

Tasas de Crecimiento en 21 especies de Trigo Silvestre y su Relación con la Tasa de Fotosíntesis y la Concentración de Nitrógeno Foliar

Diego García, Jesús Rodríguez, Pilar Panadero, Teodoro Marañón y Rafael Villar*

Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Apdo 1095, 41080 Sevilla (D.G., J.R.); Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología, CSIC, Apdo. 1052, 41080 Sevilla (P.P., T.M.); * Autor para correspondencia: Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Córdoba, Av. San Alberto Magno sn, 14004 Córdoba; e-mail: bv1vimor@uco.es; fax (957) 21 86 06

RESUMEN

Se han estudiado 21 especies de trigo silvestre (género *Aegilops* y *Amblyopyrum*) y una variedad agrícola (*Triticum aestivum* cv Yécora) con la intención de conocer los factores determinantes de la tasa de crecimiento y la eficiencia en el uso del nitrógeno y del agua en condiciones de campo. La concentración de N foliar esta correlacionada positivamente con la tasa de crecimiento relativo y la tasa de fotosíntesis. La tasa de fotosíntesis aparece correlacionada con la conductancia estomática. La eficiencia en el uso del agua (WUE) no se relaciona significativamente con ninguno de los parámetros estudiados. Sin embargo, la eficiencia en el uso del nitrógeno (PNUE) esta correlacionada positivamente con la conductancia estomática, sugiriendo que el uso del N esta limitado por el cierre estomático. En contra de lo esperado, no existe una relación negativa entre PNUE y WUE.

Relative Growth Rate in 21 species of Wild Wheat and its Relationship with Photosynthetic Rate and Leaf N Concentration

SUMMARY

21 species of wild wheat (*Aegilops* and *Amblyopyrum* genus) and one cultivar of *Triticum aestivum* (cv Yécora) were grown in field conditions. The aim of this study was to know the factors determining the relative growth rate and use efficiency of nitrogen and water in different species. The leaf N concentration is positively correlated with both the relative growth rate and the photosynthetic rate. The photosynthetic rate is also strongly correlated with stomatal conductance. The water use efficiency (WUE) is not related with any of the parameters studied. However, the photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) is positively correlated with stomatal conductance, suggesting that the use of N was limited by the stomata closure. In an opposite way with the normal trend found in other studies, there is no negative correlation between PNUE and WUE.

Abreviaturas: PNUE, eficiencia en el uso del nitrógeno; RGR, tasa de crecimiento relativo; WUE, eficiencia en el uso del agua.

INTRODUCCION

Actualmente está recibiendo una especial atención la Agricultura Sostenible o Ecológica, la cual pretende por un lado que los sistemas agrícolas no planteen problemas medioambientales derivados de un abuso de abonado y riego, y por otro, abaratar los costes de producción. Sin embargo, una restricción en el uso del abonado y del riego tendría potencialmente un efecto negativo sobre las tasas de crecimiento de las plantas, es decir, sobre la capacidad de producción de los cultivos. Por tanto las variedades de cultivares elegidas para los sistemas de Agricultura Sostenible deben producir más en estas nuevas

condiciones y mostrar una mayor eficiencia en la utilización de los recursos disponibles.

Durante las últimas décadas, el desarrollo de proyectos de mejora genética del trigo han dado como resultado la consecución de cultivos muy productivos mediante la selección de los genotipos más adecuados. Esto ha tenido como consecuencia una pérdida de genotipos, y por lo tanto, una simplificación de la variabilidad genética de la especie, lo que en la actualidad está suponiendo una fuerte limitación a la hora de encontrar variedades adaptadas a condiciones de poca disponibilidad de agua o nutrientes. Una fuente importante de recursos genéticos se encuentra en las especies silvestres próximas al trigo (géneros *Triticum*, *Aegilops* y *Amblyopyrum*), las cuales pueden utilizarse como fuentes de nuevos caracteres. Estas especies silvestres tienen una distribución geográfica extensa, estando adaptadas a un amplio abanico de condiciones climáticas, desde zonas con menos de 100 mm de precipitación hasta zonas con más de 1000 mm, así como a diferentes tipos de suelo con distinto grado de fertilidad (Van Slageren, 1994).

