

~~Fisiología~~

La sección de fisiología ha continuado el desarrollo del conocimiento global sobre el crecimiento y desarrollo de la planta de yuca que oriente sobre las mejores maneras de obtener la tecnología, basada en germoplasma mejorado, que resulte en altos rendimientos estables de un producto de buena calidad. El énfasis ha cambiado de las características varietales asociadas con un alto rendimiento en bajos niveles de estrés a la comprensión de los factores que contribuyen al rendimiento en condiciones de estrés.

Efectos del Fotoperíodo

En años anteriores, los ensayos en hileras individuales habían demostrado ligeras disminuciones en rendimiento debido a días largos en un clon, en tanto que otro clon (M Col 22) fue aparentemente insensible a la longitud del día (CIAT 1976). Se sembraron parcelas con bordes completos de tres clones (M Col 22, M Col 1684 y M Ptr 26) en condiciones de longitud de día natural (cerca de las 12 horas puesto que la localidad del CIAT se encuentra solamente a 3.5° N de latitud) y por una ampliación de la longitud del día a 16 horas mediante el uso de bombillos incandescentes. Al final de la cosecha, a los nueve meses después de la siembra, el rendimiento de raíces fue del 87, 53 y 61% de los testigos en las plantas tratadas de M Col 22, M Col 1684 y M Ptr 26, respectivamente. La tendencia a que los rendimientos de raíces se redujeran más en M Col 1684 y menos en M Col 22 se observó aun a los 86 días después de la siembra, lo cual indica que puede ser posible hacer una selección rápida por esta característica.

Las plantas cultivadas en días largos presentaron en forma consistente índices de área foliar (IAF) más altos entre los 6-9 meses después de la siembra (Figura 1). El tamaño de las hojas fue similar en días largos y en días de longitud natural, y solamente se observó un ligero aumento en el número de hojas formadas por ápice en los días largos. La causa principal del aumento en el IAF en días largos fue un aumento en la ramificación lo cual resultó en un mayor número de ápices por planta (Cuadro 1).

Las plantas tratadas con días largos produjeron cantidades iguales o mayores de materia seca/ha que las plantas en condiciones de días de longitud natural (Figura 2). La mayor producción fue menor de lo que se había esperado según las diferencias en el IAF; sin embargo, esto se puede deber parcialmente al hecho de que las plantas cultivadas en días largos produjeron más hojas, las cuales son ricas en proteína y, en términos de la glucosa requerida para el crecimiento, más costosas de producir que las raíces.

El efecto más sorprendente de los días largos no fue en la producción total de biomasa sino en la distribución de la materia seca (Figura 2). Los índices de cosecha de todos los clones, incluyendo el

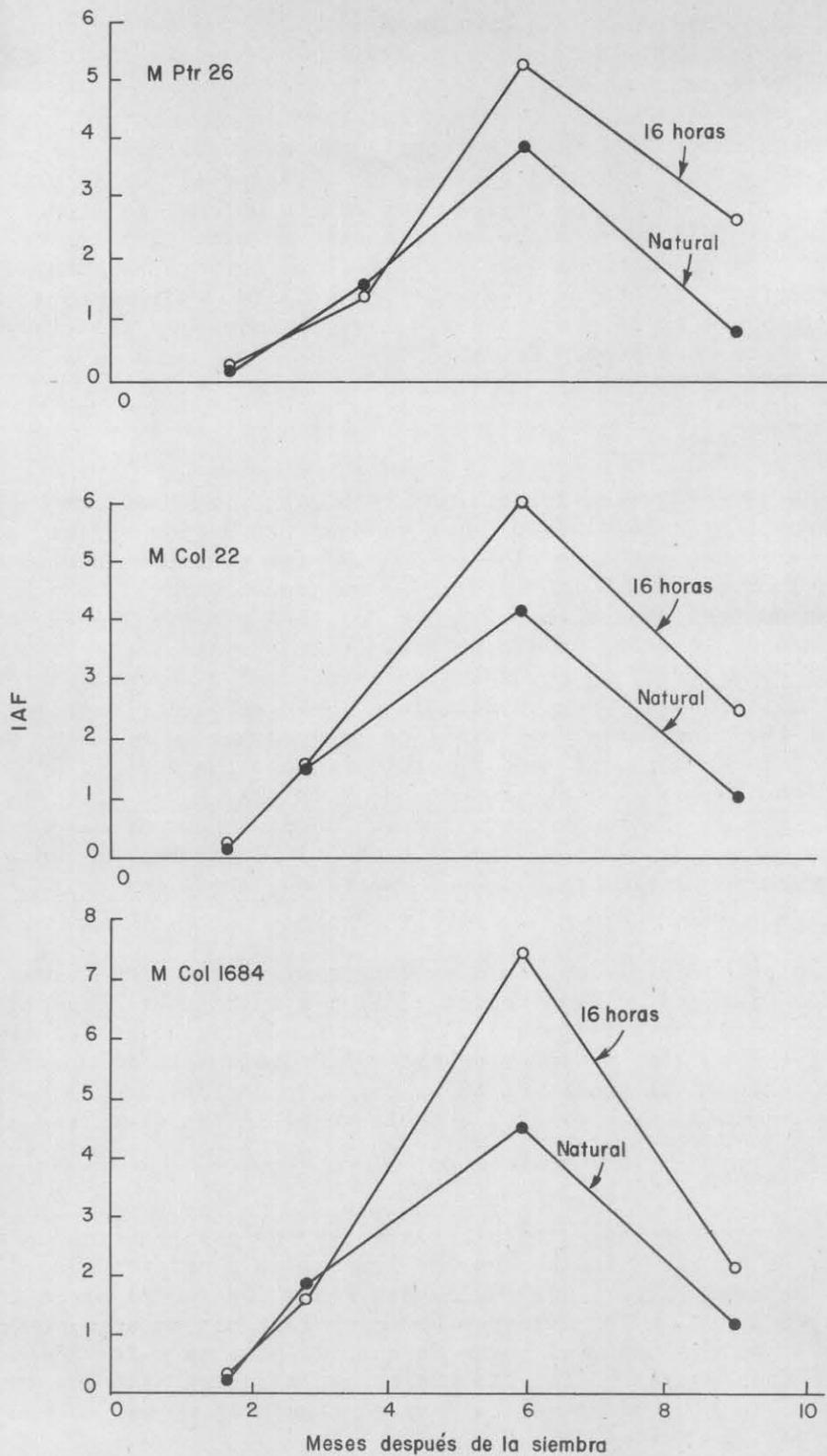


Figura 1. Índice de área foliar de tres variedades de yuca en dos fotoperíodos.

Cuadro 1. Características de varios clones de yuca cosechados 272 días después de la siembra y cultivados en condiciones de fotoperíodos de duración natural del día y de 16 horas.

Clon	Duración del día	Materia seca total ^a (t/ha)	Rendimiento de raíces secas (t/ha)	Apices/planta (no.)	Índice de cosecha ^b (g)
M Ptr 26	Natural	13.9	8.1	8	0.58
	16-hr	14.2	4.9	21	0.35
M Col 22	Natural	14.3	9.5	13	0.66
	16-hr	18.8	8.3	51	0.44
M Col 1684	Natural	15.8	8.7	15	0.55
	16-hr	16.4	4.6	81	0.28

a. Incluye hojas caídas.

b. Índice de cosecha = peso de raíces/peso total de la planta.

del clon relativamente insensible M Col 22, disminuyeron marcadamente en días largos (Cuadro 1). Además, la amplia diferencia en el número de ápices por planta muestra claramente que M Col 22 fue considerablemente afectada por los días largos a pesar de que su rendimiento fue menos afectado que los de las otras variedades. Esto indica que M Col 11 no es realmente insensible a cambios en la longitud del día, sino más bien, que en esta variedad, el mayor IAF en días largos permite una mayor producción total de materia seca, lo cual compensa parcialmente la disminución en el índice de cosecha.

Se tomaron estacas de plantas cultivadas en días largos y en días de longitud natural 10 meses después de la siembra. Todas las plantas recibieron una longitud del día natural durante un mes antes de tomar las estacas. Las plantas obtenidas de estacas de días largos mostraron un crecimiento inicial menos uniforme que las plantas a partir de estacas de longitud de día natural. A los seis meses después de la siembra, el peso de las raíces fue significativamente menor en plantas de estacas de días largos y la sensibilidad a los días largos fue la misma al observar el ensayo original de donde se tomaron las estacas, siendo más severamente afectadas las variedades M Ptr 26 y M Col 1684 que M Col 22. La reducción en rendimiento en plantas de estacas de días largos no se debió a un menor índice de cosecha, sino a una menor producción total de materia seca (Cuadro 2).

