

REVISIÓN

El ideotipo del girasol (*Helianthus annuus* L.)

Hernández, L.F. y G.A. Orioli

RESUMEN

Se analizan las características morfológicas y fisiológicas que son importantes para definir el potencial del rendimiento de la planta de girasol. En base a ello se propone un tipo de planta ideal (ideotipo), la cual sea capaz de aprovechar con máxima eficiencia la disponibilidad de recursos provistos con las actuales prácticas agronómicas. Se realiza una descripción del desarrollo del cultivo, poniendo énfasis en los diferentes factores que pueden afectar cada uno de los estados del desarrollo.

Dentro de las características morfológicas, se propone que las plantas posean un sistema radical extenso y profundo, tallos de porte mediano con alta capacidad de reserva de fotoasimilados, los cuales puedan ser redistribuidos al grano durante el período de su llenado. Hojas con un ritmo de senescencia lento y capaces de alcanzar un IAF no menor de 4 en corto tiempo. Dentro de las características asociadas con la formación del rendimiento, se propone que la superficie meristemática del receptáculo sea máxima previo al inicio de la diferenciación de los primordios florales, y que el capítulo maduro posea un bajo ritmo respiratorio. Se deben lograr capítulos con frutos más grandes y más pesados y con mayor contenido porcentual de aceite.

Dentro de la respuesta a prácticas agronómicas, el cultivo deberá ser capaz de producir mejor bajo nuevas técnicas de manejo tales como "intercropping" o labranza "cero", tener una mayor resistencia a plagas y enfermedades y responder mejor a la fertilización, tanto fosforada como nitrogenada.

Palabras clave: girasol, *Helianthus annuus*, ideotipo, rendimiento

Hernández, L.F. and G.A. Orioli, 1994. The ideotype in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Agriscientia XI : 87-98.

SUMMARY

Morphological and physiological characteristics that are important to define the potential of yield of the sunflower plant are described. Then an ideal type of plant (ideotype) which should be able to efficiently use the available resources in the field is proposed. A description of crop development emphasizing the factors that can affect different stages of its development is made. Among the morphological characteristics, it is proposed that plants should have an extended and deep root system and median height shoots with high capacity to store photoassimilates. These could then be reallocated to the capitulum during the grain filling period. Leaves should have a low senescence rate and the canopy should reach a LAI not lower than 4 in a short time. It also proposed that the meristematic surface of the receptacle has to reach its maximum size before the floret primordia differen-

tation begins. The mature capitula should have a low respiratory rate. It also could be desirable to get capitula with larger and heavier fruits and with a high oil content.

The crop also should be able to respond efficiently to new agronomic practices such as "intercropping" or "zero tillage". It should also be more resistant to plagues and pests and have a better response to fertilization.

Key words: sunflower, *Helianthus annuus*, ideotype, yield.

L.F. Hernández y G.A. Orioli. Departamento de Agronomía. Universidad Nacional del Sur. 8000. Bahía Blanca. Argentina.

INTRODUCCIÓN

El desarrollo de nuevos cultivares de plantas de cultivo es un proceso continuo por el que se busca aumentar su rendimiento o mejorar la calidad de su producto (Evans y Wardlaw, 1976). Estos dos objetivos pueden lograrse de diversas maneras, muchas de las cuales han llevado a producir cambios muy marcados en la planta e indirectamente, cambios sutiles o ajustes en sus procesos metabólicos (Bradshaw, A., 1965; Bingham, J., 1967; Donald y Hamblin, 1976; Blocklehurst, P., 1977; Beard y Geng, 1982; Connor y Sadras, 1992).

En los últimos años, se ha comenzado a tener en cuenta la selección directa de importantes atributos fisiológicos (fotosíntesis, respiración, transporte de minerales y fotoasimilados, etc.) y morfológicos (robustez y longitud del tallo, inclinación del capítulo a la madurez, área foliar, etc.). Sin embargo no se puede asegurar que tal tipo de selección será más efectiva o más rápida que la selección por productividad.

El curso que siguió la domesticación de los principales cultivos es bien conocido. Las especies fueron sujetas a una selección directa para lograr aumentos en su producción bajo sistemas agronómicos progresivamente más eficaces (Bradshaw A., 1965, Donald y Hamblin, 1976). Los cambios fisiológicos que acompañaron y contribuyeron a esa domesticación, y que dieron origen al aumento potencial del rendimiento, son sin embargo prácticamente desconocidos. Conocer cuáles han sido esos cambios, permitiría tener una idea sobre qué vías están exhaustas y cuáles pueden ser explotadas para lograr mayores rendimientos y más estabilidad de los mismos.

En este trabajo se describen algunas características morfológicas y fisiológicas de la planta de girasol que tienen particular incidencia en la maximización de su rendimiento. El objetivo es proponer que las mismas puedan ser consideradas en planes de mejoramiento genético del cultivo.

Descripción de caracteres posibles de ser mejorados

1. Desarrollo vegetativo y reproductivo

En las plantas silvestres el ciclo de vida está controlado por el fotoperiodismo y la vernalización. Respondiendo a estos estímulos las plantas se adaptaron a su medio ambiente. Sin embargo durante su domesticación y adaptación a nuevas condiciones de crecimiento estos mecanismos de regulación se han modificado. Es importante entonces conocer la longitud del ciclo de vida de las especies cultivadas como así también la longitud relativa de cada una de las cuatro principales etapas de su desarrollo.

En el girasol, la primera etapa del ciclo de vida comienza con la **germinación e implantación** del cultivo. Es importante que la misma se produzca en una forma rápida y uniforme para lograr un stand parejo de plantas (Anfinrud y Schneiter, 1984, Cardinali *et al.*, 1985). Aún cuando en condiciones controladas la germinación y emergencia no son afectadas por el tamaño de los frutos, en condiciones de campo sí lo son. Una de las causas puede ser que la velocidad de imbibición de las semillas es menor en frutos relativamente más grandes debido a una mayor separación entre el pericarpio y los tegumentos de esta última (Hernández y Orioli, 1985a). A campo las diferencias observadas, luego de la emergencia, en el número de plantas y su tamaño pueden ser atribuidas a condiciones de siembra, humedad y contacto suelo-semilla deficientes, capacidad del hipocotilo para elongarse hasta la superficie del suelo, ataque de plagas, disponibilidad de nutrientes y capacidad para absorberlos, etc. Las diferencias en el tamaño de las plántulas son importantes. En condiciones de hidroponía las diferencias entre plántulas provenientes de semillas chicas y grandes tienden a desaparecer hacia la tercer semana de crecimiento mientras que en condiciones de campo las diferencias se mantienen, incidiendo en el rendimiento (Aguirrezábal *et al.*, 1985).

La segunda etapa, la **vegetativa o juvenil**, se caracteriza por el desarrollo de las raíces, tallos y hojas. Durante este período influyen la temperatura y la longitud del día y, en cierto modo, esta fase determina la respuesta de la fase siguiente. Los actuales cultivares de girasol pueden considerarse como neutros en cuanto a los requerimientos de frío y fotoperíodo; de todos modos algunos muestran una leve tendencia a ser de día corto y se han encontrado diferencias en el ritmo reproductivo con cambios el ciclo de crecimiento (precoces y tardíos) y con diferente fecha de siembra (Marc y Palmer, 1981, Goyne y Schneider, 1987). Esta etapa en el girasol puede considerarse corta ya que solamente dura entre 20 y 22 días desde la emergencia (DDE) de las plántulas. Intervalos de tiempo mayores son posibles, dependiendo de las condiciones ambientales y varietales. Durante este período, se desarrollan por lo menos 18 hojas antes de pasar a la siguiente fase (Marc y Palmer, 1981). Se debe destacar que en el girasol el ritmo del desarrollo vegetativo durante esta etapa es muy bajo por lo que a las densidades comunes de siembra, (4,5 a 5,5 plantas.m⁻²), el follaje no alcanza a cubrir totalmente la superficie del suelo (Hernández, L., 1983; Hernández y Orioli, 1982; 1983; 1992). Esto se traduce en una deficiente intercepción de la radiación solar y menor capacidad de competir con malezas (Pereyra *et al.*, 1977).