El objetivo de este trabajo es conocer los factores determinantes de la tasa de crecimiento de 21 especies de trigo silvestre (género *Aegilops* y *Amblyopyrum*) y su comparación con una variedad de trigo blando (*Triticum aestivum*). Para ello se ha estudiado la concentración de nitrógeno foliar, la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática. Adicionalmente, se calculó la eficiencia en el uso del nitrógeno (PNUE), calculada como la cantidad de CO₂ asimilado fotosintéticamente por mol de nitrógeno presente en la hoja, así como la eficiencia en el uso del agua (WUE), como la cantidad de CO₂ asimilado fotosintéticamente por mol de vapor de agua perdido por transpiración foliar. Esta información nos permite conocer el rango de variación de estos parámetros dentro de las especies consideradas, así como los factores que están determinando la eficiencia en la utilización de los recursos agua y N por parte de la planta. El conocimiento de estos factores es importante a la hora de establecer criterios de mejora del trigo en un contexto de Agricultura Sostenible.

MATERIAL Y METODOS

Se cultivaron 20 especies silvestres del género *Aegilops* (*Ae. biuncialis*; *Ae. caudata*; *Ae. columnaris*; *Ae. comosa*; *Ae. crassa*; *Ae. cylindrica*; *Ae. geniculata*; *Ae. juvenalis*; *Ae. kotschyi*; *Ae. longissima*; *Ae. neglecta*; *Ae. peregrina*; *Ae. searsii*; *Ae. speltoides*; *Ae. tauschii*; *Ae. triuncialis*; *Ae. uniaristata*; *Ae. vavilovi*; *Ae. ventricosa*; *Ae. umbellulata*), una especie del género *Amblyopyrum* (*Am. muticum*) y una variedad de *Triticum aestivum* (cv. Yécora).

La parcela de experimentación se localiza en la finca experimental "La Hampa" (Coria del Río, Sevilla) perteneciente al C.S.I.C. La precipitación en la parcela durante la época de crecimiento (enero-mayo 1995) fue muy escasa (P= 134 mm) con respecto a otros años (50 % de la media), por lo que se puede decir que las condiciones de cultivo fueron de sequía.

Las semillas de las especies consideradas germinaron en cámara de cultivo. Cien plántulas de cada especie se transplantaron al campo (marco de plantación de 0,5 x 0,5 m). La parcela se trató con un abonado de fondo (15 g m⁻² de urea) y riego en superficie (3,6 litros m⁻²).

Las tasas de crecimiento se estimaron a partir de los pesos completos (hojas, tallos y raíces) de 8 individuos tomados aleatoriamente al inicio y al final de la experiencia (18 semanas). Las distintas fracciones de biomasa se colocaron en una estufa a 70 °C durante 2 días tras los cuales se obtuvo el peso seco.

Las medidas de intercambio gaseoso (tasa de fotosíntesis y conductancia estomática foliar) se llevaron a cabo con un sistema de intercambio de gases (LCA-2, ADC, Hoddesdon, Inglaterra) durante la primera semana de abril de 1995, entre las 10 h y las 15 h, en hojas totalmente desarrolladas. Estas mismas hojas fueron recolectadas y se analizó su concentración en N orgánico (método de Kjeldah). La eficiencia en el uso del nitrógeno (PNUE), se calculó como el cociente entre la tasa fotosintética y la concentración de nitrógeno foliar. La eficiencia en el uso del agua (WUE) se calculó como el cociente entre la tasa fotosintética y la transpiración.

RESULTADOS

La tasa de crecimiento relativo varía desde 38 mg g⁻¹ día⁻¹ para *Ae. crassa* hasta valores de 73 mg g⁻¹ día⁻¹ para *Ae. ventricosa* (Fig. 1a). El valor medio de tasa de crecimiento para la variedad de trigo cultivado (*Triticum aestivum*) es de 72 mg g⁻¹ día⁻¹, y está en torno al máximo observado para las especies silvestres.