Estrés por Agua

M Col 22 se cultivó en tambores de 55 galones. Cuando las plantas cumplieron seis semanas de edad, la mitad de los tambores dejaron de recibir agua (parcelas con estrés) durante nueve semanas; de allí en

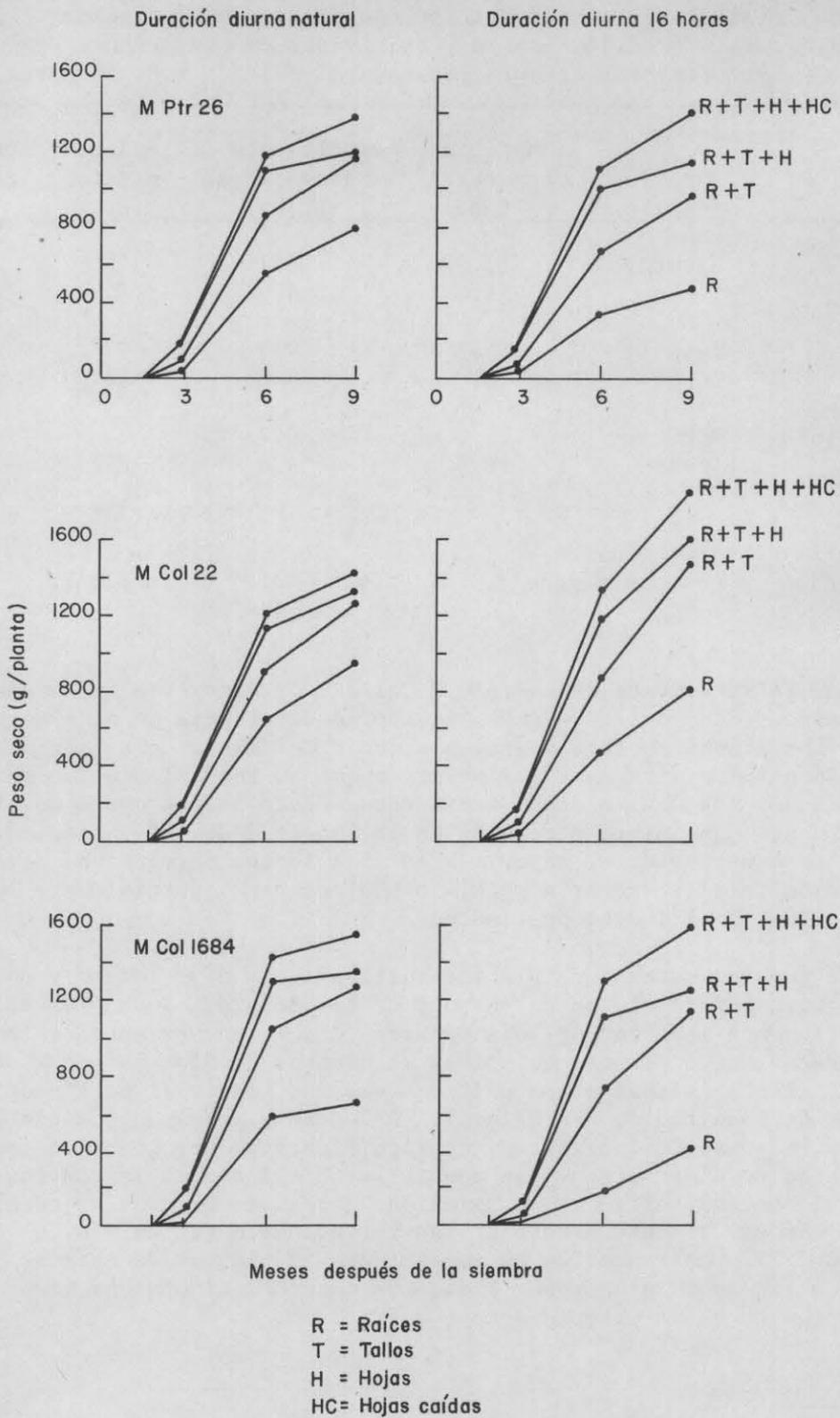


Figura 2. Efecto de la duración del día en el crecimiento y rendimiento de tres cultivares de yuca.

adelante, todas las parcelas se regaron adecuadamente. En las parcelas con estrés, la utilización de agua disminuyó muy rápidamente, pero luego mantuvo un nivel decreciente lento y pequeño hasta el final del período de estrés (Figura 3). La disminución rápida de la utilización de agua casi inmediatamente después de haber dejado de regar las parcelas es consistente con los datos obtenidos el año pasado que indican un cierre parcial de los estomas de las plantas con estrés puesto que la disminución ocurrió antes de que se presentaran cambios significativos en el área foliar por planta.

Cuadro 2. Crecimiento de plantas a partir de estacas de plantas cultivadas en condiciones de duración natural del día y días largos.

Clon	Duración del día	Peso de raíces secas (kg/6 plantas)	Peso seco total (kg/6 plantas)	Indice de cosecha ^a
M Ptr 26	16-hr	2.2	4.8	0.45
	Natural	2.7	5.9	0.45
M Col 22	16-hr	2.7	5.2	0.51
	Natural	2.7	5.3	0.51
M Col 1684	16-hr	2.1	4.3	0.48
	Natural	2.6	5.0	0.52

a. Índice de cosecha = peso de raíces/peso total de la planta.

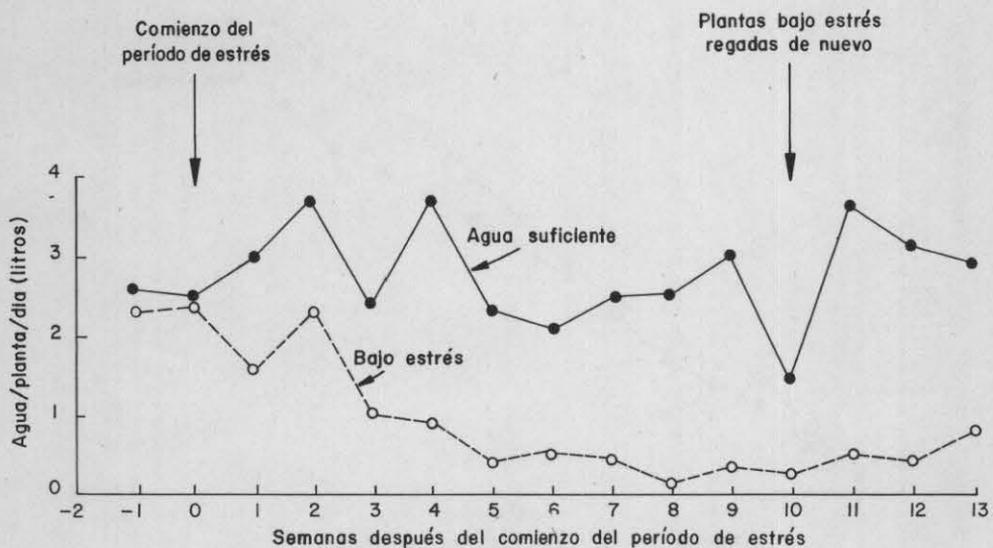


Figura 3. Transpiración de plantas de yuca con riego y con estrés (M Col 22) cultivadas en tambores de 55 galones.

El período de estrés no tiene un efecto medible consistente en la tasa de formación foliar por ápice (Figura 4), pero las hojas formadas durante el período de estrés fueron considerablemente menores en tamaño que las hojas de las plantas testigo (Figura 5). Esto indica que la expansión foliar es más sensible al estrés por agua que la formación de hojas. En ensayos de campo, el tamaño de las hojas formadas durante la recuperación fue mayor que el de las hojas producidas al mismo tiempo en plantas testigo. Los datos de este año confirman esta tendencia con hojas totalmente expandidas de tamaño mayor en plantas previamente dejadas sin agua que en las plantas testigo después de dos semanas de riego (Figura 5). El efecto del estrés en la expansión foliar no parece ocurrir en las fases muy tempranas del desarrollo de las hojas. Las hojas en el nudo 30 aparecieron cinco días antes de haber suministrado agua y todavía podían alcanzar un tamaño similar al de las plantas testigo (Figura 5). Las hojas producidas más tarde fueron de mayor tamaño en las plantas en recuperación; esta diferencia en tamaño no se debió a diferencias en la posición nodal debido a que las plantas en recuperación presentaron hojas más grandes en las mismas posiciones nodales que los testigos (Figura 6).

