el encamado del tallo. El encamado de raíz se refiere a que los tallos se tumban rectos e intactos desde la corona de la base de la planta debido a algún fallo en el anclaje del sistema radicular al suelo. El encamado del tallo se refiere al doblamiento o rotura de alguno de los entrenudos más bajos del tallo.

Si la parte superior del suelo se reblandece por la lluvia o el riego, el anclaje de las plantas se debilita, y a veces un ligero viento puede ejercer suficiente fuerza para inducir el encamado. La lluvia o el riego por aspersión puede promover el encamado al humedecer las plantas e incrementar su peso, produciendo el encamado de raíz.

El encamado del tallo es causado principalmente por agentes ambientales como las tormentas, el granizo o la lluvia acompañada de viento. El encamado debido a rotura de los tallos se da principalmente en plantas senescentes después de la madurez de las inflorescencias.

Enfermedades del suelo y plagas de insectos pueden destruir las raíces o dañar los tallos de la planta, causando que la planta se doble a nivel de la raíz o que el tallo se encame.

8.2.2. Causas del encamado

El encamado está influenciado por características morfológico-estructurales de la planta y por condiciones ambientales. Frecuentemente es el resultado de efectos combinados de un establecimiento inadecuado del cultivo y de condiciones climáticas adversas, como la lluvia y/o el viento. Plantas que inicialmente son resistentes al encamado pueden permanecer erectas durante condiciones favorables, pero estas plantas pueden caer cuando excepcionalmente prevalece el mal tiempo.

8.2.2.1. Aspectos mecánicos del encamado

Las plantas son capaces de soportar su propio peso mientras no estén afectadas por fuerzas externas. Sin embargo, si la planta está sometida al viento, lluvia o granizo, que ejercen fuerzas operando perpendicularmente a los tallos, entonces se induce una torsión que causa el doblamiento. Una vez que el tallo ha sido separado de su posición vertical, el peso de la inflorescencia opera como una fuerza que incrementa la torsión. Mas aún, esta fuerza se incrementará conforme aumenta el doblamiento.

Los factores externos, especialmente el viento, actuarán predominantemente sobre la espiga de la planta. Sin embargo, la torsión afectará a todo el tallo y se incrementará gradualmente desde la parte superior hacia la parte basal, cerca del suelo, donde se alcanzará el mayor valor de torsión. Consecuentemente, las propiedades de la región basal del tallo son decisivas para el encamado. Puesto que los nudos son demasiados rígidos para permitir el doblamiento, este ocurrirá en los entrenudos, que permitirán un mayor encamado cuanto mayor longitud tengan.

La resistencia a la torsión dependerá también del anclaje del tallo al suelo y de la oposición que presenten los entrenudos basales. La interrelación de suelo, parte de la planta enterrada y parte en la superficie, y sus respuestas individuales y combinadas a las fuerzas externas constituye un sistema complejo del que depende la mayor o menor susceptibilidad al encamado.

El doblamiento de la planta es reversible hasta un cierto límite, y la planta recuperará su posición vertical tan pronto como cesen las fuerzas que inducen el doblamiento. La propiedad de la planta para recuperar su posición original después del doblamiento se conoce como elasticidad.

Los tallos del cereal que todavía no han completado su alargamiento de los entrenudos se pueden recuperar del encamado debido a la actividad de los meristemos intercalares basales. La recuperación del encamado puede a veces contribuir a la prevención del encamado posterior.

8.2.2.2. Características de la planta asociadas con el encamado

La longitud o **altura del tallo** está claramente asociada con el encamado, aunque no siempre en variedades no-semienanas se ha encontrado correlación entre dichos caracteres.

La tendencia de un cultivo a encamar depende de la longitud del tallo y particularmente de la longitud del pedúnculo, de la distancia desde el último nudo a la base de la espiga. Algunos de los factores que incrementan la longitud y susceptibilidad del tallo al encamado incluyen el potencial genético del cultivar, un alto nivel de abonado especialmente de nitrógeno, la baja radiación solar durante el desarrollo, y el diámetro del tallo y espesor de su pared, particularmente de los entrenudos basales.

Plantas altas tienen una mayor tendencia a encamar que plantas bajas. Un pequeño cambio en la altura de las plantas puede tener una fuerte influencia en el encamado.

