



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO
MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES

**CAMBIOS EN EL PESO DE GRANO AFECTADOS POR LA
MANIPULACIÓN FUENTE –DEMANDA EN VARIEDADES DE
AVENA (*Avena sativa* L.) PARA VALLES ALTOS.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES

P R E S E N T A:

JOSÉ DANIEL ANAYA TACUBA

El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca, Estado De México, Noviembre 2017.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO
MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES

**CAMBIOS EN EL PESO DE GRANO AFECTADOS POR LA MANIPULACIÓN
FUENTE –DEMANDA EN VARIEDADES DE AVENA (*Avena sativa* L.) PARA
VALLES ALTOS.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES

P R E S E N T A:

JOSÉ DANIEL ANAYA TACUBA

COMITÉ DE TUTORES

Dr. Carlos Gustavo Martínez Rueda. Tutor Académico

Dr. Gaspar Estrada Campuzano. Tutor Adjunto

El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca, Estado De México, Noviembre 2017.

El presente trabajo de investigación fue financiado por la Universidad Autónoma del Estado de México, a través del proyecto **“VARIACION EN DESARROLLO Y CRECIMIENTO EN VARIEDADES ANTIGUAS Y MODERNAS DE AVENA PARA VALLES ALTOS”** con número de convenio **2747/2009/E**; así como la beca concedida por el consejo nacional de ciencia y tecnología (2009-2011).

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a DIOS por permitirme llegar a este momento tan especial en mi vida, por los triunfos y momentos difíciles que me han enseñado a valorarlo cada día más.

En especial a mi MADRE por el gran amor y devoción que tiene por sus hijos, el apoyo ilimitado e incondicional que siempre me has dado, por tener la fortaleza de salir adelante sin importar los obstáculos, por haberme formado como un hombre de bien, por ser la mujer que me dio la vida y quien me enseñó a vivirla... no hay palabras para poder agradecerte, Mamá.

A mi hermana Leslye por tu cariño incondicional, tus consejos y ser un ejemplo de constancia, entusiasmo y lucha por ser mejor cada día.

A mi hermano Armando por su paciencia, apoyo incondicional y por ser mi inspiración para ser mejor cada día.

A mis sobrinos Karo y Quimey quienes llenan mi vida de alegría.

A mi amada esposa Rocio por su paciencia, apoyo y amor incondicional, por creer en mí y estar conmigo en todo TE AMO.

Y a la personita que aún no nace pero se ha convertido en mi inspiración para seguir superándome y ser una mejor persona, haciéndome el hombre más feliz del universo. ¡Gracias Sofia Daniela, TE AMO!

Con amor y admiración.

DANIEL

El conocimiento depende por completo de la existencia del desacuerdo.

Karl Popper.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco infinitamente a quienes hicieron posible este trabajo, gracias por su ayuda y apoyo.

Al Dr. Carlos Gustavo Martínez Rueda por darme la oportunidad de formarme a su lado, su compromiso, dedicación y conocimientos brindados. Por su paciencia, apoyo y confianza.

Al Dr. Gaspar Estrada Campuzano por su conocimiento y valiosos aportes brindados.

A la Facultad de Ciencias Agrícolas por las instalaciones permitidas para establecer los experimentos de campo necesarios para el desarrollo de la tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) que me otorgo la beca, si la cual no hubiera sido posible la tesis.

A la Universidad Autónoma del Estado de Guerrero quien me otorgo la beca para titulación de maestría.

JOSÉ DANIEL ANAYA TACUBA

ÍNDICE GENERAL

CONTENIDO	Pág.
ABREVIATURAS	iX
ÍNDICE DE CUADROS	X
ÍNDICE DE FIGURAS	Xi
RESUMEN	Xiii
ABSTRACT	XiV
I. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 Origen <i>Avena sativa</i> L.	4
2.2 Taxonomía de la avena	4
2.2.1 Avemex	5
2.2.2 Obsidiana	6
2.3 Morfología	7
2.4 Fenología	11
2.5 Mejoramiento genético de la avena en México	12
2.6 Componentes del rendimiento	13
2.6.1 Número de granos por espiga	14
2.6.2 Peso de grano	15
2.6.2.1 Tasa de llenado del grano y duración del periodo de llenado de grano	16
2.7 Modificación de la relación fuente-demanda	16
III. JUSTIFICACIÓN	19
IV. HIPÓTESIS	20
V. OBJETIVOS	21
VI. MATERIALES Y MÉTODOS	22

6.1 Descripción general del experimento	22
6.2 Material genético y diseño experimental	23
6.3 Variables de estudio	24
6.3.1 Variables de desarrollo	24
6.3.2 Variables ecofisiológicas	25
6.3.2.1 Determinación de biomasa aérea	25
6.3.2.2 Determinación del número de flores fértiles	25
6.4. Rendimiento del grano y sus componentes	25
6.5. Componentes del crecimiento del grano	26
6.6 Análisis estadístico de los datos	26
VII. RESULTADOS	28
7.1 Influencia de las relaciones fuente-destino sobre los componentes del crecimiento de grano en Avena (<i>Avena sativa</i> L.)	30
7.1.1 Resumen	31
7.1.2. Summary	32
7.1.4. Introducción	33
7.1.5 Materiales y Métodos	35
7.1.6 Resultados	38
7.1.7 Discusión	44
7.1.8 Conclusiones	47
7.1.5 Literatura Citada	47
7.2 Cambios en los componentes fisiológicos y numéricos del rendimiento de grano ante las relaciones fuente-demanda en dos variedades de Avena (<i>Avena sativa</i> L.)	50
7.2.1 Resumen	52

7.2.2 Summary	53
7.2.3 Introducción	54
7.2.4 Materiales y Métodos	56
7.2.5 Resultados	59
7.2.6 Discusión y Conclusión	62
7.2.7 Bibliografía	64
7.2.8 Figuras y Cuadros	69
VIII. DISCUSIÓN GENERAL	75
IX. CONCLUSIÓN GENERAL	80
X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	81

ABREVIATURAS

Abreviatura	Significado	Unidad
A	Amacollamiento	--
Ant	Antesis	--
E	Embuche	--
ET	Espiguilla terminal	--
MF	Madurez fisiológica	--
NG	Numero de granos	--
PG	Peso de grano	--
PIG	Peso individual de grano	mg grano ⁻¹
PLL	Periodo de llenado	--
PMX	Peso máximo de grano	--
RG	Rendimiento de grano	gm ⁻²
TLL	Tasa de llenado de grano	--

ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Clasificación taxonómica de la <i>Avena sativa</i> L.	5
Cuadro 7.1.1. Comparación de medias y análisis de varianza para la tasa de llenado de grano (TLLG), periodo efectivo de llenado de grano (PELLG) y peso máximo de grano (PMG) en dos variedades de avena sometidas a cinco tratamientos de manipulación fuente-destino.	40
Cuadro 7.2.1 Componentes fisiológicos del rendimiento de grano (RG), IC (índice de cosecha) para dos variedades de avena de valles altos.	71
Cuadro 7.2.2. Valores de medias para las variables de los Componentes numéricos del rendimiento, Número de panojas por m ² (NPanm ²), Número de granos por panoja (NGPan ⁻¹), Numero de granos m ² (NG) y Peso individual de grano mg. (PIG). Para dos variedades de avena de valles altos.	73

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Panícula de <i>Avena sativa</i> (Rubia <i>et al.</i> , 2016).	9
Figura 2. Flor de avena; (a) disección de flor de avena en antesis (b) corte longitudinal, (c) corte transversal y (d) espiguilla (G. Ladizinsky, 2012).	10
Figura 3. Ciclo ontogénico de la avena de acuerdo a la escala Feeks (P, Peltonen-Saino 1999).	12
Figura 4. Componentes numéricos del rendimiento.	14
Figura 7.1.1. Relación entre tiempo térmico después de antesis (°Cd) y contenido de agua en el grano (mg) en dos variedades de avena sometidas a cinco tratamientos de manipulación fuente-destino.	41
Figura 7.1.2. Relación entre tiempo térmico después de antesis (°Cd) y el peso seco de grano (mg) en dos variedades de avena sometidas a cinco tratamientos de manipulación fuente-destino.	42
Figura 7.1.3. Relaciones entre la tasa de llenado de grano con peso máximo de grano (a) y periodo de llenado de grano con peso máximo de grano (b) en dos variedades de avena. Los puntos representan la respuesta de cada variedad a los tratamientos fuente-demanda.	43
Figura 7.1.4. Relación entre número de granos por m ² con rendimiento de grano (a) y con el peso máximo de gran (b) en donde variedades de avena. Los puntos representan la respuesta de cada variedad a los tratamientos fuente-demanda.	44
Figura 7.2.1. Etapas fenológicas Embuche (EMB) y Antesis (Ant), Temperatura máxima (Tmax), Temperatura mínima (Tmin), y Precipitaciones (PP) diarias durante el ciclo agrícola primavera-verano del 2010, de la Facultad de Ciencias Agrícolas del Estado de México.	69
Figura 7.2.2. Relación entre el rendimiento de grano gm ² con la Biomasa gm ² y el Índice de cosecha para dos variedades de avena de valles altos y cinco tratamientos A-DEF (Avemex Defoliado), A-TES (Avemex Testigo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-TES (Obsidiana Testigo), O-SOM (Obsidiana Sombreo), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo).	70

Figura 7.2.3. Relación entre el número de granos en madurez fisiológica por panícula y flores fértiles en antesis por panoja, para dos variedades de avena avemex y obsidiana sometidos a cinco tratamientos de fuente-demanda y cinco tratamientos A-DEF (Avemex Defoliado), A-TES (Avemex Testigo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-TES (Obsidiana Testigo), O-SOM (Obsidiana Sombreado), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo). La línea indica la relación 1:1. **70**

Figura 7.2.4. Número de Granos por unidad de superficie (NG) y el peso individual del grano (PIG), para dos variedades de avena Avemex y Obsidiana, sometidos a 5 tratamientos de manipulación fuente-demanda y cinco tratamientos A-DEF (Avemex Defoliado), A-TES (Avemex Testigo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-TES (Obsidiana Testigo), O-SOM (Obsidiana Sombreado), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo). **72**

Figura 7.2.5. Relación entre el Número de granos m^2 con el Número de panícula m^2 y el Número de granos por panícula, para dos variedades de avena y cinco tratamientos de manipulación Fuente-Demanda y cinco tratamientos A-DEF (Avemex Defoliado), A-TES (Avemex Testigo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-TES (Obsidiana Testigo), O-SOM (Obsidiana Sombreado), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo). **72**

Figura 7.2.6. Relación entre el rendimiento con el número de granos y peso individual de grano para dos variedades de avena Avemex y Obsidiana sometidas a 5 tratamientos de manipulación fuente-demanda A-DEF (Avemex Defoliado), A-TES (Avemex Testigo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-TES (Obsidiana Testigo), O-SOM (Obsidiana Sombreado), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo). **74**

Figura. 7. 2. 7. Número de granos del vástago principal (NGVP) y Número de granos de macollos para dos variedades de avena de valles altos sometidas a cinco tratamientos fuente-demanda y cinco tratamientos A-DEF (Avemex Defoliado), A-TES (Avemex Testigo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-TES (Obsidiana Testigo), O-SOM (Obsidiana Sombreado), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo). **74**

RESUMEN

En los cultivos anuales el rendimiento de grano es un carácter complejo cuya generación y determinación se puede estudiar principalmente a través del análisis de sus componentes fisiológicos (biomasa e índice de cosecha) y numéricos (número de granos y peso individual de grano). En el caso de la avena (*Avena sativa* L.) se sabe poco sobre cuáles son los mecanismos ecofisiológicos que afectan al rendimiento y crecimiento del grano. En la presente investigación el objetivo general fue evaluar el efecto de la manipulación fuente-demanda en la generación del rendimiento de grano y sus componentes fisiológicos y numéricos en dos variedades de avena de valles altos. El trabajo se estableció en condiciones de secano en Toluca, México, con las variedades Avemex y Obsidiana sometidas a cinco tratamientos de manipulación fuente-demanda a partir de la antesis (T1. raleo de surcos, T2. desespiguillado, T3. Defoliación, T4. Sombreo T5. Testigo). Los tratamientos fuente-demanda indujeron variaciones importantes en los componentes fisiológicos y numéricos del rendimiento de grano de las dos variedades de avena, demostrando que la limitación de asimilados después de antesis reducen la capacidad de fijación de las flores fértiles y el número potencial de granos a madurez fisiológica. La variedad Obsidiana superó significativamente a la variedad Avemex en rendimiento y peso individual de grano. Las reducciones en la fuente de asimilados mediante sombreado o defoliado disminuyeron significativamente el número de granos e incrementaron indirectamente el peso individual de grano. La tasa de llenado fue el componente del crecimiento que explicó en mayor medida las variaciones observadas en el peso individual de los granos. En las dos variedades de avena el número de granos por unidad de superficie fue el principal responsable de las variaciones observadas en el rendimiento de grano. Esta investigación muestra que existen atributos ecofisiológicos en avena que pueden aumentar la expresión de los componentes fisiológicos y numéricos que determinan del rendimiento potencial de grano en avena de valles altos.

Palabras clave: *Avena sativa* L., Fuente-Demanda, Rendimiento, Número de Granos, Peso del Grano, Periodo de Llenado del Grano, Tasa de Llenado del Grano.

ABSTRACT

In annual crops grain yield is a complex trait, and its generation and determination can be studied mainly through the analysis of its physiological (biomass and harvest index) and numerical components (number of grains and individual grain weight). In oats (*Avena sativa* L.) little is known about about ecophysiological mechanisms that affect grain yield and growth. In the present research work, the general objective was to evaluate the effect of source-sink relationship in the generation of grain yield and its physiological and numerical components in two oats varieties from high valleys. Field trial was established under rainfed conditions in Toluca, Mexico, with the Avemex and Obsidiana varieties subjected to five source-sink relationship from anthesis (T1. Thinning, T2. Removal of spikelets, T3). Defoliation, T4. Shading and T5. Control). Source-Sink treatments induced important variations in the physiological and numerical components of the grain yield both varieties, showing that the limitation of assimilates after anthesis reduces the setting capacity of the fertile flowers and the potential number of grains at physiological maturity. Obsidiana shown higher yields and grain weights than Avemex variety. The reductions in the source of assimilates by shading or defoliation significantly decreased the number of grains and indirectly increased the individual grain weight. Variations observed in the individual grain weight were explained by grain growth rate than grain growth period. In both oats varieties, number of grains per unit area was mainly responsible for the observed variations in grain yield. This research shows that there are ecophysiological attributes in oats that can increase the expression of the physiological and numerical components that determine the potential grain yield in oats of high valleys.

Key words: *Avena sativa* L., Source-Sink, Yield, Number of Grains, Grain Weight, Grain Filling Period, Grain Filling Rate.

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

En la producción mundial de cereales la avena (*Avena sativa* L.) ocupa el quinto lugar, siendo el cereal de invierno de mayor importancia en los climas fríos (Agustín G. A., 2007), la avena es un cultivo de grano pequeño que se utiliza en todo el mundo para la alimentación humana y alimentación animal. En comparación con otros cereales, la avena puede ser más productiva en ambientes marginales, incluyendo los climas frío húmedo y suelos de baja fertilidad (Hoffmann, 1995), en México es la especie más recomendada para la reconversión productiva en aquellas zonas donde la estación de crecimiento es corta y por efecto del cambio climático se requerirá en un futuro la siembra extensiva de cultivos con mayor rusticidad, menores requerimientos de agua y mayor precocidad (Villaseñor *et al.*, 2008; Bobadilla *et al.*, 2013).

A partir del 2012 la producción de avena en México empezó a incrementarse. De los trece estados productores de avena, cuatro concentran el 96% del volumen y casi 98% del valor de producción, siendo Chihuahua el principal estado productor de avena. Le siguen en importancia el Estado de México, Hidalgo y Zacatecas, la producción de avena empezó nuevamente a incrementarse en el país, alcanzando en 2013, de acuerdo con cifras preliminares, un volumen de 91 mil toneladas (SIAP 2014).

En los cereales el número de granos por unidad de superficie (NG) y el peso individual del grano son los componentes numéricos que determinan el rendimiento. Los estudios realizados en cereales en donde se ha disminuido la demanda a través

del raleo de flores y la manipulación de la densidad de población, han reportado aumentos en el peso individual de grano (Valdez-Gutierrez et al., 2006). El peso máximo del grano se obtiene cuando el número de granos se reduce a un punto en el que la competencia entre los granos por asimilados es mínima (Sheehy., et al., 2001). Esta alteración se ha realizado mediante diferentes procedimientos como la eliminación de la parte superior de la espiga (Egli y Bruening., 2001), observándose que el peso de los granos en espigas de cereales en general, aumenta en respuesta a la reducción del número de granos de cada espiga (Mohapatra., et al., 2009).

Por otro lado, en los estudios en los que se realizó una disminución de la fuente, a través de una menor cantidad de radiación solar con diferentes intensidades por sombreo o mediante la eliminación parcial o total de hojas, se ha demostrado que este tipo de tratamientos reducen el peso y número de granos (Ahmadi et al., 2009; Cogliatti, D.H. *et al.*, 2010; Pedrol *et al.*, 2010; Peralta, N. *et al.*, 2011;).

Las variaciones en el rendimiento y PG en cereales no solo están determinadas por la relación fuente-demanda sino que también están influenciadas por el genotipo y ambiente (Varela, S. 2011; Bobadilla M. M. et al. 2013). En el caso de la avena no se han estudiado los efectos de la manipulación fuente-demanda sobre la determinación del número y peso de grano y se sabe poco sobre, los procesos ecofisiológicos que están relacionados con la determinación del rendimiento del grano en este cultivo, por tal motivo resulta necesario diseñar experimentos que permitan conocer cuáles son los mecanismos ecofisiológicos que afectan al rendimiento y crecimiento del grano en avena, para tratar de entender si la

disminución o el aumento de la fuente están directamente relacionados con el peso potencial del grano de avena.

Con base en lo anterior el objetivo del estudio fue Evaluar el efecto de los tratamientos de la manipulación fuente-demanda en la generación del rendimiento de grano y sus principales componentes en dos variedades de avena de valles altos.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Origen de *Avena sativa* L.

Las avenas cultivadas tienen su origen en Asia Central. La historia de su cultivo es poco conocida, aunque parece confirmarse que este cereal no llegó a tener importancia en épocas tan tempranas como el trigo o la cebada, ya que, antes de ser cultivada, la avena fue considerada como una mala hierba de estos cereales. Los 5 primeros restos arqueológicos se hallaron en Egipto, y se supone que eran semillas de malas hierbas, ya que no existen evidencias de que la avena fuese cultivada por los antiguos egipcios. Los restos más antiguos encontrados de cultivos de avena se localizaron en Europa Central, y datan de la Edad del Bronce (García, 2007).

El cultivo de avena fue introducido a México en el siglo pasado a finales de los años veinte, como fuente de alimentación para los animales de trabajo, producción de leche y carne. La avena introducida fue una mezcla de especies de *A. sativa* y *A. bizantina* (Jiménez, 1993).

2.2 Taxonomía

La primera descripción sobre avena fue hecha por Linnaeus, la avena es un cereal que pertenece a la familia de las Poaceas; de la tribu: Aveneae; genero: Avena el cual comprende dos especies cultivadas: *Avena sativa* L. (cuadro 1) y *Avena bizantina* L., la avena *sativa* o común se adapta mejor a condiciones templadas. La avena roja es más resistente al calor, cultivándose en las regiones de África y América (Marquez, 1990).