En el Informe Anual de 1980 se presentaron datos de campo que mostraron que el IAF se reducía en condiciones de estrés debido a una reducción en la expansión foliar y una reducción en la formación de hojas, pero que el estrés tenía poco efecto en la vida foliar. En

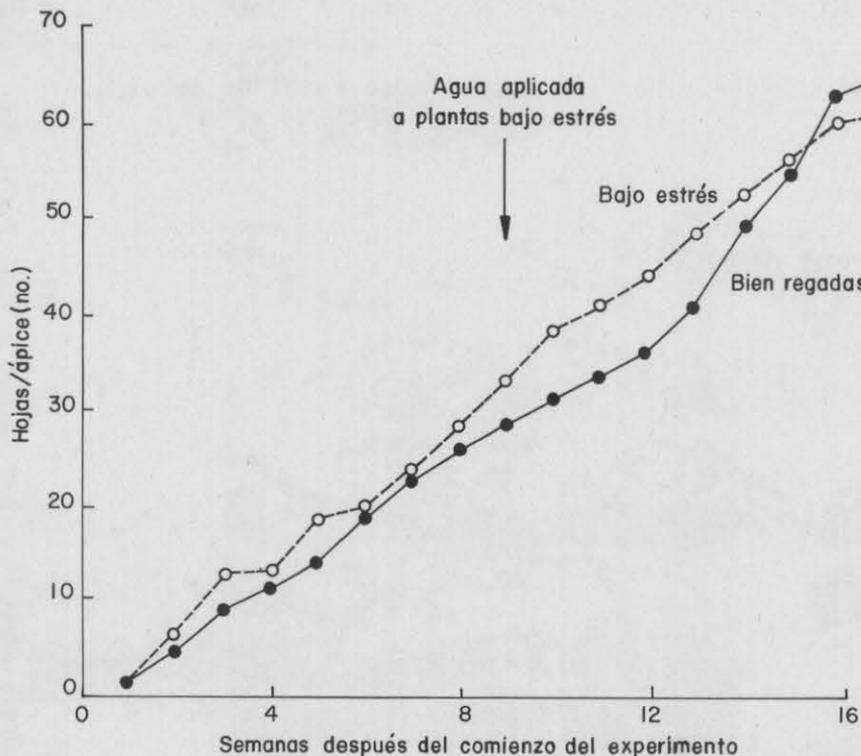


Figura 4. Número acumulativo de hojas por ápice de plantas de yuca (M Col 22) con riego y con estrés.

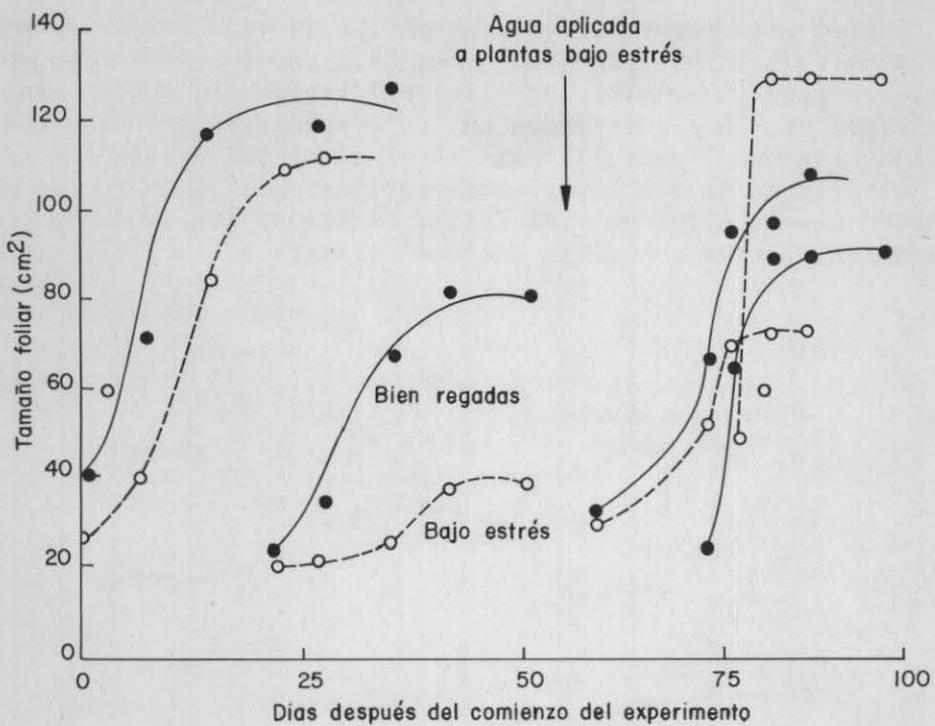


Figura 5. Expansión foliar de plantas de yuca (M Col 22) con riego y con estrés.

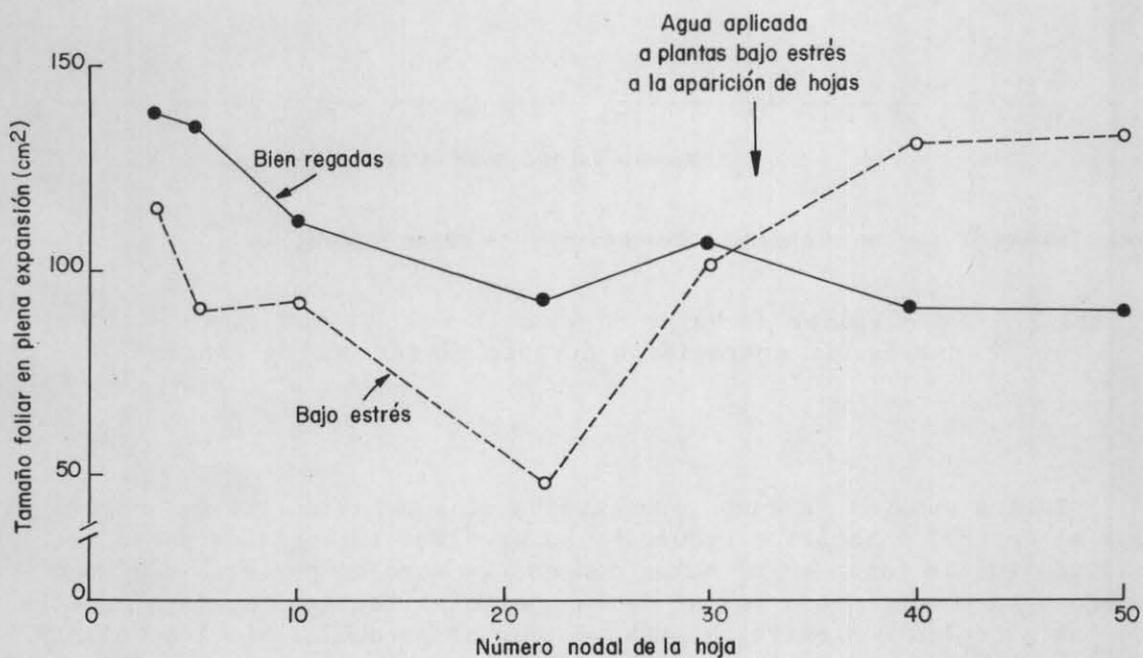
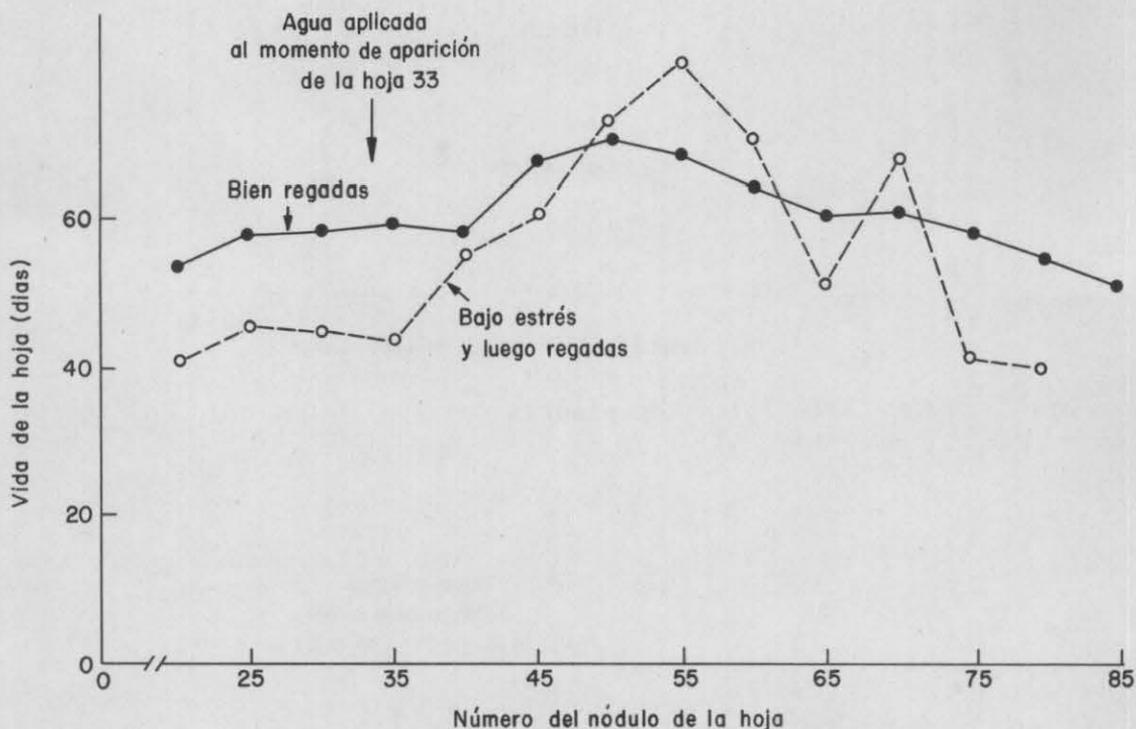


