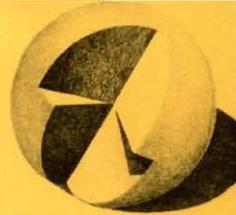
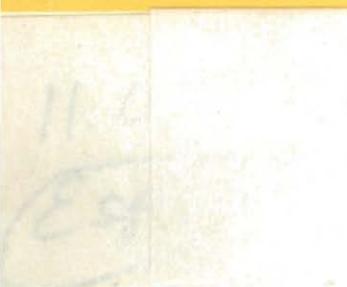


11000 esp.
MICROFILMADO



**Journal Article
Reprints/Reimpresiones
de artículos publicados en revistas**



SC-5



La planta ideal de yuca para obtener
rendimientos máximos

J.H. Cook
D. Franklin
G. Sandoval
P. Juri

CENTRO DE INFORMACION SOBRE LA YUCA

Esta publicación fue financiada por el Centro de Información sobre Yuca del CIAT, un proyecto especial con fondos conjuntos del CIID (Proyecto de Información sobre Yuca-Fase II) y del presupuesto general del CIAT.



Reproducido de Crop Science, Mayo-Junio 1979
(con el permiso de Crop Science Society of America).

LA PLANTA IDEAL DE YUCA PARA OBTENER RENDIMIENTOS MAXIMOS*

J.H. Cock
D. Franklin
G. Sandoval
P. Juri**

Resumen

Se llevó a cabo una serie de ensayos con yuca (*Manihot esculenta* Crantz). La tasa de crecimiento del cultivo aumentó proporcionalmente con el índice de área foliar (IAF) hasta un IAF de 4, y la tasa de crecimiento de la raíz aumentó hasta un IAF de 3 - 3,5 y luego disminuyó. El IAF se determina de acuerdo a la forma de la hoja, la tasa de formación de hojas (TFH), y la longevidad foliar (LF) individual. El tamaño de la hoja alcanzó el máximo 4 meses después de la siembra y luego disminuyó; el máximo fue un carácter varietal. La sombra disminuyó la longevidad foliar pero con la luz total del día, ésta estuvo determinada por la variedad. La TFH por ápice del retoño mostró poca variación genética y disminuyó con el transcurso del tiempo; las diferencias grandes en la TFH por la planta se determinaron de acuerdo a las diferencias en el patrón de ramificación. El crecimiento de la parte aérea es prioritario al de las raíces, y la capacidad de acumulación de las raíces no fue limitante cuando el no. de raíces por planta era de 9 o más.

Se diseñó un programa de computador, para poner en ejecución un modelo de crecimiento dinámico que sugiere que las plantas de alto rendimiento se ramifican más tarde y poseen hojas más grandes y una mayor LF. Con una radiación diurna de 400 - 450 g/cal/cm² se pueden obtener rendimientos potenciales de < 25 ton/ha/año de raíces secas.

Introducción

El énfasis que se ha hecho recientemente a nivel mundial (Nestel y Cock, 1976) sobre la investigación en yuca (*Manihot esculenta* Crantz) ha llevado a buscar variedades de este cultivo, que conviertan más eficientemente la energía solar en almidón almacenado en las raíces. El objetivo de esta investigación era suministrar información sobre la forma como se podía emplear la variabilidad genética de los factores que influyen en el desarrollo del cultivo, con el fin de obtener tipos de plantas de alto rendimiento.

Los componentes básicos de una planta de yuca son: a) unidades nodales que consisten en una lámina foliar, peciolo y entrenudo, y b) raíces engrosadas que se forman principalmente en la base de la estaca que se emplea como material de propagación. El peso promedio del entrenudo

* Este artículo apareció originalmente en Crop Science, bajo el título "The Ideal Cassava Plant for Maximum Yield". Su publicación en español se hace con el permiso de la Crop Science Society of America.

** Fisiólogo, Biometrista y asistentes de investigación, respectivamente, CIAT.

del tallo seco, el cual varía con la variedad, fluctúa de 0,5 a 3,0 gramos por entrenudo para una planta madura, y las láminas foliares junto con los peciolos tienen una relación de área a peso de aproximadamente $135 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$. La planta muestra por lo general un dominio apical fuerte y normalmente no produce brotes a partir de las yemas axilares.

La escasa información disponible sobre la fisiología básica de la yuca fue revisada recientemente por Hunt *et al.* (1977). En el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) se ha recolectado recientemente información fisiológica adicional sobre el crecimiento de la yuca, que se encuentra disponible en los informes anuales del CIAT a partir de 1972. Otros informes se pueden encontrar en las publicaciones de Cock (1973, 1976); Cock y Rosas (1975), Rosas *et al.* Wholey y Cock (1974), y Cock *et al.* (1978).

El objetivo de este trabajo es presentar un modelo dinámico que sintetice la información de un conjunto de experimentos que relacionan el desarrollo del follaje, la producción de materia seca (MS) y su distribución dentro de la planta. Los experimentos proveen información sobre la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) como una función del índice de área foliar (IAF); el IAF determinado por la tasa de formación de hojas, el tamaño de hoja, y la longevidad foliar, y la relación entre el crecimiento de la parte aérea y el crecimiento de las raíces. La hipótesis básica que sustenta esta investigación es que a medida que el área foliar aumenta a) la TCC aumenta a una tasa decreciente y b) la MS requerida para la producción de tallos y hojas aumenta linealmente con el IAF. Por consiguiente, la diferencia entre la TCC y la tasa de crecimiento de la parte aérea, que es la tasa de crecimiento de la raíz, aumentará hasta cierto nivel del IAF y luego decrecerá. O sea que debe existir un IAF óptimo para obtener un rendimiento máximo y la manipulación de los diferentes componentes del IAF debería dar como resultado la obtención de este rendimiento máximo.

Localidad y métodos experimentales

Todos los ensayos se llevaron a cabo en el CIAT entre 1972 y 1976. Los niveles máximos de precipitación se registraron de marzo a junio y de octubre a diciembre. La precipitación total anual fue aproximadamente 1.000 mm aunque las variaciones anuales fueron considerables. La capacidad de retención de agua del suelo es tal que la yuca muy pocas veces sufre de estrés por falta de agua en esta localidad. La temperatura media mensual es de $25^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$. La radiación solar varía normalmente entre 12.000 y 14.500 $\text{g cal cm}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ durante todo el año. La duración del día muestra poca variación ya que la localidad está situada a $3^\circ 31'$ latitud Norte. Los suelos son franco-arcillosos muy fértiles.

A menos que se suministren otros datos, las condiciones experimentales fueron las siguientes: los ensayos se establecieron con estacas de 20 cm de largo con un espaciamiento de $1 \times 1 \text{ m}$, en camellones. El riego sólo se utilizó durante los primeros 3 meses después de la siembra cuando el suelo se reseco. La fertilización consistió en 100:100:100 kg/ha de NPK aplicados en el momento de la siembra. La parcela de menor tamaño que se cosechó constaba de 6 plantas y estaba rodeada por lo menos por 2 surcos de borde con tratamientos similares. Todos los experimentos tenían un mínimo de 4 replicaciones de un diseño de bloques completamente al azar. El área foliar se midió en una submuestra de 20 hojas tomada de cada parcela, empleando el método de cuadrícula en los primeros ensayos y el de Hayashi Denko AM 400 en los ensayos posteriores. La

MS se midió después de que las muestras habían permanecido un mínimo de 48 horas en un horno de tiro forzado a una temperatura entre 70 y 85°C. Para medir la tasa de formación de hojas se rotularon las hojas después de la emergencia y se contaron las nuevas hojas formadas a intervalos semanales o mensuales. La longevidad foliar se midió tomando el tiempo desde el momento de la rotulación hasta la caída de la hoja.