Durante la tercera etapa, la **reproductiva**, que comprende el intervalo entre la **inducción e iniciación floral** hasta la **antesis y fertilización** (entre los 22 y 58 DDE), no solamente se produce el desarrollo de la inflorescencia sino que se observa un gran desarrollo en altura y en la biomasa foliar y del tallo, que prácticamente cesan cuando comienza la antesis (Hernández y Orioli, 1982; Hernández, L., 1983). Esta tercera etapa es de suma importancia para determinar los componentes del rendimiento: durante ésta no solo se forma el máximo potencial de almacenaje de carbohidratos y minerales de la planta sino que se forma también la inflorescencia. Ambos procesos dependen de la disponibilidad, en ese momento, de fotoasimilados y nutrientes minerales. Se puede entonces presentar una competencia entre diferentes destinos: una gran masa vegetativa en activo crecimiento y un órgano reproductivo (capítulo) en desarrollo. La primera actuará sobre el componente del rendimiento peso de los frutos y el segundo influenciará fundamentalmente el componente del rendimiento número de frutos. Este período en girasol es una etapa altamente dependiente del cultivar (Anderson, W., 1975), de la temperatura (Chapman *et al.*, 1993), de la capacidad de intercepción e intensidad de la radiación (Hernández, L., 1983), de la disponibilidad de nutrientes entre los cuales el nitró-

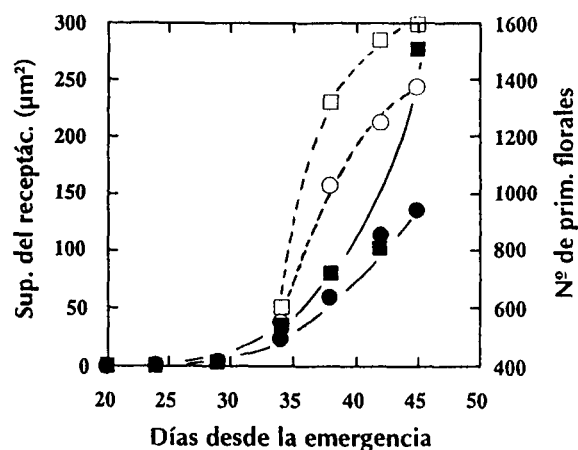


Figura 1. Evolución del área del receptáculo en su etapa de incipiente formación y del número de primordios florales en función del tiempo de dos genotipos de girasol. (●) Dekalb G90 y (■) Dekalb G100.

geno, el fósforo y el boro juegan un rol importante (Blamey *et al.*, 1979; Hocking y Steer, 1983; Steer y Hocking, 1983). La diferenciación de las flores en el capítulo se produce desde el borde hacia el centro del receptáculo cubriendo totalmente la superficie libre del mismo. El tamaño del ápice reproductivo aumenta unas 100 veces y se diferencian entre 600 y 2000 flores (Hernández, L., 1988). En la Fig. 1 se puede apreciar la influencia del cultivar

La cuarta etapa es la de **llenado de los frutos y posterior maduración**. Durante ella no ocurre o hay muy poco crecimiento vegetativo de los demás órganos de la planta (Fig. 2). Dependiendo de la densidad de plantas en el cultivo, a comienzos de este estado puede todavía seguir aumentando el índice de área foliar (IAF) por el continuo desarrollo de las hojas superiores (Fig. 3). Existen evidencias que indican que el llenado del grano se produce principalmente con fotoasimilados actuales pero también con la contribución de lo acumulado durante el período de preantesis, lo cual puede representar hasta el 20-30 % del total del carbono almacenado en los frutos al momento de cosecha (Hall *et al.*, 1989; 1990). Teóricamente convendría no solamente que esa fase fuera más larga sino que durante la misma se conservara la máxima superficie foliar activa.

Tanto el desarrollo de la inflorescencia como la antesis, fecundación y llenado de los frutos son procesos que en el girasol ocurren siempre desde el borde hacia el centro del capítulo. Se podría suponer entonces que encontrando condiciones que prolonguen la duración de los mismos se pro-