Figura 6. Tamaño de las hojas a una expansión foliar, en plantas de yuca (M Col 22) con riego y con estrés durante el período de estrés y de recuperación.

efecto, debido a la reducción en el sombrío, la vida foliar aumentó por el estrés en el clon más vigoroso M Mex 59. En el experimento en materos, las plantas se espaciaron lo suficiente para que el sombrío fuera mínimo. Las hojas formadas en las etapas tardías del período de estrés (la hoja en el nudo 33 apareció al final del estrés) se cayeron durante el período en que las plantas recibieron agua en cantidad suficiente; pese a ello, su vida foliar fue menor que la de las hojas producidas en plantas con riego adecuado (Figura 7).



Nota: Todos los datos referentes a hojas que cayeron durante el período de riego adecuado.

Figura 7. Vida foliar de hojas de yuca (M Col 22) con riego y con estrés que aparecieron durante el período de estrés.

En los ensayos de campo presentados el año pasado, se estableció que el control estomático resultaba en niveles similares de potencial hídrico foliar tanto en parcelas con estrés como en parcelas con buen riego. La conductancia foliar de las parcelas testigo fue mayor que la de las parcelas con estrés a pesar de que el potencial hídrico foliar (Ψ_H) global fue igual o menor que el de las parcelas testigo (Figura 8). Además, la conductancia foliar fue mayor cuando el Ψ_H fue menor, lo cual indica que la apertura estomática no está controlada por un mecanismo de respuesta dependiendo de los cambios en el Ψ_H .

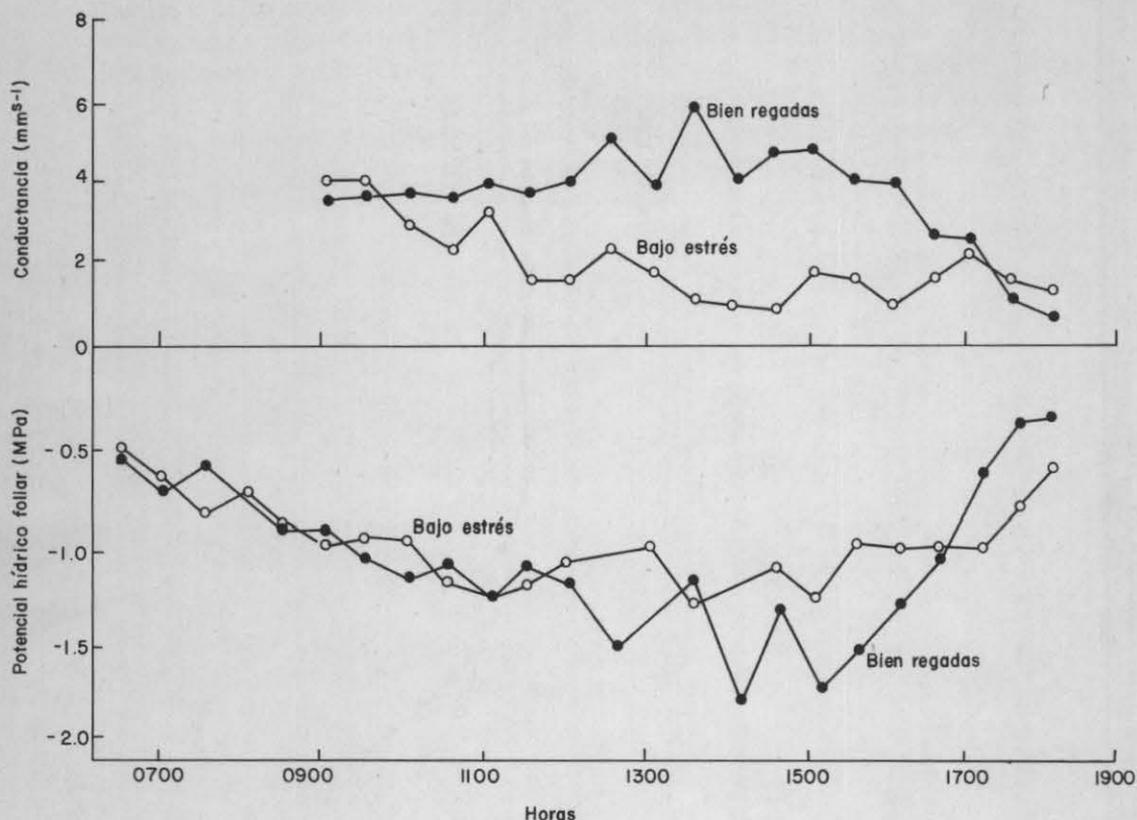


Figura 8. Conductancia foliar y potencial hídrico foliar en parcelas de yuca (M Mex 59) en el campo con riego y con estrés.

En otro experimento, se cultivaron M Col 88 y M Col 90 en materos, y algunas plantas se sometieron a estrés de agua y luego se utilizaron para probar los efectos de la humedad del aire en los estomas. A humedades muy altas es difícil medir la conductancia foliar por las pérdidas de agua; sin embargo, es probable que la fotosíntesis en este tipo de experimento refleje cercanamente los cambios en la conductancia foliar. Aun en las condiciones de alta humedad, las plantas con estrés presentaron tasas fotosintéticas menores que las plantas testigo con riego. (Se ha demostrado que estas diferencias se deben en gran parte a diferencias en la conductancia foliar y no a diferencias en la resistencia del mesófilo.) Cuando la humedad del aire (DPV = [diferencial de presión de vapor] se utilizó para describir la diferencia en la presión parcial del vapor de agua en la cavidad subestomática y la humedad de la atmósfera exterior) se disminuyó por un período corto, la tasa fotosintética mostró una disminución marcada (Figura 9) con una disminución absoluta de 9 y 6 $\text{mg dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ para las plantas con estrés y bien regadas, respectivamente. La disminución proporcional fue mucho más marcada en las plantas con estrés (42%) que en las plantas con riego (17%). Con períodos cortos de aire seco, la reducción en la fotosíntesis fue totalmente reversible, pero con períodos más largos, éste no fue el caso (Figura 9).