Los valores medios de la tasa de fotosíntesis foliar para las distintas especies varían desde 10 µmol m⁻² s⁻¹ para *Ae. triuncialis* hasta 48 µmol m⁻² s⁻¹ para *Am. muticum*. El trigo cultivado (*T. aestivum*) presenta una tasa de fotosíntesis intermedia de 18 µmol m⁻² s⁻¹ (Fig. 1b).

La tasa de crecimiento presenta una correlación positiva con la concentración de nitrógeno foliar (Fig. 2a, r=0,52, p<0,01), mientras que no presenta correlación significativa con la tasa de fotosíntesis, la conductancia estomática, la eficiencia en el uso del agua, ni la eficiencia en el uso del nitrógeno (Tabla I).

La tasa de fotosíntesis está positivamente correlacionada con la concentración de nitrógeno foliar (Fig. 2b, r=0,41, p<0,05) y con la conductancia estomática (Fig. 3a, r=0,85, p<0,001).

La eficiencia en el uso del agua no presenta correlación significativa con ninguno de los parámetros considerados (p>0,20, Tabla I). En cambio, la eficiencia en el uso del nitrógeno está correlacionada positivamente con la conductancia estomática (Fig. 3b) y la tasa de fotosíntesis (r=0,92, p<0,001, Tabla I), pero no presenta correlación significativa con la concentración de N foliar (p>0,50, Tabla I). No existe una correlación significativa entre los valores de WUE y PNUE (p>0,20, Tabla I).

Tabla I. Correlaciones entre distintos parámetros en las 22 especies estudiadas. Los asteriscos indican el nivel de significación (ns: no significativo; *: p<0,05; **: p<0,01; ***: p<0,001; n=22).

	N foliar	Fotosíntesis	Cond. estom.	PNUE	WUE
RGR	0,52**	0,15 ns	0,20 ns	0,14 ns	-0,20 ns
N foliar		0,41*	0,54**	0,16 ns	0,08 ns
Fotosíntesis			0,85***	0,92***	0,24 ns
Cond. estom.				0,69***	0,08 ns
PNUE					0,29 ns

DISCUSION

Los resultados muestran que aquellas especies con mayor concentración de nitrógeno foliar tienden a tener tasas de crecimiento mayores (Fig. 2a). Poorter et al. (1990) encuentran resultados similares e interpretan que el nitrógeno foliar está directamente relacionado con la concentración de proteínas y la actividad metabólica general, resultando una mayor capacidad de captación de recursos y una mayor tasa de crecimiento. Por ejemplo, es conocida la relación positiva entre la cantidad de nitrógeno foliar, la concentración de la enzima Rubisco y la capacidad fotosintética máxima de distintas especies (Evans, 1989). Los resultados obtenidos para las especies de trigo silvestre también muestran que una mayor concentración de N foliar está relacionado con tasas de fotosíntesis significativamente mayores (Fig. 2b).

Sorprende que no exista correlación entre las tasas fotosintéticas y las tasas de crecimiento (Tabla I) cuando existe, por un lado, correlación positiva entre la concentración de nitrógeno y la RGR (Fig 2a.), y por otro, entre la concentración de nitrógeno y la tasa fotosintética (Fig 2b). Esta aparente contradicción puede ser explicada considerando que la tasa fotosintética estimada en este estudio está referida a un punto concreto del ciclo diario, coincidente con condiciones de radiación solar, y no refleja necesariamente las posibles variaciones de tasa fotosintética a lo largo del tiempo. Por el contrario, la concentración de nitrógeno foliar es menos variable que la actividad fotosintética, siendo una estimación más integradora de la capacidad total de fijación de energía por parte de la planta, y por tanto, de su tasa de crecimiento. Además, hay que considerar que la tasa de crecimiento es el resultado neto de la ganancias por fotosíntesis

y las pérdidas por respiración (Garnier, 1991).