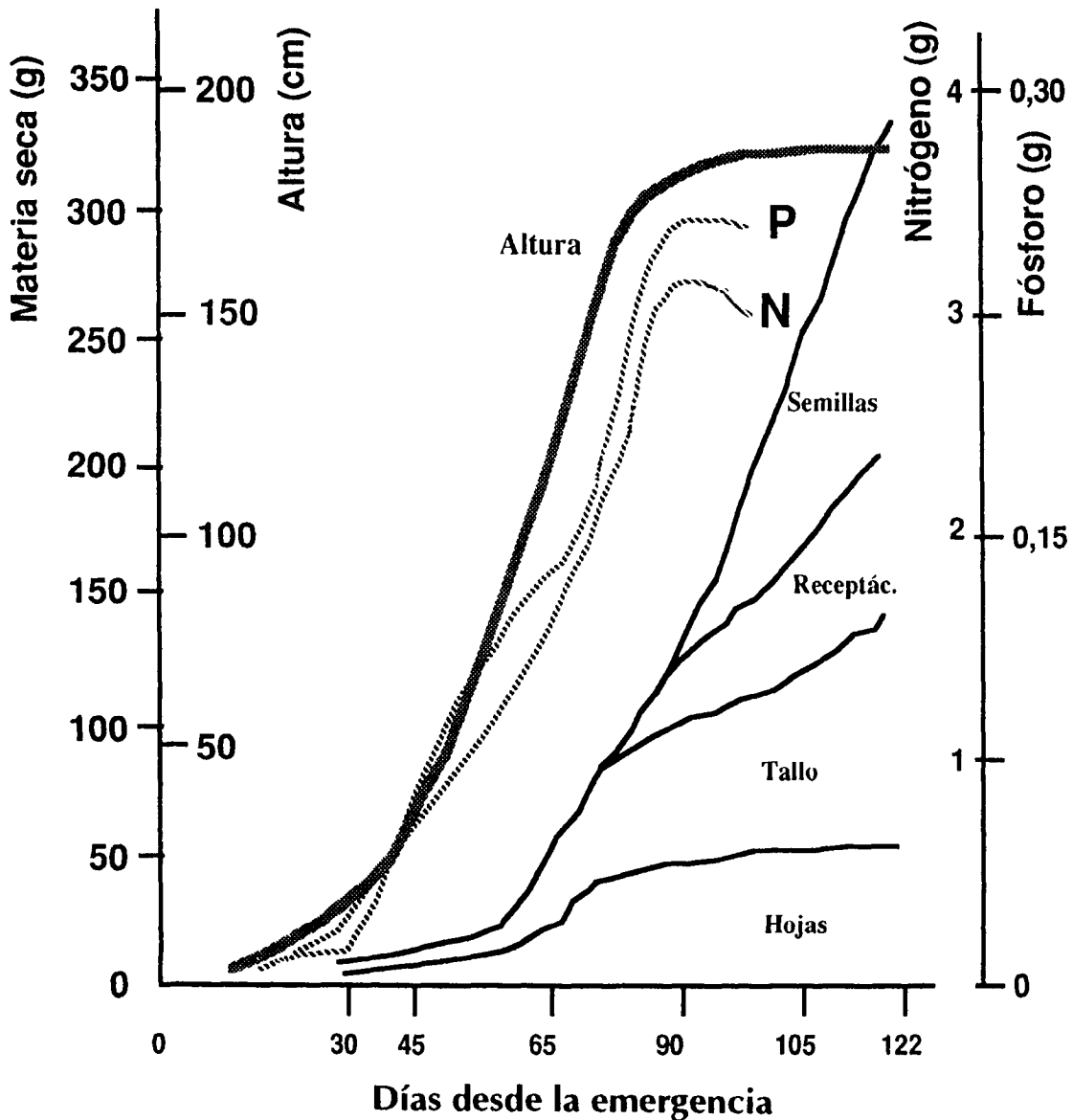


Figura 2. Acumulación de materia seca, nitrógeno y fósforo total en los distintos órganos y crecimiento en altura en una planta de girasol a lo largo de su período vegetativo y reproductivo.

duciría un aumento en el número de flores o un mayor llenado. En realidad todos los primordios florales diferenciados en la etapa reproductiva se desarrollan hasta anthesis (Hernández, L., 1988). En todo caso un aumento del número de flores aumentaría la competencia por fotoasimilados entre frutos de la periferia y del centro, haciendo que más de los últimos aborten o se desarrollen en forma incompleta (Hernández, 1988). No se ha determinado cuál es la señal que define la finalización de este proceso.

2. Sistema radical

Muy poco se sabe acerca del crecimiento de las raíces del girasol, posiblemente debido a la dificultad de realizar estudios sobre las mismas. De cualquier manera un buen sistema radical siempre se ha considerado como un factor importante para el rendimiento (Aguirrezábal *et al.*, 1993). El girasol posee una raíz principal pivotante que si las condiciones del suelo lo permiten, puede llegar a profundidades de más de 3 metros (Aguirrezábal, L., 1993). En ma-

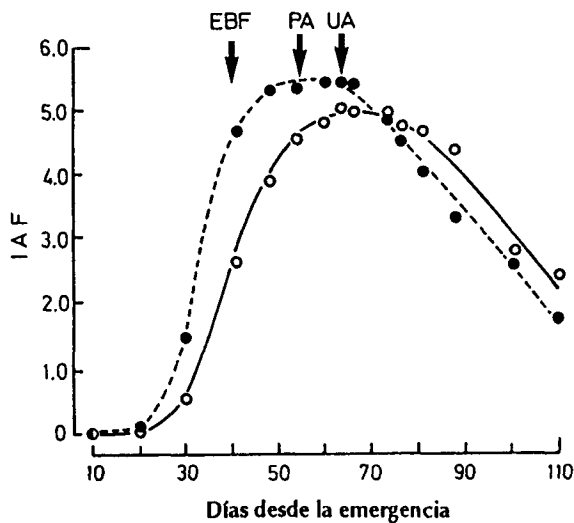


Figura 3. Evolución del Índice de área foliar (IAF) durante el ciclo de crecimiento de un cultivo de girasol creciendo a dos densidades: (●) 5,6 plantas.m⁻²; (○) 16,6 plantas.m⁻². Obsérvese que a menor densidad la antesis ocurre antes de obtener el máximo IAF. EBF: emergencia del botón floral; PA: primera antesis; UA: última antesis.

cetas se ha observado que entre la segunda y tercera semana desde la emergencia, la raíz principal llega a los 80 cm de profundidad. Sin embargo la elongación radical es muy sensible a condiciones del suelo que opongan resistencia o que sean inhibidores biológicos. Así el piso de arado, la compactación por tránsito vehicular, la salinidad, producen un efecto negativo muy marcado en el desarrollo radical y por lo tanto en el rendimiento. La disminución del desarrollo de raíces en suelos y la consecuente reducción del volumen de suelo que las raíces pueden explorar, y por lo tanto del agua y nutrientes disponibles, será la causa de la disminución en el rendimiento. En la parte superior del sistema radical se desarrolla una gran cantidad de raíces de distinta categoría las que se extienden lateralmente y algunas se inclinan hacia abajo hasta llegar a los 60-70 cm de profundidad. El buen desarrollo de la biomasa radical, que en un cultivo puede alcanzar 1 t.ha⁻¹, está en relación con el desarrollo de la parte aérea que suministra los recursos energéticos y con una buena disponibilidad de agua y nutrientes, principalmente nitrógeno, antes de la iniciación floral (Aguirrezábal *et al.*, 1994). Sin embargo la relación parte aérea/sistema radical y el intercambio de mensajes entre ambos aún está bajo estudio.

Algunas características muy importantes de identificar entre cultivares serían no solamente la distribución de la densidad de raíces sino también la du-

ración, velocidad y profundidad de extensión de las mismas. Es probable que la absorción de nutrientes y agua estén más relacionados con la rapidez de exploración de nuevas superficies de suelo que con el área de la superficie explorada. Además su resistencia al flujo de agua (Black, C., 1979; Hernández y Orioli, 1985d) y nutrientes es también importante ya que se ha observado que es una característica relacionada directamente con el uso del agua por la planta de girasol y que varía entre cultivares (Hernández y Orioli, 1985d; Koide, R., 1985).

3. Uso de nutrientes

Los resultados de estudios de fertilización realizados en el país y en el mundo son demasiado controvertidos por lo que es necesario hacer más trabajos sobre este tema. De todos modos se conoce que las curvas de absorción de algunos nutrientes en el girasol, como por ejemplo nitrógeno y fósforo, son similares a la ganancia de altura y peso seco de los diferentes órganos de la planta (Fig. 2) (Orioli *et al.*, 1977). Consecuentemente la concentración de estos nutrientes por unidad de biomasa disminuye en forma inversamente proporcional al incremento del peso total de la misma, por lo que si bien durante la fase vegetativa hay poca absorción, los nutrientes están presentes en alta concentración. Posteriormente, durante la elongación del tallo hay una gran acumulación, la que cesa cuando ocurre la floración (Fig. 2). Por lo tanto en los frutos se acumularán los elementos minerales móviles, y cuya fuente principal es la cantidad acumulada durante las etapas previas al llenado (Hocking y Steer, 1983). Es posible que la respuesta a la fertilización no solo esté ligada al cultivar y a las propiedades físico-químicas del suelo (Hernández y Orioli, 1985b), sino fuertemente influenciada por determinadas características del desarrollo radical. Así el crecimiento en profundidad de las raíces laterales explicaría la respuesta positiva a la fertilización profunda

4. Uso del agua

El girasol tiene un elevado ritmo de transpiración, por lo que su eficiencia en el uso de agua no es muy alta (Rawson, H., 1979; Rawson y Constable, 1980; Hernández y Orioli, 1985d). También posee mecanismos de regulación osmótica a nivel foliar que en algunos casos son importantes para tolerar condiciones de estrés hídrico no muy severos y transitorios (Connor y Sadras, 1992). La capacidad de la planta de no cerrar los estomas sino frente a condiciones de estrés hídrico realmente severos, hace que en un amplio rango de condiciones la transpiración sea principalmente controlada por la diferencia de humedad entre las hojas y la atmósfera, y no por el cierre de los estomas (Hernández y Orioli, 1985d; Chapman *et al.*, 1993). Como consecuencia de esa característica, bajo con-

diciones de estrés hídrico mediano, que modifican la morfología del follaje (Shell y Lang, 1976; Hernández y Orioli, 1983), la planta puede aún fotosintetizar por tener los estomas abiertos. Es posible que la alta densidad de pelos en las hojas de girasol sea también un factor importante para regular la transpiración y por lo tanto influya sobre la economía del agua del cultivo (Hernández y Orioli, 1985c). A este factor se debería agregar el control que las raíces ejercerían sobre el flujo del agua. (ver 2) (Hernández y Orioli, 1985d).