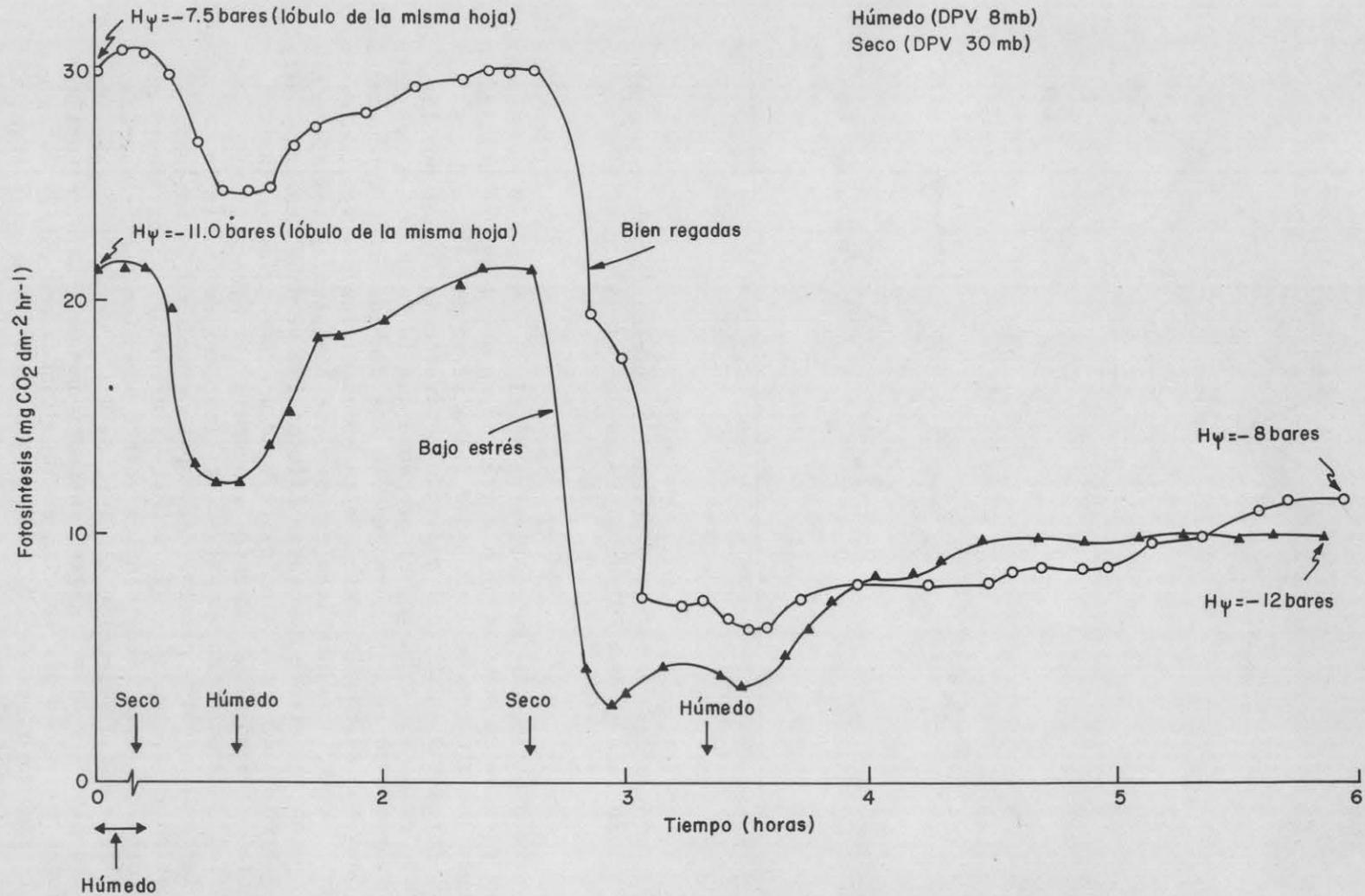


Figura 9. Efecto de los cambios en la humedad del aire en la tasa fotosintética de hojas de yuca (M Col 88) con riego y con estrés.

La conductancia foliar siempre fue mayor en plantas con riego que en plantas con estrés en cualquier DPV. En el rango medido, la conductancia foliar disminuyó rápidamente a medida que el DPV aumentó, con el cierre de estomas a aproximadamente 40 mbares de DPV en plantas con riego y 20 en plantas con estrés (Figura 10). En un día soleado sin lluvia, el DPV entre las hojas y el aire tenderá a aumentar hasta las primeras horas de la tarde y luego disminuirá. Esta información, junto con los datos en la Figura 10, indica que las plantas con estrés mantendrán sus estomas más cerrados que las plantas sin estrés y mostrarán una disminución en la conductancia estomática hasta las primeras horas de la tarde, tiempo después del cual la conductancia aumentará. Esta tendencia es fácilmente observable en los datos de campo obtenidos para plantas con estrés (Figura 8) pero no para plantas sin estrés. En este último caso, es posible que la respuesta de los estomas a la luz normal encubra a la del DPV; en las plantas cultivadas en macetas, la transpiración y, por consiguiente, la apertura estomática de plantas con riego fue mucho más sensible a la luz, aumentando linealmente hasta intensidades de luz cercanas a luz solar total (Figura 11).

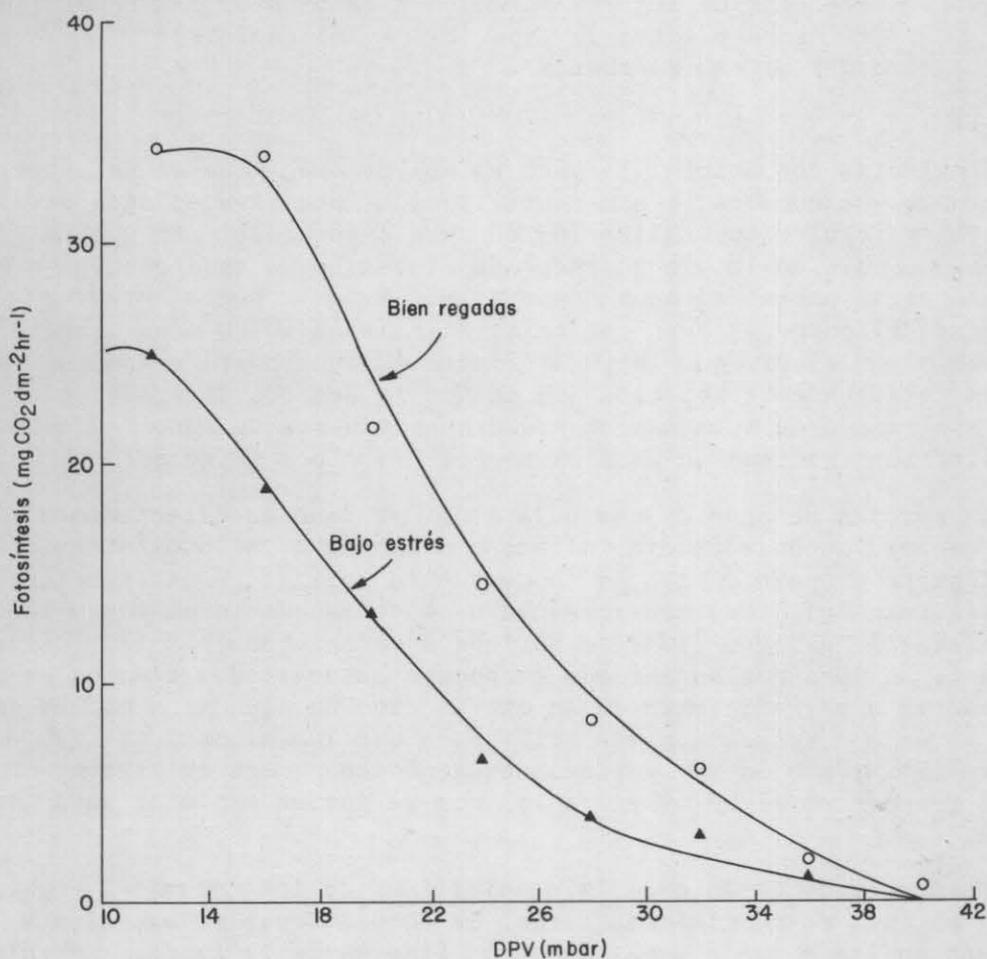


Figura 10. Efecto de diferentes DPV en la fotosíntesis foliar de plantas de yuca (M Col 90) con riego y con estrés.

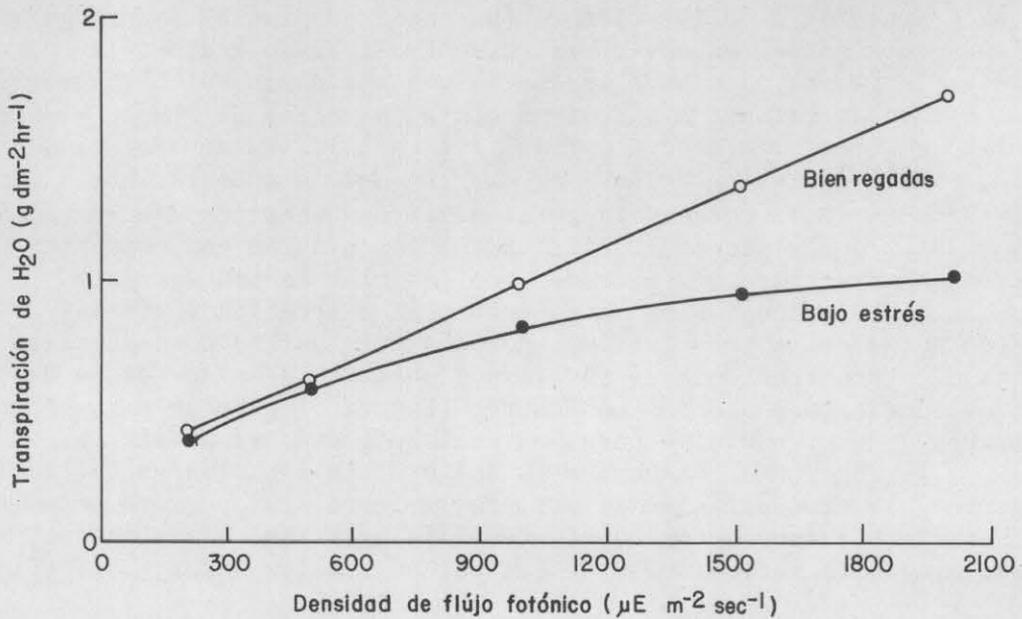


Figura 11. Respuesta de la transpiración a cambios en las condiciones de luz en plantas de yuca (M Col 88) con riego y con estrés a DPV altos (20 mbares).