En la planta de avena son pocos los caracteres que muestran una marcada variación para su clasificación. Los caracteres minuciosos y numerosos son más o menos constantes, pero tales caracteres son en su conjunto satisfactorios para el uso en la identificación porque son discretos o difíciles de describir. Se conocen varios caracteres de interés agronómico para la identificación de variedades

agrícolas de interés cualitativo o fisiológico de la planta de avena. Se sabe que en la identificación, dos variedades pueden ser similares o idénticas morfológicamente, sin embargo se pueden diferenciar extensamente por sus manifestaciones fisiológicas y patológicas, particularmente con respecto a la respuesta ambiental y a la respuesta a las enfermedades (Coffman, 1961)

En la clasificación de la avena, las separaciones importantes se hacen en el tipo de panícula, el color de la lema ya madura (grano), la época de madurez el hábito de crecimiento (juvenil) temprano y la altura de la planta (Coffman, 1961).

Cuadro 1. Clasificación taxonómica de la *Avena sativa* L.

Taxonomía	
Reino	<i>Plantae</i>
División	<i>Magnoliophyta</i>
Clase	<i>Liliopsida</i>
Orden	<i>Poales</i>
Familia	<i>Poaceae</i>
Subfamilia	<i>Pooldeae</i>
Tribu	<i>Aveneae</i>
Género	<i>Avena</i>
Especie	<i>A. sativa</i>
Nombre Científico	<i>Avena sativa</i>

2.2.1 Características de la variedad Avemex

Es una variedad de avena (*Avena sativa* L.) apta para la siembra primavera-verano, desarrollada por el programa de mejoramiento genético de avena del INIFAP, con sede en el campo experimental valle de México, por medio de recombinación genética y selección gravimétrica en un grupo de cruza masivas.

En su formación intervinieron 54 cruces masivas simples que fueron manejadas de F₂ a F₅ bajo el método basal gravimétrico, que consistió en sembrar las 54 poblaciones F₂ y la trilla masiva de las mismas, para posteriormente seleccionar la semilla as pesada, después de someterla al paso por aire y al flotado en una solución acuosa (agua + 20% de azúcar). En la generación F₆ la línea experimental que originó a Avemex se cosechó en masa en Chapingo Méx., su genealogía y pedigrí son (López, H. J. et al., 2006):

PMG-84/84-54

MGA 1004-0C-0C-0C-0C-2Z-0C

2.2.2 Características de la variedad Obsidiana

Obsidiana es una nueva variedad de avena que el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), pone a disposición de los agricultores que siembran bajo condiciones de temporal y riego a través del Programa de Mejoramiento Genético de Avena. Fue desarrollada de acuerdo con la Ley de Producción, Certificación y Comercio de Semillas vigente en México y al reglamento de la Unión Internacional para la Protección de Obtenciones Vegetales (UPOV). Obsidiana está inscrita en el Registro Nacional de Variedades y Plantas y protegida para su uso comercial dentro del catálogo de variedades factibles de certificación con el registro “AVE-006-150103/C”. En la generación F₆ la línea experimental que originó a Obsidiana se cosechó en masa en el CEBAJ, su genealogía y pedigrí son (Espitia R.E. et al., 2007):

TPC/6/MFH-7114/ENA-IN-N//JIM-INCA/3/JIM-ENA/4/ OJI/5/YUCA-DIA/7/V154

I-4449-0R-0C-5CE-2RE-0C

2.3 Morfología de *Avena sativa*.

Las características morfológicas que describen e identifican a cada especie en su gran mayoría tienen una alta heredabilidad y presentan poca variabilidad (Franco-Hidalgo, 2003). Los cereales son los granos más conocidos y básicos para la alimentación; pertenecen a la familia Poaceae. Su fruto es un cariósipide constituido por el pericarpio y la semilla.

La avena es una planta herbácea anual que posee raíces principales de carácter adventicio, muy ramificadas, fibrosas, más abundantes y más profundas que las de otros cereales. Este sistema de raíces se origina inicialmente a partir del subnudo que se ubica en el punto de unión del mesocótilo con el coleóptilo; poco después el sistema comienza a expandirse, desarrollándose también raíces principales desde los subnodos siguientes (Aguado, 1978; Falguebaum-Mouat, 2006).

El coleóptilo, que es la estructura que emerge inicialmente desde la semilla hacia arriba, se aproxima a la superficie del suelo a través de la elongación del mesocótilo; este último, al llegar a una distancia de 1,0 a 2,5 cm de la superficie, deja de crecer para dar paso a la elongación del coleóptilo, el cual continúa con el crecimiento de la plántula hasta lograr la emergencia. En cuanto el coleóptilo asoma sobre el nivel del suelo, se abre para dar paso al primer par de hojas en rápida sucesión (Falguebaum-Mouat, 2006).

El tallo principal es erguido, alcanzando una altura que fluctúa desde 0,6 m hasta más de 1,5 m. El primer subnudo corresponde a la unión del escutelo con el embrión; el segundo subnudo, en tanto, corresponde al punto de unión del mesocótilo con el coleóptilo, siendo ese el lugar en que se ubica el punto de crecimiento. Posteriormente, y antes de la iniciación de la panícula, se desarrollan tres entrenudos que no se elongan y que permanecen en la parte subterránea; a partir de las yemas localizadas en los subnodos, se originan en definitiva los macollos (Aguado 1978).

Las hojas son de un color verde intenso, de nervadura paralela y en el caso de *Avena sativa* L. alcanzan hasta 2 cm de ancho, superando a las hojas de trigo y de cebada; las hojas de *Avena strigosa* Schreb., en tanto, son más angostas. La lígula en ambas especies es grande y ovalada, y a diferencia de lo que ocurre en los demás cereales, las hojas carecen de aurículas (Coffman, 1961; Aguado 1978)

La inflorescencia de la planta de avena es una panícula o panoja más bien abierta (figura 1), suelta y de tipo compuesta; presenta un eje principal o raquis central frágil, y ejes o raquis secundarios que corresponden a ramas provenientes del eje principal.

Los ejes o raquis secundarios, por su parte, que son largos y delgados, pueden tener una disposición unilateral, o sea, todos a un solo lado del eje principal o equilátero; en este último caso, que es el más común, los ejes secundarios aparecen distribuidos en un número similar a cada lado del eje principal de la panícula (Rubia *et al.*, 2016).

Las flores se agrupan dando origen a las espiguillas, cada una están formadas por dos o mas flores. Las flores están dispuestas sobre un pequeño raquis en cuyas bases hay dos glumas (Aguado, 1978).

Las espiguillas, que son colgantes, se producen en los ejes secundarios, presentándose unidas a éstos por medio de un pedicelo. El número de espiguillas por panícula es muy variable y depende principalmente del cultivar, pudiendo encontrarse entre 20 y 150 espiguillas por panícula. Cada espiguilla está formada por dos glumas y dos a cuatro antecios. Los antecios, a su vez, están constituidos por una lema o glumela inferior, una pálea o glumela superior y una flor. Las glumas, en tanto, una de posición inferior y otra de posición superior, miden aproximadamente 2,5 cm de largo. Las flores (figura 2) constan de tres estambres y un pistilo simple, el cual está formado por un ovario, un estilo y un estigma bifido de carácter plumoso. En la base del pistilo se encuentra el ovario, el cual presenta

dos lodículas o glumélulas; éstas se originan externamente en la parte basal del ovario y miden aproximadamente 2 mm cada una (Fal guebaum-Mouat, 2006).

Las espiguillas de los cultivares modernos producen dos granos, uno primario y uno secundario, los cuales provienen de dos antecios fértiles no aristados; en los cultivares antiguos, en cambio, se aprecian espiguillas que contienen hasta tres granos, los cuales provienen de antecios con aristas (Bonnett, 1961).

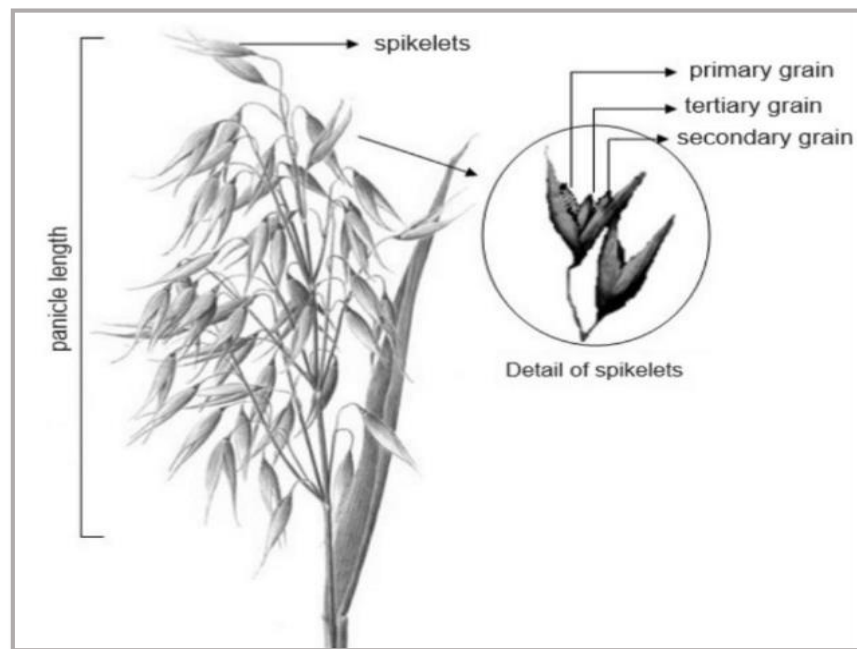


Figura 1. Panícula de *Avena sativa* (Rubia *et al.*, 2016).

El mejoramiento genético logrado en los cultivares modernos, en los cuales se logró reducir la presencia de un antecio, determinó una mejoría en la calidad industrial; en este sentido, al tener sólo dos granos por espiguilla, se obtiene un incremento en el tamaño y uniformidad de los granos.

Las especies de avena son de autopolinización, presentando un porcentaje de polinización cruzada que en promedio alcanza sólo a 0,5%.

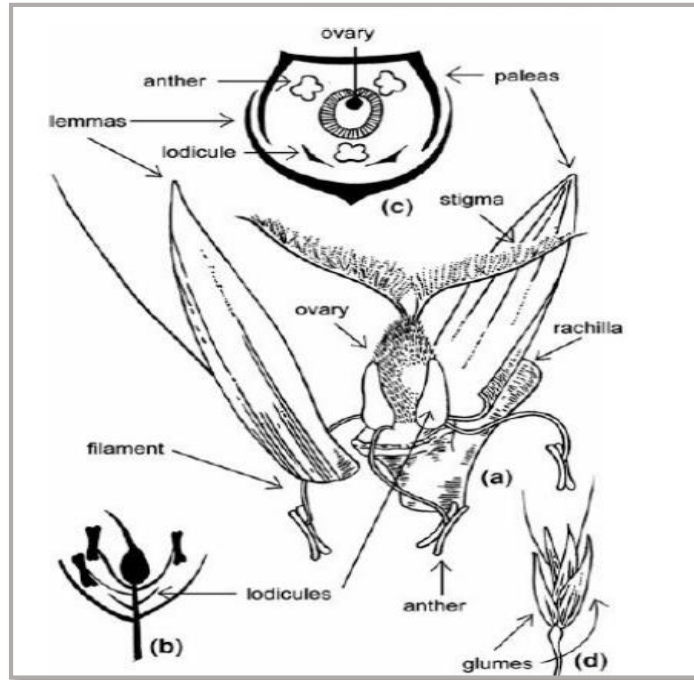


Figura 2. Flor de avena; (a) disección de flor de avena en antesis (b) corte longitudinal, (c) corte transversal y (d) espiguilla (G. Ladizinsky, 2012).

Cada semilla está contenida en un fruto llamado cariósipide, el cual exteriormente presenta una estructura denominada pericarpio; éste corresponde a la fusión de las paredes del ovario y se presenta unido a la testa de la semilla. Esta última está conformada internamente por el endosperma y el embrión, el cual a su vez está constituido por la coleorriza, la radícula, la plúmula u hojas embrionarias, el coleoptilo y el escutelo o cotiledón. Las semillas, que son alargadas y acanaladas, pueden ser dependiendo del cultivar, oblongas o cilíndricas. Su color varía comúnmente del blanco al amarillo, aunque también hay cultivares cuyas semillas presentan colores que varían del violáceo al negro (Bonnett, 1961).

En *Avena sativa* L. los granos conservan la lemma y la pálea después de la trilla, lo que determina que sean cubiertos. Por el contrario, en el caso de *Avena nuda* L., que es otra especie cultivada, la lemma y la pálea se pierden, obteniéndose, por lo tanto, granos desnudos (Coffman, 1961).

2.4 Fenología de la Avena

La fenología tiene como finalidad estudiar y describir de manera integral los diferentes eventos fenológicos que se dan en las especies vegetales dentro de ecosistemas naturales o agrícolas en su interacción con el medio ambiente. En este sentido, la realización de las observaciones fenológicas, consideradas importantes, son la base para la implementación de todo sistema agrícola, permitiendo a los productores agrarios obtengan con su aplicación una mayor eficiencia en la planificación y programación de las diferentes actividades agrícolas conducentes a incrementar la productividad y producción de los cultivos.

El crecimiento y desarrollo de una planta se considera desde la germinación de la semilla hasta madurez del grano. El tiempo requerido para cada etapa es la guía general, porque la variedad y el ambiente influyen en cada etapa en un momento específico (Reeves y Sraon, 1976).

Las etapas fenológicas de desarrollo en que se enmarca la producción y distribución de materia seca y el rendimiento de grano. Su duración se relaciona principalmente con la temperatura, fotoperiodo y en algunos la vernalización (Espitia y Villaseñor 2000).

Las etapas de crecimiento de la avena (figura 3):

Germinación: hinchamiento de la semilla y germinación a través de la superficie del suelo.

Desarrollo de la plántula: salida para llegar a ser visible.

Amacollamiento: iniciación y desarrollo de nuevos brotes.

Elongación del tallo: los nudos son visibles encima del suelo.

Embucho: la panícula se encuentra en una vaina de la hoja bandera.

Panícula: existe un extendimiento de la hoja bandera.

Floración: el polen es diseminado y existe un desarrollo de la semilla.

Grano lechoso: llenado del grano, desarrollando un líquido lechoso.

Grano masoso: los granos llegan a ser firmes.

Madurez fisiológica: los granos están completamente desarrollados.

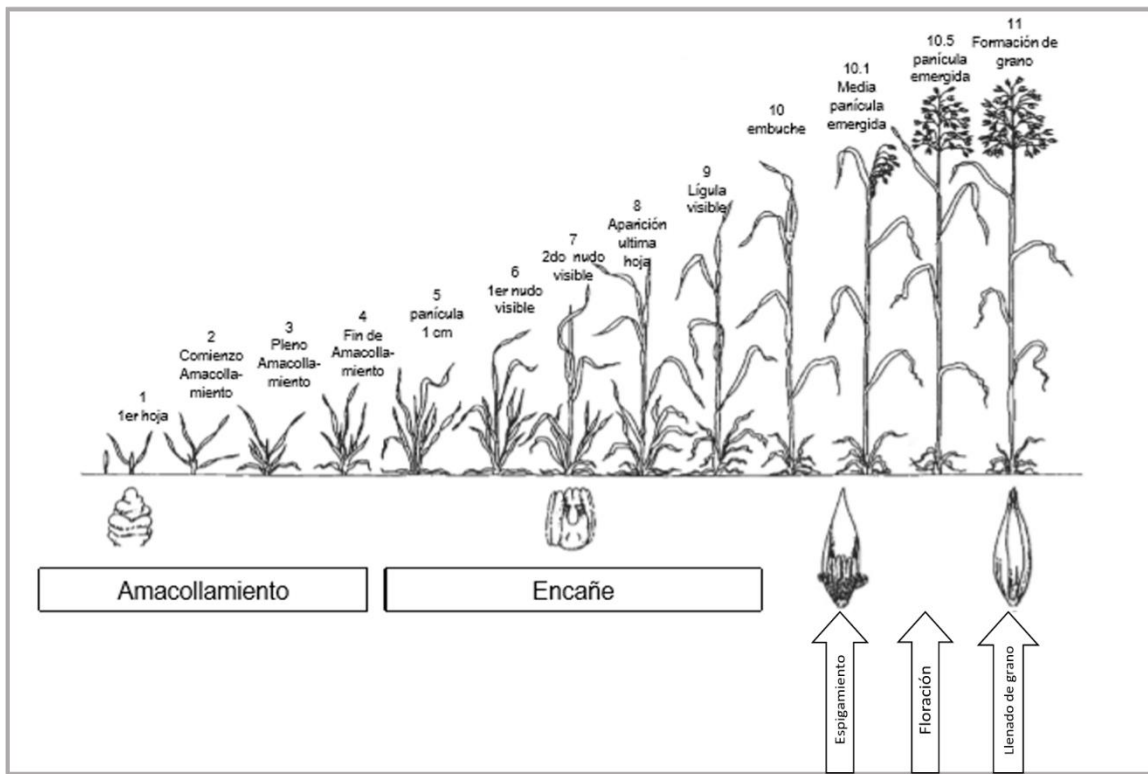


Figura 3. Ciclo ontogénico de la avena de acuerdo a la escala Feeks (P, Peltonen-Saino 1999).

2.5 Mejoramiento genético de la avena en México

El programa de mejoramiento genético para el cultivo de avena (*Avena sativa* L.) apunta a resistencia a enfermedades, precocidad, calidad del grano y resistencia al acamado (Archila y Hernandez, 2002; Leyva *et al.* 2004).

Los estudios han demostrado en cuanto a la mejora en el rendimiento, que el incremento vegetativo más intenso (seleccionando las variedades con mayor índice de superficie foliar y mayor duración de la superficie foliar) aumenta la producción

de biomasa en vez de alargar la duración del periodo de crecimiento (Villaseñor *et al.*, 2008).

Además de lo anterior, los programas de mejora también desarrollan la hibridación, para crear poblaciones de avena con genotipos que permitan la obtención de nuevas variedades.

2.7 Componentes del rendimiento

En la generación del rendimiento es ampliamente conocido que en los cultivos de grano, el rendimiento está determinado por dos componentes principales el número de granos por unidad de superficie y el peso individual de los mismos (Figura 4). Otros rasgos que influyen en el proceso de formación del rendimiento son el índice de cosecha (HI, Peltonen-Sainio *et al.*, 2008), la tasa de crecimiento (Takeda y Frey, 1976; Helsel y frey, 1983) y la longevidad de la copa (Zhao *et al.*, 2009).

El rendimiento en avena se ve afectado por los rasgos genéticos de los cultivares las condiciones medioambientales y las tecnologías de manejo de avena (Benita *et al.*, 2012; Mantai *et al.*, 2015).

Incrementar el rendimiento potencial es importante para determinar las bases fisiológicas de los factores que limitan el rendimiento. Entender la respuesta a las alteraciones en la disponibilidad de asimilados durante las diferentes fases fenológicas de la avena nos permitirá tener una evidencia para determinar si el rendimiento está limitado por la fuente, la capacidad de demanda o por ambos (Borrás *et al.*, 200).