5 Índice de cosecha

El rendimiento de un cultivo dependerá de la efectividad de la fotosíntesis en producir la mayor cantidad de materia seca y de la correcta distribución de los fotoasimilados en el momento oportuno (Gifford y Evans, 1981). En 1956 se introdujeron dos términos en relación al rendimiento de un cultivo (Evans, L., 1975):

a) Rendimiento Biológico = **Rb**: el total de materia seca (MS) producida por las plantas.

b) Rendimiento Económico = **Re**: el peso seco de la parte útil cosechable.

Estos dos parámetros se expresan por otro originalmente denominado **Coefficiente de Efectividad de Formación de la Parte Económica** y que es más conocido como **Índice de Cosecha (IC)**. Por lo tanto:

$IC = Re/Rb$, generalmente expresado como porcentaje.

El verdadero Rb debería incluir el peso de raíces pero la dificultad en extraerlas hace que en general no se tenga en cuenta.

Hasta que se pueda analizar la producción en términos fisiológicos y bioquímicos, el IC puede ser un criterio valioso para la evaluación de cultivares de girasol y de la distribución de fotoasimilados. Para el trigo, por ejemplo, el mejoramiento genético hizo variar el IC sustancialmente a lo largo de los años pasando de 30% a 50% con las variedades enanas (Bingham, J., 1967; Bremner y Rawson, 1978, Martínez-Carrasco y Thorpe, 1979)

El IC que el girasol ha alcanzado en nuestras experiencias es definitivamente bajo ya que oscila entre 25% y 35% según el material utilizado. Para las mismas condiciones de cultivo las variedades presentaron un IC menor que el de híbridos. Además el IC puede variar con cambios en la densidad y condiciones de cultivo. Así para densidades de 2,8; 5,6; 11,0 y 33,3 plantas. m^{-2} los IC fueron 30%, 37%, 35% y 26% respectivamente (Hernández, L., 1983). La variación del IC es un fenómeno complejo en el cual juegan un papel preponderante la fotosíntesis, la respiración y la relación fuente-destino (Gaines *et al.*, 1974, Lloyd y Canvin, 1977, Herzog, H., 1982) (ver 7.)

6. Relación entre el rendimiento y el área foliar

El mejoramiento de las plantas de cultivo para obtener un aumento del rendimiento económico (peso de semillas, frutos, etc.) trajo como consecuencia un aumento en el tamaño del otros órganos. Por ejemplo un aumento de 20 veces en el tamaño de la semilla de trigo fue acompañado por un aumento considerable del área foliar (Donald y Hamblin, 1976; Evans, L., 1976). Si bien no se puede asegurar que esta ha sido la tendencia en el girasol, se conoce que hay una estrecha relación entre los rendimientos biológico y económico y el índice de área foliar (IAF) (Fig. 4).

Se han realizado numerosos trabajos en donde se ha relacionado el rendimiento económico con varios índices fisiológicos calculados a partir del área foliar y del peso seco acumulado (Evans, L., 1975). Así el índice de crecimiento relativo, índice de asimilación neta, duración del área foliar, etc., calculados en distintos períodos de crecimiento, han producido una gran variedad de datos positivos, negativos o no correlacionados. Esta inconsistencia, de las que se aparta el área foliar, se atribuye principalmente al hecho de que estos índices no toman en cuenta la intercepción de la radiación solar y su utilización.

Es por ello que últimamente también se puso énfasis en una arquitectura de la planta que pueda garantizar una mayor y más eficiente intercepción de la radiación solar. Eso se puede lograr por cambios en: la ramificación; longitud de los pecíolos; tamaño, forma, inclinación y disposición espacial de las hojas; número de hojas; duración del área foliar; densidad de siembra; etc.

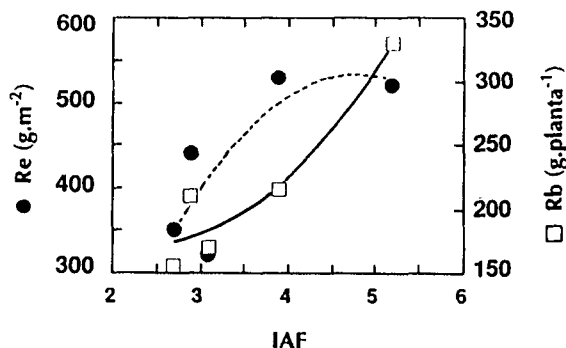


Figura 4. Relación entre el Índice de área foliar (IAF) y el rendimiento biológico (Rb, □) y económico (Re, ●) obtenido utilizando seis genotipos de girasol crecidos a una densidad de 5,6 plantas. m^{-2} Las ecuaciones de las curvas ajustadas son:

$$Rb \cdot 10^{-2} = 2,82 - 0,93 \text{ IAF}; \quad Re \cdot 10^{-2} = -4,54 + 4,12 \text{ IAF} - 0,43 \text{ IAF}^2$$

La evolución del desarrollo del área foliar en girasol es de la forma sigmoide con un máximo IAF que se mantiene por varios días y luego comienza a disminuir rápidamente debido al cese de crecimiento, aceleración de senescencia y muerte de las hojas inferiores (Fig. 3). Los datos existentes indicarían que si bien el IAF aumenta con la densidad, un valor máximo de 4 se obtiene para ese parámetro a densidades de entre 5,0 y 15,0 plantas.m⁻². Además se observa una diferencia temporal en cuanto al momento en que se logra el máximo IAF por lo que a densidades bajas la antesis ocurre antes de obtener el máximo IAF, mientras que a densidades altas la antesis ocurre después de obtenido el máximo IAF (Hernández y Orioli, 1982) (Fig. 3). Así entonces a alta densidad el desarrollo de la inflorescencia y el comienzo del llenado de los frutos ocurren a valores de IAF más altos que a baja densidad. Esto podría explicar porqué en condiciones experimentales el rendimiento económico a altas densidades es superior al obtenido en cultivos sembrados a densidades de entre 3,0 y 7,0 plantas.m⁻² (Hernández y Orioli, 1982; 1992).

Es importante recordar que si bien el porcentaje disminución del IAF por senescencia o daño en las hojas en el momento de cosecha es generalmente del orden del 50% o mayor (Fig. 3), la disminución del IAF comienza la por pérdida de hojas inferiores. Luego las hojas superiores siguen en condiciones fisiológicas y ambientales aptas para fotosíntesis por un período más largo (English *et al.*, 1979; Pieters, G., 1985; Rawson, H., 1979). En girasol esto es muy importante ya que se ha demostrado que el tercio superior de hojas del canopeo es el que efectivamente contribuye al llenado de los frutos.