En plantas con estrés, la yuca es aparentemente capaz de detectar condiciones que conducirán a una utilización intensiva de agua (i.e., un DPV alto) y regular su utilización de agua según ello. En muchas especies de cultivo la planta responde al estrés de agua cuando ya ha utilizado gran parte del agua disponible. Esto se puede observar claramente al comparar yuca con maíz; el maíz es mucho menos sensible a los cambios en el DPV que la yuca (Figura 12) y tenderá a mantener sus estomas relativamente abiertos aun cuando la demanda de evaporación sea alta, utilizando de esta manera grandes cantidades de agua mediante transpiración continua en condiciones de DPV altos (Figura 13).

La pérdida de agua de una hoja a un DPV dado es directamente proporcional a la conductancia foliar; sin embargo, la fotosíntesis no es directamente proporcional a la conductancia foliar a conductancias más altas (Figura 14). Una consecuencia de esto es que la máxima eficiencia de utilización de agua (EUA) se obtiene a bajas conductancias foliares. La planta de yuca con su marcada respuesta estomática a cambios en el DPV tenderá a ser eficiente en su utilización de agua y, a un DPV dado, las plantas con estrés son más eficientes que las plantas testigo (Figura 15). También hay variaciones genéticas entre cultivares de yuca en sus respuestas al DPV (Figura 16) que se pueden explotar para mejorar la EUA.

Un resultado directo de la sensibilidad de los estomas a cambios en el DPV es que, en condiciones secas, la fotosíntesis se maximizará temprano en las mañanas y en las horas finales de la tarde. Las plantas con estrés tienden a presentar un área foliar muy reducida de tal manera que la intercepción de luz con hojas horizontales no se maximizará en épocas de bajo DPV. Las hojas de yuca se orientan con respecto al sol

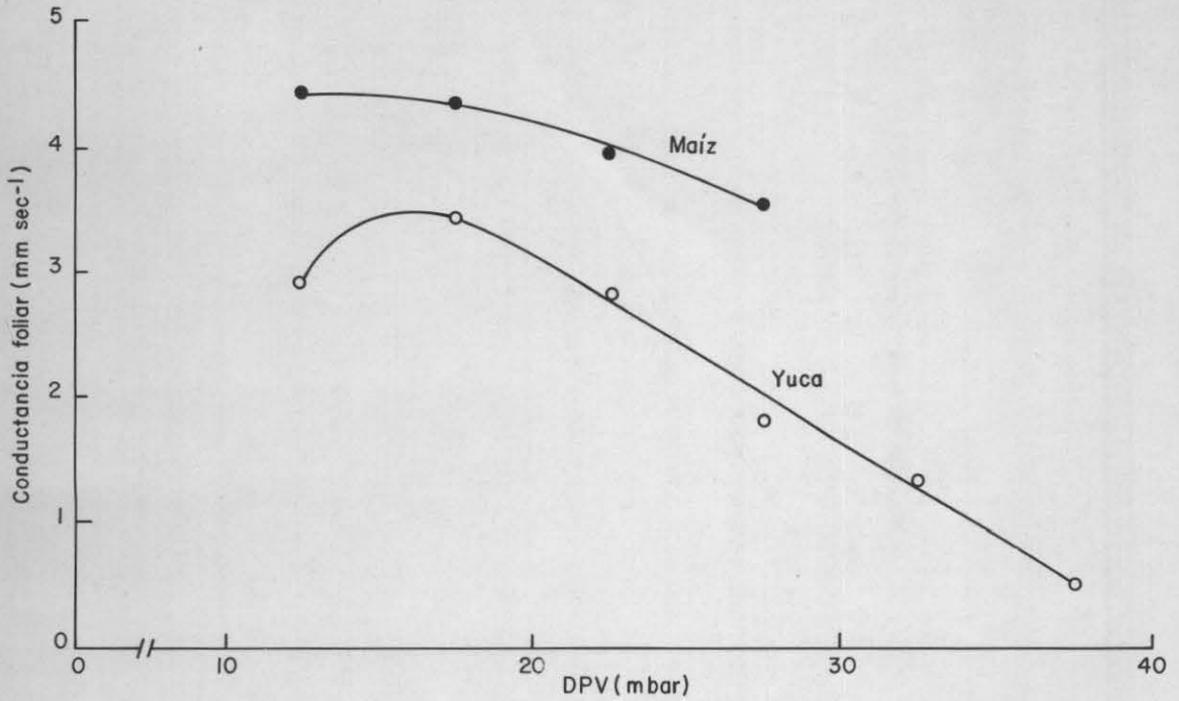


Figura 12. Conductancia foliar de hojas de plantas de maíz y yuca con riego a diferentes DPV entre las hojas y el aire.

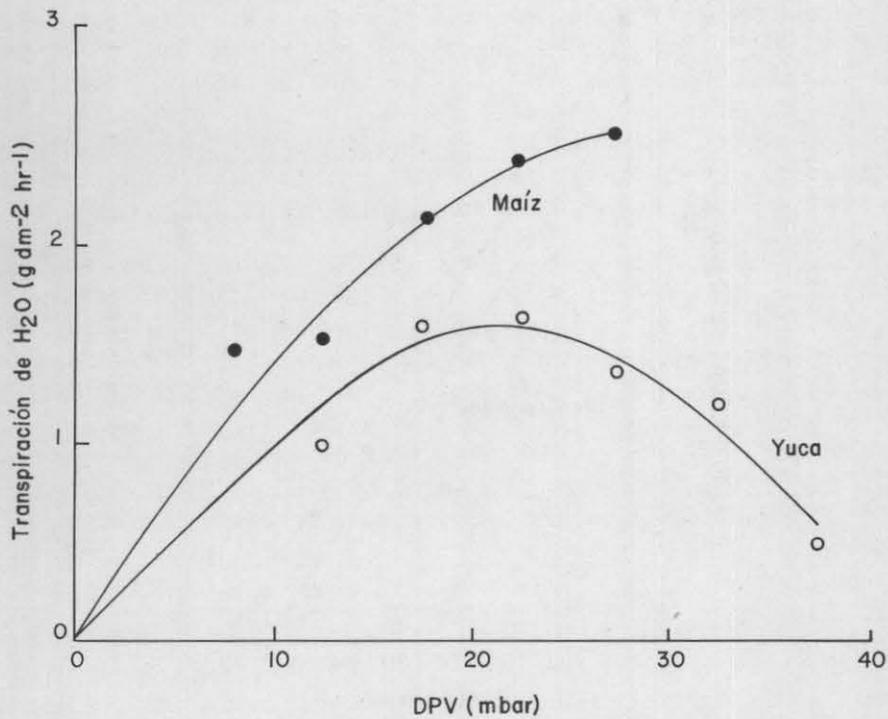


Figura 13. Transpiración de hojas de plantas de maíz y yuca con riego a diferentes déficits de presión de vapor.

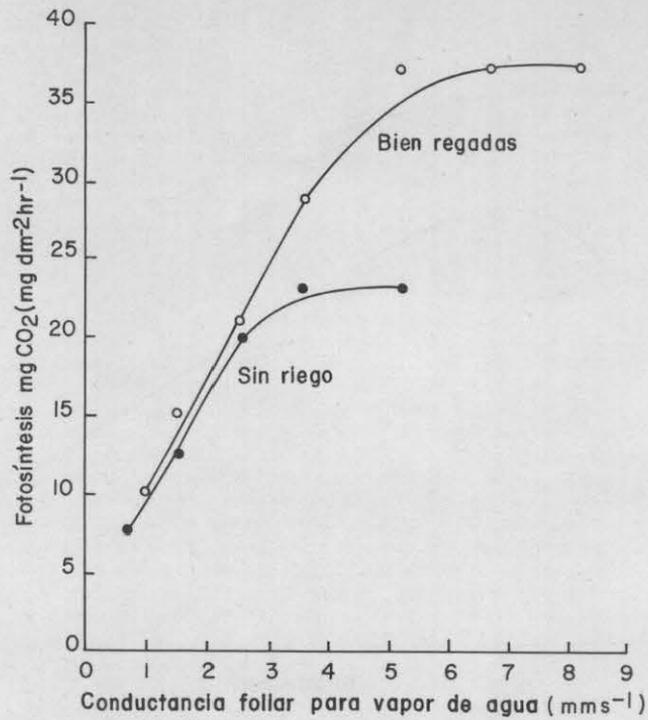


Figura 14. Fotosíntesis en hojas de plantas de yuca (M Col 88) con riego y sin riego en relación con la conductancia foliar.