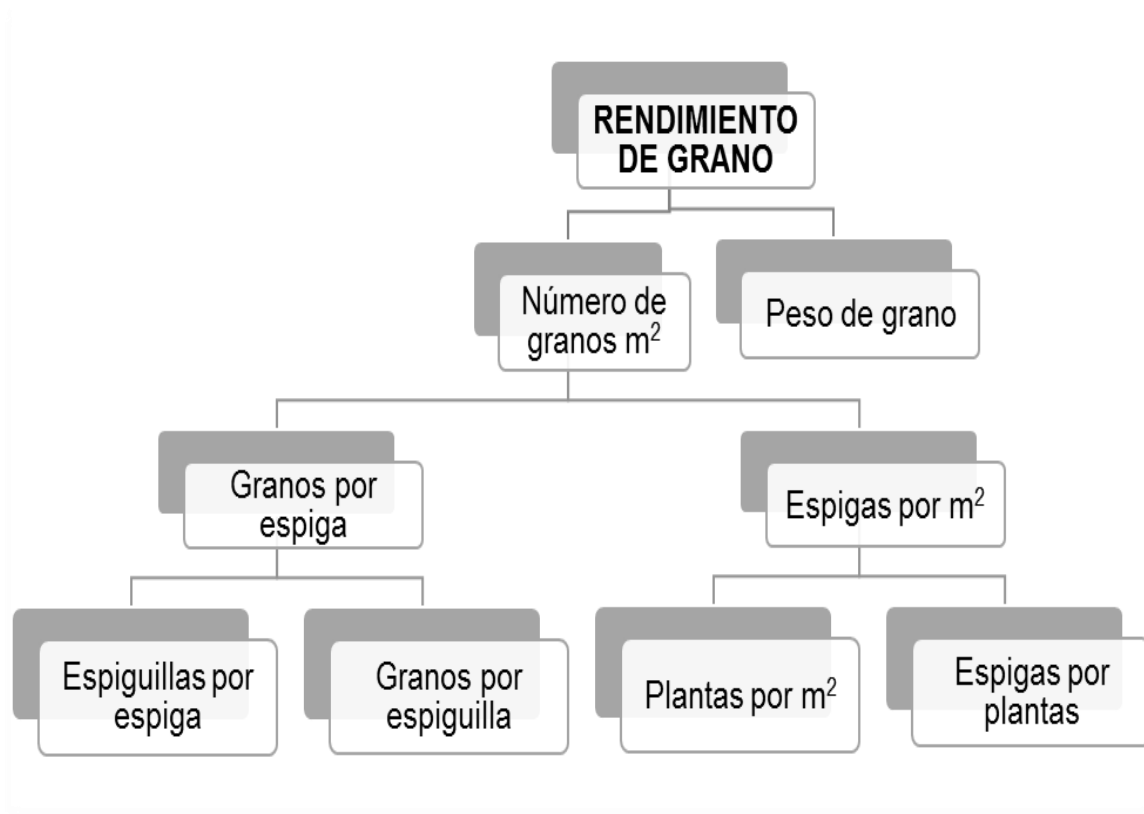


Figura 4. Componentes numéricos del rendimiento.

2.7.1 Número de granos por espiga

El número de granos está determinado por el número de plantas por unidad de superficie, en seguida por la generación de macollos que coincide aproximadamente con el inicio de encañe, el cual se ve afectado por la disponibilidad de la fuente.

Sinclair y Jamieson (2008) sugieren que las plantas ajustan el número de granos para que coincidan con los recursos acumulados durante un rango limitado de tamaño de grano. Peltonen-Sainio *et al.*, (2007) encontró que el número de granos es un carácter más flexible que el tamaño del grano.

El número de granos por espiga está conformado por el número de espiguillas por espiga y el número de grano por espiguilla, es importante identificar los periodos críticos que puedan afectar el rendimiento final del cultivo (slafer *et al.*, 2003). Los

factores que afectan este carácter son el nitrógeno y la disponibilidad de agua en suelo tienen influencia directa en este componente del rendimiento (Flores *et al.*, 20012; Jat *et al.*, 2015). La fecha de siembra y densidad de población también inciden sobre la expresión de este carácter (Bobadilla *et al.*, 2013)

2.8 Peso de grano

El peso de los granos se define entre floración y madurez fisiológica, el peso del grano depende fundamentalmente de la disponibilidad de asimilados para ser transportados hacia la espiga durante el periodo de llenado, sin embargo, el peso del grano también está afectado por el genotipo y el ambiente durante este periodo de llenado lo cual puede afectar el rendimiento final (Alam *et al.*, 2008; Borrás *et al.*, 2009). Es un atributo que no se ha explotado para elevar el potencial genético del rendimiento en cereales de grano pequeño, en condiciones óptimas la principal fuente de asimilados para el llenado de granos es la fotosíntesis la cual aporta entre un 90 y 95 % de estos (Austin *et al.*, 1977).

Las relaciones fuente-demanda han demostrado un incremento en el peso del grano cuando se quitaron panículas en diversos porcentajes de espiguillas poco después de la floración para determinar los efectos sobre el peso de los granos restantes. El peso del grano aumentó en el número de espiguillas restantes en el que se redujo el número de panículas, logrando el peso máximo entre 40% y 80% de la eliminación de la espiguilla (Jenner., 1980; Peterson D. M., 1983; Calderini y Reynolds 2000).

Por otro lado, en los estudios en los que se realizó una disminución de la fuente, reduciendo la cantidad de radiación solar con diferentes intensidades por sombreado o mediante la eliminación parcial o total de hojas, se ha demostrado que este tipo de tratamientos reducen el PG (Fischer y Stockman 1980; Ahmadi *et al.*, 2009; Cogliatti, D.H. *et al.*, 2010).

2.8.2 Tasa de llenado del grano y duración del periodo de llenado de grano

El crecimiento de los granos está influenciado por los dos componentes principales del peso del grano la duración de llenado y tasa de llenado de los mismos, los estudios realizados de su interacción han obtenido diferentes resultados en el peso individual y el rendimiento del grano.

La influencia del ambiente durante la duración del periodo de llenado de grano, no permite diferenciar entre la variación genotípica y la variación del ambiente (Wiegand y Cuellar, 1981; Katsantonis *et al.*, 1986). En numerosos estudios se han encontrado diferencias genotípicas para este carácter en maíz (Cross, 1975), trigo (Bruckner y Frohberg, 1987), cebada (Rassmusson *et al.*, 1979) y arroz (Jones *et al.*, 1979).

También se han encontrado diferencias intraespecies para la tasa de llenado del grano en avena (Wych *et al.*, 1982), arroz (Jones *et al.*, 1979), en trigo (Nass y Reisser, 1975; Wiegand y Cuellar, 1981; Bruckner y Frohberg, 1987). En la tasa de llenado de grano es de menor importancia la influencia ambiental que en la duración y genéticamente parece ser que está controlada por factores aditivos (Katsantonis *et al.*, 1986).

Acortar el periodo de llenado de granos en avena ha dado como resultado un aumento en el rendimiento. La reducción del tiempo y crecimiento de llenado de granos en la última instancia, causó un aumento en la tasa de llenado del grano (Peltonen-Sainio, 2007).

2.9 Modificación de la relación fuente-demanda

El Fitomejoramiento ha elevado índice de cosecha a un aparente límite superior en avena. Por lo tanto, si se quiere elevar el rendimiento de grano en este cultivo esto se puede lograr a través del aumento de la biomasa total de la parte aérea, manteniendo la proporción de paja de grano en el nivel actual de cerca de 0.5. Sin embargo, en las latitudes altas esto sólo es posible mediante el aumento de la tasa de crecimiento (Peltonen-Sainio, 1993).

Las relaciones fuente-demanda en cereales han sido estudiadas utilizando diferentes enfoques. El trabajo de David M. Peterson (1983) en diversos porcentajes de espiguillas se quitó panículas, poco después de la floración para determinar los efectos sobre el peso de los granos restantes. El peso del grano aumentó en el número de espiguillas restantes en el que se redujo el número de panículas, logrando el peso máximo entre 40% y 80% de la eliminación de la espiguilla. Otros trabajos como los de Jenner (1980) y Calderini y Reynolds (2000) aplicando tratamientos de desespiguillado han sido de gran utilidad como una forma de incrementar la disponibilidad de asimilados para la espiga, se ha disminuido la demanda a través del raleo de flores para reducir el número potencial de semillas en diferentes intensidades y la manipulación de la densidad de planta provocan un aumento en el PG (Valdez-Gutierrez et al., 2006, Borrás et al., 2003), la eliminación de una flor de cada espiguilla (Radley., 1978) eliminando la mitad longitudinal de las espiguillas de cada espiga (Ma et al.,1990) o cortando la parte superior de la espiga (Slafer y Savin., 1994; Kruk *et al.*,1997; Egli y Bruening., 2001), observándose que el peso de los granos en espigas de cereales en general, aumenta en respuesta a la reducción del número de granos de cada espiga (Mohapatra., *et al.*, 2009).

De la misma forma, el raleo de surcos en floración (Fischer y Laing, 1976; Nelson, 1980; Jedel y Hunt, 1990) y/o incrementos en el suministro de carbohidratos de manera artificial han sido una forma efectiva de incrementar la cantidad de asimilados disponibles por flor fértil y por consiguiente reducir el porcentaje de aborto de flores durante el periodo de cuaje de los granos. Ceccon et al. (2004), encontraron en avena que para la expresión del rendimiento de grano, la densidad de plantas fue determinante e influyó positivamente; mientras que en el número de granos por panícula su efecto fue negativo,

Por otro lado, en los estudios en los que se realizó una disminución de la fuente, reduciendo la cantidad de radiación solar con diferentes intensidades por sombreado o mediante la eliminación parcial o total de hojas, se ha demostrado que este tipo

de tratamientos reducen el PG y NG (Ahmadi *et al.*, 2009 Cogliatti, D.H. *et al.*, 2010; Peralta, N. *et al.*, 2011).

Fischer y Stockman (1980), utilizando tratamientos de sombreo en trigo, identificaron el período entre 17 y 9 días antes de la antesis como los más sensibles para la determinación del número de granos por espiga. Este período comenzó con la emergencia de la hoja bandera; el sombreo en este tiempo disminuyó el número de granos por espiguilla. Por otra parte, el incremento en la radiación ha tenido un efecto positivo sobre el número de flores fértiles y por ende en el número final de granos por espiga en la madurez. Stockman y Fischer (1983) encontraron que en la espiga los efectos del aumento o disminución de la radiación sobre la flor y el número de granos fueron mayores en las espiguillas centrales, que en las basales o distales.

Debido a que la espiga en formación representa un destino relativamente débil y que el umbral para producir granos es alto, durante el período crítico, deben lograrse altos niveles de radiación interceptada que garanticen altas tasas de crecimiento por planta (Pedrol *et al.*, 2010).

III. JUSTIFICACIÓN

En los últimos años el cultivo de avena se ha vuelto un cultivo recurrente y la superficie sembrada ha aumentado de manera significativa en México, debido a que representa una de las opciones más rentables para la reconversión de la agricultura por la rusticidad del cultivo, corto ciclo de crecimiento y amplio rango de adaptación a las condiciones ambientales, sin embargo, su demanda es tan alta que el abasto de semillas es insuficiente por lo que actualmente los estudios se han enfocado en mejorar los atributos agronómicos que permitan elevar la calidad y el rendimiento de la avena.

La manipulación fuente-demanda es una herramienta que permite conocer el desarrollo de la planta y el comportamiento fisiológico del cultivo ante los cambios ambientales, así como identificar cuáles son los atributos que deberían ser mejorados. Para el cultivo de avena la manipulación fuente-demanda no es del todo conocida, por tal motivo se hace necesario diseñar experimentos que permitan conocer cuáles son los mecanismos ecofisiológicos que afectan en el rendimiento de grano en avena, entender si la disminución, el aumento de la fuente o la capacidad de acumular sustancias en el grano podrían ayudar a elevar el rendimiento del grano en avena.

IV. HIPÓTESIS

- En el cultivo de avena, la manipulación de las relaciones fuente-demanda afectan al número y peso final de grano.
- El peso final de grano del cultivo de avena está determinado por las variaciones en la tasa y el periodo de llenado.
- Las variedades de avena presentan un comportamiento diferencial ante la manipulación de las relaciones fuente-demanda en la generación del rendimiento de grano.

V. OBJETIVOS

Objetivo general:

- Evaluar el efecto de los tratamientos de la manipulación fuente-demanda en la generación del rendimiento de grano y sus principales componentes en dos variedades de avena de valles altos.

Objetivos particulares:

- Evaluar el efecto de tratamientos de manipulación fuente-demanda sobre los determinantes fisiológicos del peso de grano en dos variedades de avena.
- Evaluar el efecto de los tratamientos de la manipulación fuente demanda sobre los atributos ecofisiológicos que determinan el peso del grano en avena.
- Determinar la sobrevivencia floral en avena en función de la manipulación de relaciones fuente-demanda.

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Descripción general del experimento

El experimento se llevó a cabo durante el ciclo agrícola primavera-verano del 2010, en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrícolas dependiente de la Universidad Autónoma del Estado de México, localizada a 18 km al norte de la ciudad de Toluca, con coordenadas geográficas de 19°15'33" de latitud norte, 99°39'38" de longitud oeste y a una altura de 2640 msnm. De acuerdo a la clasificación de Köpen, modificada por García (1988) el tipo de clima predominante es C (w₂) w b i; templado húmedo, el más húmedo de los subhúmedos, con lluvias en verano y poca oscilación térmica, temperatura media anual de 12.8°C y precipitación promedio anual de 900 mm. El suelo se caracteriza por tener una textura franco arcilloso (Vertisol Pélico, USDA, soil survey system), que le confiere una alta capacidad de retención de agua, pero con lento drenaje.

Las semillas fueron sembradas, a una densidad de 350 semillas por m², en parcelas de 6 surcos de 3 m de largo y 0.20 m de separación. Para garantizar uniformidad de plantas, las semillas se sembraron de manera equidistante sobre cintas de papel biodegradable. La parcela útil consistió en los cuatro surcos centrales, y se eliminaron 50 cm de cada extremo de la parcela.

El experimento se estableció bajo condiciones de temporal 31 de Junio del 2010, al momento de la siembra se fertilizó el terreno con el tratamiento 120-60-30 utilizando como fuentes de nitrógeno, fosforo y potasio; urea, superfosfato de calcio

triple y cloruro de potasio respectivamente. El 50% del N se aplicó a la siembra y el 50% restante durante el amacollamiento. Las malas hierbas fueron controladas manualmente y se aplicaron fungicidas (propiconazol a razón de 0.5 lha^{-1}) para prevenir y controlar enfermedades. La cosecha se realizó manualmente cuando el cultivo se encontraba en madurez fisiológica.

6.2. Material genético y diseño experimental.

Se utilizaron dos variedades de avena liberadas por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (Avemex y Obsidiana) y cinco tratamientos de manipulación fuente-demanda (T1. Desespiguillado: consistió en cortar de manera manual con tijeras a las espiguillas que se encontraban después del segundo nudo de cada panícula. T2. Raleo de surcos: se retiraron en forma alternada todas las plantas de tres surcos de la parcela; quedando un total de tres surcos por parcela. T3. Defoliación: se eliminaron manualmente el 100% de las hojas de cada una de las plantas. T4. Sombreo del cultivo: se colocó una malla sombra sobre el dosel de la parcela durante 10 días la cual redujo el 90% de la radiación incidente. 5. Testigo: el cual se mantuvo sin ningún tipo de manipulación). Todos los tratamientos se aplicaron cuando inicio la etapa de antesis. Los cinco tratamientos se aplicaron a las dos variedades y se distribuyeron de acuerdo a un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones.

6.3 Variables de estudio:

6.3.1 Variables de desarrollo:

Durante la conducción del experimento se registraron las principales etapas fenológicas del cultivo (Amacollamiento (A), Espiguilla Terminal (ET), Embuche (E), Antesis (Ant) y Madurez Fisiológica (MF)). El tiempo transcurrido en cada una de las etapas se expresó tanto en días calendario como en tiempo térmico utilizando como temperatura base de 0°C (Gallagher, 1979;). Para determinar el momento de ocurrencia de las etapas fenológicas de A, ET, E y Ant se utilizó la escala propuestas por Peltonen-Sainio (2007b) y Zadock (1974). Para estimar la tasa de crecimiento de grano y el momento de la madurez fisiológica se marcaron en antesis 25 panículas por parcela seleccionadas de manera aleatoria con igual número de espiguillas por panícula. Se registró el peso seco de los granos basales, centrales y apicales de 2 panículas, al cosechar periódicamente (dos veces por semana), a partir de los 7 días post-antesis. La madurez fisiológica se estimó mediante un modelo bilineal entre el peso seco del grano y el tiempo térmico desde antesis Miralles y Slafer (1995) utilizando la siguiente ecuación:

$$Y = a + bx(x \leq c) + bc(x > c)$$

donde: “Y” es el peso seco del grano, “x” es el tiempo térmico transcurrido después de antesis (°Cd) a es el intercepto, “b” es la tasa de llenado de grano, y “c” es el tiempo térmico donde se mantuvo constante el peso del grano.

6.3.2. Variables ecofisiológicas:

6.3.2.1. Determinación de la biomasa aérea

La producción de biomasa aérea se determinó muestreando periódicamente las etapas fenológicas del cultivo dentro de los surcos de 30cm de longitud (0.12m²) de la parcela útil. Las muestras se subdividieron en vástagos principales y macollos. El peso seco de hojas (verdes o muertas), tallos y panojas (cuando estuvieron presentes) de cada submuestra se registró después de secar estas en una estufa a 70°C durante 72 horas.

6.3.2.3. Determinación del número de flores fértiles

En el muestreo de biomasa aérea que se realizó en el estadio de antesis, se seleccionaron en forma aleatoria 5 panículas de vástagos principales en el estadio de antesis de igual número de espiguillas. El número de flores fértiles por espiguilla panícula se determinó al observar bajo un microscopio estereoscópico aquellas flores que se encontraban según la escala de Waddington *et al*, (1983) en un estadio mayor a 9.5, es decir, con el ovario desarrollado, el estigma bífido completo y las anteras verdes y turgentes, son las que se consideran como flores fértiles.

6.4. Rendimiento de grano y sus componentes

El experimento se cosechó una vez que las plantas alcanzaron la madurez fisiológica. En esta etapa se realizó un muestreo en el cual se cosecharon dos

metros lineales y se procedió a separar en vástagos principales y macollos, con esto se determinó el rendimiento de grano por unidad de superficie, el número de granos, el peso individual de granos, el número de panículas por m², el número de granos por panícula y el número de espiguillas por panícula (vástago principal), para determinar esta variable se seleccionaron 5 panículas de forma aleatoria de igual número de espiguillas para realizar posteriormente el conteo de granos.

6.5. Componentes del crecimiento del grano

La cinética del peso del grano se registró periódicamente (cada 5 días) en panículas previamente etiquetadas, con registro del día en que inició la antesis. El periodo de muestreo se inició 15 días después de antesis se tomaron 10 granos de las posiciones 1 a 3 contadas a partir de la parte basal de cada espiguilla, inmediatamente después de haber sido extraídos se obtuvo su peso fresco y en seguida se introdujeron en una estufa con aire forzado a 80 °C durante 48 h, para luego registrar su peso seco. El contenido de agua por grano (CAG) se calculó como la diferencia entre el peso fresco del grano (PFG) y peso seco del grano (PSG).

6.6. Análisis estadístico de los datos

Las variables de respuesta del experimento se sometieron a análisis de varianza de acuerdo al modelo lineal utilizado. Cuando la prueba de F de los análisis de varianza resultó significativa, se realizó la prueba de medias utilizando para ello la prueba de Tukey a un nivel de significancia del 5%. Las relaciones entre variables se analizaron mediante análisis de regresión lineal simple. Los análisis estadísticos

se realizaron con el programa estadístico SAS System for Windows versión 9.00
(SAS institute, 2002).

VII. RESULTADOS

7.1 Influencia de las relaciones fuente-destino sobre los componentes del crecimiento de grano en Avena (*Avena sativa* L.)



CARTA DE RECEPCIÓN

09 de noviembre de 2017

CARLOS GUSTAVO MARTÍNEZ RUEDA
FACULTAD DE CIENCIAS AGRÍCOLAS.
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO.
CAMPUS UNIVERSITARIO "EL CERRILLO"

Con la presente se hace constar que se ha recibido el manuscrito propuesto para su publicación en la **REVISTA FITOTECNIA MEXICANA** titulado:

INFLUENCIA DE LAS RELACIONES FUENTE-DESTINO SOBRE LOS COMPONENTES DEL CRECIMIENTO DE GRANO EN AVENA (*Avena sativa* L.)