Una manera de aumentar la capacidad de interceptación de la radiación solar incidente sobre el cultivo, sería modificar el ángulo de inclinación de las hojas con respecto al tallo. Así por ejemplo, si bien hojas más verticales no interceptan tanta radiación como las horizontales, el follaje en su totalidad presentará un bajo coeficiente de extinción a la radiación solar. Esto permitiría que la radiación fuera interceptada por más hojas debido a una mayor penetración de radiación hacia los estratos inferiores de hojas del cultivo. Es decir que en una planta de girasol con hojas más verticales, el llenado los frutos se vería beneficiado por el aporte de fotoasimilados provenientes también de hojas que están más abajo de las del tercio superior del canopeo (Hernández y Orioli, 1991).

La superficie fotosintetizante y la arquitectura del canopeo en relación a la interceptación de la radiación, son dos características principales que determinan la fotosíntesis neta del cultivo. El ángulo de inserción foliar es el más conveniente estará

determinado por el balance entre la radiación interceptada por unidad de suelo y la interceptada por la superficie foliar contenida en esa unidad. Una perspectiva promisoriosa se puede presentar al determinar algunas de estas características en cultivares de porte mediano o bajo y manejando densidades de siembra mayores a las ya establecidas como óptimas.

7. Fotosíntesis y respiración

Una de las áreas más atractivas de estudio para obtener aumentos de rendimiento es la de procurar un aumento en la tasa de fotosíntesis o reducir la tasa de respiración y por lo tanto lograr un aumento en la fotosíntesis neta de las plantas. La tasa de respiración de la planta de girasol es alta. En el caso de la respiración oscura (escotorrespiración) su ritmo es entre cuatro y ocho veces superior a la de los cereales (English *et al.*, 1979, Connor y Sadras, 1992). Por lo tanto todo aquello que contribuya a disminuir el ritmo de escotorrespiración contribuirá a un aumento del rendimiento.

La capacidad fotosintética de la planta del girasol es conocida. Por sus características anatómicas y metabólicas el girasol es una especie de tipo C3 y su tasa fotosintética (55-60 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹) es menor que en las plantas C4 tales como sorgo o maíz (75 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹). Estas diferencias se reducen si se comparan estas especies en condiciones de baja luminosidad y baja temperatura. Como la temperatura óptima de fotosíntesis se extiende desde los 25°C hasta los 40°C y la intensidad de saturación luminosa es muy alta, luego el girasol es muy eficiente tanto en condiciones de baja como de alta radiación y temperatura. Las diferencias entre cultivares de la especie son pequeñas.

La comparación entre la energía solar disponible para un cultivo y la energía química acumulada por medio de la fotosíntesis, es una forma de cuantificar la eficiencia con la cual las plantas aprovechan la misma. En general solamente alrededor del 2% de la energía solar por unidad de superficie de suelo es transformada en energía química. Esa eficiencia se eleva al 7% si se corrige para las ondas de luz correspondientes a las fotosintéticamente activas (400-700 nm).

En Balcarce se ha realizado este cálculo en un cultivo de girasol teniendo en cuenta la energía recibida en concepto de radiación solar durante los meses de su desarrollo. La producción potencial fue de 73 y de 53 g de materia seca (MS) por m⁻².dia⁻¹ para el primero y segundo período de desarrollo (meses de Noviembre y Diciembre y de Enero y Febrero respectivamente) (Orioli *et al.*, 1977). De las pendientes de acumulación de MS diaria se calculó qué porcentaje de esa producción potencial correspondería a cada período resultando ser 2% y 57%. Para una produc-

ción de grano de 100 g por planta, la eficiencia de acumulación de reservas respecto a la producción potencial fue de alrededor del 5%.

A modo de comparación en Inglaterra se han obtenido récords de producción de MS de 20 t.ha⁻¹ con un **Re** de 10 t.ha⁻¹ (Hernández, 1983) en un medio ambiente con un **Re** promedio de 4 t.ha⁻¹ para trigo y cebada (Evans, L., 1976). Estos datos pueden ser favorablemente comparados con resultados obtenidos en el valle inferior del Río Colorado en donde un cultivo de girasol bajo riego produjo un récord de MS de 27 t.ha⁻¹ con un rendimiento en grano de 7 t.ha⁻¹. Como se ve, el IC para los cereales fue de 50% mientras que para el girasol aún en condiciones de alta producción se mantiene bajo pues fue apenas de 27%.

Como se expresó más arriba, un mediano estrés temporario de agua debido a altas temperaturas y radiación, producirá un cese de crecimiento pero afectará mucho menos al aparato fotosintético que es más tolerante. Si las hojas de la planta no cierran sus estomas luego habrá fotosíntesis y el crecimiento se reanudará si condiciones nocturnas de baja temperatura y alta humedad relativa aumentan la turgencia de las células y reducen el ritmo de escototranspiración. Esto probablemente explique los resultados obtenidos en el valle inferior del Río Colorado.

8. Transporte y distribución de fotoasimilados

Así como todavía no hay claridad acerca de los mecanismos de transporte de fotoasimilados, poco se sabe acerca de los controles del mismo. Cuáles son los factores y cómo afectan el transporte son problemas que están bajo estudio. Por ejemplo no se conoce cuál es la señal ni el mensajero que determina el tráfico preferencial de fotoasimilados de hojas superiores a zonas aéreas en activo desarrollo. Ni tampoco porqué en determinadas circunstancias un aporte de nitrógeno puede producir un desbalance de la relación fuente-destino, al magnificar la competencia del destino crecimiento foliar respecto al destino crecimiento del grano. En general se acepta que la capacidad de transporte de fotoasimilados del tejido vascular no es limitante para el rendimiento (Hernández y Orioli, 1991).

Mediante defoliaciones selectivas en plantas en el cultivo se ha observado que hay una directa distribución de fotoasimilados hacia los frutos solamente desde las hojas superiores que comprenderían el estrato foliar con un IAF de alrededor de la unidad (IAF = 1) (Hernández, L., 1983). Utilizando radioisótopos se ha ratificado que son esas hojas las que contribuyen al llenado y que además el transporte es preferencial desde hojas hacia porciones del capítulo ubicadas directamente por encima de ellas (Hernández y Orioli, 1991). Así entonces la diferencia de

peso entre los frutos periféricos de porciones superiores e inferiores en un capítulo muy inclinado se podría explicar por el hecho que al doblarse el cuello se produce una resistencia al flujo de fotoasimilados desde las hojas hacia los frutos. Como este flujo es selectivo en cuanto a dirección, el transporte lateral no alcanzaría a compensar la demanda de los frutos ubicados en esos sectores del capítulo

Otro ejemplo de la importancia de la posición relativa entre la fuente y el destino ocurre en la base y las brácteas involucrales del capítulo del girasol. Las mismas tienen clorofila y son fotosintéticamente activas (Rawson y Constable, 1980). Aunque durante algunas horas del día al menos una fracción del capítulo está a máxima radiación solar, su fotosíntesis neta es levemente negativa debido a pérdidas por respiración. Ahora bien, como esta fracción verde de la inflorescencia está muy cerca de los frutos en desarrollo, la misma puede contribuir al aporte de fotoasimilados durante el período de llenado de los frutos (Srivastava, *et al.*, 1977; Durrieu *et al.*, 1985). Por otro lado hay evidencias que muestran que durante la formación del receptáculo y durante el período de antesis, las hojas inmaduras compiten con la inflorescencia por el suministro de fotoasimilados provenientes de hojas inferiores (Hernández y Orioli, 1991; Hernández, L., 1993).