La tasa de fotosíntesis se correlaciona positivamente con la conductancia estomática (Fig. 3a), siendo el coeficiente de correlación mayor que el que existe entre la tasa de fotosíntesis y la concentración de N (Tabla I). Por lo tanto, estos resultados ponen de manifiesto la presencia de una limitación de la tasa de fotosíntesis como consecuencia del grado de cierre de los estomas, limitación que es mayor que la relacionada con la concentración foliar de N. Si consideramos que en este experimento las plantas estuvieron sometidas a condiciones de sequía, es razonable pensar que los individuos muestren una estrategia basada en la conservación del agua (mediante la regulación de la apertura estomática) más que una estrategia de maximización de la tasa de fotosíntesis.

Contrariamente a los resultados expuestos por otros autores (Poorter et al. 1990), la RGR no aparece correlacionada positivamente con la eficiencia en el uso del N (PNUE, Tabla I). Esta falta de correlación puede ser explicada en parte por el papel que juega la hoja como almacén de N, de forma que, una parte importante del nitrógeno foliar puede no estar siendo utilizado en el proceso fotosintético. Además, esta falta de utilización del N presente en la hoja puede ser consecuencia de la limitación de la fijación fotosintética de CO_2 impuesta por el cierre estomático, lo que puede explicar la correlación positiva del PNUE con la conductancia estomática (Fig. 3b).

En lo que respecta al WUE, no existe correlación entre esta variable y el resto de los parámetros considerados (Tabla I). Esto contrasta con la idea general (Field et al. 1983) de que existe una correlación negativa entre la eficiencia de uso del nitrógeno (PNUE) y la eficiencia de uso del agua (WUE), de tal forma que, especies con altas concentraciones de N foliar (alta capacidad fotosintética) tienden a presentar una estrategia basada en maximizar el PNUE en detrimento del WUE, mientras que lo opuesto ocurriría en especies con baja concentración de N foliar y baja capacidad de fotosíntesis. La diferencia entre ambos resultados puede estar relacionada con las condiciones de estrés hídrico al que están sometidas las plantas de este trabajo, que deben inducir a una optimización de los valores WUE, sugiriendo que ciertas condiciones de estrés podrían ser capaces de actuar homogenizando la respuesta de distintas especies ante la presencia de factores que limitan la capacidad de crecimiento.

En resumen, los resultados expuestos ponen de manifiesto que las especies con mayor concentración de nitrógeno poseen mayor capacidad de crecimiento, y por lo tanto, mayor potencial de producción, pudiendo ser esta variable (concentración de nitrógeno) muy adecuada para la estima indirecta de la RGR en estudios comparados de especies del mismo género o grupo taxonómico. No existe por el contrario relación alguna entre la tasa de crecimiento y la eficiencia de uso del nitrógeno o del agua, ni entre estas dos últimas variables entre sí. Todo ello sugiere que las especies silvestres de trigo más adecuadas para llevar a cabo procesos de mejora, según el criterio de optimización de la producción y el uso eficiente del agua y los nutrientes, deberían ser aquellas que presentando altas tasas de crecimiento presenten valores óptimos de PNUE y WUE; como por ejemplo *Ae. speltoides* y *Ae. uniaristata*.