La resistencia de un cultivo al encamado depende en gran parte de la resistencia de los **entrenudos más bajos** del tallo. Esto es porque los entrenudos más bajos tienen que resistir los mayores movimientos de fuerza. El peso de los entrenudos más altos de los tallos más las hojas y las espigas afectará a la resistencia del cultivo al encamado. Cuanto más pesadas sean las partes más altas del tallo y mayor sea la distancia de la base del tallo al centro de gravedad, mayor será el movimiento de las fuerzas que actúan sobre los entrenudos más bajos de las raíces. Su rigidez depende en gran medida del diámetro y del grosor de su pared.

Las calidades del **sistema radicular** afectan al anclaje de la planta en el suelo y son de gran importancia en determinar la resistencia al encamado de raíz. Hay una clara relación entre la resistencia al encamado y un vigoroso sistema radicular bien extendido, que puede comprender el número de raíces de la corona, el diámetro de dichas raíces y su dispersión, expresadas como el ángulo respecto a la perpendicular en el que esas raíces penetran en el suelo.

8.2.2.3. Factores ambientales y agronómicos que afectan al encamado

El encamado es afectado de una manera muy importante por las condiciones ambientales. Estas condiciones afectan sobre todo a la resistencia de los entrenudos basales y a la altura de la planta.

La **intensidad de la luz** es un factor decisivo para el alargamiento del entrenudo. Controla también el equilibrio entre desarrollo longitudinal y transversal de los tejidos vasculares. Intensidades altas bloquean la acción natural de las giberelinas que promueven la división y alargamiento de las células. Por tanto, intensidad baja de luz promueve alargamiento del entrenudo y reduce el grosor de las paredes del tallo. Reducirá también la asimilación de hidratos de carbono, que pueden interferir con el desarrollo de las paredes de las células y la lignificación. Más aún, el crecimiento de las raíces puede también reducirse por una baja intensidad de luz.

La tendencia al encamado debido a un abundante **aporte de nitrógeno** ha sido establecido en muchos estudios con diferentes cultivos. Altos niveles de nitrógeno producen encamado incluso en variedades semienanas. El efecto del nitrógeno sobre el encamado se debe principalmente a su efecto sobre los entrenudos basales del tallo. Incrementa la longitud de los entrenudos basales.

Las plantas deficientes en **fósforo y potasio**, pueden sufrir un pobre desarrollo de las paredes del tallo y de las raíces. Un aumento en el aporte de fósforo promueve a veces el encamado del trigo. Un aumento en el aporte de potasio disminuye a veces el encamado debido a que reduce el alargamiento de los entrenudos más bajos de la caña e incrementa su diámetro, aumentando la rigidez de la caña.

Un aporte abundante de **humedad** puede conducir a encamado debido a que promueve el alargamiento del tallo, puede también debilitar el anclaje del sistema radicular e incrementar la incidencia de enfermedades. Por otro lado, la sequedad de la superficie del suelo puede restringir el desarrollo del sistema radicular y promover el encamado.

8.2.2.4. Encamado causado por el mal de pie o enfermedades de la raíz

Las enfermedades de la raíz y el mal de pie debilitan el anclaje de las plantas y afectan a los entrenudos más bajos del tallo promoviendo el encamado. El encamado de plantas infectadas se caracteriza por los tallos doblándose en desorden, mientras que el encamado de raíz o de tallo ocurre en una dirección uniforme en el campo.

La principal enfermedad de raíz que puede inducir encamado de los cereales está causada por *Ophiobolus graminis*. Sin embargo, la enfermedad más importante resultando en encamado es el mal de pie causado por *Cercospora herpotrichoides*. En las plantas infectadas por este hongo se desarrollan lesiones elípticas marrones en las hojas más bajas y en los entrenudos inferiores del tallo. El hongo puede penetrar profundamente dentro de los tallos, y las lesiones pueden rodearlos cerca del nivel del suelo.

La infección por mal de pie proviene de residuos infectados de la cosecha previa y se incrementa su presencia con la frecuencia de siembra de estos cereales en el mismo campo. La difusión de la enfermedad y su severidad se promueven bajo condiciones de alta humedad y a un rango de temperatura de 5-10° C. Tiempo frío y húmedo durante el periodo de alargamiento del tallo es favorable para la enfermedad, y por tanto suele ser más frecuente en trigo de invierno en el noroeste de Europa.

8.2.2.5. Encamado causado por insectos

El encamado inducido por insectos raramente afecta grandes áreas de un campo, pero ocurre frecuentemente a plantas individuales distribuidas a través del campo.

