

## **I. INTRODUCCION**

El agua juega un papel importante en las plantas dado que constituye hasta el 95% del protoplasma celular, manteniendo túrgidas a las células y produciendo el cierre y la apertura de los estomas, que es el principal mecanismo de regulación del contenido de agua en las plantas, la cual afecta directa o indirectamente todos los procesos fisiológicos (Kramer, 1974; Aceves, 1990).

Aunque la cantidad de agua usada directamente en las reacciones durante la fotosíntesis es pequeña, es el factor ambiental cuya deficiencia reduce más las cosechas, esto es así ya que existe una relación entre la absorción de  $\text{CO}_2$  para la fotosíntesis y la pérdida del agua por transpiración, la cual es determinante en la producción de materia seca, haciéndose más evidente cuando el agua existe en cantidad limitada.

La fotosíntesis y la transpiración se pueden describir en términos de ecuaciones de difusión molecular, estas dependen de un gradiente y una resistencia cuyo cociente se conoce como eficiencia en el uso del agua (EUA). Fisiológicamente, la EUA es la relación entre la materia seca acumulada y la cantidad de agua perdida por las hojas y tallos. Tradicionalmente la EUA se ha expresado como la cantidad de materia seca producida por cada unidad de agua evapotranspirada; sin embargo, también puede expresarse como la relación existente entre el  $\text{CO}_2$  asimilado y la pérdida de vapor de agua por la hoja, medida en forma instantánea.

La EUA al involucrar el proceso de la fotosíntesis y de la transpiración dependerá de factores de la planta y del ambiente que afectan a estos procesos. Entre los factores asociados a la planta está el comportamiento del estoma y su sensibilidad en el cierre y apertura para dar

paso al flujo de  $\text{CO}_2$  y al vapor de agua. Se ha demostrado que la sensibilidad del estoma es diferente en plantas  $\text{C}_3$  y  $\text{C}_4$  lo cual se debe a la ruta de carboxilación o fijación de  $\text{CO}_2$  asociada con la estructura y morfología de las hojas, reconociéndose que las especies  $\text{C}_4$  tienen mayor EUA. Sin embargo, dentro de este grupo de plantas existen diferencias en la EUA, como es el caso del maíz, sorgo y mijo.

Por otro lado, existen también diferencias entre especies en la eficiencia para producir materia seca; dado que esta es la resultante del balance entre la fotosíntesis y la respiración, la eficiencia fotosintética puede estimarse a partir de parámetros o índices fisiotécnicos, cuya obtención requiere de muestreos del peso seco y del área foliar de las plantas. El uso de los índices fisiotécnicos permite explicar las diferencias en producción entre especies y genotipos y su respuesta a las condiciones ambientales.

Existen un número muy reducido de estudios que tratan de explicar las diferencias en la EUA observadas entre maíz, sorgo y mijo, especialmente considerándola en términos de la relación de intercambio de gases. De la misma manera son escasos los trabajos realizados para comparar la eficiencia fotosintética entre dichos cultivos a través de índices fisiotécnicos.

Considerando lo anterior y tomando en cuenta que de las tres especies mencionadas, el sorgo y el maíz son importantes en el Noreste de México, y el potencial del mijo en la producción agrícola en esta región, se consideró importante estudiarlas bajo los criterios del uso de parámetros fisiotécnicos para estimar eficiencia fotosintética y la medición de la fotosíntesis a través de la asimilación del  $\text{CO}_2$  y su relación con la pérdida de vapor de agua a través de las hojas.

Con base a lo anterior se plantearon los siguientes objetivos:

1. Estimar y comparar la eficiencia en el uso del agua en las especies de *Zea mays* (L.), *Sorghum bicolor* (L.) Moench y *Pennisetum americanum* (L.) Leeke en términos de intercambio de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O, en dos ambientes de humedad.

2. Estimar la eficiencia fotosintética en *Zea mays* (L.), *Sorghum bicolor* (L.) Moench y *Pennisetum americanum* (L.) Leeke mediante un análisis de crecimiento y el uso de índices fisiológicos, en dos condiciones de humedad.

Para sustentar los objetivos anteriores se plantearon las siguientes hipótesis:

1. Las especies de maíz, sorgo y mijo muestran diferencias en las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> y pérdida de vapor de H<sub>2</sub>O, por lo tanto, la eficiencia en el uso del agua es distinta.

2. Las especies de maíz, sorgo y mijo varían en eficiencia fotosintética, la cual puede estimarse mediante índices fisiológicos.

## **II. REVISION DE LITERATURA**

La eficiencia en el uso del agua en los tres cultivos bajo estudio (maíz, mijo y sorgo), está determinada por la relación fotosíntesis-transpiración, lo que a su vez depende del comportamiento de los estomas y de su resistencia, aspectos que en las tres especies, por ser del tipo C<sub>4</sub>, deberán considerarse para explicar sus diferencias, a través de la relación antes mencionada, así como por parámetros fisiotécnicos obtenidos en el análisis de crecimiento de estas especies, incluyendo además el índice de cosecha. Por lo anterior, a continuación se presentarán los aspectos más relevantes en los tópicos señalados.