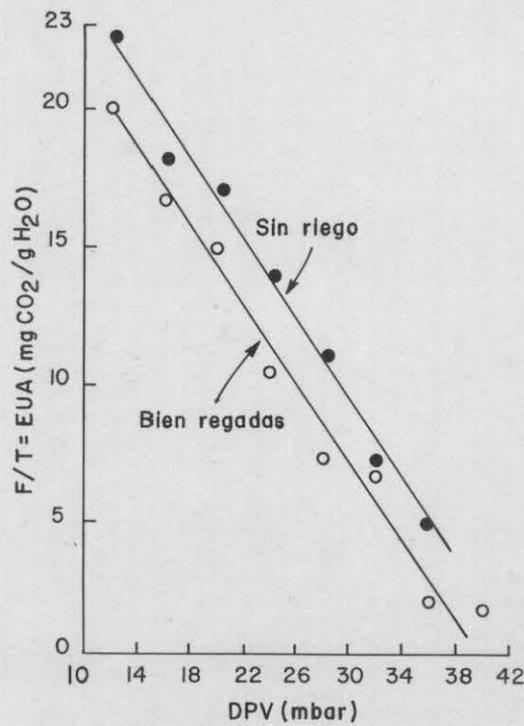


Figura 15. Eficiencia y utilización de agua en hojas de plantas de yuca (M Col 90) con riego y sin riego.

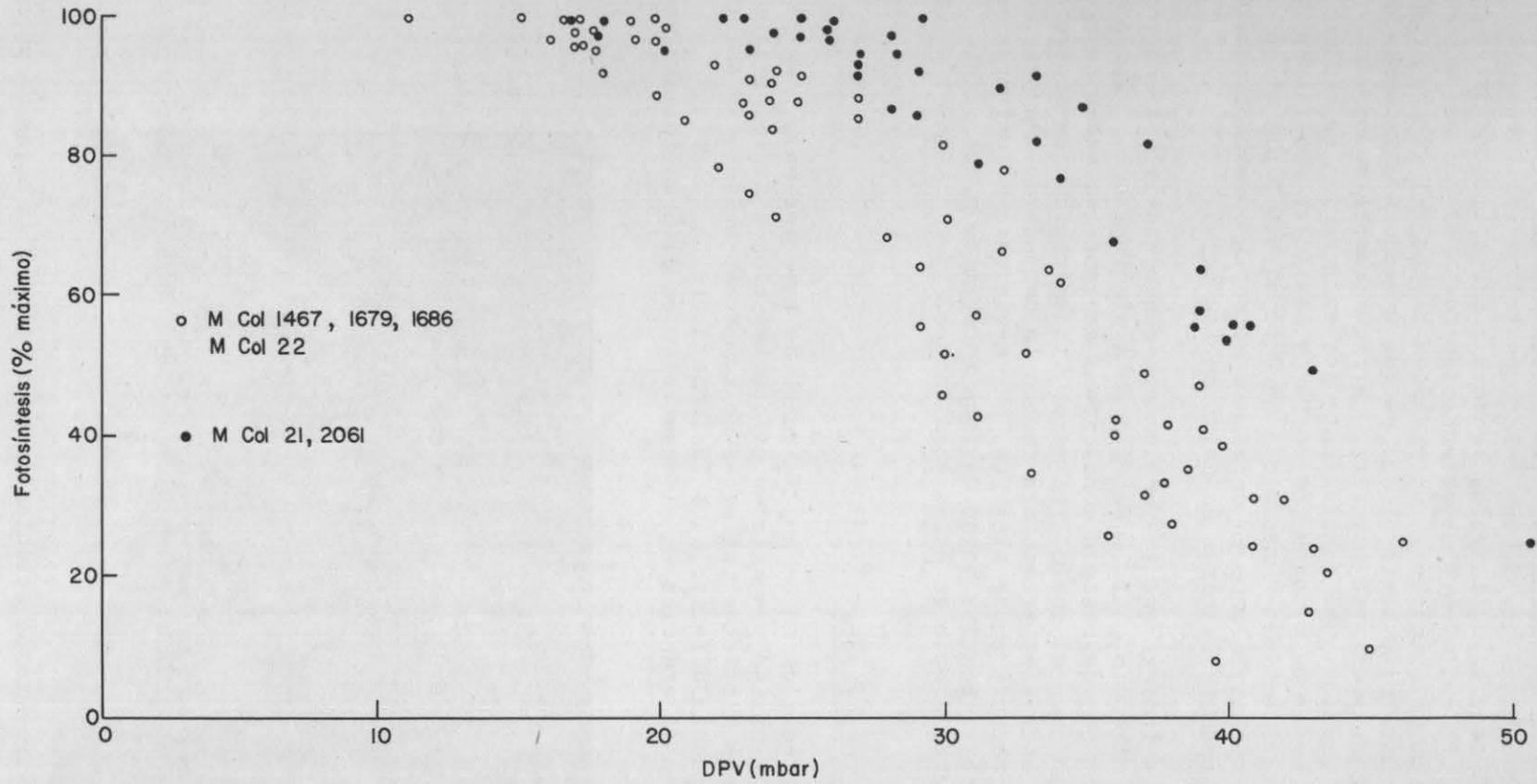


Figura 16. Fotosíntesis en diferentes clones de yuca con relación al DPV entre las hojas y el aire.

de tal manera que quedan casi perpendiculares a la luz incidente (Figura 17) y de esta forma maximizan la intercepción de luz, particularmente a altitudes solares bajas cuando una cobertura foliar relativamente horizontal, tal como la de la yuca, tenderá a presentar una intercepción de luz mínima. El movimiento de orientación hacia el sol es causado por el torcimiento de los pecíolos. Un problema básico relacionado con la orientación de las hojas hacia el sol es que a medio día la carga de calor en las hojas puede ser muy alta, particularmente cuando los estomas están cerrados y el enfriamiento por evaporación es mínimo. La mayoría de las hojas de plantas con estrés y las hojas superiores de las plantas sin estrés exhiben a medio día un doblamiento hacia abajo (Figura 18). Este movimiento es diferente al de la orientación hacia el sol y tiende a reducir la carga de calor en las hojas.

Estos datos indican que la yuca es altamente sensible a cambios en la humedad del aire, lo cual le permite a la planta reducir rápidamente la transpiración en respuesta a condiciones ambientales antes de agotar el agua disponible en el suelo. La menor transpiración que ocurre en condiciones de estrés se presentará cuando la demanda de evaporación sea mínima y debe conducir a una alta EUA. El movimiento de orientación hacia el sol que tienen las hojas de yuca le permite a las plantas maximizar la fotosíntesis en estas condiciones.

Respuesta a la Temperatura

La yuca se cultiva en un amplio rango de temperaturas, y se ha demostrado con claridad que existen diferentes clones fisiológicamente mejor adaptados a distintos regímenes de temperatura (Informe Anual 1978). La respuesta diferencial a la temperatura se relacionó cercanamente con diferencias en el desarrollo en el área foliar, pero no



Figura 17. Movimiento de orientación hacia el sol en hojas de yuca.



Figura 18. Movimiento de hojas al medio día en plantas de yuca con riego (izquierda) y sin riego (derecha).

existían datos sobre la eficiencia de la fotosíntesis de estos clones en condiciones de temperaturas diferentes. Diez y siete clones adaptados a condiciones de temperatura promedio entre 20 y 30°C se evaluaron por su respuesta en fotosíntesis en diferentes condiciones de temperatura; todos los clones presentaron un rango amplio de temperaturas óptimas sin que se presentara evidencia de una adaptación varietal específica a diferentes temperaturas (Figura 19: para mayor claridad sólo se presentan dos variedades). Además, la yuca aparentemente no fotosintetizará activamente a temperaturas por debajo de aproximadamente 5-10°C; por consiguiente, cuando las temperaturas de las hojas se encuentran por debajo de este nivel durante el día, el cultivo presentará un crecimiento global muy reducido.

Reciclaje de Nutrientos

Es reconocido el hecho de que la yuca crece bien en suelos pobres y, como resultado, sin merecerlo también se ha considerado como un cultivo que agota los nutrientes del suelo en forma severa. La yuca, en efecto, presenta niveles de nitrógeno relativamente altos en sus hojas y, sin embargo, generalmente no responde en gran medida a las aplicaciones de este elemento. Si no ocurriera reciclaje en un cultivo de yuca que mantiene un IAF de 2.5 durante un ciclo de 12 meses con un contenido promedio de N foliar de 3.5% (incluyendo pecíolos) y una vida foliar promedio de 60 días, entonces requerirá aproximadamente 200 kg de N/ha solamente para las hojas. Sin embargo, el contenido de nitrógeno de las hojas caídas es aproximadamente la mitad del de las hojas en la planta (Figura 20), lo cual indica que dentro de la planta se reciclan grandes cantidades de nitrógeno. El clon M Col 1684 parece ser más eficiente en este proceso que M Col 22, puesto que, aunque los contenidos de N en hojas verdes son similares, las hojas caídas de M Col 1684 presentan consistentemente un menor contenido de nitrógeno que las de M Col 22 (Figura 20).