La nomenclatura empleada para describir los clones es una M seguida por tres letras y un número. La M se refiere a *Manihot esculenta* en la colección del CIAT, las tres letras identifican el país donde se recolectó el clón (e.g. Col por Colombia, Mex por México y Ven por Venezuela), y el número representa el número de introducción en la colección del CIAT.

Experimento I

Este experimento se diseñó para estudiar la relación entre la tasa de crecimiento del cultivo, la tasa de crecimiento de la raíz y el índice de área foliar. M Col 113 se sembró en un diseño de densidad sistemático (Bleasdale, 1977), con 4 replicaciones y 13 tratamientos de densidad de siembra, fijados logarítmicamente desde cinco hasta 30.000 plantas/ha. En la vigésima primera y vigésima séptima semana después de la siembra se cosecharon 6 plantas por tratamiento de cada una de las replicaciones. El peso seco de las raíces, el peso total y el IAF se midieron en cada cosecha. De la semana 21 a la 27 se recogieron todas las hojas caídas y se determinó el peso seco. El peso de las hojas caídas se sumó al peso total de la cosecha efectuada en la vigésima séptima semana para obtener crecimiento del cultivo. La longevidad foliar se midió a partir de las hojas rotuladas, 14 semanas después de la siembra en adelante.

Experimento II

El objetivo de este ensayo era evaluar la TCC como función del IAF en 2 variedades con ángulos foliares diferentes (M Col 1148 y M Col 12). Las plantas se cosecharon 16 y 23 semanas después de la siembra. En el momento de la primera cosecha el IAF se modificó artificialmente eliminando 25, 50, 75 y 100% de las hojas. Las hojas se eliminaron alternativamente, de tal manera que la proporción de hojas nuevas y viejas era similar en todos los tratamientos. A medida que se formaban nuevas hojas se eliminaban en la misma proporción a intervalos semanales. Las hojas caídas se recolectaron lo mismo que en el experimento I. El ángulo foliar se midió tomando el ángulo entre la vena central del lóbulo central y la horizontal.

Experimento III

Se observaron los efectos de reducir el número de raíces (para disminuir la capacidad de almacenamiento) sobre el crecimiento de la parte aérea y de las raíces. Tres meses después de la siembra se cortaron 6 raíces engrosadas por cada planta de M Col 22. Las cosechas se efectuaron 3, 6, 9 y 12 meses después de la siembra y se midió la MS total, la MS de la raíz y el IAF.

Experimento IV

Se estudiaron los efectos de la reducción de la capacidad de almacenamiento de las raíces sobre el crecimiento de la parte aérea y de las raíces. Se sembró la variedad M Col 1513 y se

redujo el número de raíces engrosadas, cortando 3, 6 y 9 raíces por planta, 6 y 12 semanas después de la siembra. Las plantas se cosecharon a los 8 1/2 meses de la siembra. Se midió la MS de las raíces, la MS total y el IAF.

Experimento V

Se observó el efecto de interrumpir el paso de la savia de la parte aérea hacia la raíz, sobre el crecimiento de la parte aérea. Se hicieron cortes anulares en la corteza de la base del tallo de M Col 22 y M Col 1438 5 meses después de la siembra. Durante este intervalo se midió la tasa de formación de hojas por ápice.

Experimento VI

Se estudiaron los efectos de la reducción de la fuente de producción sobre el equilibrio entre el crecimiento de las raíces y la parte aérea. Se cubrió M Col 22 con un anejo que reducía en un 50% la radiación solar total desde los 5 hasta los 7 meses después de la siembra. Las plantas se cosecharon a los 5 y 7 meses de la siembra y se midió la MS total y de la raíz. Además, se midió el tamaño de la hoja y la tasa de formación de hojas por ápice.

Experimento VII

Este ensayo se diseñó para observar los cambios en el tamaño de la hoja a medida que aumentaba la edad de la planta. La similitud de los efectos ambientales sobre el tamaño de la hoja para las plantas de todas las edades se logró escalonando las fechas de siembra. Se sembró M Col 1513 a intervalos de mes y medio. Se hicieron 2 cosechas: la primera cuando las plantas más viejas tenían 9 1/2 meses de edad y la segunda cuando tenían 13 meses.

Experimento VIII

Se observaron los cambios en el tamaño de la hoja a medida que aumentaba la edad de la planta. Se sembraron 10 variedades, incluyendo M Col 1607, M Col 72 y M Col 1120. El tamaño de la hoja se midió a los 2, 4, 8 y 10 meses después de la siembra, tomando 20 hojas totalmente expandidas.

Experimento IX

Este ensayo evaluó los efectos de diferentes niveles de sombrero sobre la longevidad foliar. Se cubrieron hojas individuales de M Col 22 con un anejo para proporcionar una sombra equivalente al 50, 75 y 87,5%. El sombrero se inició 10 ó 30 días después de la aparición de las hojas. Se llevó a cabo también un tratamiento de sombrero total, empleando polietileno negro cuando las hojas tenían 56 días.

Experimento X

Se evaluaron las diferencias varietales en formación y en longevidad foliar. a) Se sembraron las variedades M Mex 59, M Col 1438, M Col 1513, M Mex 55 y M Ven 5 a un espaciamiento de 2 x 2 m. La tasa de formación de hojas y la longevidad foliar se midieron durante el ciclo de crecimiento. b) Se sembraron las variedades M Col 113 y M Col 22 a un espaciamiento de 1 x 1 m y se midió la tasa de formación de hojas a intervalos semanales.

Experimento XI

Se evaluó el efecto de alterar los patrones de ramificación sobre el rendimiento y el crecimiento. M Col 113 se sembró a 1 x 1,5 m. Cinco meses después de la siembra se redujo a una, 2 ó 3 el número de ramas en el último punto de ramificación. M Col 113 normalmente tiene cuatro ramas por cada punto de ramificación. Las plantas se cosecharon 10 meses después de la siembra. Cada tratamiento constó de 6 replicaciones; 2 parcelas se inundaron y se remplazaron empleando la técnica de parcela omitida (Snedecor y Cochran, 1967).

Resultados y discusión

Crecimiento e índice de área foliar

En la mayoría de los cultivos la TCC aumenta con el IAF hasta cierto nivel y después de éste puede permanecer constante o disminuir. La TCC en los experimentos I y II alcanzó niveles de aproximadamente $110 \text{ g}^{-2} \text{ semana}^{-1}$ con un IAF de 3,5 a 4,0 (Fig. 1). La reducción en la TCC a un

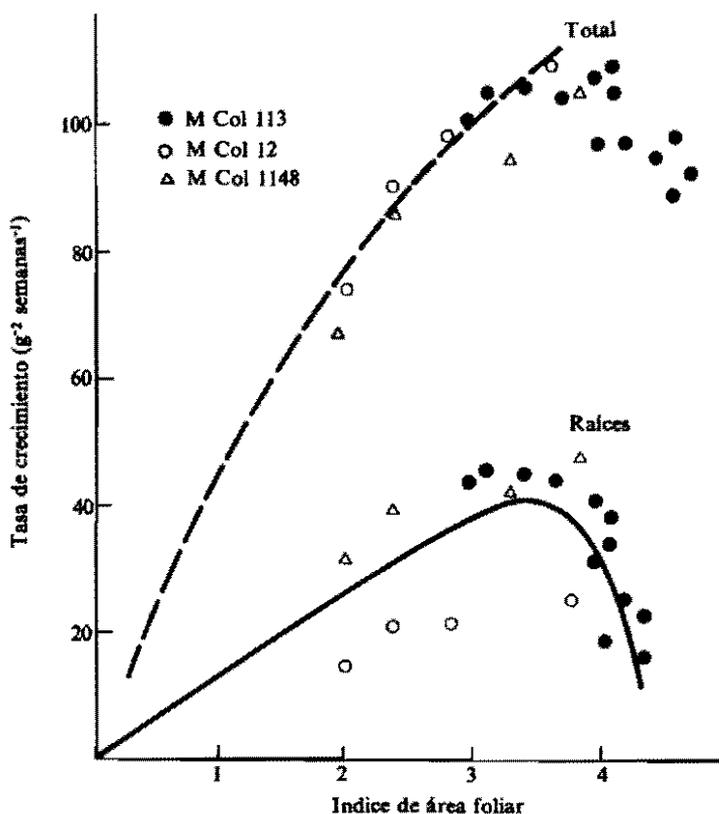


Figura 1. Tasa de crecimiento del cultivo y de la raíz de 3 variedades de yuca para un rango de índices de área foliar.