En trigo (*Triticum aestivum* L.) es causado principalmente por *Mayetiola destructor* y por *Cephus cinatus* Nort. y *Cephus pygmaeus* L. Las pupas de *Mayetiola* rodean las bases de los tallos rasgando las vainas de las hojas y los entrenudos, mientras las larvas de *Cephus* taladran dentro de la caña, tronchando la espiga.

Tanto *Ostrinia nubilalis* como especies de *Sesamia* son plagas que afectan al maíz (*Zea mays* L.), que completan su fase larvaria en el interior de las cañas taladrando o excavando galerías de alimentación, debilitan la resistencia de los tallos y favorecen el encamado.

8.3. EFECTOS PRINCIPALES DEL ENCAMADO EN EL CULTIVO

Los efectos producidos en el cultivo por el encamado se suelen juntar a los efectos que sobre el mismo cultivo ejercen los factores que causan el encamado.

El efecto del encamado sobre **la producción del grano** depende de su severidad y del tiempo de ocurrencia. Un encamado temprano, durante el periodo de alargamiento intensivo del tallo, puede no afectar gravemente a la producción del grano debido a la recuperación rápida, que restaurará la posición vertical de la planta antes del espigado. La rotura del tallo en este estado no se espera bajo condiciones naturales de campo. El encamado cercano a la maduración puede no afectar directamente a la producción de grano, pero puede causar pérdidas debido a su interferencia con la recolección de la cosecha.

El encamado durante el espigado o en el desarrollo temprano del grano son obviamente los estados más cruciales y que pueden causar mayores pérdidas en la producción de grano. El encamado en el espigado afecta al número de granos por espiga y al peso individual del grano. El encamado que ocurre posteriormente afecta sobre todo al peso del grano. Se han referido reducciones de producción por este tipo de encamado en trigo de un 31% (Weibel y Pendleton, 1964) de un 80% (Easson et al., 1993), en cebada (*Hordeum vulgare* L.) de un 28 a 65% (Stanca et al., 1979; Jedel y Helm, 1991) y en avena (*Avena sativa* L.) de un 37% (Pendleton, 1954).

El efecto más obvio del encamado en los procesos fisiológicos de la planta es la interferencia con la asimilación de hidratos de carbono. Se debe a que parte de las hojas y otras partes fotosintetizadoras están ocultas por las plantas que caen sobre ellas. Las espigas de las plantas que están más cerca del suelo en un cultivo encamado pueden estar a veces completamente vacías, mientras las de las plantas superiores pueden tener un desarrollo normal del grano. La asimilación reducida de hidratos de carbono afectará primariamente a su acumulación en los granos, pero dependiendo del tiempo de encamado, puede afectar a cualquier proceso o parte de la planta que solicite hidratos de carbono durante ese tiempo.

La proteína en el grano del cereal se origina primariamente a partir del nitrógeno que se ha acumulado en las hojas antes del espigado. Por tanto, su cantidad absoluta en los granos no es afectada por el encamado que ocurre en el espigado o posterior. El porcentaje de nitrógeno, o proteína, en el grano de las plantas encamadas puede aumentar debido a un descenso en la acumulación de hidratos de carbono.

El encamado con ruptura del tallo interferirá en la acumulación de hidratos de carbono y minerales. En este caso el contenido absoluto de nitrógeno y otros minerales en el grano puede también reducirse si el encamado ocurre durante el espigado o en un desarrollo temprano del grano.

El encamado puede afectar a la **calidad del grano**, puede causar asurado en el grano y reducir su peso hectolítrico. En el trigo tiene efectos sobre la calidad panadera. El encamado puede promover la producción de alfa amilasa debido a que los granos se mantienen a mayor humedad al encontrarse cerca del suelo. Esta temprana degradación del almidón disminuye la calidad panadera. En la cebada, el encamado puede también incrementar la producción de alfa amilasa (Mabuchi, 1993), y por tanto reducir la cantidad de malta que puede ser extraída en el proceso de producción de cerveza.

El encamado puede afectar también a la calidad por la producción de granos pequeños y de bajo peso específico (Weibel y Pendleton, 1964; Stanca et al., 1979).

La humedad que puede rodear al cultivo encamado incrementa también la probabilidad de infecciones de hongos que contaminan al grano con micotoxinas producidas por especies de *Fusarium* (Langseth y Stabbetorph, 1996).

La germinación en espiga puede también ocurrir con más frecuencia en el cultivo encamado.