Autores: JOSÉ DANIEL ANAYA TACUBA, GASPAR ESTRADA CAMPUZANO Y CARLOS GUSTAVO MARTÍNEZ RUEDA*

Para su evaluación, el manuscrito con clave: **R2017122** será enviado a dos revisores técnicos y a un editor, cuyo dictamen se hará de su conocimiento tan pronto esté disponible. Para que este Comité pueda iniciar dicho proceso es requisito indispensable que nos regrese la forma anexa, debidamente firmada.

Para facilitar la comunicación del caso, le agradeceré que en toda correspondencia relacionada con este manuscrito anote la clave asignada. En adición, es necesario que oportunamente nos avise de cualquier cambio de domicilio y que nos proporcione su número telefónico, y correo electrónico.

Sin otro particular por el momento, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente

Dr. Amalio Santacruz Varela
Director

ASV*gdr

Ubicación: Universidad Autónoma Chapingo, Km 38.5 Carr. México-Texcoco. Edif. "Hernández Xolocotzi", Ofna. 319-3er Piso, 56230, Chapingo, Edo. de México.

Dirección Postal: Apdo Postal No. 21, 56230, Chapingo, Edo. de México. Tels: 01 (595) 952-9176, 01 (595) 952-1729 y 595 - 952-1500 ext. 1729 y 5795.

Desde el D.F. al Tel. 01 (55) 5533-1108 ext. 1729 ó 5795. **E-mail:** revfitotecniamex@gmail.com **Portal:** <http://www.revistafitotecniamex.org>

**INFLUENCIA DE LAS RELACIONES FUENTE-DESTINO SOBRE LOS
COMPONENTES DEL CRECIMIENTO DE GRANO EN AVENA (*Avena sativa* L.)**

**INFLUENCE OF SOURCE-SINK RELATIONSHIP ON GROWTH
COMPONENTS OF GRAIN IN OATS (*Avena sativa* L.)**

José Daniel Anaya-Tacuba¹, Gaspar Estrada-Campuzano² y Carlos Gustavo

Martínez-Rueda^{2*}

¹ Programa de Maestría en Ciencia Agropecuarias y Recursos Naturales. Universidad Autónoma del Estado de México. Campus Universitario “El Cerrillo” Piedras Blancas, Toluca, Estado de México. C.P. 50200.

² Facultad de Ciencias Agrícolas. Universidad Autónoma del Estado de México. Campus Universitario “El Cerrillo” Piedras Blancas, Toluca, México. Tel. (722) 2 96 55 18

*Autor para correspondencia: cgmartinezr@uaemex.mx

RESUMEN

En los cereales de grano pequeño, el peso individual del grano se asocia positivamente con mayor cantidad de nutrientes en el endospermo y mayor capacidad germinativa de la semilla; sin embargo, en el caso de la avena se sabe muy poco acerca de los principales determinantes fisiológicos del peso individual de grano. Para conocer el impacto que tienen las relaciones fuente–destino sobre el peso final del grano en avena, se realizó el presente trabajo, con el objetivo de examinar los cambios que sufren los componentes del crecimiento de grano cuando se alteran las relaciones fuente-destino en dos variedades de avena para valles altos de México. El trabajo se desarrolló en el ciclo agrícola primavera-verano del 2010, en Toluca, México, con las variedades Avemex y Obsidiana y cinco tratamientos de manipulación fuente-destino a partir de la antesis (T1. raleo de surcos, T2. desespiguillado, T3. Defoliación, T4. Sombreo T5. Testigo). Los resultados de los análisis de varianza señalan que para variedades y tratamientos fuente-destino se presentaron diferencias significativas en todas las variables, excepto para periodo de llenado de grano, mientras que para la interacción entre los dos factores no hubo efectos significativos en ninguna de las variables estudiadas. El comportamiento promedio de la variedad Obsidiana a través de los cinco tratamientos fuente-destino fue mejor que el de la variedad Avemex, presentando mayor tasa de llenado de grano, peso máximo de grano y rendimiento de grano, sin embargo, la variedad Avemex presentó mayor número de granos por m². Las alteraciones en la fuente de asimilados causaron variación significativa en el número y el peso de grano en las dos variedades de avena. Las reducciones en la fuente de asimilados mediante sombreado o defoliado disminuyeron significativamente el número de granos e incrementaron en el peso individual de grano.

Palabras clave: *Avena sativa* L., Fuente-Destino, Peso de Grano, Periodo de Llenado del Grano, Tasa de Llenado del Grano.

SUMMARY

In small grain cereals crops, individual grain weight is positively associated with greater amount of nutrients into endosperm and higher germination rate of seed; however, in the case of oats, little is known about the main physiological determinants of individual grain weight. In order to know the impact that the source-sink relationships on the final grain weight in oats, a field experiment was carried out, with the objective of examining the changes suffered by the components of grain growth when the source-sink relationships in two varieties of oats for high valleys of Mexico. The work was carried out in the spring-summer season of 2010, in Toluca, Mexico, with *Avemex* and *Obsidiana* varieties and five source-sink manipulation treatments from anthesis (T1, furrow thinning, T2, removal of spikelets, T3). Defoliation, T4. shade and T5. Control). Analysis of variance results indicated that varieties and source-sink treatments shown significant differences in all trait studied, except for the grain filling period, while for the interaction between both factors where not significant in any trait. *Obsidiana* performed better than *Avemex* variety through the five source-destination treatments, showing higher grain filling rate, maximum grain weight and grain yield, however, the *Avemex* variety had higher number of grains per m². Alterations in assimilates source caused significant variation in t number and weight of grains in both oats varieties. Reductions assimilates source by shading or defoliation significantly decreased the number of grains and increased the individual grain weight.

Key words: *Avena sativa* L., Source-Destination, Grain Weight, Grain Filling Period, Grain Filling Rate.

INTRODUCCIÓN

La avena (*Avena sativa* L.) es uno de los cereales con mayor adaptación a las condiciones agroclimáticas que imperan en los valles centrales de México. Debido a su rusticidad se considera una buena opción para la reconversión productiva en aquellas zonas donde se requerirá, por efecto del cambio climático, la siembra de cultivos con menores requerimientos de agua y mayor precocidad (Bobadilla *et al.*, 2013). Por otra parte, cuando se retrasan las lluvias o se presentan heladas tardías, los agricultores recurren a la avena como cultivo de reemplazo, sin embargo, el abasto de semilla de calidad es insuficiente debido a la falta de tecnología de producción y delimitación de ambientes favorables para su multiplicación (Bobadilla *et al.*, 2013).

En los cereales de grano pequeño, el peso individual del grano (PIG) se asocia positivamente con mayor cantidad de nutrientes en el endospermo y mayor capacidad germinativa de la semilla (Guberac *et al.*, 1999). Sin embargo, en el caso de la avena se sabe muy poco acerca de los principales determinantes fisiológicos del peso individual de grano. De acuerdo con Egli, (1998), la cinética de acumulación de materia seca en el grano puede dividirse en tres fases después de ocurrida la fecundación; Durante la primera fase (fase lag), se presenta una alta tasa de división de células endospermáticas, con incrementos incipientes en la materia seca del grano; en la segunda fase, denominada periodo de llenado efectivo (PLLE), aumenta la acumulación de materia seca a tasa constante para llegar a la última fase conocida como fase estacionaria, donde la tasa de acumulación decrece hasta detenerse por

completo hasta la etapa de madurez fisiológica, justamente cuando el grano alcanza peso máximo o peso final. De esta forma, la tasa de llenado (cantidad de materia seca acumulada por unidad de tiempo) y la duración del PLLE, representan los dos principales componentes del proceso de llenado de granos (Borras *et al.*, 2009).

Por otra parte, en los cereales, el peso máximo potencial del grano se obtiene cuando el número de granos por espiga o inflorescencia se reduce a un punto en el que la competencia entre los destinos (granos en crecimiento) por asimilados es mínima (Sheehy., *et al.*, 2001). Para inducir cambios en el peso de grano se pueden manipular las relaciones fuente-destino mediante la eliminación de la mitad longitudinal de las espiguillas de cada espiga o cortando la mitad superior de la espiga (Klinck y Sim, 1976; Egli y Bruening., 2001). En este tipo de trabajos se ha observado que el PIG aumenta en respuesta a la reducción del número de granos de cada espiga (Radley y Thorne, 1981). En contraste, cuando se reduce la fuente de asimilados, restringiendo la cantidad de radiación solar incidente mediante el sombreado o a través de la eliminación parcial o total de hojas disminuye significativamente el número de granos por unidad de superficie (NG) y el PIG (Peralta y Marino, 2011; Mahadevan, *et al.*, 2016). Este tipo de estudios pueden ser bastante útiles en la búsqueda de mejores criterios y ambientes de selección para el mejoramiento genético orientado hacia mayor peso individual de grano, así como la identificación de prácticas de manejo agronómico que maximicen la expresión de este atributo.

Para conocer el impacto que tienen las relaciones fuente–destino sobre el peso final del grano en avena, se realizó el presente trabajo, con el objetivo de examinar los cambios que sufren los componentes del crecimiento de grano cuando se alteran las relaciones fuente-

destino en dos variedades comerciales de avena recomendadas para los valles altos de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se llevó a cabo durante el ciclo agrícola primavera-verano del 2010, en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma del Estado de México, ubicado a 18 km al norte de la ciudad de Toluca, con coordenadas geográficas de 19°15'33'' de latitud norte, 99°39'38'' de longitud oeste y a una altura de 2640 msnm. El tipo de clima predominante es C (w₂) w bi; templado húmedo, el más húmedo de los subhúmedos, con lluvias en verano y poca oscilación térmica, temperatura media anual de 12.8 °C y precipitación promedio anual de 900 mm. El suelo se caracteriza por tener una textura franco-arcillosa (Vertisol Pélico, USDA, soil survey system), que le confiere una alta capacidad de retención de agua, pero con lento drenaje.

El experimento se estableció bajo condiciones de temporal 31 Junio del 2010. La siembra se realizó a una densidad de 350 semillas por m², en parcelas de 6 surcos de 3 m de largo y 0.20 m de separación. Para garantizar uniformidad de plantas, las semillas se colocaron de manera equidistante sobre cintas de papel biodegradable las cuales se depositaron al fondo de los surcos y se cubrieron con 2 cm de suelo. Se consideró como parcela útil a los 5 m interiores de los cuatro surcos centrales. Al momento de la siembra se fertilizó el terreno con el tratamiento 60-60-30 utilizando como fuentes de nitrógeno, fosforo y potasio; urea, superfosfato de calcio triple y cloruro de potasio respectivamente. Durante el amacollamiento se aplicaron 60 unidades de N en forma de urea. Las malezas fueron controladas manualmente y para prevenir y controlar enfermedades se aplicó el fungicida propiconazol a

razón de 0.5 l ha⁻¹. La cosecha se realizó manualmente cuando el cultivo se encontraba en madurez fisiológica.

Material genético y diseño experimental.

Se evaluaron dos variedades de avena (Avemex y Obsidiana) liberadas por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias bajo cinco tratamientos de manipulación fuente-destino: T1. Desespiguillado: consistió en cortar a las espiguillas que se encontraban después del segundo nudo de cada panícula. T2. Raleo de surcos: se retiraron en forma alternada todas las plantas de tres surcos de la parcela; dejando un total de tres surcos por parcela separados a 40 cm. T3. Defoliación: se eliminaron el 100 % de las hojas de cada una de las plantas. T4. Sombreo del cultivo: se colocó una malla sombra sobre el dosel de la parcela durante 10 días la cual redujo intensidad de la radiación incidente en 90 %. 5. Testigo: en este tratamiento se mantuvieron las parcelas sin ningún tipo de manipulación. Todos los tratamientos fuente- destino se aplicaron cuando inició la etapa de anthesis y se asignaron a las parcelas siguiendo un diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones.

Componentes del crecimiento del grano

La cinética del crecimiento de grano se registró periódicamente (cada 5 días) en panículas previamente etiquetadas con el mismo día a anthesis (50% de anteras dehiscentes). El periodo de muestreo se inició 5 días después de anthesis extrayendo en las panículas principales de tres plantas etiquetadas dentro de cada parcela 10 granos de las posiciones 1 a 3 contadas a partir de la parte basal de cada espiguilla. Inmediatamente después de haber sido extraídos los granos se obtuvo su peso fresco en mg (PFG) de y después de someterlos a una

temperatura de 70 °C durante 48 h dentro de estufa con aire forzado se determinó su peso seco en mg (PSG). El contenido de agua del grano (CAG) se obtuvo como la diferencia entre PFG y PSG y se expresó en mg por grano. Para estimar el peso máximo de grano (PMG) alcanzado en madurez fisiológica, la tasa de llenado y la duración del periodo de llenado de grano se utilizaron las ecuaciones 1 y 2 que corresponden a un modelo de regresión bilineal con fase estacionaria descrito por Gambín *et al.* (2007):

$$\text{PSG} = a + b(\text{TT}) \quad \text{para } \text{TT} \leq c \quad (1)$$

$$\text{PSG} = a + b(c) \quad \text{para } \text{TT} > c \quad (2)$$

En donde PSG = peso seco de grano, TT=tiempo térmico acumulado en °C d⁻¹ (temperatura base 0 °C) después del inicio de floración, a = intercepto del modelo de regresión lineal (°Cd), b=tasa de crecimiento durante el periodo de llenado efectivo (mg °Cd⁻¹) y c = duración del periodo efectivo de llenado de grano (°Cd⁻¹). Los parámetros de este modelo bilineal fueron estimados mediante la técnica de optimización iterativa del programa Table Curve Versión 3.0 (Jandel Scientific, 1991).

Rendimiento de grano y sus componentes

Cuando se llegó a la etapa de madurez fisiológica se cosecharon en cada una de las parcelas dos metros lineales de los surcos centrales y se trillaron en forma manual todas las panículas de la parcela para determinar el rendimiento de grano (RG) por unidad de superficie en g m⁻² y el número de granos por m² el cual se obtuvo de dividir el RG sobre el peso individual del grano (PIG) estimado a partir de una muestra aleatoria de 200 granos.

Análisis estadístico

Las variables de respuesta se sometieron a análisis de varianza de acuerdo al modelo lineal de un experimento bifactorial en bloques completos al azar. Cuando la prueba de F resultó significativa, se realizó la comparación de medias utilizando la prueba de Tukey a un nivel de significancia de $P \leq 0.05$. Las relaciones entre variables se analizaron mediante análisis de regresión lineal simple. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico SAS System for Windows versión 9.00 (SAS Institute, 2002).

RESULTADOS

Los resultados de los análisis de varianza del Cuadro 1 señalan que para variedades y tratamientos fuente-destino (F-D) se presentaron diferencias significativas en todas las variables, excepto para periodo de llenado de grano (PELLG), mientras que para la interacción entre los dos factores no hubo efectos significativos en ninguna de las variables estudiadas. El comportamiento promedio de la variedad Obsidiana a través de los cinco tratamientos F-D fue mejor que el de la variedad Avemex, presentando mayor tasa de llenado de grano (TLLG), peso máximo de grano (PMG) y rendimiento de grano (RG), sin embargo, la variedad Avemex presentó mayor número de granos por m^2 (NG).

Los tratamientos F-D produjeron variaciones significativas en TLLG y en los componentes numéricos del rendimiento en las dos variedades de avena (Cuadro 1). La reducción de la

fuerza mediante la defoliación o el sombreado durante la etapa de antesis afectó negativamente la TLLG y consecuentemente disminuyó el PMG. Obsidiana fue más sensible a la defoliación con reducciones en la TLLG y PMG equivalentes al 28% y 11%, respectivamente con relación al tratamiento testigo. En las dos variedades el sombreado tuvo mayores efectos sobre el NG y el RG que la defoliación, con reducciones en el RG equivalentes a 32% para el caso de Avemex y de 26% en Obsidiana (Cuadro 1). La reducción de la demanda mediante el desespiguillado no afectó de manera significativa a TLLG y PMG pero si disminuyó de manera considerable el NG y RG en las dos variedades, mientras que el aumento relativo de la fuerza a través del raleo afectó positivamente a la TLLG y PMG, sobre todo en Avemex, con incrementos del 15% y 32% respectivamente. Por el contrario, la disminución en el número de plantas por m², producto del raleo, se manifestó en reducciones significativas en el NG y RG de las dos variedades, resultando Obsidiana la más afectada con reducciones equivalentes al 53% y 60% respectivamente con relación al tratamiento testigo (Cuadro 1).

Cuadro 1. Comparación de medias y análisis de varianza para la tasa de llenado de grano (TLLG), periodo efectivo de llenado de grano (PELLG) y peso máximo de grano (PMG) en dos variedades de avena sometidas a cinco tratamientos de manipulación fuente-destino.

Variedad	Tratamiento fuente-destino	PELLG (°Cd)	TLLG (mg °Cd ⁻¹)	PMG (mg)	NG (granos m ⁻²)	RG (g m ⁻²)
Avemex	Defoliación	400 a	0.044 d	21.5 d	15728 ab	435 abc
	Sombreo	376 a	0.044 d	21.4 d	13917 bcde	325 bc
	Desespiguillado	413 a	0.051 cd	24.5 bcd	12154 abcd	368 bc
	Raleo	407 a	0.061 abc	31.5 ab	6013 de	218 c
	Testigo	425 a	0.053 bcd	23.8 cd	16959 a	473 a
	Media	404	0.051	24.5	12954	364
Obsidiana	Defoliación	408 a	0.051 cd	26.9 bcd	10271 bcde	542 ab
	Sombreo	375 a	0.060 abc	28.9 abc	9632 bcde	474 abc
	Desespiguillado	397 a	0.064 abc	28.7 abc	8340 cde	475 abc
	Raleo	451 a	0.066 ab	34.5 a	6013 de	256 c
	Testigo	407 a	0.071 a	30.2 abc	12794 abc	639 a
	Media	408	0.062	29.8	9410	477
Fuente de variación	Valores de F					
Variedades	1.14 ns	3.57 *	4.14 *	20.22 **	12.47 **	
Tratamientos	1.02 ns	14.04 **	12.50 **	14.05**	10.69 **	
Variedades X Tratamientos	0.45 ns	0.64 ns	0.28 ns	1.25 ns	0.83 ns	

Medias con la misma letra dentro de columnas no difieren significativamente entre sí (Tukey; 0.05)

ns=no significativo; * = significativo al 0.05, ** = significativo al 0.01

La evolución del contenido de agua en el grano (CAG) en relación con el tiempo térmico después de antesis mostró la misma tendencia en las dos variedades. El máximo CAG se presentó a la mitad del PELLG, (ca. 300 °Cd, después de la antesis). Sin embargo, Obsidiana mostró mayor CAG en comparación con la variedad Avemex en todos los tratamientos F-D (Figura 1)

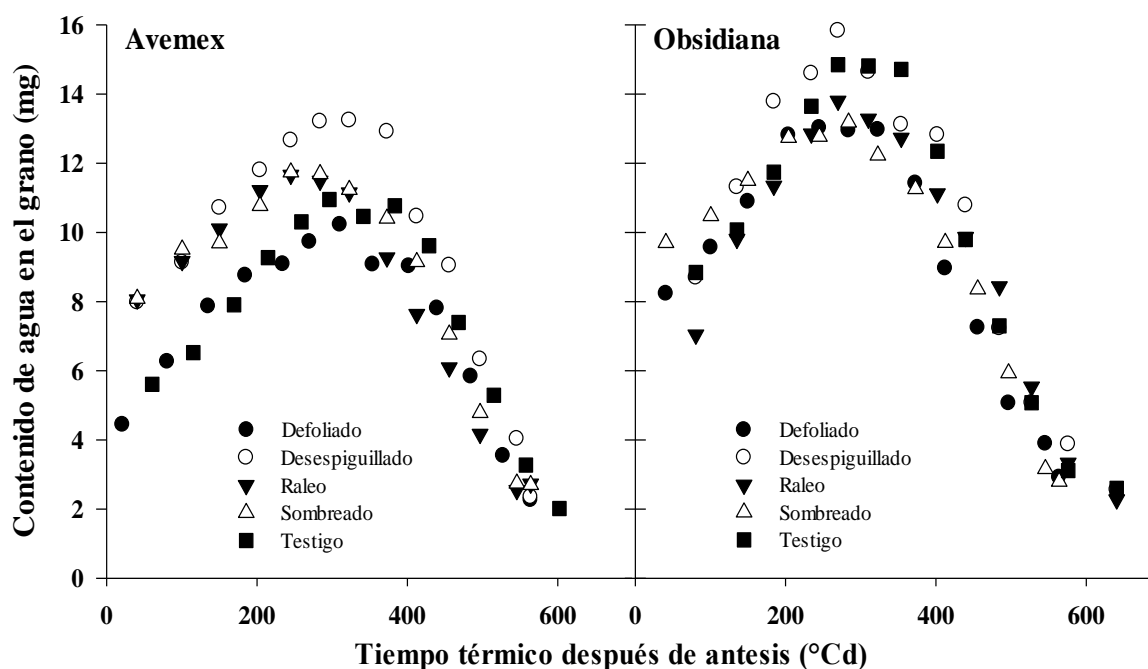


Figura 1. Relación entre tiempo térmico después de antesis (°Cd) y contenido de agua en el grano (mg) en dos variedades de avena sometidas a cinco tratamientos de manipulación fuente-destino.