Reproducido de Crop Science, Mayo-Junio 1979 (con el permiso de Crop Science Society of America).

IAF por encima de 4 en M Col 113, puede deberse a una longevidad foliar muy corta con índices de área foliar altos, lo cual resulta en una proporción alta de hojas muy jóvenes en expansión que tienen tasas fotosintéticas bajas (Tan Swee Lian y J.H. Cock, información inédita). El nivel máximo de $110 \text{ g}^{-2} \text{ semana}^{-1}$ fue similar al encontrado en otros ensayos realizados en el CIAT (CIAT, 1972).

Cuando el IAF fue inferior a 3,8 hubo poca diferencia varietal en la TCC como función del IAF (Fig. 1). M Col 1148 presentó consistentemente una TCC cerca de 10% mayor que la de M Col 12 a IAF similares. M Col 1148 y M Col 12 tenían ángulos foliares de 40 y 12 grados a partir de la horizontal a medio día. La información del modelo (Duncan *et al.*, 1967) utilizada para predecir la TCC del maíz (*Zea mays* L.) sugiere que para obtener una TCC alta con IAF de menos de 2, las hojas horizontales son más eficientes, en tanto que con IAF de más de 3, las verticales resultan más eficientes; en consecuencia, se concluye que es improbable que estas diferencias se deban a las variaciones en el ángulo foliar. Más aún, las diferencias debidas al ángulo foliar fueron pequeñas en comparación con las diferencias en el IAF, y cuando se considera el poco mejoramiento que ha recibido la yuca, éstas resultan demasiado pequeñas para ser importantes.

Por consiguiente, el IAF es de suma importancia para determinar la TCC. Hasta el momento sólo se han encontrado diferencias insignificantes entre variedades. Para sintetizar estos resultados experimentales se ajustó la relación $TCC = (0,0041 + 0,018/L)^{-1}$ por medio de mínimos cuadrados ordinarios a la información de M Col 1148 en el experimento II (Fig. 1). Esta ecuación únicamente se puede calcular cuando la variación en el IAF durante el período de observación es pequeña, de aquí que sólo se obtuvieron pocos puntos para la estimación estadística. Con un número pequeño de puntos el coeficiente de determinación (R^2) es siempre alto. Por consiguiente, se efectuó una prueba de buen ajuste (X^2), cuyos resultados sugieren que se carece de evidencia para rechazar la forma de función empleada. Muchos tipos de funciones darían resultados similares; la forma particular escogida determina la curva de crecimiento desde el origen y logra una asíntota que se computa por medio de la información, sin que se requiera una estimación no lineal. La asíntota puede interpretarse como la TCC obtenida cuando toda la luz disponible es interceptada a IAF altos. Como nuestro interés principal es el rendimiento de las raíces, ahora se considerará la relación entre el IAF y el crecimiento de la raíz.

M Col 113 mostró una disminución acentuada en la tasa de crecimiento de la raíz a IAF mayores de 4. Tanto M Col 1148 como M Col 12 se caracterizaron por una tendencia de la tasa de crecimiento radical a aumentar con el IAF hasta el IAF máximo obtenido, el cual fue un poco menos de 4. Esto sugiere que la tasa de crecimiento radical aumenta con el IAF hasta niveles cercanos a 4 y luego declina. La tasa de crecimiento radical de M Col 1148 con cualquiera de los IAF fue menor que la de M Col 113 y M Col 12 con IAF similares, lo cual sugiere que la tasa de crecimiento radical a cualquier IAF varía entre las diferentes variedades. La curva de la Figura 1, la cual se ajustó visualmente ilustra nuestro concepto sobre la relación general entre la tasa de crecimiento radical y el IAF. En otro experimento en el cual se compararon las 3 variedades (CIAT, 1976), se observó la misma tendencia del crecimiento radical con un IAF óptimo. Irikura (Y. Irikura, comunicación personal) ha obtenido resultados similares (una TCC óptima con IAF en este rango), para diversas condiciones de crecimiento con 4 variedades. Una hipótesis que explica este óptimo acentuado es que la TCC aumenta con el IAF hasta que el incremento marginal de la tasa de crecimiento es pequeño, y luego disminuye porque el material requerido

para formar y mantener el IAF extra aumenta casi linealmente con el IAF. Por consiguiente, a medida que el IAF aumenta por encima del óptimo, hay menos material disponible para el crecimiento radical.

Crecimiento de la raíz en relación con el crecimiento de la hoja y el tallo

La sección anterior puso de relieve la importancia del IAF en la determinación del crecimiento radical y por ende del rendimiento. Para comprender el crecimiento de la planta de yuca es necesario saber si la capacidad de acumulación de las raíces limita la expansión de las mismas (o incluso el crecimiento total) y también si la cantidad acumulada por las raíces afecta el desarrollo de la parte aérea y por consiguiente el IAF. En el experimento III el número de raíces engrosadas de M Col 22 se disminuyó artificialmente 3 meses después de la siembra. El número de raíces engrosadas al final se redujo significativamente de 12,5 a 9,1 por planta (promedio de las 2 últimas cosechas). El peso por raíz en las plantas cortadas aumentó de tal forma que no se detectaron diferencias significativas en el rendimiento de las raíces. No hubo diferencias significativas debido al corte en el IAF, el peso seco total o el peso seco del tallo en ninguna de las cosechas.

Cuando se redujo el número de raíces gruesas por planta de M Col 1513 no se observó efecto sobre el peso seco de la parte aérea (Fig. 2); una ecuación cuadrática para describir el peso de la parte aérea como función del número final de raíces gruesas por planta indica que el promedio explica toda la variabilidad significativa. A medida que aumentó el número final de raíces

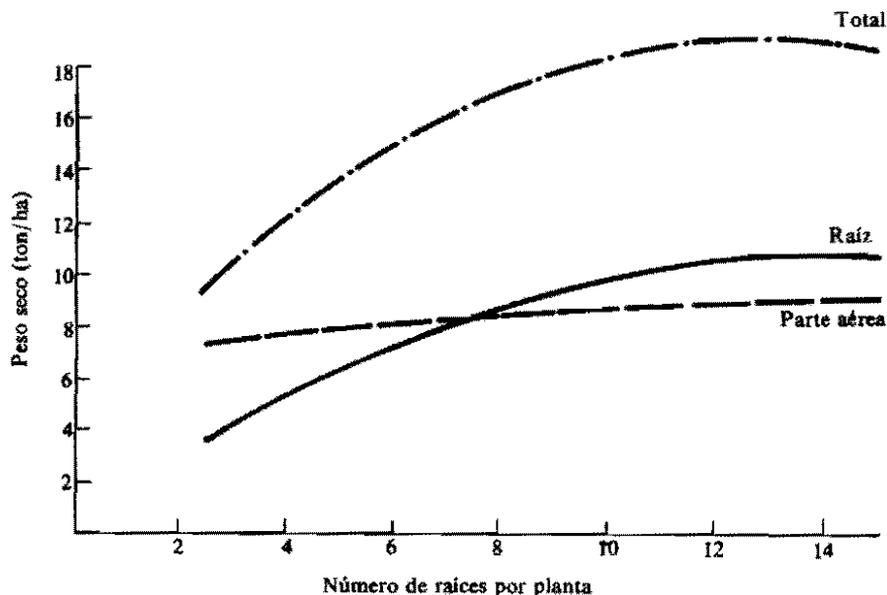


Figura 2. Relación entre el peso seco total, de la parte aérea y de la raíz y el número de raíces por planta para M Col 1513.