8.4. PREVENCIÓN DEL ENCAMADO

El encamado se puede prevenir mediante adecuadas prácticas culturales. Los principales promotores culturales del encamado son aportes abundantes de humedad y de nitrógeno, siembra densa y temperatura alta. Estos factores sin embargo son también favorables para alta producción de grano. Por tanto, las medidas culturales para el control del encamado deben buscar un equilibrio entre promoción de la producción y prevención del encamado. Factores que afecten a la incidencia de enfermedades, principalmente el mal de pie, deberían también ser considerados.

La búsqueda de una **fecha de siembra** adecuada puede reducir la probabilidad del encamado disminuyendo la probabilidad de que las plantas tengan un determinado estado de crecimiento susceptible al encamado durante un periodo de alta frecuencia de factores que lo induzcan. Una siembra temprana en otoño del trigo de invierno prolongará el periodo de ahijamiento, e incrementará la probabilidad de encamado, presumiblemente porque favorece un crecimiento vegetativo profuso. Una siembra tardía reduce el encamado también porque disminuye la incidencia de mal de pie. Por otro lado, una siembra temprana podría desarrollar un sistema radicular más desarrollado que dificultaría el encamado. El riesgo de encamado en el trigo se reduce casi siempre retrasando la siembra (Stapper y Fischer, 1990).

Las siembras tempranas pueden dar como resultado un mayor número de entrenudos (Stapper y Fischer, 1990), y tallos más largos proporcionan una mayor base para el encamado. Las siembras tempranas también proporcionan un mayor número de hijuelos (Green et al., 1985) proporcionando una mayor base para el encamado. Cuando el número de hijuelos es grande, los tallos son más débiles debido a que son más estrechos y sus paredes son más delgadas (Berry et al., 2000).

La adopción de una fecha apropiada de siembra puede contribuir a la prevención del encamado. Por supuesto habrá que tener en cuenta que la fecha de siembra no tenga un efecto negativo sobre la producción de grano.

La **profundidad de siembra** incrementa la profundidad a la que la corona radicular está situada y también su longitud. Esto puede fortalecer el anclaje de las plantas en el suelo e incrementar la resistencia al encamado. Sin embargo, la profundidad de siembra puede perjudicar o impedir un adecuado desarrollo de la planta. Parece que dentro del rango de variaciones posibles en la profundidad de siembra, una siembra más profunda puede incrementar la resistencia al encamado (Kirby, 1993). La siembra en surcos en una dirección paralela a la de los previsibles vientos fuertes puede reducir la incidencia del encamado del tallo.

El encamado puede ser prevenido o reducido por una disminución de la **densidad de plantas** acompañada de una disminución de la tasa de siembra. A una determinada densidad de siembra, la densidad de plantas se compensará por el ahijamiento. En esta situación, la resistencia al ahijamiento se beneficiará de la baja tasa de siembra debida a la promoción, a través del ahijamiento, de la formación de la corona radicular. La reducción del número de plantas puede causar una reducción en el riesgo del encamado (Webster y Jackson, 1993), disminuyendo el número de plantas en los surcos o utilizando mayor espacio entre surcos.

La prevención del encamado a través de una menor tasa de siembra debe, sin embargo, restringirse a aquellos niveles donde no se espere una reducción en la producción de grano.

Un incremento en el **aporte de nitrógeno** ha sido referido frecuentemente que aumenta el encamado en cereales (White, 1991; Chalmers et al., 1998). El mayor incremento en el encamado se suele observar en respuesta a aplicaciones tempranas de nitrógeno, antes del alargamiento del tallo (Miller y Anderson, 1963). Las aplicaciones después de la antesis parece que no tiene efecto sobre el encamado (Webster y Jackson, 1993). Un mayor aporte de nitrógeno casi siempre disminuye el peso seco por unidad de longitud de los entrenudos basales del trigo (Crook y Ennos, 1994), de la cebada (White, 1991), y de los cereales en general (Mulder, 1954), reduciendo el diámetro del tallo y la anchura de su pared.

El uso restringido de **roturación** para preparación del campo de siembra se ha demostrado que reduce el encamado en comparación con los métodos más tradicionales.

La siembra directa o mínimo laboreo incrementa la fuerza, la compactación del suelo (Berry et al., 2000) ayudando al anclaje radicular de las plantas.

Los reguladores de crecimiento de plantas (RCP) son componentes sintéticos que se utilizan para reducir la longitud de los tallos de las plantas. Actúan reduciendo el alargamiento de las células, y también disminuyendo el ritmo de división celular. Los RCP se pueden clasificar en dos grupos principales: inhibidores de la biosíntesis de ácido giberélico y componentes que difunden etileno. En los cereales, los RCP se utilizan para reducir el encamado. Son utilizados con más frecuencia para este propósito en países del Norte y Oeste de Europa, y en Canadá y USA.