Factibilidades fisiogenéticas

El conocimiento de las bases fisiológicas del rendimiento no va a substituir o reemplazar los procedimientos clásicos de mejoramiento vegetal. Por el contrario, el uso de los datos fisiológicos como un criterio para la selección dentro de progenies segregantes quedará limitada por el instrumental necesario para realizar la experimentación, el tiempo requerido para ensayar muchas plantas, herencia complicada, dificultad en combinar simultáneamente esos componentes fisiológicos con calidad comercial, etc.

El rendimiento del cultivo es controlado por muchos factores, externos y propios de la especie, y su expresión depende de la interacción de muchos procesos fisiológicos. Así por ejemplo cualquier gen que afecte la fotosíntesis o el transporte afectará el rendimiento. Si bien no se puede afirmar que no hay genes del rendimiento, pues se conoce que un gen puede generar más rinde (líneas isogénicas), aún no se sabe cuáles serían las diferencias fisiológicas que lo producen. Por lo tanto si se quieren usar componentes fisiológicos en el mejoramiento vegetal, se debe tener un completo entendimiento de los mecanismos genéticos que controlan sus cambios (Feres *et al.*, 1986).

La información existente hasta el momento sobre el cultivo de girasol indica que en el mismo existe variabilidad genética para casi todos los diferentes componentes del rendimiento. Es difícil que uno solo cualquiera de estos caracteres se encuentre altamente correlacionado con el rendimiento, siendo lo más probable que el mismo sea la resultante de un balance entre procesos fisiológicos y bioquímicos. Este balance puede llegar a ser tan delicado que la excesiva actividad de uno de esos procesos puede limitar algún otro. Por ejemplo un excesivo desarrollo foliar podría causar sombreado en las hojas y reducir el ritmo fotosintético global de la planta o de transporte de fotoasimilados hacia los frutos

La aplicación de estudios fisiogenéticos en el mejoramiento de variedades de alto rendimiento no es un proceso simple ya que hay un gran número de componentes fisiológicos del rendimiento, los que a su vez pueden dividirse en subcomponentes. Sin embargo, es posible esperar un rápido progreso cuando esos componentes fisiológicos son heredados en forma simple como lo son en trigo y arroz los caracteres hojas erectas, cortas, gruesas y tallo corto. Estas características que están asociadas con un aumento en la distribución de la radiación sobre el canopeo, la respuesta al nitrógeno, resistencia al vuelco de las plantas y aumento del flujo de fotoasimilados a los frutos, pueden ser combinadas con otros genes que condicionan el ritmo fotosintético, el respiratorio y otros rasgos genéticos y fisiológicos, para llegar a que los mismos se expresen en forma óptima.

Como ya se ha mencionado, puede haber alguna contraparte asociada a un carácter buscado, como por ejemplo la presencia de tallos extremadamente cortos haría que las hojas estuvieran tan cercanas unas de otras que eso dificultaría la distribución de luz y CO₂ y favorecería el desarrollo de enfermedades. Otra tendencia que está siendo revertida es la de usar cultivares de amplia adaptabilidad para volver a los localmente adaptados, para de esa manera aprovechar al máximo las condiciones locales y por otro lado no quedar sujeto a un posible ataque general de una enfermedad al usar solo algunos genotipos. Uno de los caminos es la selección de padres para cruzamientos.

En poblaciones relativamente homogéneas las diferencias genéticas son más fácilmente identificables, por lo que una variedad con alto rendimiento económico o biológico debido a su gran área foliar o mejor distribución de la luz interceptada es más fácilmente identificada. Por lo tanto las líneas parentales de los cruzamientos podrían ser seleccionadas sobre la base de su complementación fisiológica potencial, asumiendo que la recombinación genética de componentes fisiológicos específicos

dará, en promedio, progenies superiores a los padres, de los cuales nada es conocido acerca de la capacidad de esos componentes.

El mejoramiento del rinde puede aprovechar una vasta variabilidad genética que está disponible, pero su explotación efectiva y eficiente requiere comprender la fisiología y la genética asociada por la cual el rendimiento es alcanzado. El índice de cosecha de muchos cultivos ha sido mejorado a lo largo del tiempo sin mayor atención a la fisiología, pero es posible que si se usan datos fisiológicos para seleccionar padres, luego usando procedimientos de selección y mejoramiento estándares, se podrá seleccionar directamente por rendimiento. Además, el conocimiento de la fisiología genética del rendimiento aumentará el dominio del fitomejorador respecto al tipo de planta deseada y a los procedimientos de selección y mejoramiento.

Últimamente la biotecnología y la ingeniería genética han comenzado a producir aportes altamente significativos para la producción agrícola mediante la obtención de plantas transgénicas. El girasol no ha quedado relegado en este sentido y es factible que el mediano plazo podamos observar también nuevos cultivares mejorados obtenidos por este medio

Desarrollo de modelos

El proceso de selección implica tener un criterio previo y objetivos definidos. Un fitomejorador tiene siempre un concepto prefijado acerca de la clase de cultivar que va a crear como resultado de su programa de selección genética. Así entonces cualquier nuevo concepto, que puede ser por ejemplo una variedad más resistente a una enfermedad, al frío o a la sequía, un mejor balance de aminoácidos, o una más alta producción de carbohidratos, puede ser definida como un modelo nuevo de planta

En general la manera de encarar el mejoramiento de una especie se puede realizar de dos formas. La primera, eliminando un defecto, por lo que el objetivo es mejorar la variedad remediando un carácter indeseable particular. Como alternativa se puede simplemente seleccionar por altos rendimientos sin preocuparse por las razones que hacen a ese aumento del rendimiento. La segunda es aquella en la cual se trata de lograr plantas modelos con características deseables prefijadas. En efecto, con el conocimiento de la fisiología, morfología y anatomía de las plantas cultivadas, algunos investigadores creen poder definir modelos de superior productividad, la combinación teórica de caracteres constituye el fin de sus esfuerzos. Encarar el problema de esa manera presupone tener un adecuado conocimiento de los rasgos morfológicos, anatómicos, fisiológicos y bioquímicos que hacen al aumento de productivi-

dad o de la calidad del producto. Sin embargo a pesar de la creciente cantidad de información obtenida recientemente, en la mayoría de los casos los componentes que hacen al nuevo modelo no han sido definidos con precisión. Como ya se ha dicho los cambios que dieron origen al aumento de productividad no han sido aún definidos y posiblemente son debidos a una gran combinación de factores.

De esta descripción surge entonces que la diferencia entre los dos tipos de selección, eliminación del defecto y creación del ideotipo, es una cuestión de semántica. Sin embargo la planificación de un modelo nuevo significa actuar en un marco más amplio y abstracto sobre la base del conocimiento de los componentes más relevantes que hacen a la producción, y así decidir sobre que conjunción de rasgos constituirán una variedad mejorada. El resultado de tales consideraciones puede ser una planta totalmente distinta a la de las mejores variedades actuales, y no solamente una forma comparable a la que solo se le ha eliminado un defecto.

Se puede ser optimista respecto a que las nuevas formas de plantas pueden proveer otro ejemplo de éxito. Así mutantes con una morfología drásticamente diferente a aquellas que han evolucionado bajo la presión de la selección pueden no solo ser promisorios económicamente sino que pueden influenciar la actitud del fitomejorador hacia las posibilidades de reestructurar genéticamente otros cultivos, produciendo en ellos innovaciones exitosas.