Reproducido de Crop Science, Mayo-Junio 1979 (con el permiso de Crop Science Society of America).

gruesas por planta, hubo un incremento marcado en el rendimiento de raíces secas hasta aproximadamente 9 a 10 raíces por planta. Por encima de este nivel, el rendimiento de las raíces varió muy poco al aumentar el número de las mismas. La ecuación cuadrática empleada para describir este efecto tenía un r^2 de 0,60 y una suma altamente significativa de cuadrados debido a las regresiones. La ordenada no difiere significativamente a partir de 0.

El descortezamiento anular de las plantas corta el floema y previene por lo tanto el transporte de hidratos de carbono desde la parte aérea hasta las raíces. Este método se puede emplear para aislar el sitio de producción de las hojas del sitio de acumulación en las raíces. En el experimento V se hicieron cortes anulares en la base del tallo a las variedades M Col 22 y M Col 1513 para eliminar cualquier efecto de acumulación de las raíces sobre la parte aérea. No se observó interacción significativa entre la variedad y el tratamiento para ninguna de las características medidas 2 meses más tarde. El análisis de las medidas del tratamiento mostró que no había un efecto significativo en el área foliar por hoja o por planta. El aumento en el peso del tallo fue significativamente mayor en las plantas descortezadas (580 g^{-2}) que en la testigo (162 g^{-2}), pero el cambio en el peso del tallo y de la raíz no fue significativamente diferente en las plantas tratadas que en aquellas sin tratar (640 y 618 g^{-2}). El número medio de hojas formadas por ápice fue de 12 en las parcelas con plantas descortezadas y de 11 en las parcelas testigo, y el tamaño medio por hoja fue de 68 cm^2 en las plantas tratadas y de 72 cm^2 en las testigo. En otro ensayo similar realizado en el CIAT, el corte anular no tuvo efecto en la tasa de producción foliar por ápice ni en el tamaño de la hoja (CIAT, 1974).

Cuando se proporcionó sombrío a M Col 22 en el experimento VI durante el período de engrosamiento de las raíces, no se observaron efectos significativos en ninguna de las características medidas (Cuadro 1). Sin embargo, los cambios en las características de la parte aérea tendieron a ser muy pequeños, en tanto que la tasa de crecimiento de la raíz disminuyó considerablemente.

Estos datos sugieren que el crecimiento de hojas y tallos tiene preferencia sobre el de la raíz; las raíces reciben el exceso de hidratos de carbono después de que los requerimientos de la parte aérea han sido satisfechos. Cuando el número de raíces gruesas excede de 9 por planta (con una población de 10.000 plantas/ha), aparentemente la capacidad de acumulación de las raíces no

Cuadro 1. Efecto del sombrío aplicado durante dos meses en el período de engrosamiento de las raíces de M Col 22.

	Incremento en peso seco de las raíces (g^{-2})	Incremento en peso seco del tallo (g^{-2})	Nuevos nudos/planta	Nuevos nudos/ápice	Tamaño definitivo de la hoja (cm^2)
Testigo	303,5	76,6	29,6	18,9	130
Con sombrío	196,6	70,2	27,7	16,1	146
% de reducción debido al sombrío	35	8	6	15	-12

Reproducido de Crop Science, Mayo-Junio 1979 (con el permiso de Crop Science Society of America).

limita el crecimiento de la raíz ni la producción de MS total. Si el número de raíces es menor, la menor capacidad de acumulación puede limitar la producción total de MS o el tallo puede acumular más hidratos de carbono. La disponibilidad de hidratos de carbono extras no parece afectar el patrón de desarrollo del área foliar.

Desarrollo del índice de área foliar

Las secciones anteriores destacan la importancia del IAF y de la falta de limitaciones en la capacidad de almacenamiento de las raíces como determinantes del rendimiento, de aquí que sea esencial describir el desarrollo del IAF para poder definir el proceso de formación del rendimiento.

Tamaño de la hoja

El IAF es una función del tamaño individual de la hoja, de la tasa de formación foliar por ápice, del número de ápices por unidad de superficie y de la longevidad foliar. En el experimento VII se observó la tendencia en la hoja a aumentar de tamaño hasta 4 meses después de la siembra y luego a disminuir (Fig. 3). En el experimento VIII se observaron tendencias similares, tanto en variedades que se ramifican profusamente, como en aquellas que no lo hacen (Fig. 4). Las variedades de mayor ramificación en este ensayo mostraron una disminución ligeramente mayor después de los 6 meses, y se requieren ensayos posteriores para definir la interacción entre la disminución en el tamaño de la hoja y el hábito de ramificación. Sin embargo

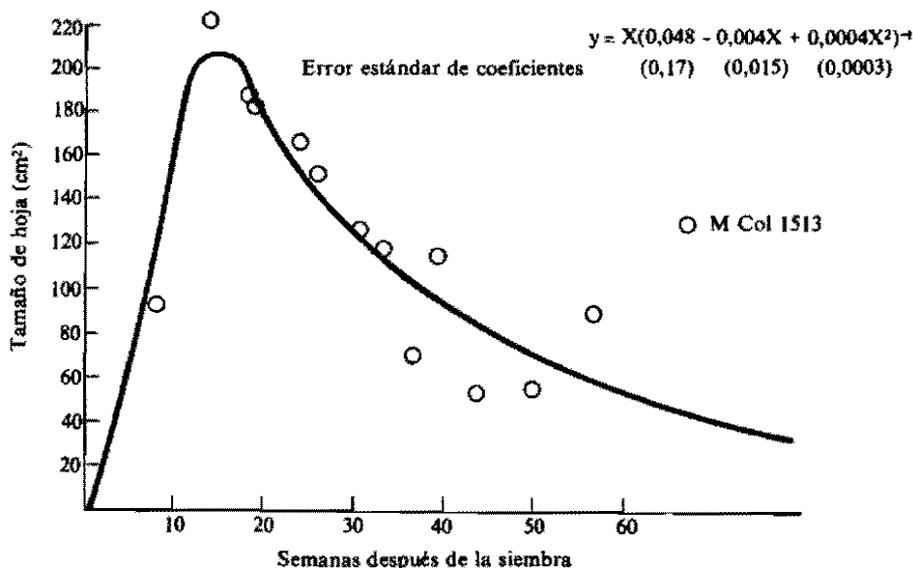


Figura 3. Tamaño de hoja de M Col 1513 como función del tiempo. (Los números en paréntesis son errores estándar asintóticos).

Reproducido de Crop Science, Mayo-Junio 1979 (con el permiso de Crop Science Society of America)