En trigo (*Triticum aestivum* L.) la aplicación de un regulador de crecimiento controló el encamado reduciendo la altura de planta, pero también disminuyó la producción asociada a una reducción significativa del número de granos por espiga (Tripathy et al., 2004). En arroz (*Oryza sativa* L.) se han utilizado reguladores de crecimiento que reducen la altura del tallo entre un 4-14% respecto al control y previenen el encamado (Fukazawa y Shirakawa, 2001). También en cebada se han utilizado con éxito los reguladores de crecimiento (Ramburan y Greenfield, 2007).

Los RCP aplicados después de la emergencia de la espiga redujeron el encamado en casi todos los experimentos publicados.

8.5. MEJORA GENÉTICA DE LA RESISTENCIA AL ENCAMADO

8.5.1. Evaluación de la resistencia al encamado

La resistencia al encamado, al contrario que la resistencia a enfermedades, es semejante a la producción del grano, un carácter de la población de plantas más que de una única planta. Más aún, está afectada de una manera muy importante por las condiciones ambientales. Por tanto, su evaluación es bastante complicada y los mejoradores de plantas han utilizado diversos índices de encamado como criterios de selección.

La evaluación directa en el campo es complicada. El encamado puede a veces no ocurrir, o de una manera muy débil, de tal manera que ninguna de las líneas ensayadas sea afectada. Por otro lado, bajo condiciones extremadamente favorables al encamado, todas las líneas pueden encamarse, lo cual no permite ninguna distinción. Por otro lado el encamado está muy influenciado por los efectos de la interacción variedad por ambiente. Consecuentemente, una única localidad no puede dar información válida para la selección, esta tiene que realizarse sobre la base de la evaluación en un amplio rango de condiciones ambientales.

Se han utilizado métodos auxiliares para evaluar la resistencia al encamado. La utilización de túneles de viento ha sido un método bastante empleado. En trigo, el empleo de inducir artificialmente el encamado en el campo mediante el paso por el campo de un aparato pesado ha resultado eficaz para identificar genotipos tolerantes al encamado (Kelbert et al., 2004). Se han desarrollado modelos teóricos de resistencia al encamado comparando características morfológicas de la planta y diferentes situaciones ambientales de viento y lluvia (Baker et al., 1998).

El reconocimiento de que la resistencia al encamado no puede atribuirse a un único carácter de la planta ha llevado a confeccionar índices de encamado que combinan varios caracteres de la planta. Pero es complicado desarrollar un índice morfológico fiable para selección en campo en un programa de mejora. Se han desarrollado ideotipos de trigo resistentes al encamado con determinadas características morfológicas, como plantas de una determinada altura (0,7 m), la pared del entrenudo basal de 0,65mm y un índice de cosecha de 0,42 (Berry et al., 2006a).

8.5.2. Herencia y selección de caracteres asociados a la resistencia al encamado

La herencia de la mayoría de los caracteres de raíz y tallo asociados con la resistencia al encamado es bastante compleja, y de carácter cuantitativo.

La selección de aquellos caracteres asociados con la resistencia al encamado se ha aplicado en la evaluación de material inicial de mejora a partir de colecciones de variedades. Se ha sugerido mejorar para diversas características anatómicas del tallo y en particular para los entrenudos basales.

Los mayores éxitos para la resistencia al encamado por medio de la mejora de un único carácter se han conseguido por medio de la reducción de la altura de la planta. Las variedades semienanas han sido un éxito en la mejora del encamado. En el caso de los cereales, durante los años 1960 y 1970 se realizaron grandes avances para reducir el riesgo del abonado con la introducción de las variedades semienanas que producían más que las variedades tradicionales por dos razones principalmente. Se reducía el crecimiento del tallo durante el desarrollo de la espiga dando como resultado plantas con un mayor número de flores y más granos por unidad de superficie,

y además respondían con una mayor producción a mayores cantidades de fertilizantes porque eran menos susceptibles al encamado. En los últimos cuarenta años, la reducción de altura en trigo ha sido el factor más importante para reducir el encamado y para aumentar la producción (Brancourt-Hulmel et al., 2003). En las variedades de arroz *indica*, el gen *sd1* ha contribuido a desarrollar variedades de talla corta y de alta producción, que son más resistentes al encamado que las variedades anteriores (Murai et al., 2004).