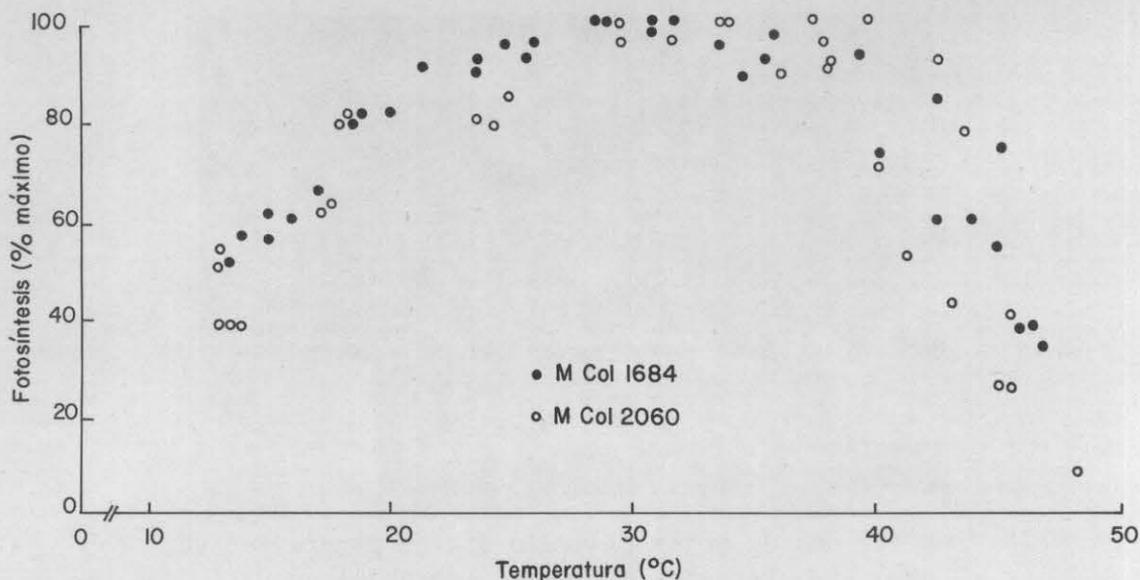


Figura 19. Tasa fotosintética como porcentaje de la tasa máxima para dos clones de yuca a diferentes temperaturas foliares.

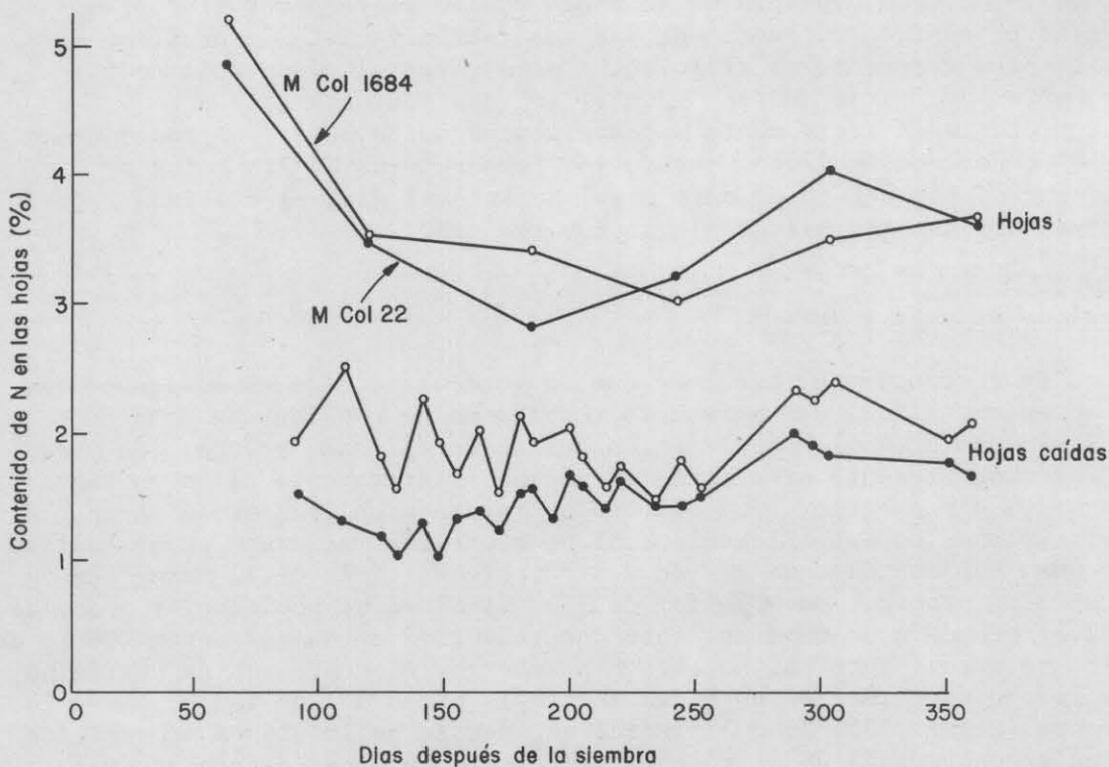


Figura 20. Contenido de nitrógeno de hojas ligadas a las plantas y de hojas caídas en dos clones de yuca, en diferentes etapas de crecimiento.

En un cultivo de ciclo de crecimiento largo como la yuca existe la posibilidad no solamente de que los nutrimentos sean reciclados dentro de la planta, sino que también grandes cantidades de ellos pueden volver a los suelos y luego ser tomados nuevamente por el cultivo. En la Figura 21 se puede observar que cantidades considerables de nitrógeno son devueltas al suelo por las hojas caídas durante el ciclo de crecimiento.

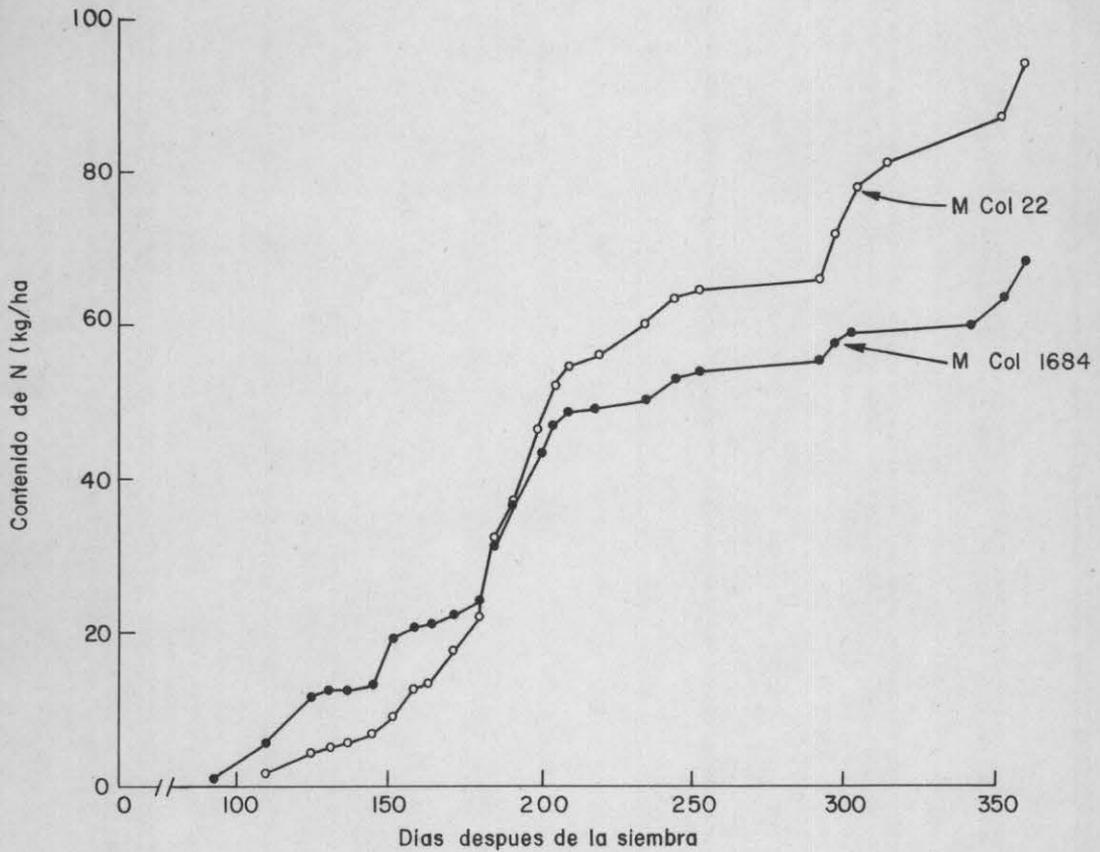


Figura 21. Devolución de nitrógeno al suelo en hojas caídas de dos clones de yuca.