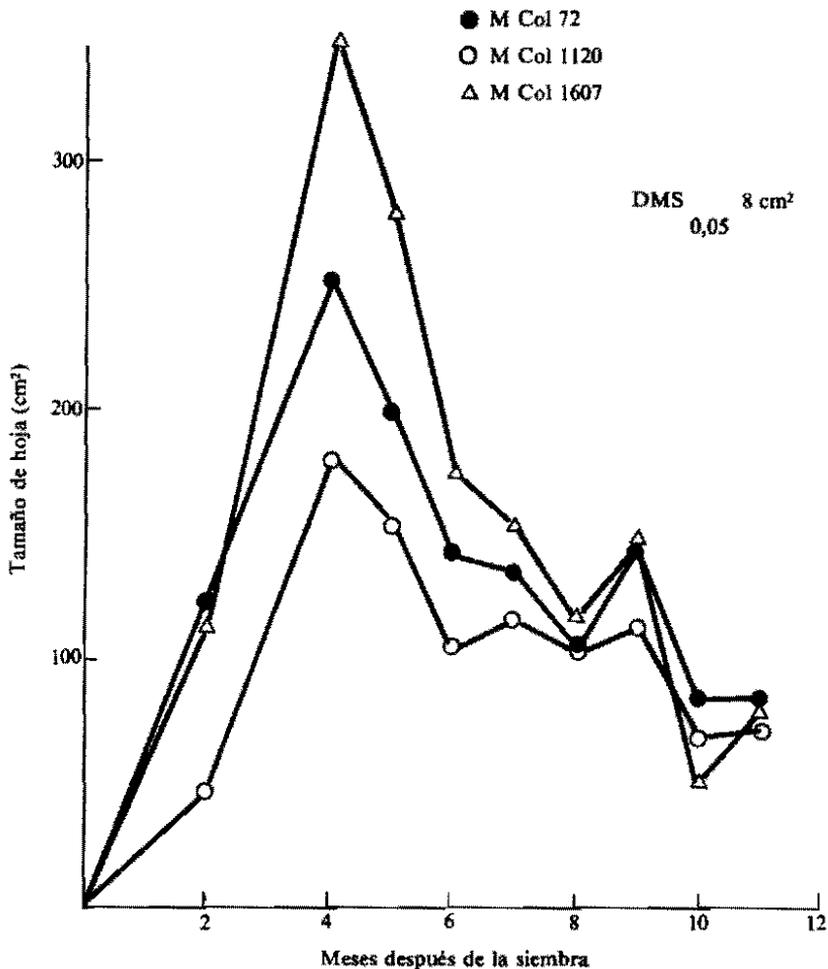


Figura 4. Tamaño de hoja de 3 variedades.

en el experimento XI, cuando el número de ramas de M Col 113 se redujo artificialmente en un 75% cinco meses después de la siembra, el tamaño de la hoja a los 10 meses sólo aumentó en un 10%.

Para expresar la relación entre el tamaño de la hoja y la época de formación de M Col 1513, una variedad de ramificación media, se ajustó a un modelo cuadrático inverso de la forma: $Y = X(a + bx + cx^2)^{-1}$.

Como este modelo hace que el gráfico presente los datos desde el origen, el ajuste se hizo empleando el tiempo desde la emergencia (X) como variable independiente en lugar del tiempo

Reproducido de Crop Science, Mayo-Junio 1979 (con el permiso de Crop Science Society of America).

desde la siembra (t). La emergencia generalmente tiene lugar 3 semanas después de la siembra, de tal forma que $X = t-3$. Los estimativos de los coeficientes se obtuvieron empleando el procedimiento de regresión no lineal del sistema de análisis estadístico (Barr *et al.*, 1976). La gráfica de esta función ajustada aparece en la Figura 3.

Longevidad foliar

Cuando las hojas de yuca se colocan en la oscuridad, éstas se caen en un período de 10 días (Rosas *et al.*, 1976). Con el fin de probar los efectos de la sombra parcial, se sometieron a varios tratamientos hojas que tenían 10, 30 y 56 días de formadas; éstas se cayeron en los 10 días siguientes, lo cual confirma los resultados de Rosas *et al.* (1976). Los diferentes niveles de sombrío en las hojas a partir del décimo día de su aparición tuvieron poco efecto cuando se trató del 50%, pero del 75 al 95% de sombrío la longevidad foliar disminuyó hasta en 20 días (Fig. 5). El sombrío parcial de las hojas a partir de 30 días después de la emergencia es probablemente el caso típico de lo que ocurre en una situación en el campo, y en este caso la longevidad foliar sólo

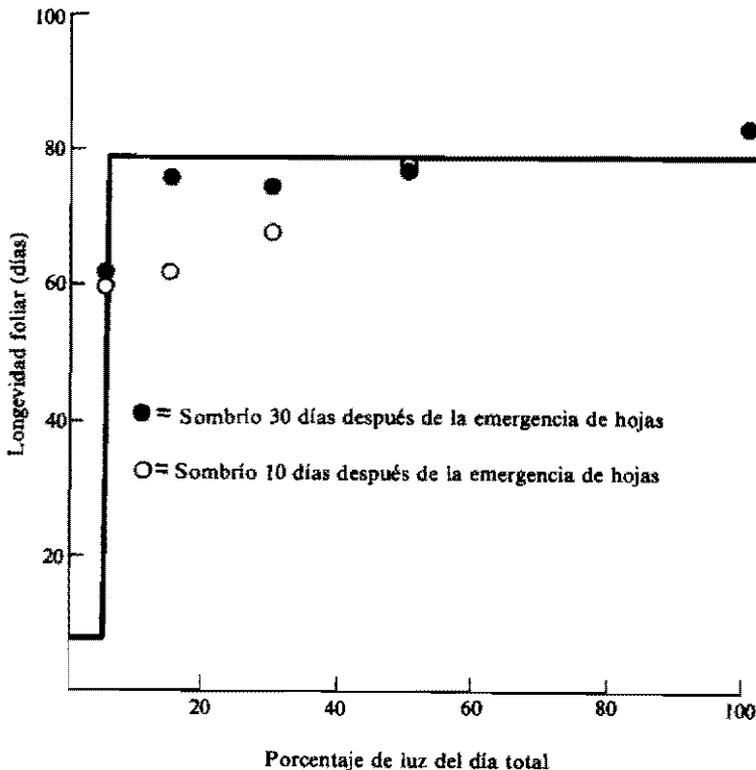


Figura 5. Comparación entre información de campo y suposición del efecto del sombrío empleado en el modelo (línea continua).

Reproducido de Crop Science, Mayo-Junio 1979 (con el permiso de Crop Science Society of America).

disminuyó en forma acentuada cuando la sombra fue de 95% (Fig. 5). La forma exacta como la sombra reduce la longevidad foliar no está muy clara, pero la información sugiere que: 1) cuando el sombrío fue total, la longevidad foliar fue de 10 días, a partir del momento en que se presentó la sombra total, y 2) los niveles de sombra hasta de aproximadamente 75% tuvieron poco efecto en la longevidad de la hoja. Esta información nos lleva a la siguiente hipótesis que debería tenerse en cuenta como una primera aproximación: la sombra reduce la longevidad foliar cuando ésta alcanza cierto valor umbral, después del cual las hojas se caen en un período de 10 días. En vista de que se carece de información más precisa, se ha tomado como valor umbral de la sombra el 95%. Esta aproximación se fundamenta en la información de la Figura 5 y es bastante ajustada. El error estándar de la longevidad foliar para esta información fue de menos de un día.

La intercepción de la luz por el cultivo de yuca en un día nublado dio un valor k para $I/I_0 = E^{-kL}$ de aproximadamente 0,8. En este caso I es la luz que se recibe e I_0 es la intensidad lumínica inferior a un IAF de L . La longevidad foliar de M Col 113 disminuyó marcadamente por encima de un IAF de 3 que corresponde a un I/I_0 de 91%, lo cual respalda nuevamente nuestra descripción del efecto del sombrío en la longevidad foliar (Fig. 6).