La mejora de variedades de talla corta ha contribuido considerablemente a la resistencia al encamado, pero no ha eliminado el problema. Además, el incremento de la resistencia al encamado a través de una mayor reducción de altura de la planta introduciendo más genes de enanismo tiene un límite, debido a que se disminuye la producción (Miralles y Slafer, 1995).

Además de la altura de la planta, se han identificado otras características morfológicas que se correlacionan significativamente con resistencia al encamado, cuya selección puede contribuir a la mejora de la resistencia al encamado en varias especies. En trigo panadero, Zeller et al., 1999 encontraron que un mayor grosor de las paredes de los tallos era el carácter morfológico más asociado a una mejor resistencia al encamado (Zeller et al., 1999). En lenteja (*Lens culinaris L.*), los genotipos con diámetro del tallo más pequeño eran los más resistentes al encamado, aunque se reducía su producción (Ball et al., 2006). En guisante (*Pisum sativum L.*), las plantas con mayor contenido en lignina y fibra en los tallos eran los más resistentes al encamado (Banizza et al., 2005). En cebada, el diámetro de los entrenudos situados en el medio del tallo tenía el mayor efecto en el riesgo de encamado del tallo (Berry et al., 2006b). En soja (*Glycine max (L.) Merrill*), un menor número de entrenudos puede contribuir a mejorar la resistencia al encamado (Okabe, 2006). En arroz se ha encontrado un locus que mejora la resistencia al encamado por medio del retraso en la senescencia de la hoja que permite una acumulación de hidratos de carbono en el tallo después del llenado del grano (Kashiwagi et al., 2006). En trigo, el mayor avance en prevenir el riesgo de encamado sería a través del fortalecimiento de la base del tallo y del sistema de anclaje radicular (Berry et col. 2004).

Para una mayor eficacia en la selección del complicado carácter de resistencia al encamado, se ha intensificado la búsqueda de QTLs asociados a la resistencia al encamado y se han usado como indicadores moleculares para programas de mejora. En trigo se han analizado QTLs para resistencia al encamado (Keller et al., 1999). Se detectaron QTLs que explicaban el 63% de la varianza fenotípica. Siete de esos QTLs coincidían con QTLs para caracteres morfológicos. La manera más eficiente para mejorar la resistencia sería selección indirecta de menor altura de planta y dureza del tallo y selección de los otros dos QTLs que no coincidían con los morfológicos. Verma et al. (2005) también en trigo harinero identificaron y caracterizaron QTLs asociados a la resistencia al encamado en trigo. Encontraron QTL asociados en 8 cromosomas.

En guisante, Tar'an et al. (2003) identificaron dos marcadores moleculares para resistencia a encamado que explicaba el 58% de la variación fenotípica total en el ambiente medio de 11 localidades. Se han buscado en soja QTLs asociados al encamado (Lee et al., 1996). Se encontraron ocho marcadores RFLP asociados al encamado, pero sólo uno era consistente en 4 localidades. Guzman et al. (2007) y Panthee (2007) también han analizado y encontrado QTLs asociados al encamado y a la producción.

Para la resistencia al encamado, teniendo en cuenta la diversidad de cultivos a los que puede afectar, no parece que se pueda señalar un único carácter o un grupo de caracteres como universalmente fiables. Con la introducción de variedades de talla más corta se mejoró considerablemente la resistencia al encamado, pero no se eliminó el problema del encamado. Parece que se puede mejorar la resistencia combinando diferentes caracteres morfológicos, como son, además de una menor altura, un tallo o caña con paredes más gruesas, entrenudos basales más cortos con un mayor diámetro y grosor de pared celular, y un sistema radicular de raíces extendidas. Variedades resistentes a enfermedades y plagas que afectan a raíces y tallo incrementarán también su resistencia al encamado. Sin duda que la selección ayudada por marcadores moleculares asociados a una menor susceptibilidad al encamado contribuirá de una manera significativa a la obtención de variedades más resistentes.

Una mejora de la resistencia al encamado capacita a las nuevas variedades para beneficiarse de altos niveles de fertilidad del suelo, y por tanto aproximarse a su potencial de producción. El proceso continuo de mejora de la producción, en los cultivos a los que puede afectar el encamado, siempre tendrá que llevar asociado que las plantas resistan el desplazamiento de su verticalidad.