La cinética del peso seco de grano (PSG) en función al tiempo térmico después de antesis fue similar en las dos variedades, presentándose una respuesta lineal en el PSG durante el PELLG hasta llegar a una fase estacionaria sin incrementos en el PSG. En las dos variedades

se obtuvo mayor PMG con el raleo, para el caso de Avemex como consecuencia de una mayor TLLG y en Obsidiana debido a mayor PELLG (Figura 2).

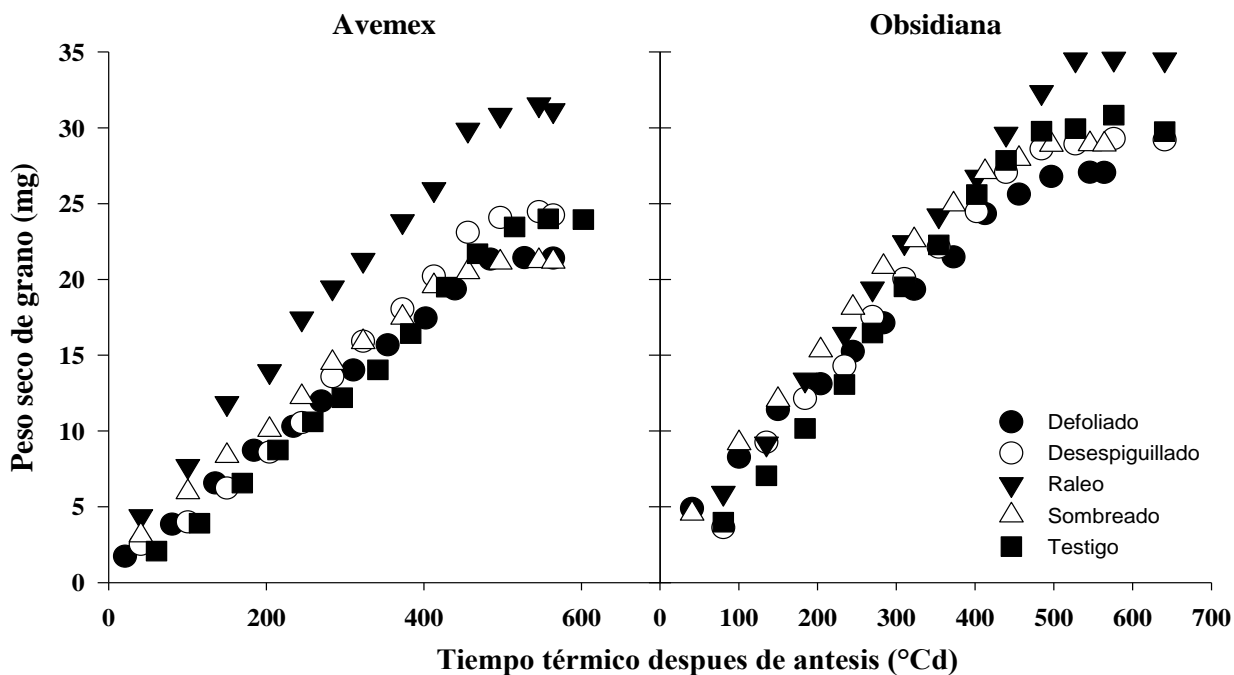


Figura 2. Relación entre tiempo térmico después de antesis (°Cd) y el peso seco de grano (mg) en dos variedades de avena sometidas a cinco tratamientos de manipulación fuente-destino.

El PMG se relacionó positiva y significativamente ($p \leq 0.05$) con la TLLG (Figura 3a), mientras que la relación entre PMG con el PELLG (Figura 3 b) no resultó significativa ($p > 0.05$). En las dos variedades el RG mostró una relación lineal positiva con el NG, sin embargo, la variedad Avemex presentó mayor variación en el NG pero menor tasa de respuesta al NG, mientras que Obsidiana tuvo menor variación en el NG pero mayor tasa de respuesta al NG, (Figura 4a), El PMG se relacionó negativa y significativamente ($p \leq 0.05$) con el NG (Figura 4b).

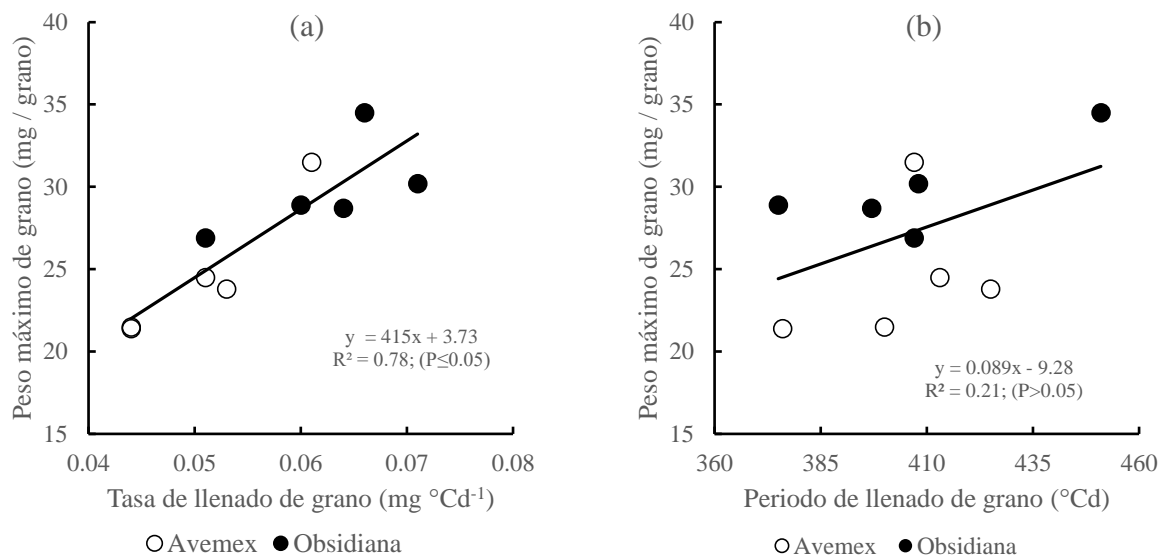


Figura 3. Relaciones entre la tasa de llenado de grano con peso máximo de grano (a) y periodo de llenado de grano con peso máximo de grano (b) en dos variedades de avena. Los puntos representan la respuesta de cada variedad a los tratamientos fuente-demanda.

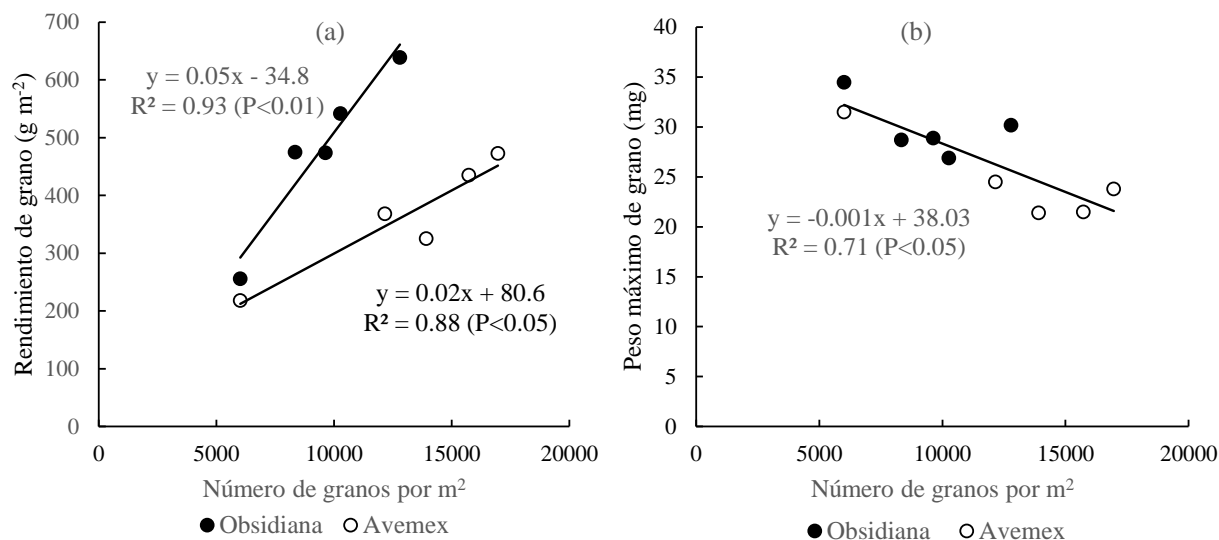


Figura 4. Relación entre número de granos por m² con rendimiento de grano (a) y con el peso máximo de gran (b) en donde variedades de avena. Los puntos representan la respuesta de cada variedad a los tratamientos fuente-demanda.

DISCUSIÓN

Las manipulaciones en las relaciones fuente-destino llevadas a cabo en el presente trabajo permitieron inducir cambios en mayor o menor medida sobre el número y peso individual de grano en las dos variedades de avena evaluadas. En virtud de que todos los tratamientos se impusieron justo al inicio de antesis, las reducciones observadas en el número de granos y en el peso individual de grano pueden atribuirse por un lado a fallas en la polinización o incrementos en la tasa de aborto en las flores fecundadas y por otro lado a una menor tasa de llenado de grano debida a menores tasas de fotosíntesis causadas por la defoliación o el sombreado. Esto concuerda con los resultados obtenidos en Canadá por Klinck y Sim (1976), quienes encontraron reducciones equivalentes a 20% en el rendimiento, vía menor número y peso individual de grano, en dos variedades de avena defoliadas totalmente durante la antesis, y también con los resultados obtenidos en Australia y Chile por Mahadevan *et al.* (2016) quienes después de aplicar distintos tratamientos de sombreado sobre tres variedades de avena

a lo largo el ciclo de cultivo, concluyeron que las reducciones en rendimiento causadas por un periodo de 15 días durante la antesis fueron provocadas principalmente por una caída en el número de granos por m², mientras que el peso individual de grano proporcionalmente resultó menos afectado.

Por otro lado, cuando se incrementó de manera indirecta la fuente de asimilados hacia los granos, ya sea a través de la remoción de espiguillas en las panículas (desespiguillado) o mediante la reducción en el número de plantas por unidad de superficie (raleo) se modificó positivamente el peso individual de grano vía mayor tasa de llenado, como se observó en Avemex, o ampliando el periodo de llenado de grano, como fue el caso de Obsidiana. Klinck y Sim (1976) también estudiaron el efecto del número de granos sobre el peso individual de grano en avena y señalan que a partir de reducciones equivalentes al 40% en el número potencial de granos de las panículas, el peso individual de grano se incrementó hasta en 10%.

La cinética del crecimiento de los granos mostrada por las variedades de avena evaluadas en el presente trabajo fue similar a la reportada en otros cultivos anuales como maíz (Gambín *et al.*, 2007; Borrás *et al.*, 2009) y soya (Egli y Bruening, 2001) y estuvo caracterizada por incrementos en el contenido de agua hasta llegar a la mitad del periodo de llenado y posteriormente pérdidas en el contenido de agua hasta que se estabilizó el peso de grano. De igual manera, la relación positiva entre la tasa de llenado y el peso máximo del grano es consistente con lo expuesto por Egli (1998) quien señala que este parámetro suele de gran mayor importancia en la determinación del peso final de grano.

El comportamiento diferencial que mostraron las dos variedades en la respuesta del rendimiento de grano en función al número de granos y la compensación observada entre el número y el peso máximo de grano puso de manifiesto el avance genético logrado con la variedad Obsidiana, la cual ha sido reportada en otros trabajos como una variedad con buen rendimiento y elevado peso volumétrico de grano (Espitia et al., 2007; Bobadilla *et al.*, 2013). En trigo, la reducción en el peso individual de grano ante el incremento en el número de granos se puede explicar por un aumento de la fuente sobre la demanda de asimilados, ya sea por una mayor proporción de granos en las posiciones dominantes de las inflorescencias, mayor proporción de granos en el vástago principal o en los macollos dominantes, o combinaciones de estos factores (Slafer *et al.*, 2014). La importancia relativa de estos mecanismos no se ha dilucidado completamente en avena, por lo que se requieren realizar futuros trabajos para establecer con mayor precisión la jerarquía y plasticidad de los componentes numéricos del rendimiento (Mahadevan *et al.*, 2016). Por otra parte, el mayor peso individual de grano observado con los tratamientos en donde se aumentó proporcionalmente la fuente de asimilados es un claro indicador de que potencialmente se puede aumentar la tasa de acumulación de asimilados en el grano de las variedades de avena recomendadas para valles altos.

CONCLUSIONES

Las alteraciones en la fuente de asimilados causaron variación significativa en el número y el peso de grano en las dos variedades de avena. Las reducciones en la fuente de asimilados mediante sombreo o defoliado disminuyeron significativamente el número de granos e incrementaron en el peso individual de grano. El incremento relativo en la fuente de asimilados a través de reducciones en el número de estructuras reproductivas (desespiguillado y raleo) se vio compensado con peso individual de grano. La tasa de llenado fue el componente que explicó en mayor medida los cambios en el peso individual de grano provocados por los cambios en las relaciones fuente-destino. Existe potencial para lograr mayor tasa de acumulación de asimilados en el grano de las variedades de avena de valles altos.

LITERATURA CITADA

- Bobadilla M. M., A. J. G. Vázquez, M. A. Á. Perches, J. J. G. Rodríguez, E. E. Rangel, N. M. Vázquez y J. C. Prieto (2013) Rendimiento y calidad de semilla de avena en función de la fecha y densidad de siembra. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 7: 973-985.
- Borras, L., G. A. Slafer, and M. E. Otegui (2004) Seed dry weight response to source sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*. 78:131–146
- Borrás L., C. Zinselmeier, M. L. Senior, M. E. Westgate and M. G. Muszynski (2009) Characterization of grain-filling patterns in diverse maize germoplasm. *Crop Sci* 49:999-1009.

- Egli D. B. (1998) *Seed Biology and the Yield of Grain Crops*. CAB International, Wallingford, U.K. 184 p.
- Egli D. B. and W. P. Bruening (2001) Source-sink relationships, seed sucrose levels and seed growth rates in soybean. *Ann. Bot.* 88:235-402.
- Espitia R., E., H. E. Villaseñor M., J. H. Espino, J. J. Salmerón Z., R. M. González I, L Osorio A. (2007) Obsidiana, variedad de avena para la producción de grano y forraje en México. *Agricultura Técnica en México* 33:96-98.
- Gambín B. L., L. Borrás and M. E. Otegui (2007) Kernel water relations and duration of grain filling in maize temperate hybrids. *Field Crops Research*. 101:1-9
- Guberac J. V. J. Martincic and D. Banaj (1999) Influence of cereal seed size on shoot and root length. *Bodenkultur* 50(1):39-43.
- Jandel Scientific (1991) *Table Curve V. 3.0. User's manual versión 3.0 AISN software*. Jandel Scientific, Corte Madera, CA.
- Klinck H.R., S.L. Sim (1976) The influence of source of photosynthate and sink size on grain yield in oats (*Avena sativa* L.) *Annals of Botany* 40:785-793.
- Mahadevan M., D.F. Calderini, P.K. Zwer, V.O. Sadras (2016) The critical period for yield determination in oat (*Avena sativa* L.). *Field Crops Research* 199:109-116.
- Peralta N. A. y P. E. Marino (2011) Efecto del régimen de defoliación sobre la producción de grano en trigo doble propósito. *Agriscientia* 28, n.1:1-11.
- Radley M. E. and G. N. Thorne (1981) Effects of decreasing the number of grains in ears of cvs Hobbit and Maris huntsman winter wheat. *Ann Appl Biol.* 98:149-1456.
- SAS Institute (2002) *Version 9.00 SAS Institute Inc., Cary, NC, USA*.

Sheehy J. E., M. J. A. Dionora, P. L. Mitchell (2001) Spikelet numbers sink size and potential yield in rice. *Field Crops Research*. 71:77-85.

Slafer, G.A., R. Savin, V.O, Sadras (2014) Coarse and fine regulations of wheat yield components in response to genotype and environment. *Field Crops Research* 157: 71-83.

**7.2. CAMBIOS EN LOS COMPONENTES FISIOLÓGICOS Y NUMÉRICOS DEL
RENDIMIENTO DE GRANO ANTE LAS RELACIONES FUENTE-DEMANDA EN DOS
VARIEDADES DE Avena sativa L. (AVENA)**

**CAMBIOS EN LOS COMPONENTES FISIOLÓGICOS Y NUMÉRICOS DEL
RENDIMIENTO DE GRANO ANTE LAS RELACIONES FUENTE-DEMANDA EN
DOS VARIEDADES DE Avena sativa L. (AVENA)**

ANAYA, T.J.D. 1; Estrada, C.G. 2; Martínez, R.C.G. 2

1 Programa de Maestría en Ciencia Agropecuarias y Recursos Naturales.

Universidad Autónoma del Estado de México. Campus Universitario “El Cerrillo”
Piedras Blancas, Toluca, Estado de México. C.P. 50200.

2 Universidad Autónoma del Estado de México. Facultad de Ciencias Agrícolas.
Campus Universitario El Cerrillo Piedras Blancas. Mpio. Toluca, Mex. CP.50200.
tel.(fax) 2-96-55-29 y 2-96-55-31. Correo electrónico: cgmartinezr@uaemex.mx

RESUMEN

En el cultivo de avena (*Avena sativa* L.) el rendimiento de grano es un carácter complejo que se puede estudiar a través del análisis de sus componentes fisiológicos (biomasa e índice de cosecha) y numéricos (número de granos y peso individual de grano). El objetivo del presente trabajo fue estudiar los efectos de la reducción e incremento en la fuente o en la demanda sobre los componentes fisiológicos y numéricos en dos variedades de avena para valles altos. El trabajo se desarrolló en el ciclo agrícola primavera-verano del 2010, en Toluca, México, con las variedades Avemex y Obsidiana y cinco tratamientos de manipulación fuente-destino a partir de la antesis (T1. raleo de surcos, T2. desespiguillado, T3. Defoliación, T4. Sombreo, T5. Testigo). Los tratamientos fuente-demanda indujeron variaciones importantes en los componentes fisiológicos y numéricos del rendimiento de grano de las dos variedades de avena, demostrando que la limitación de asimilados después de antesis reducen la capacidad de fijación de las flores fértiles y el número potencial de granos a madurez fisiológica. La variedad Obsidiana superó significativamente a la variedad Avemex en rendimiento y peso individual de grano. En las dos variedades de avena el número de granos por unidad de superficie fue el principal responsable de las variaciones observadas en el rendimiento de grano. En las dos variedades el número de panículas por m² fue el componente secundario que afectó en mayor medida al número de granos por m². Los resultados obtenidos en el presente trabajo indican que la elección del genotipo y las estrategias de manejo agronómico pueden aumentar la expresión de los componentes fisiológicos y numéricos que determinan del rendimiento potencial de grano en avena de valles altos.