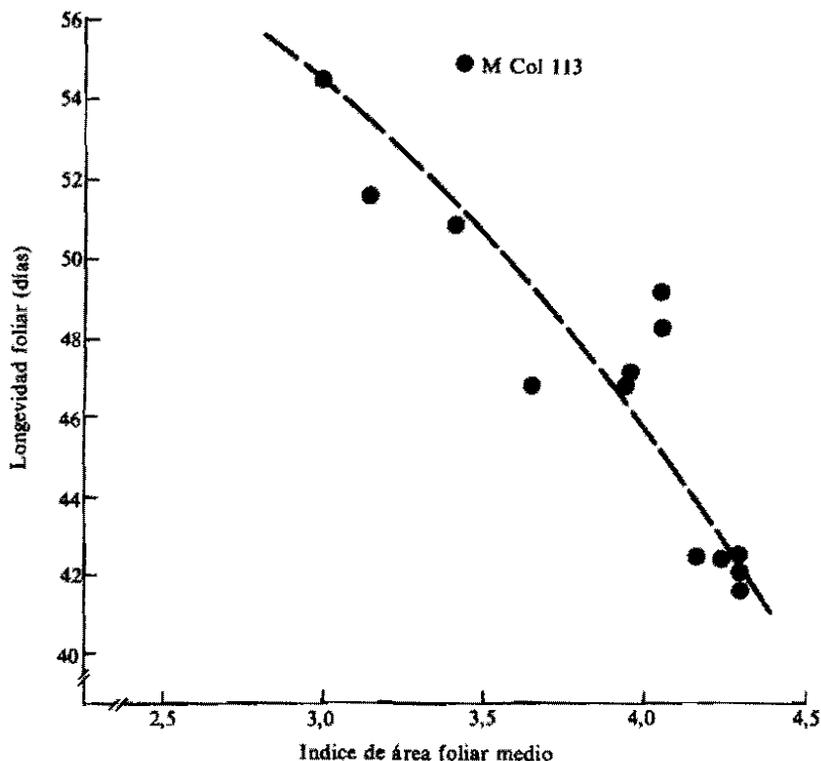


Figura 6. Longevidad foliar como función del índice de área foliar medio durante 6 semanas después de la formación de hojas.

Reproducido de Crop Science, Mayo-Junio 1979 (con el permiso de Crop Science Society of America)

En el experimento IX, M Col 1438 tuvo una longevidad foliar significativamente mayor (99 días) que las otras variedades (80 días). Es improbable que estas diferencias obedezcan a los diferentes niveles de sombra, toda vez que M Col 1513 tenía aproximadamente el mismo IAF que M Col 1438, aunque presentaba una longevidad foliar menor. Más aún, la longevidad foliar no mostró tendencia a cambiar con el tiempo, lo cual hubiera sido de esperar cuando el IAF alcanzó un máximo. Recientemente, se ha demostrado que la variedad M Col 72 tiene una longevidad foliar hasta de 125 días (CIAT, 1976). Rosas *et al.* (1976) encontró que el descortezamiento anular de la planta para evitar que las raíces absorban hidratos de carbono y minerales de los tallos no tuvo efecto en la longevidad foliar. Por consiguiente, la longevidad foliar parece ser independiente de la expansión de las raíces, pero depende de la variedad y es afectada por el sombrero.

Tasa de formación foliar

La tasa de formación foliar por unidad de superficie depende de 1) la tasa de formación foliar por ápice, 2) el número de ápices por planta, y 3) el número de plantas por unidad de superficie.

La tasa de formación foliar por ápice de 2 variedades, M Col 113 y M Col 22 (Experimento X), tendió a disminuir con el tiempo (Fig. 7). Se observó poca diferencia entre las variedades. Con 5 variedades cuyas plantas se cultivaron espaciadas se obtuvieron resultados similares (CIAT, 1974). Las tasas de formación foliar de 3 ensayos que se llevaron a cabo en épocas diferentes fueron similares para plantas de la misma edad. Se ajustó un polinomio de tercer grado a la información sobre el número de hojas producido por ápice de M Col 113, mediante mínimos cuadrados ordinarios (Fig. 7). La derivada de esta función se empleó como tasa de formación foliar para cada rama.

Hábito de ramificación

El grado de ramificación determina el número de ápices por planta. Hay 2 clases de ramificación en la yuca. El primer tipo corresponde a las yemas axilares situadas por debajo del ápice principal que se desarrolla convirtiéndose en nuevos brotes o chupones. Estos brotes se desarrollan en la sombra a partir de las hojas superiores y son por lo general ahilados con hojas pequeñas. La remoción de chupones de las plantas cuando éstas se encontraban en poblaciones altas aumentó los rendimientos. Sin embargo, cuando las poblaciones eran bajas, el rendimiento fue mayor cuando se encontraban ramas laterales presentes (CIAT, 1975). Parece que para obtener un rendimiento máximo, se necesitan variedades que no produzcan chupones.

El segundo tipo de ramificación se presenta cuando el ápice principal se convierte en inflorescencia. Las yemas axilares situadas inmediatamente debajo del ápice principal se convierten en 2, 3 ó 4 ramas aproximadamente del mismo tamaño. El número de ramas que se forma en cada punto de ramificación depende de la variedad; por ejemplo, M Col 113 normalmente produce 4 y ocasionalmente 3 ramas en cada punto de ramificación, en tanto que M Col 22 produce 3 en la mayoría de los casos y algunas veces 2. El tipo más corriente de ramificación es el de 3 ramas en cada punto de ramificación.

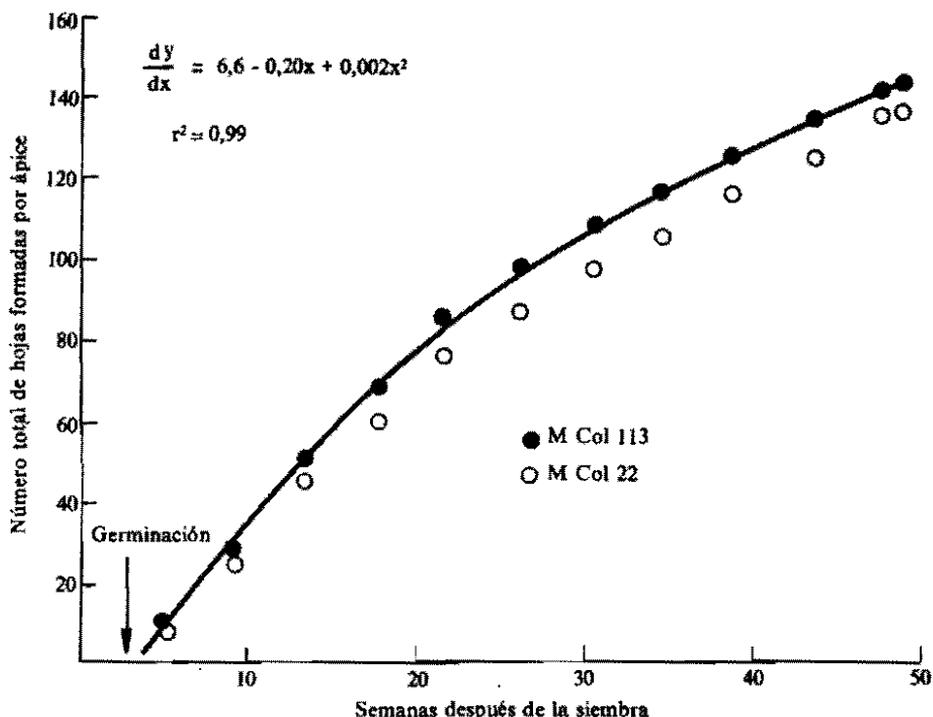


Figura 7. Número total de hojas formadas por el ápice de M Col 113 y M Col 22.

La época de ramificación es un carácter varietal: La variedad M Col 1122 nunca se ramifica; M Col 72 lo hace ocasionalmente 10 a 11 meses después de la siembra, y M Mex 11 comienza a ramificarse a los 5 meses, mientras que variedades como M Col 1438 se ramifican antes de 2 meses después de la siembra y continuarán ramificándose 6 o 7 veces más antes de que cumplan un año de edad.

El hábito de ramificación de M Col 113, una variedad de ramificación temprana y profusa, se alteró cortando los ápices jóvenes 5 meses después de la siembra (Experimento XI). Tanto el rendimiento seco como fresco de raíces aumentó al reducir la ramificación (Cuadro 2).

Desarrollo del modelo de crecimiento

La producción total y la distribución de la MS determinan el rendimiento de raíces. La MS total está determinada principalmente por el IAF, y su distribución aparentemente está gobernada por un crecimiento prioritario de la parte aérea. Debido a este crecimiento prioritario que hace que gran parte de la MS se invierta para producir y mantener índices de área foliar altos, no se obtienen rendimientos altos de raíces. Por otra parte, con índices de área foliar altos se produce mayor sombra a las hojas inferiores, lo que ocasiona su caída rápida y, por consiguiente, se requiere una mayor cantidad de MS para mantener el IAF cuando éste es alto.