REFERENCIAS

- Baker, C.J., Berry, P.M., Spink, J.H., Sylvestr-Bradley, R., Griffin, J.M., Scott, R.K. and Clare, R.W. (1998). A Method for the assessment of the risk of wheat lodging. *J. Theor. Biol.* 194: 587-603.
- Ball, R.A., Hanlan, T.G. and Vanderberg, A. (2006). Stem and canopy attributes that affect lodging resistance in lentil. *Can. J. Plant Sci.* 86: 71-81.
- Banizza, S., Hashemi, P., Warkentin, T.D., Vandenberg, A. and Davis, A.R. (2005). The relationships among lodging, stem anatomy, degree of lignification, and resistance to mycosphaerella blight in field pea (*Pisum sativum* L.). *Can. J. Bot.* 83: 954-967.
- Berry, P.M., Griffin, J.M., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K., Spink, J.H., Baker, C.J. and Clare, R.W. (2000). Controlling plant form through husbandry to minimize lodging in wheat. *Field Crops Res.* 67: 59-81.
- Berry, P.M., Sterling, M., Spink, J.H., Baker, C.J., Sylvester-Bradley, R., Mooney, S.J., Tams, A.R. and Ennos, A.R. (2004). Understanding and reducing lodging in cereals. *Adv. Agron.* 84: 217-271.
- Berry, P.M., Sylvester-Bradley, R. and Berry, S. (2006a). Ideotype design for lodging-resistant wheat. *Euphytica* 154: 165-179.
- Berry, P.M., Sterling, M. and Mooney, S.J. (2006b). Development of a model of lodging for barley. *J. Agron. Crop Sci.* 192: 151-158.
- Bingham, I.J. and Bengough, A.G. (2003). Morphological plasticity of wheat and barley roots in response to spatial variation in soil strength. *Plant Soil* 250: 273-282.
- Brancourt-Hulmel, M., Doussinault, G., Lecomte, C., Berard, P., Le Buanec, B. and Trottet, M. (2003). Genetic improvement of agronomic traits of winter wheat cultivars released in France from 1946 to 1992. *Crop Sci.* 43: 37-45.
- Chalmers, A.G., Dyer, C.J. and Sylvester-Bradley, R. (1998). Effects of nitrogen fertilizer on the grain yield and quality of winter oats. *J. Agri. Sci. Cambridge* 131, 395-407

Crook, M.J. and Ennos, A.R. (1994). Stem and root characteristics associated with lodging resistance in four winter wheat cultivars. *J. Agric. Sci. Cambridge* 123: 167-174.

Easson, D.L., White, E.M. and Pickles, S.J. (1993). The effects of weather, seed rate and cultivar on lodging and yield in winter wheat. *J. Agric. Sci. Cambridge* 121: 145-156.

Fukazawa, M. and Shirakawa, N. (2001). Effects of inabenfide 4' chloro 2' (a-hydroxybenzyl)isonicotinanilide on growth, lodging, and yield components of rice. *Plant Prod. Sci.* 4: 118-125.

Green, C.F., Paulson, G.A. and Ivins, J.D. (1985). Time of sowing and development of winter wheat. *J. Agric. Sci. Cambridge* 105: 217-221.

Guzman, P.S., Diers, B.W., Neece, D.J., St. Martin, S.K., LeRoy, A.R., Grau, C.R., Hughes, T.J. and Nelson, R.L. (2007). QTL associated with yield in three backcross-derived populations of soybean. *Crop Sci.* 47: 111-122.

Jedel, P.E. and Helm, J.H. (1991). Lodging effects on a semidwarf and two standard barley cultivars. *Agron. J.* 83: 158-161.

Kashiwagi, T., Madoka, Y., Hirotsu, N. and Ishimaru, K. (2006). Locus *pr15* improves lodging resistance of rice by delaying senescence and increasing carbohydrate reaccumulation. *Plant Physiol. Biochem.* 44: 152-157.

Kelbert, A.J., Spaner, D., Briggs, K.G. and King, J.R. (2004). Screening for lodging resistance in spring wheat breeding programmes. *Plant Breed.* 123: 349-354.

Keller, M., Karutz, C., Schmid, J.E., Stamp, P., Winzeler, M., Keller, B. and Messmer, M.M. (1999). Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat x spelt population. *Theor. Appl. Genet.* 98: 1171-1182.

Kirby, E.J.M. (1993). Effect of sowing depth on seedling emergence, growth and development in barley and wheat. *Field Crop Res.* 35: 101-111.

Langseth, W. and Stabbetorph, H. (1996). The effect of lodging and time of harvest on deoxynivalenol contamination in barley and oats. *J. Phytopathol.* 144: 241-245.