Palabras clave: *Avena sativa* L., Fuente-Demanda, Rendimiento, Peso del Grano, Número de Granos.

SUMMARY

In the cultivation of oats (*Avena sativa* L.) the grain yield (GR) is a complex character that can be studied through the analysis of its physiological (biomass and harvest index) and numerical components (number of grains and individual weight grain). The objective of the present work was to study the effects of the reduction and increase in the source or in the demand on the physiological and numerical components in two varieties of oats for high valleys. The work was carried out in the spring-summer agricultural cycle of 2010, in Toluca, Mexico, with the Avemex and Obsidiana varieties and five treatments of source-sink handling from the anthesis (T1. Thinning, T2. Removal of spikelets, T3). Defoliation, T4. Shading and T5. Control). Source-Sink treatments induced important variations in the physiological and numerical components of the grain yield of the two varieties of oats, demonstrating that the limitation of assimilates after anthesis reduces the fixing capacity of the fertile flowers and the potential number of grains to physiological maturity. The Obsidiana variety significantly outperformed the Avemex variety in individual grain yield and weight. In the two varieties of oats, the number of grains per unit area was mainly responsible for the observed variations in grain yield. In both varieties, the number of panicles per m² was the secondary component that affected the number of grains per m² to a greater extent. The results obtained in the present work indicate that the choice of genotype and agronomic management strategies can increase the expression of the physiological and numerical components that determine the potential grain yield in oats of high valleys.

Key words: *Avena sativa* L., source-sink, yield, grain weight, number of grains.

INTRODUCCIÓN

En los cultivos anuales el rendimiento de grano (RG) es un carácter complejo cuya generación y determinación se puede estudiar principalmente a través del análisis de sus componentes fisiológicos (biomasa e índice de cosecha) y numéricos (número de granos y peso individual de grano). En el caso de la avena (*Avena sativa* L.) se reconocen tres componentes numéricos del rendimiento: i) número de panículas por unidad de área (NP), ii) número de grano por panícula (GP) y iii) peso del grano (PG). Otros atributos que influyen fuertemente en el proceso de formación del rendimiento son la biomasa (BM), el índice de cosecha (Peltonen-Sainio *et al*, 2007a), la tasa de crecimiento (Takeda y Frey, 1976, Hesel y Frey, 1983) y la duración del área foliar (Zhao *et al*. 2009).

Los cambios en componentes fisiológicos y numéricos influyen de manera importante en la determinación de RG. Fischer (2008) sugirió que hay una superposición entre la determinación del número de granos y el peso individual del grano, los cuales pueden estar influenciados por eventos que ocurren hasta una semana antes de la antesis. Peltonen-Sainio (2007) encontró que el número de granos era un atributo más flexible que el tamaño de grano. En la avena, el pericarpio se forma completamente antes del llenado del grano dando un límite al tamaño del grano antes del llenado del mismo. La tasa de llenado de grano y el peso de grano se pueden modificar con el aborto de granos y la producción de granos terciarios (Browne *et al*, 2006). Esta alteración en las relaciones fuente-demanda se puede realizar mediante diferentes procedimientos como la eliminación de una flor, la mitad longitudinal de las espiguillas de cada espiga cada espiguilla o

cortando la parte superior de la espiga, observándose que el PG aumenta en respuesta a la reducción del NG de cada espiga (Calderini y Reynolds., 2000; Valdez-Gutiérrez *et al.*, 2006; y Mohapatra., *et al.*, 2009).

En otros estudios se ha reducido la fuente de asimilados, disminuyendo la cantidad de radiación solar con diferentes intensidades de sombreo (Mahadevan *et al.*, 2016) o mediante la eliminación parcial o total de hojas, demostrándose que este tipo de manipulaciones impactan negativamente en NG y PG (Ahmadi *et al.*, 2009; Cogliatti, D.H. *et al.*, 2010; Pedrol *et al.*, 2010; Peralta, N. *et al.*, 2011).

Las variaciones en RG y PIG no solo están determinadas por la relación fuente-demanda sino que también están influenciadas por el genotipo (G), el ambiente (A) y la interacción GXA (Borras *et al.*, 2009 y Bobadilla *et al.*, 2013).). En trigo, la reducción en el peso individual de grano ante el incremento en el número de granos se puede explicar por una aumento de la fuente sobre la demanda de asimilados, ya sea por una mayor proporción de granos en las posiciones dominantes de las inflorescencias, mayor proporción de granos en el vástago principal o en los macollos dominantes, o combinaciones de estos factores (Slafer *et al.*, 2014). La importancia relativa de estos mecanismos no se ha dilucidado completamente en avena, por lo que se requieren realizar trabajos para establecer con mayor precisión la jerarquía y plasticidad de los componentes numéricos del rendimiento (Mahadevan *et al.*, 2016). El presente trabajo se llevó a cabo con el objetivo de conocer cuáles son los efectos de la reducción o incremento en la fuente o en los

destinos sobre los componentes fisiológicos y numéricos del rendimiento de grano en dos variedades de avena para valles altos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se llevó a cabo durante el ciclo agrícola primavera-verano del 2010, en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrícolas dependiente de la Universidad Autónoma del Estado de México, localizada a 18 km al norte de la ciudad de Toluca, con coordenadas geográficas de 19°15'33" de latitud norte, 99°39'38" de longitud oeste y a una altura de 2640 msnm. De acuerdo a la clasificación de Köpen, modificada por García (1988) el tipo de clima predominante es C (w₂) w b i; templado húmedo, el más húmedo de los subhúmedos, con lluvias en verano y poca oscilación térmica, temperatura media anual de 12.8 °C y precipitación promedio anual de 900 mm. El suelo se caracteriza por tener una textura franco arcilloso (Vertisol Pélico, USDA, soil survey system), que le confiere una alta capacidad de retención de agua, pero con lento drenaje.

El experimento se estableció bajo condiciones de secano el 31 de Junio del 2010. La siembra se hizo a una densidad de 350 semillas por m², en parcelas de 6 surcos de 3 m de largo y 0.20 m de separación. Al momento de la siembra se fertilizó el terreno con el tratamiento 120-60-30 utilizando como fuentes de nitrógeno, fosforo y potasio; urea, superfosfato de calcio triple y cloruro de potasio respectivamente.

Material genético y diseño experimental.

Se evaluaron dos variedades de avena liberadas por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (Avemex y Obsidiana) y cinco

tratamientos de manipulación fuente-destino (T1. Desespiguillado: consistió en cortar de manera manual a las espiguillas que se encontraban después del segundo nudo de cada panícula. T2. Raleo de surcos: se retiraron en forma alternada todas las plantas de tres surcos de la parcela; quedando un total de tres surcos por parcela. T3. Defoliación: se eliminaron manualmente el 100 % de las hojas de cada una de las plantas. T4. Sombreo del cultivo: se colocó una malla sombra sobre el dosel de la parcela durante 10 días la cual redujo el 90 % de la radiación incidente. 5. Testigo: el cual se mantuvo sin ningún tipo de manipulación). Todos los tratamientos se aplicaron cuando inició la etapa de antesis. Los cinco tratamientos se aplicaron en cada una de las dos variedades y se distribuyeron de acuerdo a un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones.

Durante la conducción del experimento se registraron las principales etapas fenológicas del cultivo (Amacollamiento (A), Espiguilla Terminal (ET), Embuche (E), Antesis (Ant) y Madurez Fisiológica (MF)). El tiempo transcurrido en cada una de las etapas se expresó tanto en días calendario como en tiempo térmico utilizando como temperatura base de 0°C (Gallagher, 1979;). Para determinar el momento de ocurrencia de las etapas fenológicas de A, ET, E y Ant se utilizó la escala propuestas por Peltonen-Sainio (2007b) y Zadock (1974).

Determinación de la biomasa aérea

La producción de biomasa aérea se determinó muestreando hileras de plantas de 50 cm de longitud (0.20 m²) dentro de la parcela útil. Las muestras se subdividieron en vástagos principales y macollos. El peso seco de hojas (verdes o

muertas), tallos y panojas (cuando estuvieron presentes) de cada submuestra se registró después de secar estas en una estufa a 70°C durante 72 horas.

Determinación del número de flores fértiles

Durante la etapa de antesis, se seleccionaron en forma aleatoria 5 panículas de vástagos principales, buscando que tuvieran aproximadamente el mismo número de espiguillas. El número de flores fértiles por espiguilla de cada panícula se determinó al observar bajo un microscopio estereoscópico aquellas flores que se encontraban en un estadio mayor a 9.5 según la escala de Waddington *et al*, (1983), es decir, se consideraron como flores fértiles aquellas que presentaron ovario desarrollado, estigma bífido completo y anteras verdes y turgentes.

Rendimiento de grano y sus componentes

El experimento se cosechó una vez que las plantas alcanzaron la madurez fisiológica. En esta etapa se realizó un muestreo en el cual se cosecharon dos metros lineales y se procedió a separar en vástagos principales y macollos, con esto se determinó el rendimiento de grano por unidad de superficie, el número de granos, el peso individual de granos, el número de panículas por m², el número de granos por panícula y el número de espiguillas por panícula (vástago principal), para determinar esta variable se seleccionaron 5 panículas de forma aleatoria de igual número de espiguillas para realizar posteriormente el conteo de granos.

Análisis estadístico de los datos

Las variables de respuesta se sometieron a análisis de varianza de acuerdo al modelo lineal de un experimento bifactorial en bloques completos al azar. Cuando

la prueba de F resultó significativa, se realizó la comparación de medias utilizando la prueba de Tukey a un nivel de significancia del 0.05. Las relaciones entre variables se analizaron mediante análisis de regresión lineal simple. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico SAS System for Windows versión 9.00 (SAS institute, 2002).

RESULTADOS

Las condiciones meteorológicas ocurridas durante la estación de crecimiento se presentan en la Figura 1, en donde se aprecia que el periodo de siembra a madurez fisiológica fue 121 días, con temperaturas mínima promedio de 7.8 °C y máxima promedio de 20.8 °C. La precipitación total fue de 754.7 mm con presencia de fuertes lluvias durante los meses de agosto y septiembre. No se presentaron diferencias significativas entre el ciclo ontogénico de las variedades, las cuales mostraron casi la misma duración en las etapas de emergencia a máximo número de primordios, hoja bandera, embuche, antesis y madurez fisiológica (Figura 1).

Únicamente se presentaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre variedades para RG, mientras que para los tratamientos fuente-demanda hubo diferencias significativas para los dos componentes fisiológicos y rendimiento de grano. La interacción Variedades X Tratamientos resultó significativa para biomasa (BM) e índice de cosecha (IC) (Cuadro 1). La variedad Obsidiana superó significativamente a la variedad Avemex en RG, mientras que Obsidiana mostró mayor BM e IC. En ambas variedades los tratamientos fuente-demanda provocaron variaciones importantes en los componentes fisiológicos y RG. En el Testigo y en los

tratamientos con sombreado se obtuvieron los máximos promedios en BM, mientras que con la aplicación del defoliado se elevó el IC con relación a los otros tratamientos; en las dos variedades los máximos RG se obtuvieron con los testigos y mientras que al aplicar raleo se redujo significativamente el RG en las dos variedades de avena (Cuadro 1). El RG mostró relación positiva con BM ($R^2=0.32$) e IC ($R^2=.02$), sin embargo, en ambos casos la relación lineal no resultó significativa (Figura 2)

La relación entre el NG en madurez fisiológica y el número de flores fértiles (FF) en antesis (Figura 3), evidencia que la avena presenta aborto natural de flores fértiles (FF). Al aplicar los tratamientos de fuente-demanda se alteró positiva o negativamente la relación entre flores fértiles y NG. Al disminuir la fuente (sombreado y defoliado) se incrementó el porcentaje de aborto de flores en las dos variedades de avena, habiendo una disminución en el número de granos por panícula, mientras que en los tratamientos en los que se aumentó la fuente de asimilados (Raleo y Desespiguillado) hubo un número de granos por panícula debido a un mayor amarre de flores (Figura 2)

En el Cuadro 2 se muestran los valores de los componentes numéricos del RG. En todos estos atributos se encontraron diferencias significativas entre variedades y entre tratamientos, mientras que para la interacción variedades x tratamientos, únicamente para el número de paniculas por m^2 (N Pan m^2), mientras que con el resto de los tratamientos no se alteró significativamente este componente con relación al testigo. Con el tratamiento de raleo aplicado a las dos variedades se

redujo de manera significativa el N Pan m². El número de granos por panícula (NG Pan⁻¹) mostró fuertes variaciones entre tratamientos dentro de ambas variedades, superando la variedad Obsidiana a Avemex sobre todo con el tratamiento testigo y el raleo (Cuadro 2). El número de granos por m² (NG) varió considerablemente entre y dentro de variedades por efecto de los tratamientos fuente-demanda, observándose en la mayoría de los casos mayores promedios con los tratamientos testigo y con la defoliación, mientras que con el raleo y el sombreo se redujo significativamente la expresión de este componente (Cuadro 2). El peso individual del grano (PIG) también se alteró significativamente por efecto de los tratamientos fuente-demanda, reduciéndose significativamente cuando disminuyó la fuente de asimilados a través de la defoliación y el sombreo (Cuadro 2, Figura 4).

Las variaciones observadas en el NG m² fueron explicadas principalmente por cambios en el NG Pan⁻¹ (Figura 5a) más que por el cambio en N Pan m² (Figura 5b). Por su parte, el RG estuvo más relacionado con el NG m² en las dos variedades (Figura 6a) que con el peso individual del grano (Figura 6b).

La Figura 7 muestra la respuesta del NG m² en función del número de granos del vástago principal (NGVP) y el número de granos de macollos (NGMac). En el caso de la variedad Avemex existió mayor aporte de granos generados por el NGVP que por los generados en los macollos, mientras que en Obsidiana los aportes del NGVP y NGMac fue muy similar lo cual indica la importancia del amacollamiento en esta variedad.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Las alteraciones de la relación fuente-demanda modificaron en mayor o menor medida los componentes fisiológicos y numéricos del RG lo que permitió explorar distintos niveles de producción de biomasa y rendimiento de grano en las dos variedades de avena. Este tipo de estudios se han reconocido como estrategias de manejo para lograr un mayor entendimiento de la generación del rendimiento de grano en cultivos de grano (Borrás *et al.*, 2004 y Peltonen-Sainio *et al.*, 2008).

En una primera instancia, la limitación por asimilados después de antesis, redujo la capacidad del amarre de las flores fértiles disminuyendo el número potencial de granos a madurez fisiológica, lo que coincide con lo reportado por otros autores en cereales de granos pequeños (Bancal *et al.*, 2009), resaltando la importancia de mantener condiciones favorables de crecimiento para lograr mayor disponibilidad de asimilados durante la antesis.

El rendimiento en cultivos de grano es el resultado de una serie de eventos que ocurren de manera secuencial o de forma simultánea que desencadenan una serie de procesos fisiológicos que se manifiestan en mayor o menor acumulación de biomasa y en función de la generación de mayor o menor número de destinos reproductivos mayor o menor potencial de rendimiento de grano (Austin *et al.*, 1980).

En el presente trabajo se lograron reproducir artificialmente variaciones importantes en los componentes fisiológicos y numéricos del rendimiento de grano de las dos variedades de avena. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Peltonen-Sainio *et al.*, 2007a, en donde el rendimiento de avena es explicado principalmente

por cambios en el número de granos más que por el peso de los mismos. Analizando los componentes numéricos que determinan el rendimiento se observó que para las dos variedades de avena el número de granos por unidad de superficie es el principal responsable de las variaciones observadas en el rendimiento de grano, lo que también concuerda con lo observado en otros cereales de grano pequeño como trigo (Fischer, 2008) y triticale (Estrada *et al.*, 2008b).

Al descomponer el número de granos por unidad de superficie en sus componentes secundarios, en las dos variedades se encontró mayor dependencia con el número de panículas que con el número de granos por panícula. Sin embargo, al analizar la contribución del vástago principal y los macollos hacia el número de granos por unidad de superficie se observó que en la variedad Avemex los granos producidos por los vástagos principales contribuyeron en mayor medida que los macollos a este componente numérico, mientras que en Obsidiana la contribución de los vástagos principales y macollos fue más equilibrada. Lo anterior puede ser un indicativo de que la generación y mantenimiento de macollos tendría mayores repercusiones en la variedad Obsidiana que en Avemex. Estos resultados muestran la importancia que en un momento dado puede tener la elección del genotipo y las estrategias de manejo agronómico que potencialmente pueden favorecer la expresión de los componentes fisiológicos y numéricos del rendimiento de grano en avena de valles altos.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, M.W.; Grafius, J.E. 1971. Yield component compensation-alternative interpretations. *Crop Science* 11:33-35.
- Ahmadi, A., M. Joudi and M. Janmohammadi. 2009. Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Res.*, 113: 90-93.
- Austin, R. B., Bingham, J. N., Blackwell, R. D., Evans, L. T., Ford, M. A., Morgan, C. L., Taylor, M. 1980. Genetic improvement in Winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *Journal of Agricultural Science* 94, 675-689.
- Bancal MO., Robert C., Ney B. 2007. Modelling wheat growth and yield losses from late epidemics of foliar diseases using loss of Green area per later and pre-anthesis reserves. *Annals of botany* 100, 777-789.
- Bobadilla M. M., A. J. G. Vázquez, M. A. Á. Perches, J. J. G. Rodríguez, E. E. Rangel, N. M. Vázquez y J. C. Prieto. 2013. Yield and quality of oat seed in function of date and plant density. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* Vol.4 Núm.7: 973-985.
- Borrás L., C. Zinselmeier, M. L. Senior, M. E. Westgate and M. G. Muszynski. 2009. Characterization of grain-filling patterns in diverse maize germosplasm. *Crop Sci* 49:999 1009.

- Borras, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E. 2004. Seed dry weight response to sourcesink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86, 131–146.
- Browne R.A., White E.M., Burke J.I. 2006. Responses of developmental yield formation processes in oats to variety, nitrogen, seed rate and plant growth regulator and their relationship to quality. *Journal of Agricultural Science* 144:533-545.
- Bruckner, P.L. and R.C. Froberg. 1987. Stress tolerance adaptation in spring wheat. *Crop Sci.*, 27: 31-36.
- Calderini DF, Reynolds MP. 2000. Changes in grain weight as a consequence of de-graining treatments at pre- and post-anthesis in synthetic hexaploid lines of wheat (*Triticum durum* x *T. tauschii*). *Australian Journal of Plant Physiology* 27, 183-191.
- Cogliatti, D.H.; M.F. Cataldi y Iglesias. F. 2010. Estimación del área de las hojas en plantas de trigo bajo diferentes tipos de estrés abiótico. *Agriscientia*, vol. xXVII: 43-53
- Estrada-Campuzano G., Miralles D.J., Slafer, G.A. 2008b. Yield determination in triticale as affected by radiation in different development phases. *J. Agronomy.*, 597–605.
- Fischer, R. A. 2008. The importance of grain or Kernel number in wheat: a reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Res.* 105, 15-21.