Reproducido de Crop Science, Mayo-Junio 1979 (con el permiso de Crop Science Society of America).

Cuadro 2. Efecto de la reducción del número de ápices a los cinco meses en las características de la planta de M Col 113 a los 10 meses.

Reducción de número de ápices (%)	Rendimiento de raíces frescas (ton/ha)	Rendimiento de raíces secas (ton/ha)	Peso del tallo seco (ton/ha)	Índice de cosecha (%)	IAF final
0	33,6	11,3	12,5	44	4,86
25	38,5	13,3	12,7	47	4,44
50	39,7	13,6	12,0	49	4,28
75	40,3	14,0	11,8	49	4,92
Diferencias significativas	**	**	NS	**	NS

En consecuencia, debe haber un equilibrio óptimo entre la producción de MS que se maximiza con índices de área foliar altos y la distribución de la misma en las raíces, la cual es mayor cuando éstos son bajos. Este equilibrio lo determinan los parámetros de crecimiento, algunos de los cuales son característicos de *M. esculenta*, y otros que presentan una variabilidad genética considerable entre las especies. Estos parámetros de crecimiento también pueden cambiar con el tiempo.

La TCC se puede describir como una función del IAF. El IAF se puede describir por medio de la tasa de formación de hojas por ápice, el número de ápices por unidad de superficie, el tamaño de la hoja y la longevidad foliar. En las secciones anteriores se han descrito estas funciones biológicamente. La "necesidad" de la parte aérea se define como la MS requerida para formar hojas y nudos.

La formación del área foliar se puede determinar a partir de las funciones para la tasa de formación foliar por ápice, el número de ápices por unidad de superficie y el tamaño de la hoja con el tiempo. Asumiendo que la longevidad foliar es constante, el índice de área foliar se puede calcular para cualquier período de tiempo. Todas las hojas que reciben un valor umbral de sombra de más de 95% (asumiendo que $k = 0,8$) durante una semana, se caerán al final de esa semana.

Se preparó un programa de computador para calcular el crecimiento y desarrollo de la planta, empleando los parámetros de crecimiento descritos arriba. El programa es de tal naturaleza que todos los cálculos se hacen para períodos discretos de una semana. La tasa de formación foliar por ápice, el tamaño de la hoja y el número de ápices por unidad de superficie se calculan para cada semana. Por consiguiente se calcula también el incremento del IAF. En la primera semana el IAF se considera 0. El programa mantiene un registro de las hojas que se forman cada semana y del IAF. Cuando las hojas alcanzan la longevidad foliar prescrita o cuando reciben más del 95% de sombra, éstas se caen al final de dicha semana. De esta forma se representa el IAF.

Reproducido de Crop Science, Mayo-Junio 1979 (con el permiso de Crop Science Society of America).

El crecimiento del cultivo para cada semana se calcula a partir del IAF. El producto del número de hojas formado (o sea las nuevas unidades nodales) por su peso da la tasa de crecimiento de la parte aérea. Cuando el crecimiento semanal del tallo calculado de esta manera es mayor que el crecimiento del cultivo en dicha semana, el programa ajusta la tasa de formación foliar para que el crecimiento del cultivo sea igual al crecimiento del tallo. Esto se logra por medio de aproximaciones sucesivas. En la primera semana, el crecimiento del cultivo se fija en un gramo por planta (equivalente a las reservas de hidratos de carbono en la estaca sembrada) con un IAF de 0. Esto permite que la planta comience a crecer aunque no tenga hojas. Cuando el crecimiento semanal del cultivo es mayor que el crecimiento del tallo, el exceso se atribuye al crecimiento de la raíz. Al acumular los incrementos semanales de acuerdo con este proceso, se puede describir el crecimiento de la planta.

Discusión

Este modelo obviamente tiene limitaciones. Se asume que las hojas alcanzan su expansión total durante la semana en que se forman. El error probablemente es pequeño, ya que las hojas alcanzan un 90% de su tamaño, totalmente expandidas, aproximadamente a las 2 semanas bajo las condiciones del CIAT (G. Parra y J. Cock, información inédita). Cours (1951) demostró que, exceptuando la estación fría y seca, el tamaño foliar máximo de hojas individuales en Madagascar se alcanzó entre los 8 y 12 días. Otra suposición es que la TCC es una función constante del IAF; si bien esto parece ser casi cierto en las condiciones en que se llevaron a cabo estos experimentos (debido a la radiación solar relativamente constante), obviamente no es aplicable a todas las áreas. Además se sabe que los cambios en la temperatura pueden producir efectos marcados en la tasa de formación foliar (Cock y Rosas, 1974; Y. Irikura, comunicación personal). A pesar de estas y otras suposiciones, creemos que el modelo tiene un valor intrínseco para determinar el tipo ideal de planta que producirá el rendimiento máximo. Creemos que el modelo se puede utilizar para definir los caracteres asociados con la habilidad de alto rendimiento bajo condiciones óptimas. Más adelante, cuando se hayan definido los efectos de los diferentes niveles de radiación solar, temperatura, estrés por falta de agua y nutrición de la planta sobre los parámetros del modelo, éste se podrá utilizar para determinar los tipos de plantas adecuados para las condiciones de estrés. El modelo también se puede emplear para predecir las pérdidas asociadas con la falta de hojas debido al ataque de insectos (Cock, 1978).

El modelo se empleó para predecir la respuesta a la densidad de siembra de M Col 22, una variedad de porte bajo, poco vigorosa. La información simulada se comparó con la información de campo obtenida por Cock *et al.* (1978). Las informaciones de campo y las simuladas mostraron un nivel asombrosamente bueno de consistencia, (Fig. 8) tanto en cuanto a rendimiento como en cuanto a distribución de la MS, según lo indicó el índice de cosecha. Además, la información sobre M Col 113 (Experimento I) se comparó con información simulada y nuevamente se observó un ajuste sorprendentemente bueno (Fig. 9). Tan Swee Lian también obtuvo una relación muy estrecha entre la información simulada y de campo, en ensayos de campo realizados en el CIAT con diferentes patrones de ramificación (CIAT, 1977). La relación estrecha entre la información de campo y el modelo nos ha infundido suficiente confianza para emplear este modelo, con el fin de predecir qué tipos de planta debería buscar el fitomejorador.

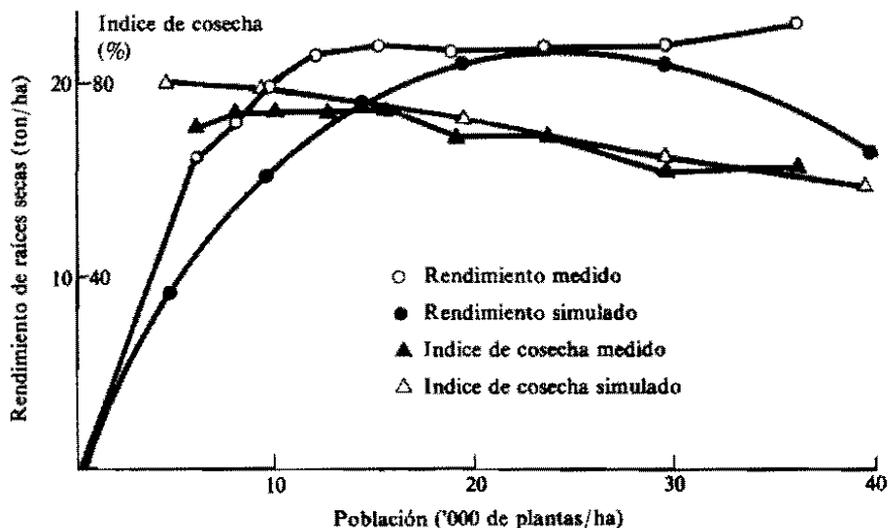


Figura 8. Rendimiento e índice de cosecha simulados y medidos como función de la densidad de siembra para M Col 22.