Lee, S.H., Bailey, M.A., Mian, M.A.R., Carter, T.E., Ashley, D.A., Hussey, R.S., Parrott, W.A. and Boerma, H.R. (1996). Molecular markers associated with soybean plant height, lodging, and maturity across locations. *Crop Sci.* 36: 728-735.

Mabuchi, T. (1993). Studies on the dormancy-awakening and dormancy-breaking in the 2-rowed barley seed. 3. The dormancy-awakening of seeds obtained from plants affected by flooding and lodging during the ripening period. *Japan. J. Crop Sci.* 62: 496-501.

Miller, F.L. and Anderson, L. (1963). Relationships in winter wheat between lodging physical properties of stems and fertilizer treatments. *Crop Sci.* 3: 468-471.

Miralles, D.J. and Slafer, G.A. (1995). Individual grain weight responses to genetic reductions in culm length in wheat as affected by source-sink manipulations. *Field Crops Res.* 3: 468-471.

Mulder, E.G. (1954). Effect of mineral nutrition on lodging in cereals. *Plant Soil*, 5: 246-306.

Murai, M., Komazaki, T. and Sato, S. (2004). Effects of *sd1* and *Ur1* (*Undulate rachis -1*) on lodging resistance and related traits in rice. *Breed. Sci.* 54: 333-340.

- Okabe, A., Kikuchi, A. and Saruta, M. (2006). Comparison of past and recently developed soybean cultivars in western region of Japan. *Japan. J. Crop Sci.* 75: 327-334.
- Panthee, D.R., Pantalone, V.R., Saxton, A.M., West, D.R. and Sams, C.E. (2007). Quantitative trait loci for agronomic traits in soybean. *Plant Breed.* 126: 51-57.
- Pendleton, J.W. (1954). The effect of lodging on spring oat yields and test weights. *Agron. J.* 46: 265-267.
- Ramburan, S. and Greenfield, P.L. (2007). Use of ethephon and chlormequat chloride to manage plant height and lodging of irrigated barley (cv. Puma) when high rates of N-fertiliser are applied. *South African J. Plant Soil* 24: 181-187.
- Setter, T.L., Laureles, E.V. and Mazaredo, A.M. (1997). Lodging reduces the yield of rice by self-shading and reductions in canopy photosynthesis. *Field Crops Res.* 49: 95-106.
- Stanca, A.M., Jenkins, G. and Hanson, P.R. (1979). Varietal responses in spring barley to natural and artificial lodging and to a growth regulator. *J. Agric. Sci. Cambridge* 93: 449-456.
- Stapper, M. and Fischer, R.A. (1990). Genotype, sowing date and plant spacing influence on high-yielding irrigated wheat in Southern New South Wales. II. Growth, yield and nitrogen use. *Aust. J. Agric. Res.* 41: 1021-1041.
- Tar'an, B., Warkentin, T., Somers, D.J., Miranda, D., Vandenberg, A., Blade, S., Woods, S., Bing, D., Xue, A., DeKoeyer, D. and Penner, G. (2003). Quantitative trait loci for lodging resistance, plant height and partial resistance to mycosphaerella blight in field pea (*Pisum sativum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 107: 1482-1491.
- Tripathy, S.C., Sayre, K.D., Kaul, J.N. and Narang, R.S. (2004). Lodging behavior and yield potential of spring wheat (*Triticum aestivum* L.): effects of ethephon and genotypes. *Field Crops Res.* 87: 207-220.
- Verma, V., Worland, A.J., Sayers, E.J., Fish, L., Caligari, P.D.S. and Snape, J.W. (2005). Identification and characterization of quantitative trait loci related to lodging resistance and associated traits in bread wheat. *Plant Breed.* 124: 234-241.
- Webster, J.R. and Jackson, L.F. (1993). Management practices to reduce lodging and maximise grain yield and protein content of fall-sown irrigated hard red spring wheat. *Field Crops Res.* 33: 240-259.
- Weibel, R.O. and Pendleton, J.W. (1964). Effect of artificial lodging on winter wheat grain yield and quality. *Agron. J.* 56: 487-488.
- White, E.M. (1991). Response of winter barley cultivars to nitrogen and a plant growth regulator in relation to lodging. *J. Agric. Sci. Cambridge* 116: 191-200.
- Zeller, U., Winzeler, H., Messmer, M.M., Keller, M., Keller, B., Schmid, J.E. and Stamp, P. (1999). Morphological traits associated with lodging resistance of spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Agron. Crop Sci.* 182: 17-24.