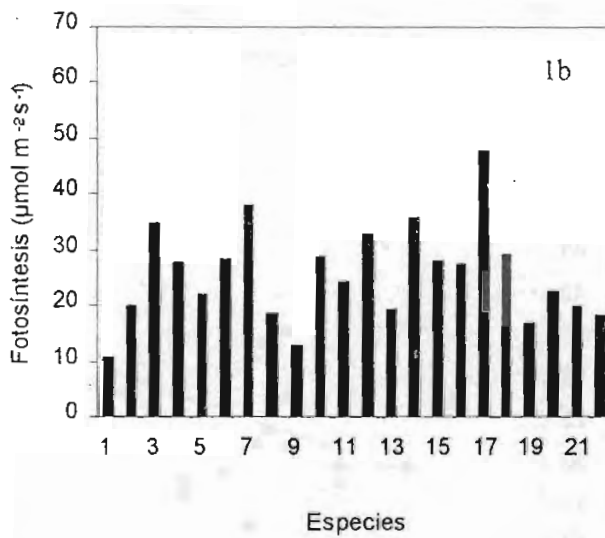
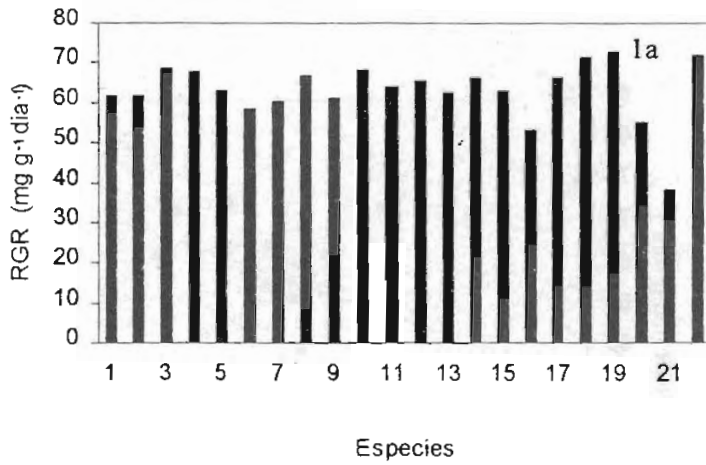


Figura 1: Valores para la tasa de crecimiento relativo (1a) y la tasa de fotosíntesis (1b) en las 22 especies consideradas en el estudio. (1) *A. biuncialis*, (2) *A. caudata*, (3) *A. columnaris*, (4) *A. comosa*, (5) *A. crassa*, (6) *A. cylindrica*, (7) *A. geniculata*, (8) *A. juvenalis*, (9) *A. kotschy*, (10) *A. longissima*, (11) *A. neglecta*, (12) *A. peregrina*, (13) *A. searsii*, (14) *A. speltoides*, (15) *A. tauschii*, (16) *A. truncialis*, (17) *A. univristata*, (18) *A. vavilovi*, (19) *A. ventricosa*, (20) *A. umbellulata*, (21) *Am. matricum*, (22) *T. aestivum*.

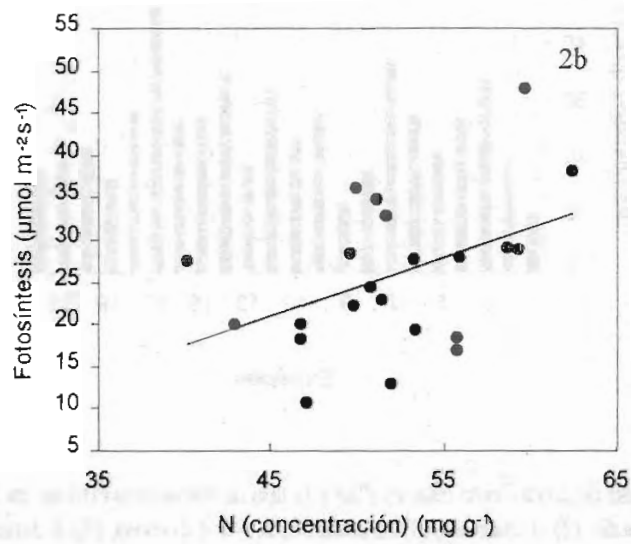
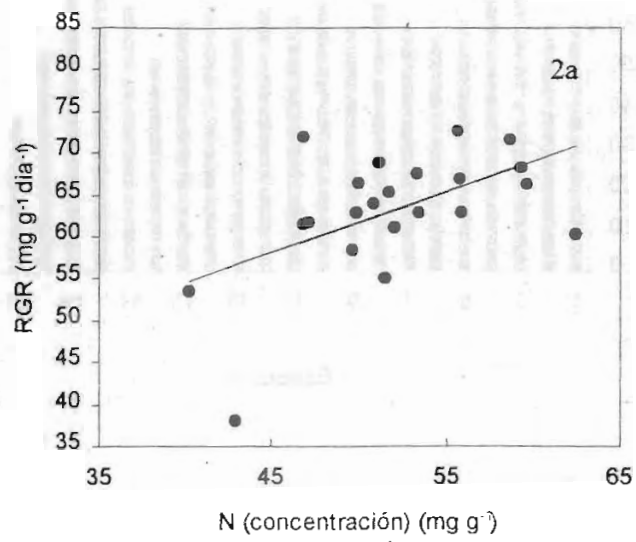