Se procesó una serie de simulaciones en el computador empleando como estándar un tipo de planta que se ramifica a las 30 semanas con un tamaño de hoja máximo de 300 cm², una longevidad foliar de 10 semanas y un peso promedio por entrenudo de un gramo. La población fue de 20.000 plantas/ha. Este tipo de planta se aproxima a la variedad M Ven 218 que da

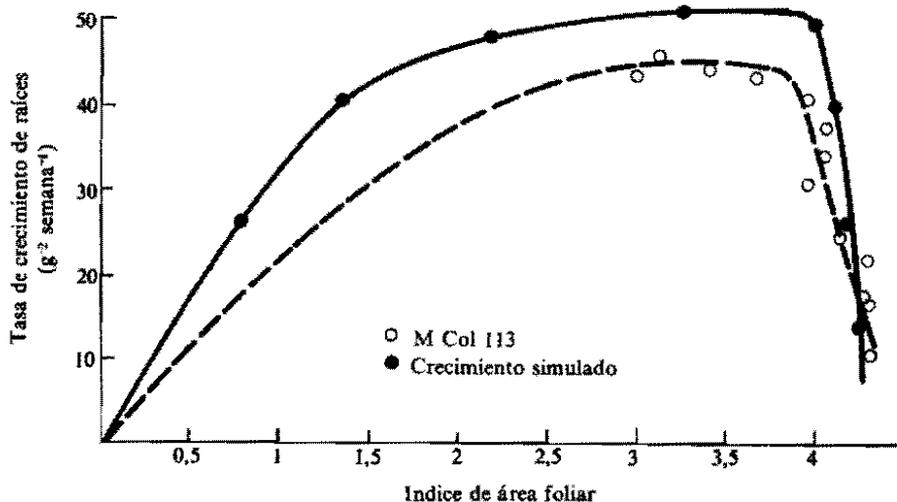


Figura 9. Tasa de crecimiento de raíces de M Col 113 en el campo y simulado, a diferentes índices de área foliar. La tasa de crecimiento en ambos casos fue de 21 a 27 semanas después de la siembra.

Reproducido de Crop Science, Mayo-Junio 1979 (con el permiso de Crop Science Society of America).

rendimientos de 22 ton de MS/ha/año en el CIAT (CIAT, 1975). El rendimiento simulado para este tipo fue de 17 ton/ha. Al aumentar la longevidad foliar a 20 semanas se obtuvo un rendimiento de 26,5 ton/ha; al disminuir el peso de nudos a 0,5 g el rendimiento fue de 20 ton/ha, y al aumentar el tamaño de hoja a 500 cm² se obtuvieron 24 ton/ha. El cambio de hábito de crecimiento a 20 ó 40 semanas tuvo poco efecto en el rendimiento, pero la ramificación a 10, 20, 30 y 40 ó 20, 30 y 40 semanas disminuyó el rendimiento a 3 y 14 ton/ha, respectivamente. Un tipo no ramificador da 14 ton/ha. El rendimiento simulado más alto que se obtuvo dentro del rango de variabilidad genética de los caracteres empleados fue de 29 ton/ha con la ramificación a las 30 semanas, un tamaño de hoja de 500 cm² y una longevidad foliar de 20 semanas. En este caso se empleó un peso de nudos de un gramo, ya que es improbable que los nudos livianos y las hojas grandes se puedan combinar. Este programa tal como está no busca una solución óptima, pero sirve para describir el desarrollo resultante de las diferentes combinaciones de caracteres. Es el investigador quien debe seleccionar dichas combinaciones.

La TCC empleada en el modelo se extrapoló por encima de un IAF de 4; como la información por encima de 4 es bastante variada (Fig. 1) se ensayó el modelo limitando la TCC a una respuesta estabilizada en un máximo de 110 g⁻² semana⁻¹. Esta restricción tuvo poco efecto en el tipo ideal de planta y los rendimientos máximos simulados fueron de 27 ton/ha.

Los resultados de simulación sugieren entonces que combinando un tipo de ramificación a aproximadamente 30 semanas, una longevidad foliar de 15 a 20 semanas, con un tamaño de hoja máximo de 500 a 600 cm² y una densidad de siembra de 20.000 plantas/ha bajo las condiciones del CIAT y con control de plagas, enfermedades y malezas, es posible obtener rendimientos potenciales de 30 ton métricas de raíces secas/ha/año.

El empleo de este modelo nos ha permitido determinar los caracteres asociados con el aumento en rendimiento y estimar cuantitativamente el mejoramiento en rendimiento que puede esperarse de un cambio conocido en uno de dichos caracteres. Además, la construcción de tal modelo puede demostrar rápidamente los factores que deberían observarse. Por ejemplo, cuando se comenzó a construir el modelo no se había considerado la longevidad foliar como un factor importante en la determinación del rendimiento; sin embargo, se requiere conocer este parámetro. La inclusión de este parámetro, poco tenido en cuenta por los fisiólogos en general, ha llevado a creer que el aumento en la longevidad foliar es una de las características determinantes más importantes del rendimiento de la yuca, y probablemente de otros cultivos con ciclos de crecimiento relativamente largos.

Referencias

1. Barr, A. J., J. H. Goodnight, J. Sall y J. Holwig. 1976. The statistical analysis system. Stat. Anal. System Inst. Raleigh, N. C.
2. Bleasdale, J. K. A. 1967. Systematic design for spacing experiments. *Exp. Agric.* 31:73-85.
3. Centro Internacional de Agricultura Tropical. 1972. Annual Report. CIAT, Cali, Colombia.
4. _____. 1973. Annual Report. CIAT, Cali, Colombia.
5. _____. 1974. Annual Report. CIAT, Cali, Colombia.
6. _____. 1975. Annual Report. CIAT, Cali, Colombia.
7. _____. 1976. ANNUAL Report. CIAT, Cali, Colombia.
8. Cock, J. H. 1973. Some physiological aspects of yield in cassava. *In Proc. of 3rd Symp. of the Int. Tropical Root and Tuber Crop Soc., IITA,*

Reproducido de *Crop Science*, Mayo-Junio 1979 (con el permiso de *Crop Science Society of America*).

Ibadan, Nigeria.

9. _____ 1976. Characteristics of high-yielding cassava varieties. *Exp. Agric.* 12:135-143.
10. _____ y Rosas, C. 1975. Ecophysiology of cassava. *In Ecophysiology of tropical crops. Commun. Div. of CEPLAC. Km 22 Rodovia Ilheus Itabuna, Bahia, Brasil.*
11. _____, D. W. Wholey y O. Gutierrez De las Casas. 1978. Effects of spacing on cassava. *Exp. Agric.* 13:289-299.
12. Cours, G. 1951. Le Manioc à Madagascar. *Mem. Inst. Sci. Madagascar Ser. B.* 3(2):203-416.
13. Duncan, W. G., R. S. Loomis, W. A. Williams y R. Hanau. 1967. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia* 38:181.
14. Hunt, L. A., D. W. Wholey y J. H. Cock, 1977. Growth physiology of cassava. *Field Crop Abstr.* 30:77-91.
15. Nestel, B. L y J. H. Cock. 1976. Cassava the development of an international research network IDRC 059e.
16. Rosas, C., J. H. Cock y G. Sandoval. 1976. Leaf fall in cassava. *Exp. Agric.* 12:395-400.
17. Snedecor, G. W. y W. G. Cochran. 1967. *Statistical methods.* Iowa State Univ. Press. Ames.
18. Wholey, D. W. y J. H. Cock. 1974 Onset and rate of root bulking in cassava. *Exp. Agric.* 10:193-198.