Muchas veces se conocen cambios bien marcados en los cultivos pero que hasta la fecha no han sido estudiados. Cuando se toma la decisión de examinar el potencial valor agronómico de esa mutación, se encuentra que la misma está disponible solo en un marco genético muy mal adaptado a la moderna producción comercial. Por lo tanto la evaluación debe ser precedida por un programa de cruzamientos para introducir los genes mutantes en un marco genético más adaptado.

CONCLUSIONES

Futuros progresos en el mejoramiento del girasol requerirán que tanto la fotosíntesis como capacidad de almacenaje aumenten en una manera coordinada; hemos visto que la fotosíntesis durante la fase de crecimiento del grano es una determinante importante del rendimiento, pero la fotosíntesis previa contribuye a la determinación de la capacidad de almacenamiento y genera reservas que pueden ser movilizadas durante la fase de llenado. Es posible que alguna vez las reservas fueron el mayor componente del rendimiento, tendencia que se revirtió con la adaptación y mejoramiento de la especie.

¿Hay un límite para que aumente el tamaño y peso de los frutos y su contenido de aceite? ¿Cuáles son los factores que limitan su crecimiento? Estas respuestas distan de ser respondidas con los conocimientos actuales. Se entiende sin embargo que existe una clara tendencia hacia un control de tipo agronómico. Ese control, traducido en técnicas de manejo, determinará que las plantas puedan concentrar fotoasimilados en los órganos cosechables (granos) a expensa de otros órganos, indispensables para su sobrevivencia bajo condiciones naturales. Así con el uso de riego y fertilizantes se requieren menos raíces. Con más herbicidas y control mecánico de las malezas no se necesita tanta altura en los tallos. Con el control de enfermedades se reduce la necesidad de reservas para que la planta se recobre luego de una infestación. Es decir que con cada avance agronómico indirectamente se logra que una mayor parte del peso total de la planta (**Rb**) quede libre para ser invertido en los órganos de cosecha (**Re**).

A continuación se proponen algunos de los caracteres morfológicos y fisiológicos que deberían constituir el ideotipo de una planta nueva de girasol:

Raíces: Bien extendidas en profundidad. Capacidad elevada de absorción de agua y nutrientes minerales. Moderada resistencia al flujo de agua

Tallos: De un porte mediano, robusto para evitar el vuelco. Capaz de mantener esas condiciones a altas densidades. Abundante clorofila que se mantenga durante el período de llenado del grano. Acentuada funcionalidad en cuanto a servir de órgano de reserva y con buena capacidad para redistribuir durante el período de llenado de los frutos los carbohidratos acumulados durante preantesis.

Hojas: Que conserven su capacidad de seguimiento de la luz solar durante todo el ciclo de vida. Con un número de 20 a 25 por planta capaces de asegurar un IAF de al menos 3 para antes del período de floración. Alargamiento de la duración del área foliar superior. Conservar su elevada capacidad de fotosíntesis, saturación luminosa alta, temperatura óptima alta, etc. Capacidad de cubrir el suelo lo más pronto posible luego de la emergencia. Retardo de senescencia foliar a altas densidades.

Capítulo: Diámetro grande desde el inicio de la diferenciación de los primordios florales. Rápido ritmo de expansión para permitir ubicar más flores por unidad de superficie meristemática. Elevada auto-compatibilidad. Muchas brácteas para aumentar su capacidad fotosintética. Menores pérdidas por respiración.

Frutos: Aumentar el número. Aumento de peso en condiciones de óptimo crecimiento. Mayor tamaño. Alto contenido de aceite y alto porcentaje de áci-

do oleico. Alargamiento del periodo del llenado. Mayor lapso entre el comienzo anthesis y el comienzo de su llenado.

Índice de cosecha: Aumentarlo por disminución del peso del tallo a cosecha.

En general: Disminuir la adaptación amplia para volver a la adaptación local. Capacidad de producir a muy altas densidades. Capacidad de producir bajo nuevas prácticas agronómicas como "intercropping" y labranza "cero". Mejor utilización de los recursos agua y nutrientes minerales. Mejor respuesta a la fertilización. Resistente a plagas y enfermedades.

AGRADECIMIENTOS

L.F.H. es Miembro de la Carrera del Investigador Científico de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC). G.A.O. es Miembro de la Carrera del Investigador Científico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

Los autores agradecen a las Empresas Dekalb Argentina S.A. y Cargill SACI por el suministro de material para experimentación. Las sugerencias aportadas por los Ings. Agrs. A. Fernández (Dekalb Argentina S.A.) y F. Mockel (Dept. de Agronomía - UNS) son muy apreciadas. Los trabajos de los autores que han sido citados en este artículo han sido realizados con subsidios otorgados por la CIC de la Provincia de Buenos Aires, el CONICET, la Fundación Antorchas y la UNS.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirrezábal, L.A.N., 1993 Modelización de la ramificación y el alargamiento del sistema radical del girasol (*Helianthus annuus L.*). Efecto de la radiación interceptada y de la temperatura. *Tesis de Doctorado*. Universidad Blas Pascal, Francia
- Aguirrezábal, L.A.N., S. Pellerin y F. Tardieu, 1993 Carbon nutrition, root branching and elongation. Can the present state of knowledge allow a predictive approach at a whole plant level? *Environ. Exp. Bot.* 33: 121-130.
- Aguirrezábal, L.A.N., E. Deleens y F. Tardieu, 1994. Root elongation rate is accounted for by intercepted PPFD and source-sink relationships in field and laboratory grown sunflower. *Plant Cell and Env.* 17: 443-450.
- Aguirrezábal, L.A.N., F.J. Cardinali, G.A. Orioli y L.S. Testoni, 1985. Influencia del tamaño de akenio sobre el crecimiento y rendimiento de la planta de girasol (*Helianthus annuus L.*). *Actas de la XI Conf. Internac. de Girasol*. Mar del Plata, Argentina, pp. 39-43.
- Anderson, W.K., 1975 Maturation of sunflower *Aust. J. Exp. Anim Husb* 15 833-838
- Anfinrud, M.N y A. A. Schneiter, 1984. Relationship of sunflower germination and vigor test to field performance *Crop Sci.* 24: 341-344.
- Beard, B.H. y S. Geng, 1982. Interrrelationships of morphological and economic characters of sunflower. *Crop Sci.* 22: 817-822.
- Bingham, J., 1967. Investigation on the physiology of yield in winter wheat by comparison of varieties and by artificial variation in grain number per ear *J Agric Sci* 68 411-422
- Black, C.R., 1979 The relative magnitude of the partial resistances to transpirational water movement in sunflower (*Helianthus annuus L.*) *J. Exp. Bot.* 30 245-253
- Blamey, F.P.C., D. Mould y J. Chapman, 1979 Critical boron concentrations in plant tissues of two sunflower cultivars in relation to seed yield. *Agron. J* 71: 243-247
- Bradshaw, A.D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13 115-155
- Bremner, P.M. y H.M. Rawson, 1978. The weight of individual grains of the wheat ear in relation to their growth potential, the supply of assimilates and interaction between grains. *Aust. J. Plant Physiol.* 5 61-72.
- Brocklehurst, P.A., 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature*, (Lond.) 266: 348-349
- Cardinali, F.J., G.A. Orioli y V.R. Pereyra, 1985. Comportamiento de dos híbridos de girasol a bajas densidades de siembra. *Rev. Fac. de Agron.* (Bs. As.), 6: 131-139.
- Connor, D.J, y V.O. Sadras, 1992. Physiology of yield expression in sunflower. *Field Crops Res.* 30: 333-389
- Chapman, S.C., G L. Hammer y M. Meinke, 1993 A sunflower simulation model. I Model development *Agron J.* 85: 725-735.
- Donald, C M y J Hamblin, 1976 The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Adv. Agron* 28: 361-405
- Durrieu, G., C P du Sert y A. Merrien, 1985 Anatomie du capitule de tournesol. Consequences sur la nutrition des akenes. *Actas de la XI Conf. Internac. de Girasol*, Argentina, pp. 7-12.
- English, S.D., J.R McWilliam, R.C.G Smith y J.L Davidson, 1979. Photosynthesis and partitioning of dry matter in sunflower. *Aust. J. Plant Physiol* 6 149-164
- Evans, L.T., 1975. The physiology basis of crop yield. En *Crop Physiology*. (L.T. Evans Ed.) Cambridge University Press, London. pp 327-355.
- Evans, L.T., 1976. Physiological adaptation to performance as crop plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 275: 71-83.
- Evans, L.T. y I.F. Wardlaw, 1976. Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. *Adv. Agron.* 28: 301-359
- Fereres, E., C. Giménez y J.M. Fernández, 1986 Genetic variability in sunflower cultivars under drought. I. Yield relationships. *Aust. J. Agric. Res.* 37: 573-582
- Gaines, M.S., K.J. Vogt, J.L. Hamrick y J. Caldwell, 1974 Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (*Helianthus*) *Amer Natur* 108. 889-894