- García E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto Nacional de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 102p.
- Helsel, D.B. and Frey, K.J. 1978. Grain yield variations in oats associated with differentiation among oat lines. *Crop Science* 18:765-769.
- Mahadevan M., D.F. Calderini, P.K. Zwer, V.O. Sadras. 2016. The critical period for yield determination in oat (*Avena sativa* L.). *Field Crops Research* 199:109-116.
- Mohapatra, P.K., R.K. Sarkar., Kuanar. S.R. 2009. Starch synthesizing enzymes and sink strength of grains of contrasting rice cultivars. *Plant Science*, 177(2): 142-158.
- Pedrol H. M.; Castellarín J.M. & Ferraguti F.J. 2010. Crecimiento, producción de granos por planta y variación del índice de cosecha según genotipo y ambiente. En: Actas IX Congreso Nacional de Maíz. Rosario Santa Fe. P 113.
- Peltonen-Sainio P, Kangas A, Salo Y, Jauhiainen L. 2007a. Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: Evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Research* 100, 179-188.
- Peltonen-Sainio, P., Rajala, A. 2007b. Duration of vegetative and generative development phases in oat cultivars released since 1921. *Field Crops Res.* 101, 72 – 79.

- Peltonen-Sainio P., Muurinen S., Rajala A., Jauhiainen L. 2008. Variation in harvest index of modern spring barley, oat and wheat cultivars adapted to northern growing conditions. *Journal of Agricultural Science* 146: 35-47
- Peralta N., Abbate y Marino. P. E. 2011. Efecto del régimen de defoliación sobre la producción de grano en trigo doble propósito. *Agriscientia* 28, n.1:1-11
- SAS Institute. 2002. Version 9.00 SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Slafer, G.A., Savin.R. Sadras. V.O, 2014. Coarse and fine regulations of wheat yield components in response to genotype and environment. *Field Crops Research* 157: 71-83.
- Takeda,K. and Frey, K.J. 1976. Contribution of vegetative growth rate and harvest index to grain yield of progenies from *Avena sativa* x *A. steriliscrosses*. 2, 771-4.
- Valdez-Gutierrez J., Mendoza-Onofre L. E., Vaquera-Huerta H., Córdova-Téllez L., Mendoza-Castillo Ma. del C., García-de los Santos. 2006. Raleo de flores, rendimiento de semilla y distribución de materia seca post-antesis en sorgo. *Agrociencia* 40:303-314.
- Waddington SR, Cartwright PM, Wall PC. 1983. A quantitative scale of spike initial pistil development in barley and wheat. *Annals of Botany* 51, 119-130.
- Zadoks J. C., Chang T. T., Konzak C. F. 1974. A decimal code for the growth stage of cereals. *Weed Research* 14, 415-421.

Zhao, G.Q., Ma, B.L., Ren, C.Z. 2009. Responses of nitrogen uptake and partitioning to critical nitrogen supply in oat cultivars. *Crop Science* 49: 1040-1048

FIGURAS Y CUADROS

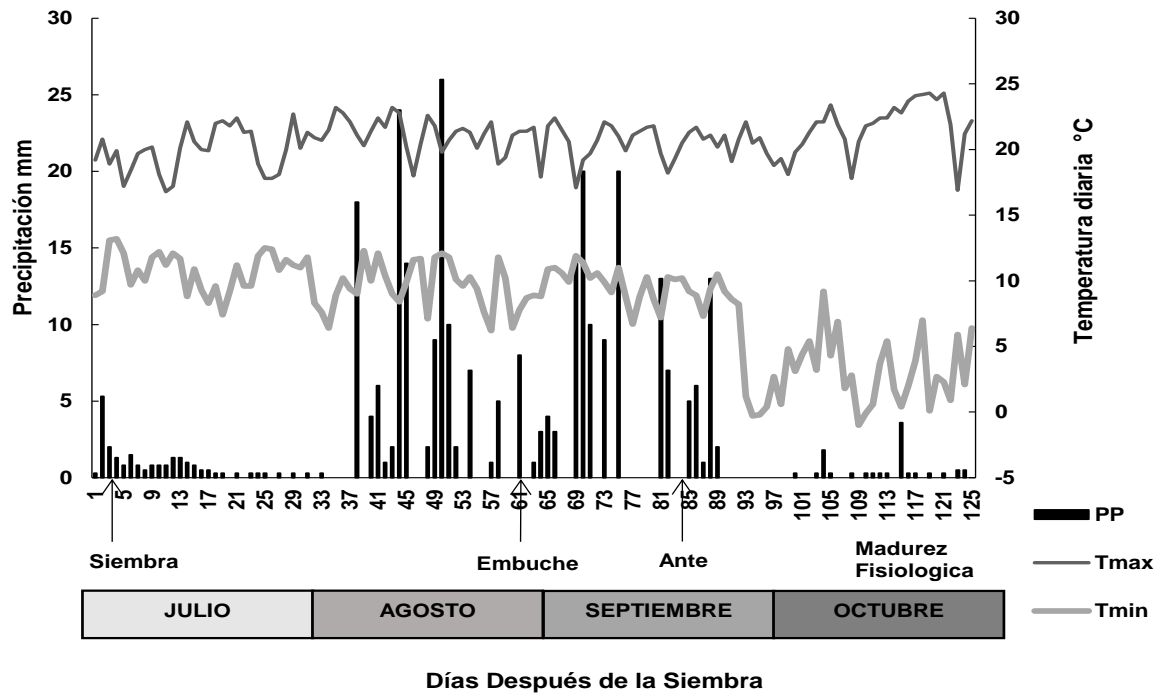


Fig. 1. Etapas fenológicas Embuche (EMB) y Antesis (Ant), Temperatura máxima (Tmax), Temperatura mínima (Tmin), y Precipitaciones (PP) diarias durante el ciclo agrícola primavera-verano del 2010, de la Facultad de Ciencias Agrícolas del Estado de México.

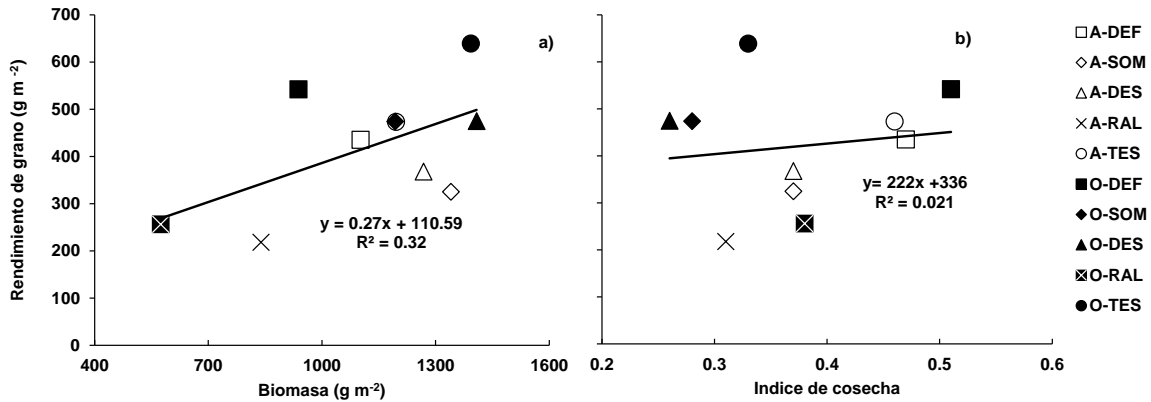


Figura. 2. Relación entre el rendimiento de grano g m^{-2} con la Biomasa g m^{-2} y el Índice de cosecha para dos variedades de avena de valles altos y cinco tratamientos A-DEF (Avemex Defoliado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-TES (Avemex Testigo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo), O-SOM (Obsidiana Sombreo), O-TES (Obsidiana Testigo).

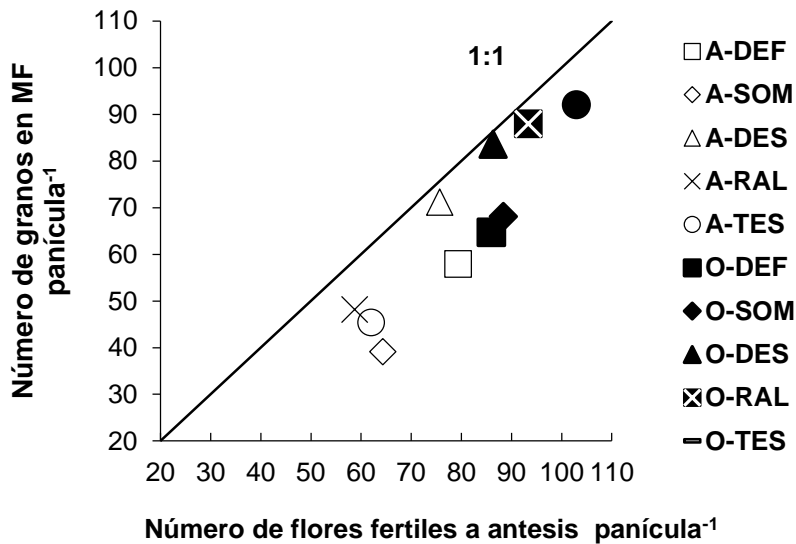


Fig. 3. Relación entre el número de granos en madurez fisiológica por panícula y flores fértiles en antesis por panoja, para dos variedades de avena avemex y obsidiana sometidos a cinco tratamientos de fuente-demanda y cinco tratamientos A-DEF (Avemex Defoliado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-TES (Avemex Testigo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo), O-SOM (Obsidiana Sombreo), O-TES (Obsidiana Testigo). La línea indica la relación 1:1.

Cuadro.1. Componentes fisiológicos del rendimiento de grano (RG), IC (índice de cosecha) para dos variedades de avena de valles altos sometidas a cinco tratamientos fuente-demanda.

Variedad	Tratamiento fuente-destino	BM (g m ⁻²)	IC	RG (g m ⁻²)
Avemex	Defoliación	1102 abc	0.47 ab	435 abc
	Sombreo	1340 a	0.37 abc	325 bc
	Desespiguillado	1268 ab	0.37 abc	368 bc
	Raleo	839 cd	0.31 bc	218 c
	Testigo	1196 abc	0.46 ba	473 a
	Media	1149	0.39	364
Obsidiana	Defoliación	938 bcd	0.51 a	542 ab
	Sombreo	1193 abc	0.28 bc	474 abc
	Desespiguillado	1408 a	0.26 bc	475 abc
	Raleo	574 d	0.38 abc	256 c
	Testigo	1393 a	0.33 abc	639 a
	Media	1101	0.35	477
Fuente de variación				
Variedades		1.04 ns	3.09 ns	12.47 **
Tratamientos		25.52**	7.11 **	10.69 **
Variedades X Tratamientos		3.77*	3.08 *	0.83 ns

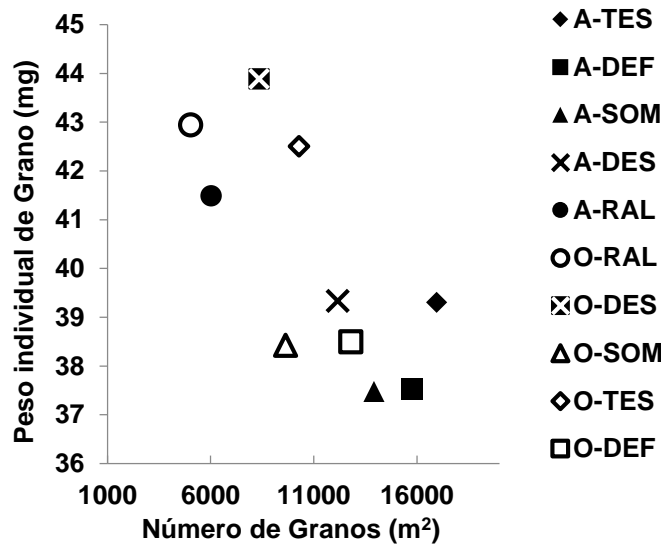


Fig. 4. Número de Granos por unidad de superficie (NG) y el peso individual del grano (PIG), para dos variedades de avena Avemex y Obsidiana, sometidos a 5 tratamientos de manipulación fuente-demanda y cinco tratamientos A-DEF (Avemex Defoliado), A-TES (Avemex Testigo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-TES (Obsidiana Testigo), O-SOM (Obsidiana Sombreo), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo).

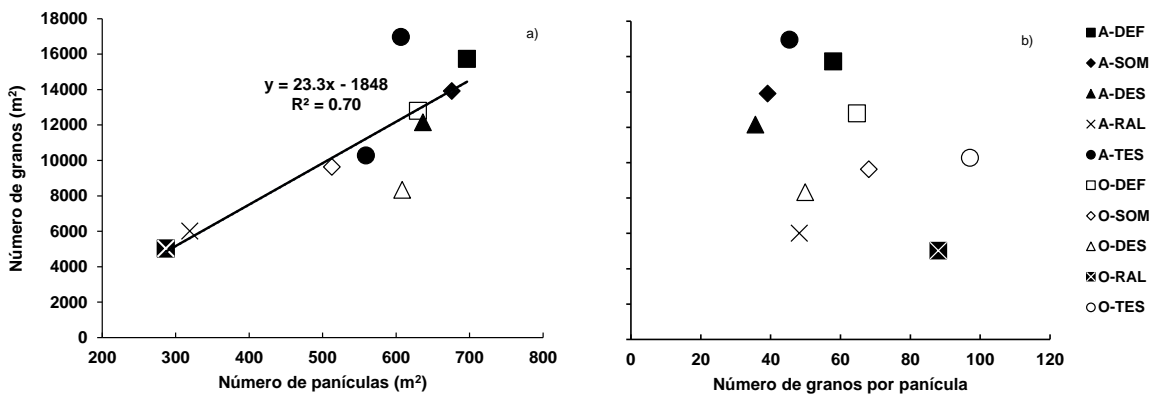


Figura 5. Relación entre el Número de granos m^2 con el Numero de panícula m^2 y el Número de granos por panícula, para dos variedades de avena y cinco tratamientos de manipulación Fuente-Demanda y cinco tratamientos A-DEF (Avemex Defoliado), A-TES (Avemex Testigo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-TES (Obsidiana Testigo), O-SOM (Obsidiana Sombreo), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo).

Cuadro.2. Valores de medias para las variables de los Componentes numéricos del rendimiento, Número de panículas por m² (NPanm²), Número de granos por panícula (NGPan⁻¹), Numero de granos m² (NG) y Peso individual de grano mg. (PIG). Para dos variedades de avena de valles altos.

Variedad	Tratamiento	N Pan m ⁻²	NG Pan ⁻¹	NG m ⁻²	PIG
	fuelle-destino				(mg)
Avemex	Defoliación	696 a	58 cde	15728 ab	36.9 c
	Sombreo	675 a	39 de	13917 abc	37.5 c
	Desespiguillado	636 a	35 e	12154 abcd	40.2 bc
	Raleo	319 b	48 cde	6013 de	42.9 ba
	Testigo	606 a	45 cde	16959 a	39.1 bc
	Media	587	45	12954	39.3
Obsidiana	Defoliación	630 a	64 bcd	12794 abc	36.9 bc
	Sombreo	512 a	68 bc	9632 bcde	37.5 bc
	Desespiguillado	608 a	49 cde	8340 cde	43.9 a
	Raleo	286 b	88 ab	5029 e	43.4 a
	Testigo	559 a	97 a	10271 bcde	42.5 a
	Media	519	73	9213	40.8
Fuente de variación		Valores de F			
Variedades		65.65**	8.15*	20.22**	7.64*
Tratamientos		8.70**	29.24**	14.05**	20.49**
Variedades X Tratamientos		5.50**	1.10 ns	1.25 ns	2.36 ns

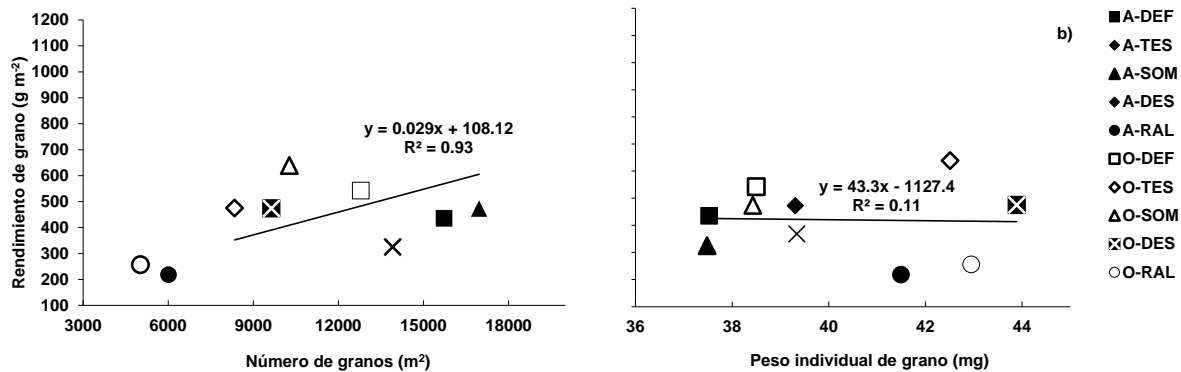


Figura. 6. Relacion entre el rendimiento con el numero de granos y peso individual de grano para dos variedades de avena Avemex y Obsidiana sometidas a 5 tratamientos de manipulaci3n fuente-demanda A-DEF (Avemex Defoliado), A-TES (Avemex Testigo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-TES (Obsidiana Testigo), O-SOM (Obsidiana Sombreo), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo).

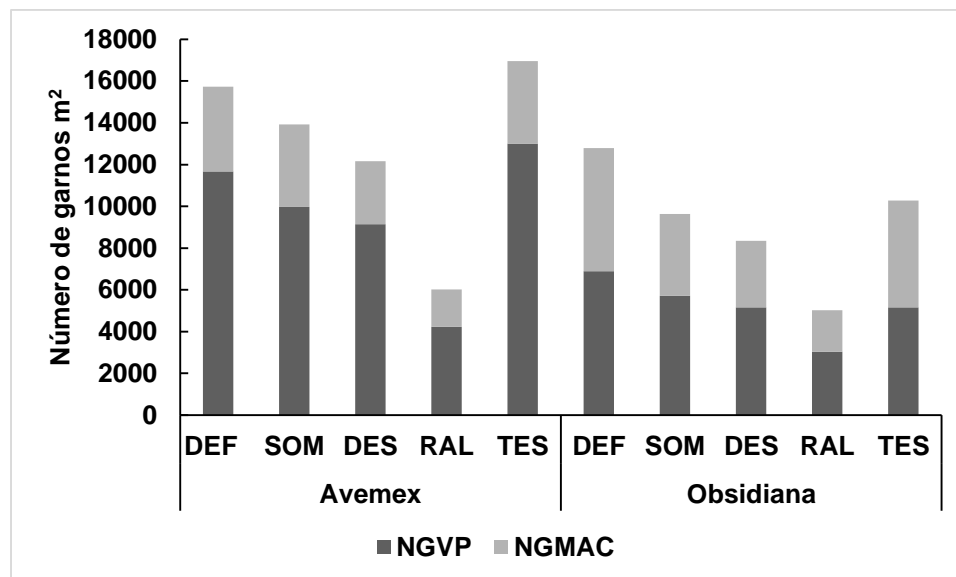


Figura. 7. N3mero de granos del vástago principal (NGVP) y N3mero de granos de macollos para dos variedades de avena de valles altos sometidas a cinco tratamientos fuente-demanda y cinco tratamientos A-DEF (Avemex Defoliado), A-TES (Avemex Testigo), A-SOM (Avemex Sombreado), A-DES (Avemex Desespiguillado), A-RAL (Avemex Raleo), O-DEF (Obsidiana Defoliado), O-TES (Obsidiana Testigo), O-SOM (Obsidiana Sombreo), O-DES (Obsidiana Desespiguillado) y O-RAL. (Obsidiana Raleo).