Figura 2: Relación de la concentración de N foliar con la tasa de crecimiento (2a) y la tasa fotosintética foliar (2b) de las 22 especies consideradas.

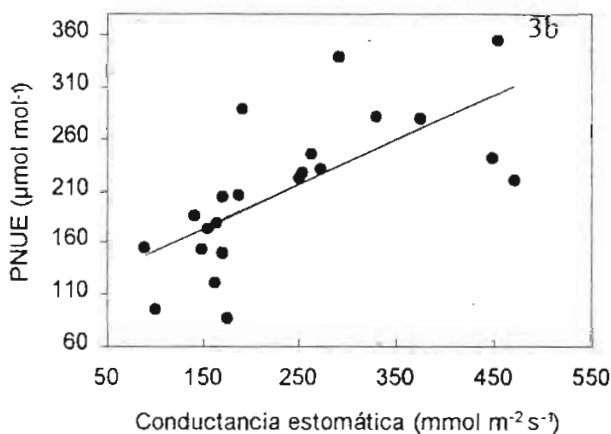
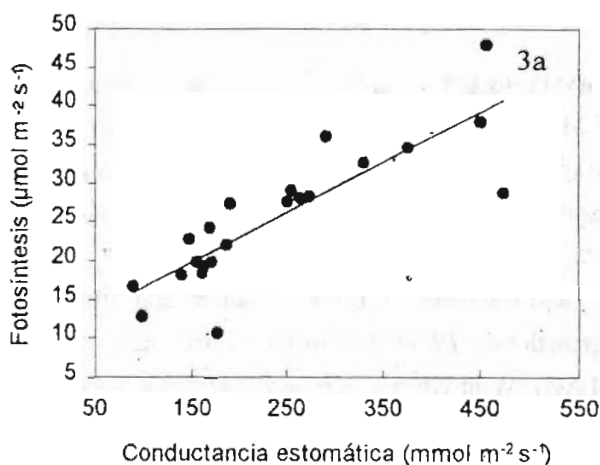


Figura 3: Relación de la conductancia estomática foliar con la tasa fotosintética (3a) y la eficiencia en el uso del nitrógeno (3b) de las 22 especies consideradas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a José Merino (Universidad de Sevilla, Proyecto AMB 95-0443) y Hans Lambers (Universidad de Utrecht, Países Bajos) por la ayuda prestada, a John Peacock (ICARDA) por el suministro de semillas, a Manuel Fernández (IRNA, Sevilla) por su disposición y consejo para la realización de este experimento y a Francisco Arenas por su ayuda en el campo. Este trabajo fue posible gracias a una beca postdoctoral del MEC a R. Villar, una beca predoctoral de la Junta de Andalucía-Monte de Piedad a D. García.

REFERENCIAS

- Evans, J.R. (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78: 9-19.
- Field, C., Merino, J. and Mooney H. A. (1983). Compromises between water-use-efficiency and nitrogen-use-efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia* 60: 384-389.
- Garnier, E. (1991). Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends in Ecology and Evolution*. 6: 126-131.
- Poorter, H., Remkes, C. and Lambers, H. (1990). Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology* 94, 621-627.
- Van Slageren, M.W. (1994). Wild wheats: a monograph of *Aegilops L.* and *Amblyopyrum (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae)*. Agricultural University, Wageningen.