- Gifford, M. y L.T. Evans, 1981. Photosynthesis, carbon partitioning and yield. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 32: 485-509
- Goyne, P.J. y A.A. Scheneiter, 1987. Photoperiod influence on development in sunflower genotypes. *Agron. J.* 79: 704-709
- Hall, A.J., D.J. Connor y D.M. Whitfield, 1989. Contribution of pre-anthesis assimilates to grain filling in irrigated and water-stressed sunflower crops. I. Estimates using labelled carbon. *Field Crops Res.* 20: 95-112.
- Hall, A.J., D.J. Connor y D.M. Whitfield, 1990. Contribution of pre-anthesis assimilates to grain filling in irrigated and water-stressed sunflower crops. II. Estimates from a carbon budget. *Field Crops Res.* 24: 273-294.
- Hernández, L.F., 1983. Estudios sobre el desarrollo de los frutos de girasol (*Helianthus annuus* L.) y su respuesta a factores de estrés. Tesis de *Magister Scientiae*. Departamento de Agronomía. Universidad Nacional del Sur, Argentina, 178 pp.
- Hernández, L.F., 1988. Organ Morphogenesis and Phyllo-taxis in the Capitulum of Sunflower (*Helianthus annuus* L.) Ph. D. Thesis. Department of Botany, Univ. of New South Wales, Australia. 217 pp.
- Hernández, L.F., 1993. Grain yield of the sunflower capitulum promoted by surgical removal of the involucre bract primordia. *Trends in Agricultural Sciences*, 1: 127-135.
- Hernández, L.F. y G.A. Orioli, 1982. Growth analysis of irrigated sunflower at two plant populations. *Actas de la XI Conf. Internac. de Girasol*, Australia, pp. 18-21
- Hernández, L.F. y G.A. Orioli, 1983. Estudio comparativo de la estructura foliar, intercepción de luz y rendimiento en girasol. *Anales de Edafol y Agrobiol* (Madrid) 42: 2137-2148
- Hernández, L.F. y G.A. Orioli, 1985 a. Imbibition and germination rates of sunflower seed according to fruit size. *Field Crops Res.* 10: 355-360
- Hernández, L.F. y G.A. Orioli, 1985 b. Edaphic variations in irrigated soils and its influence on growth and yield of sunflower. *Actas de la XI Conf. Internac. de Girasol*, Argentina, pp. 227-233.
- Hernández, L.F. y G.A. Orioli, 1985 c. Pubescencia foliar en girasol y su influencia sobre la disipación de calor desde la hoja. *Actas de la XI Conf. Internac. de Girasol*. Mar del Plata. Argentina, pp. 13-19
- Hernández, L.F. y G.A. Orioli, 1985 d. Relationships between root permeability to water, leaf conductance and transpiration rate in sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars. *Plant and Soil* 85: 229-235.
- Hernández, L.F. y G.A. Orioli, 1991. Participación de las diferentes hojas de la planta de girasol durante el llenado de los frutos. *Turrialba* 41: 330-334.
- Hernández, L.F. y G.A. Orioli, 1992. Incidencia del número de frutos cosechables en la determinación del potencial de rendimiento del cultivo de girasol. *Proceder Agrotecnológico* 4: 56-63.
- Herzog, H., 1982. Relation of source and sink during grain filling period in wheat and some aspects of its regulation. *Physiol. Plant.* 56: 155-160
- Hocking, P.J. and B.T. Steer, 1983. Uptake and partitioning of selected mineral elements in sunflower (*Helianthus annuus* L.) during growth. *Field Crops Res.* 6: 93-107
- Koide, R., 1985. The nature and location of variable hydraulic resistance in *Helianthus annuus* L. (sunflower). *J. Exp. Bot.* 36: 1430-1440.
- Lloyd, N.D.H. y D.T. Canvin, 1977. Photosynthesis and photorespiration in sunflower selections. *Can. J. Bot.* 55: 3006-3012.
- Marc, J. y J.H. Palmer, 1981. Photoperiodic sensitivity of inflorescence initiation and development in sunflower. *Field Crops Res.* 4: 155-164.
- Martínez-Carrasco, R. y G.N. Thorpe, 1979. Physiological factors limiting grain size in wheat. *J. Exp. Bot.* 30: 669-679.
- Orioli, G.A., V.R. Pereyra, J. Beltrano y F. Cardinali, 1977. Acumulación de materia seca, nitrógeno, fósforo y uso de energía en un cultivo de girasol. IADO. *Actas de la III Reunión Nacional de Girasol*. Buenos Aires. pp. 137-41.
- Pereyra, V.R., J. Beltrano y G.A. Orioli, 1977. Densidad de siembra y producción en cultivos de girasol. IADO. *Actas de la III Reunión Nacional de Girasol*. Buenos Aires. pp. 127-131.
- Pieters, G.A., 1985. Effects of irradiation level on leaf growth of sunflower. *Physiol. Plant.* 65: 263-268
- Rawson, H.M., 1979. Vertical wilting and photosynthesis, transpiration and water use efficiency of sunflower leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 6: 109-120
- Rawson, H.M. y G.A. Constable, 1980. Carbon production of sunflower cultivars in field and controlled environments. I. Photosynthesis and respiration of leaves, stem and heads. *Aust. J. Plant Physiol.* 7: 555-573
- Shell, G.S.G. y A.R.G. Lang, 1976. Movements of sunflower leaves over a 24-h period. *Agric. Meteorol.* 16: 161-170
- Srivastava, G.C., P.S. Deshmukh y D.P.S. Tomar, 1977. Significance of leaf orientation and bract in seed yield in sunflower. *Indian J. Plant Physiol.* 20: 151-156.
- Steer, B.T. y P.J. Hocking, 1983. Leaf and floret production in sunflower (*Helianthus annuus* L.) as affected by nitrogen supply. *Ann. Bot.* 52: 267-277.