VIII. DISCUSIÓN GENERAL

El estudio de las bases ecofisiológicas del rendimiento de grano es fundamental para la generación de mejores estrategias de manejo agronómico y en la identificación de atributos y métodos de selección que permitan mayores avances en el mejoramiento genético de los cultivos. En el caso particular de la avena aún existe una amplia brecha entre los rendimientos actuales y los rendimientos potenciales. En este sentido, Peltonen-Sainio (2007) observó que el número de granos es un rasgo más flexible que el peso de grano, por lo que realizar trabajos que permitan un mejor entendimiento de la respuesta del rendimiento de grano a alteraciones en la disponibilidad de asimilados durante las diferentes fases fenológicas ayudará a elevar su rendimiento potencial. En la presente investigación se estudiaron las repercusiones que desencadenan los cambios en las relaciones fuente–destino (la capacidad de asimilados disponibles para el grano y la capacidad del grano para captar esos asimilados) sobre la generación del rendimiento de grano poniendo énfasis en sus componentes fisiológicos y numéricos, partiendo del hecho de que las dos variedades tuvieron casi la misma duración en las etapas de su ciclo ontogénico por lo cual estuvieron sujetas a las mismas condiciones ambientales durante toda la estación de crecimiento.

Las manipulaciones en las relaciones fuente-destino llevadas a cabo en el presente trabajo como se muestran en el capítulo 1 y 2 de los resultados, permitieron inducir cambios en mayor o menor medida sobre el número y peso individual de grano en las dos variedades de avena evaluadas. En virtud de que todos los tratamientos se

impusieron justo al inicio de antesis, las reducciones observadas en el número de granos y en el peso individual de grano pueden atribuirse por un lado a fallas en la polinización o incrementos en la tasa de aborto en las flores fecundadas y por otro lado a una menor tasa de llenado de grano debida a menores tasas de fotosíntesis causadas por la defoliación o el sombreado. Esto concuerda con los resultados obtenidos en Canadá por Klinck y Sim (1976), quienes encontraron reducciones equivalentes a 20% en el rendimiento, vía menor número y peso individual de grano, en dos variedades de avena defoliadas totalmente durante la antesis, y también con los resultados obtenidos en Australia y Chile por Mahadevan *et al.* (2016) quienes después de aplicar distintos tratamientos de sombreado sobre tres variedades de avena a lo largo el ciclo de cultivo, concluyeron que las reducciones en rendimiento causadas por un periodo de 15 días durante la antesis fueron provocadas principalmente por una caída en el número de granos por m², mientras que el peso individual de grano proporcionalmente resultó menos afectado.

Por otro lado, cuando se incrementó de manera indirecta la fuente de asimilados hacia los granos, ya sea a través de la remoción de espiguillas en las panículas (desespiguillado) o mediante la reducción en el número de plantas por unidad de superficie (raleo) se modificó positivamente el peso individual de grano vía mayor tasa de llenado, como se observó en Avemex, o ampliando el periodo de llenado de grano, como fue el caso de Obsidiana. Klinck y Sim (1976) también estudiaron el efecto del número de granos sobre el peso individual de grano en avena y señalan

que a partir de reducciones equivalentes al 40% en el número potencial de granos de las panículas, el peso individual de grano se incrementó hasta en 10%.

La cinética del crecimiento de los granos mostrada por las variedades de avena evaluadas en el presente trabajo fue similar a la reportada en otros cultivos anuales como maíz (Gambín *et al.*, 2007; Borrás *et al.*, 2009) y soya (Egli y Bruening, 2001) y estuvo caracterizada por incrementos en el contenido de agua hasta llegar a la mitad del periodo de llenado y posteriormente pérdidas en el contenido de agua hasta que se estabilizó el peso de grano. De igual manera, la relación positiva entre la tasa de llenado y el peso máximo del grano es consistente con lo expuesto por Egli (1998) quien señala que este parámetro suele de gran mayor importancia en la determinación del peso final de grano.

El comportamiento diferencial que mostraron las dos variedades en la respuesta del rendimiento de grano en función al número de granos y la compensación observada entre el número y el peso máximo de grano puso de manifiesto el avance genético logrado con la variedad Obsidiana, la cual ha sido reportada en otros trabajos como una variedad con buen rendimiento y elevado peso volumétrico de grano (Espitia *et al.*, 2007; Bobadilla *et al.*, 2013). En trigo, la reducción en el peso individual de grano ante el incremento en el número de granos se puede explicar por un aumento de la fuente sobre la demanda de asimilados, ya sea por una mayor proporción de granos en las posiciones dominantes de las inflorescencias, mayor proporción de granos en el vástago principal o en los macollos dominantes, o combinaciones de estos factores (Slafer *et al.*, 2014). La importancia relativa de estos mecanismos no se ha dilucidado completamente en avena, por lo que se

requieren realizar futuros trabajos para establecer con mayor precisión la jerarquía y plasticidad de los componentes numéricos del rendimiento (Mahadevan *et al.*, 2016). Por otra parte, el mayor peso individual de grano observado con los tratamientos en donde se aumentó proporcionalmente la fuente de asimilados es un claro indicador de que potencialmente se puede aumentar la tasa de acumulación de asimilados en el grano de las variedades de avena recomendadas para valles altos.

Una mejor comprensión de las respuestas del rendimiento ante las alteraciones de la relación fuente-demanda dadas por sus componentes fisiológico y numéricos ha sido de gran avance en la fisiología de cultivos (Borrás *et al.*, 2004 y Peltonen-Sainio *et al.*, 2008).

La limitación por asimilados en los días después de antesis, disminuyó la capacidad del amarre de las flores fértiles disminuyendo el número de granos como ha sido reportado por otros autores en cereales de granos pequeños (bancal, 2009), el aspecto de mayor importancia para el rendimiento de grano es la disposición de asimilados durante la antesis.

El rendimiento en cultivos de grano es una función de la biomasa producida y el Índice de Cosecha (Austin *et al.*, 1980) de acuerdo con esto en avena los resultados obtenidos en este trabajo mostraron que el rendimiento de grano para sus componentes fisiológicos estuvo relacionados positivamente y significativamente tanto con la biomasa como con el índice de cosecha.

Los resultados obtenidos por Peltonen-Sainio *et al.*, 2007a, en donde el rendimiento de avena es explicado principalmente por cambios en el número de granos más que

por el peso de los mismos. Analizando los componentes numéricos que determinan el rendimiento se observó que para las dos variedades de avena el número de granos por unidad de superficie es el principal responsable de las variaciones observadas en el rendimiento de grano, los cuales concuerdan con los ya mencionados y aquellos reportados en otros cereales de grano pequeño (Fischer, 2008 y Estrada *et al.*, 2008b).

IX. CONCLUSIÓN GENERAL

De acuerdo con las condiciones en que se llevó a cabo la presente investigación y los resultados obtenidos, se pueden establecer las siguientes conclusiones:

- Las alteraciones en la fuente de asimilados causaron variación significativa en el número y el peso de grano en las dos variedades de avena. Las reducciones en la fuente de asimilados mediante sombreo o defoliado disminuyeron significativamente el número de granos e incrementaron indirectamente el peso individual de grano.
- El incremento relativo en la fuente de asimilados a través de reducciones en el número de estructuras reproductivas (desespiguillado y raleo) se vio compensado con mayor peso individual de grano.
- La tasa de llenado fue el componente del crecimiento que explicó en mayor medida las variaciones observadas en el peso individual de los granos, por lo que el mayor peso individual logrado cuando se incrementó la fuente de asimilados es un indicativo de que aún existe potencial para aumentar el peso de grano de las variedades de avena de valles altos.
- Las variedades Avemex y Obsidiana responden en forma diferencial a los cambios en las relaciones fuente-demanda. Sin embargo, en las dos variedades el rendimiento de grano se explica más por las variaciones en el número de granos por m² que por el peso individual de los mismos.

X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- A.B. Locatelli, 2007., Flowering time in oat: Genotype characterization for photoperiod and vernalization response. *Field Crops Research* 106 (2008) 242–247
- Adams, M.W.;Grafius, J.E. 1971. Yield component compensation-alternative interpretations. *Crop Science* 11:33-35.
- Agustín G. A., 2007., Monografía de la avena (*Avena sativa*) Secretaría de Desarrollo Rural del Estado de Puebla., p.6-7
- Ahmadi, A., M. Joudi and M. Janmohammadi, 2009. Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Res.*, 113: 90-93.
- Alam, M.S., A.H.M.M. Rahman, M.N. Nesa, S.K. Khan, N.A. Siddquie, 2008. Effect of source and/or sink restriction on the grain yield in wheat. *Journal of Applied Sci Res.*, 4(3):258-261.
- Austin, R. B., Bingham, J. N., Blackwell, R. D., Evans, L. T., Ford, M. A., Morgan, C. L., Taylor, M. 1980. Genetic improvement in Winter wheat yields since 1900and associated physiological changes. *Journal of Agricultural Science* 94, 675-689.

- Bancal MO., Robert C., Ney B., 2007. Modelling wheat growth and yield losses from late epidemics of foliar diseases using loss of Green area per later and pre-anthesis reserves. *Annals of botany* 100, 777-789.
- Bobadilla M. M., A. J. G. Vázquez, M. A. Á. Perches, J. J. G. Rodríguez, E. E. Rangel, N. M. Vázquez and J. C. Prieto. 2013. Yield and quality of oat seed in function of date and plant density. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 7: 973-985.
- Borrás L., C. Zinselmeier, M. L. Senior, M. E. Westgate and M. G. Muszynski. 2009. Characterization of grain-filling patterns in diverse maize germoplasm. *Crop Sci* 49:999-1009.
- Borras, L., G. A. Slafer, and M. E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 78:131-146.
- Browne R.A., White E.M., Burke J.I. 2006. Responses of developmental yield formation processes in oats to variety, nitrogen, seed rate and plant growth regulator and their relationship to quality. *Journal of Agricultural Science* 144:533-545.
- Bruckner, P.L. and R.C. Froberg, 1987. Stress tolerance adaptation in spring wheat. *Crop Sci.*, 27: 31-36.
- Calderini DF, Reynolds MP., 2000., Changes in grain weight as a consequence of de-graining treatments at pre- and post-anthesis in synthetic hexaploid lines

of wheat (*Triticum durum* x *T. tauschii*). *Australian Journal of Plant Physiology* 27, 183-191.

Cogliatti, D.H.; M.F. Cataldi y F. Iglesias 2010. Estimación del área de las hojas en plantas de trigo bajo diferentes tipos de estrés abiótico. *agriscientia*, vol. XXVII: 43-53

David M. Peterson., 1983., Effects of spikelet removal and post-heading thinning on distribution of dry matter and N in oats. *Field Crops Research, Volume 7, Pages41-50*

Egli D. B. 1998. *Seed Biology and the Yield of grain Crops*. CAB International, Wallingford, U.K. 184 p.

Egli D. B. and W. P. Bruening. 2001. Source-sink relationships, seed sucrose levels and seed growth rates in soybean. *Ann. Bot.* 88:235-402

Espitia R.E., Villaseñor M. H.E., Salmeron Z.J.J., Gonzalez I.R.G. y Osorio A.L. 2007. Obsidiana, variedad de avena para la producción de grano y forraje en México., *agricultura técnica en México* Vol.33 Num 1 pag 95-98

Estrada-Campuzano. G., D. J. Miralles and G. A. Slafer. 2008. Yield determination in triticale as affected by radiation in different development phases. *J. Agronomy.*, 597–605

- Estrada-Campuzano G., Miralles D.J., Slafer, G.A., 2008b. Yield determination in triticale as affected by radiation in different development phases. *J. Agronomy.*, 597–605.
- Fischer RA., Laing DR, 1976., Yield potential in a dwarf spring wheat and response to crop thinning. *Journal of Agricultural Science* 87, 113-122.
- Fischer, R. A., 2008. The importance of grain or Kernel number in wheat: a reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Res.* 105, 15-21.
- Gallagher JN., 1979. Field studies of cereal leaf growth. I. Initiation and expansion in relation to temperature and ontogeny. *Journal Experimental Botany* 30, 625-636.
- Gambín B. L., L. Borrás and M. E. Otegui. 2007. Kernel water relations and duration of grain 18 filling in maize temperate hybrids. *Field Crops Res.* 101:1-9.
- García E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto Nacional de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 102p.
- Guberac J. V. J. Martincic and D. Banaj. 1999. Influence of cereal seed size on shoot and root length. *Bodenkultur* 50(1):39-43.
- Helsel, D.B. and Frey, K.J. 1978. Grain yield variations in oats associated with differentiation among oat lines. *Crop Science* 18:765-769.
- Hoffmann, L.A., 1995. World production and use of oats. In: Welch, R.W. (Ed.), *The Oat Crop-Production and Utilization*. Chapman and Hall, London, pp. 34–61.

- Jedel PE, Hunt A.1990. Shading and thinning effects on multi- and standard-floret winter wheat. *Crop Science* 30, 128-133.
- Jandel Scientific. 1991. Table Curve V. 3.0. User's manual versión 3.0 AISN software. Jandel Scientific, Corte Madera, CA.
- Jenner CF. 1980. Effects of shading or removing spikelets in wheat: Testing assumptions. *Australian Journal of Plant Physiology* 7, 113-121.
- Kernich GC, Halloran GM., 1996. Temperature effects of the duration of the spikelet growth phase and spikelet abortion in barley. *Journal of Agronomy and Crop Science* 176, 23-29.
- Klinck H.R., S.L. Sim. 1976. The influence of source of photosynthate and sink size on grain yield in oats (*Avena sativa* L.) *Annals of Botany* 40:785-793.
- L. Antonio Mariscal–Amaro *et. al.* 2009., Genética de la resistencia a roya del tallo (*Puccinia graminis* f. sp. *avenae* Erikss. & Henning) en tres genotipos de avena (*Avena sativa* L.) *Agrociencia* v.43 n.8 México
- Li Yuan, 1999., Competition and sensitivity of wheat and wild oat exposed to enhanced UV-B radiation at different densities under field conditions *Environmental and Experimental Botany, Volume 41, Issue 1, , Pages 47-55*
- López H.J., Gonzalez R. H., Castro R. V. M., Villaseñor M. H.E. y Espitia R.E. 2006. Cevamex nueva variedad de avena forrajera para temporal en Durango.

- Ma, Y.Z., C.T. MacKown, D.A. Van Sanford, 1990. Sink manipulation in wheat: Compensatory changes in kernel size. *Crop Sci.*, 30: 1099-1105.
- Mahadevan M., D.F. Calderini, P.K. Zwer, V.O. Sadras. 2016. The critical period for yield determination in oat (*Avena sativa* L.). *Field Crops Research* 199:109-116.
- Melchori R. J. M. and O. P. Caviglia. 2008. Maize kernel growth and kernel relations as affected by nitrogen supply. *Field Crops Res.* 108:198-205.
- Miralles D. J. y slafer G.A., 1995 Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulations *Field Crops Research* 43; 55-66
- Mohapatra P. K., R. K. Sarkar and S. R. Kuanar. 2009. Starch synthesizing enzymes and sink strength of grains of contrasting rice cultivars. *Plant Science*, 177(2):142-158.
- Nelson H., 1980. Effects of population density and number of ears on wheat yield and its components. *Field Crops Research* 3, 225-234.
- Pedrol H. M.; Castellarín J.M. & Ferraguti F.J. Crecimiento, producción de granos por planta y variación del índice de cosecha según genotipo y ambiente. 2010. En: *Actas IX Congreso Nacional de Maíz*. Rosario Santa Fe. P 113.

- Peltonen-Sainio., 1993., Contribution of enhanced growth rate and associated physiological changes to yield formation of oats. *Field Crops Research, Volume 33, Issue 3, Pages 269-281*
- Peltonen-Sainio, P., Rajala, A., 2007b. Duration of vegetative and generative development phases in oat cultivars released since 1921. *Field Crops Res.* 101, 72 – 79.
- Peltonen-Sainio P, Kangas A, Salo Y, Jauhiainen L, 2007a. Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: Evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Research* 100, 179-188.
- Peltonen-Sainio, P., Jauhiainen, L., Laurila, I.P., 2009. Cereal yield trends in Northern European conditions: Changes in yield potential and its realisation. *Field Crops Res.* 110, 85 –90.
- Peltonen-Sainio, P., Känkänen, H., Pahkala, K., Salo, Y., Huusela-Veistola, E., Peltonen, J., 2006. Polymer coated turnip rape seed did not facilitate early broadcast sowing under Finnish growing conditions. *J. Agric. Food Sci.* 15, 152 – 165.
- Peralta N., Abbate y P. E. Marino (2011) Efecto del régimen de defoliación sobre la producción de grano en trigo doble propósito. *Agriscientia* 28, n.1:1-11.
- Radley M.E., y Thorne G.N., 1981. Effects of decreasing the number of grains in ears of cvs Hobbit and Maris huntsman winter wheat. *Ann Appl Biol*, 98:149-1456.

SAS Institute. 2002. Version 9.00 SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.

Science and Technology. American Society of Agronomy, Madison, WI, pp. 115–163.

Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural (SAGAR). 1997. Datos básicos del Sistema Nacional de Información Agropecuaria. México, D. F., México. 140 p.

Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). 2008. Servicio de información y estadística agroalimentaria y pesquera (SIAP). México.

Sheehy J. E., M. J. A. Dionora, P. L. Mitchell. 2001. Spikelet numbers sink size and potential yield in rice. *Field Crops Research*. 71:77-85.

Slafer, G.A., R. Savin, V.O, Sadras. 2014. Coarse and fine regulations of wheat yield components in response to genotype and environment. *Field Crops Research* 157: 71-83.

Sistema de Información Agrícola y Pecuaria (SIAP). SAGARPA y Secretaría de Economía. /p Cifras preliminares /e Cifras estimadas. 2014. panorama de la avena. www.siap.gob.mx

Sorrels, M.E., Simmons, S.R., 1992. Influence of environment on the development and adaptation of oat. In: Marshall, H.G., Sorrels, M.E. (Eds.), *Oat*

- Takeda, K. and Frey, K.J. 1976. Contribution of vegetative growth rate and harvest index to grain yield of progenies from *Avena sativa* x *A. sterilis* crosses. 2, 771-4.
- Valdez-Gutierrez J., Mendoza –Onofre L. E., Vaquera-Huerta H., Córdova-Téllez L., Mendoza-Castillo Ma. del C., García-de los Santos., 2006., Raleo de flores, rendimiento de semilla y distribución de materia seca post-antesis en sorgo. *Agrociencia* 40:303-314.
- Van Sanford, DA. 1985. Variation in kernel growth characters among soft red winter wheats. *Crop Sci*, 25:626-630.
- Villaseñor, M. H. E.; Espitia, R. E. y Huerta, E. J. 2003. El Campo Experimental Valle de México, estratégico en la producción nacional de avena: historia y aportaciones. *In*: 60 años de investigación en el Campo Experimental Valle de México. INIFAP, CIRCE, CEVAMEX. Chapingo, Estado de México. p. 17-30. (Publicación Especial Núm. 1).
- Villaseñor, M. H. E.; Limón, O. A.; Huerta, E. J.; Rodríguez, G. M. F.; Espitia, R. E. y Leyva, M. S. G. 2008. El cultivo de avena en el Estado de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Centro de Investigación Regional del Centro. Campo Experimental Valle del México. Chapingo, Estado de México, México. Folleto técnico Núm. 29. 21 p.
- Waddington SR, Cartwright PM, Wall PC., 1983. A quantitative scale of spike initial pistil development in barley and wheat. *Annals of Botany* 51, 119-130.

Wiegand C. L. and J. A. Cuellar. 1981. Duration of grain filling and kernel weight of wheat as affected by temperature. *Crop Sci.* 21:95-101.

Zadoks JC, Chang TT, Konzak CF. 1974. A decimal code for the growth stage of cereals. *Weed Research* 14, 415-421.

Zhao, G.Q., Ma, B.L., Ren, C.Z. 2009. Responses of nitrogen uptake and partitioning to critical nitrogen supply in oat cultivars. *Crop Science* 49: 1040-1048