### **2.1. La relación fotosíntesis-transpiración.**

Las plantas deben su crecimiento casi completamente a la fotosíntesis, es decir, gracias a la reducción fotoquímica del CO<sub>2</sub> con electrones provenientes del agua. Esto es así ya que tanto el CO<sub>2</sub> como el agua son necesarios para la fotosíntesis, pero no en cantidades similares; se requiere CO<sub>2</sub> solo como un sustrato, y por lo tanto se consume únicamente en proporción de los fotosintetizados formados; por el contrario, el agua sirve a la vez como reactivo y como medio donde tiene lugar la fotosíntesis (Carlson, 1990).

Sin embargo, en la asimilación de CO<sub>2</sub> se produce inevitablemente una pérdida de agua en forma de vapor, proceso conocido como transpiración, lo que se traduce en una disipación del calor de las hojas y es probable que sea esencial para mantener temperaturas estables para la fotosíntesis (Beadle *et al.* 1988).

Jasso (1988) señaló que tanto la fotosíntesis como la transpiración son dos procesos que están estrechamente relacionados, ya que esencialmente involucran un proceso de difusión de gases; en el primer caso se considera al flujo de CO<sub>2</sub> mientras que la transpiración considera al flujo del vapor de agua. Además mencionó que dichos procesos pueden ser descritos en términos de ecuaciones de difusión molecular dependiendo de un gradiente y una resistencia, así:

$$\text{FOTOSINTESIS} = \{ [CO_2]_a - [CO_2]_h \} / (r_a + r_s + r_m)$$

$$\text{TRANSPIRACION} = (t_a / p_a) / [(e_h - e_a) / (r_s + r_a)]$$

donde:

[CO<sub>2</sub>] = Es la concentración de bióxido de carbono.

r<sub>a</sub> = Resistencia a la difusión de CO<sub>2</sub>.

r = Resistencia a la difusión de vapor de agua.

t = Cociente del peso molecular del vapor de agua y aire seco.

a = Densidad del aire húmedo.

p<sub>a</sub> = Presión atmosférica.

e = Presión de vapor de agua que depende de la temperatura.

a = Aire.

h = Hoja.

s = Estoma.

m = Mesófilo.

### **2.1.1. Factores que afectan la fotosíntesis-transpiración.**

Dada la relación que existe entre la fotosíntesis y la transpiración, los factores ambientales que los afectan son prácticamente los mismos, como son la luz, la temperatura, el viento, la cantidad de agua disponible, la concentración de CO<sub>2</sub>, la presión de vapor atmosférico. Existen otros factores internos de la planta que son importantes como la resistencia a la difusión y los mecanismos o rutas metabólicas de fijación del CO<sub>2</sub> ( Jones, 1988; Kramer, 1974).

#### **2.1.1.1. Factores que afectan a la fotosíntesis.**

La intensidad de la luz afecta la velocidad con que la fotosíntesis se realiza y por lo tanto su eficiencia (Carlson, 1990). Así, a intensidades bajas, la velocidad, medida por el oxígeno desprendido, aumenta linealmente con la intensidad de la luz, esta es la región de la luz límite; a medida que aumenta la intensidad de la luz no produce ningún efecto en la velocidad de la fotosíntesis (punto de saturación de la luz), para lograrlo se requiere modificar otros factores (Hall y Rao, 1977).

De acuerdo con Bidwell (1983), bajo condiciones de campo, la temperatura no influye mucho en la tasa fotosintética en un rango de 16-29°C, a menos que la intensidad lumínica sea suficientemente alta como para que las reacciones oscuras sean limitantes.

En la región de la luz límite, la velocidad de fotosíntesis no se afecta por la disminución de la concentración de CO<sub>2</sub>, pero a intensidades de luz superiores, la tasa

fotosintética aumenta al incrementarse dicha concentración. Las plantas en su medio ambiente normal no tienen suficiente  $\text{CO}_2$  para utilizar al máximo la luz solar que les llega (Hall y Rao, 1977).

#### **2.1.1.2. Factores que afectan a la transpiración.**

Al igual que la fotosíntesis, la transpiración es el resultado de un amplio número de factores que no es fácil discutir por separado, ya que existe una interdependencia entre ellos.

De acuerdo con Kramer (1974) los cambios en la intensidad de la luz causan variación en la resistencia de la hoja a través de su efecto sobre la apertura de los estomas, y en la presión de vapor por sus efectos sobre la temperatura de la hoja.

La transpiración tiene lugar de modo más rápido cuando el aire que rodea a la planta es seco que cuando es húmedo (humedad relativa), pues la transpiración está relacionada con el gradiente de potencial hídrico existente en el aire y las hojas. Para una humedad relativa dada, la diferencia de presión de vapor y, por lo tanto, el gradiente de potencial hídrico, aumenta con la elevación de temperatura, por lo que a una temperatura dada, se puede establecer una correlación entre la humedad relativa y la transpiración (Sutcliffe, 1979).

El mismo autor señaló que si la cantidad absoluta de agua en el aire es constante, un aumento de la temperatura eleva ligeramente la presión de vapor del aire teniendo un efecto pequeño sobre la transpiración. Cuando la temperatura de la hoja es más alta que la del aire,

el gradiente de potencial hídrico es más alto que cuando las temperaturas son iguales, y en estas circunstancias la hoja transpira incluso con aire saturado con agua.

El viento (movimiento del aire), actúa directamente incrementando la transpiración al eliminar la capa límite de aire húmedo que rodea a la hoja y reduciendo la resistencia del aire (Kramer, 1974). Sin embargo, el viento, a alta velocidad, provoca una disminución de la tasa transpiratoria ya que ocasiona un cierre estomático por perturbación mecánica o desecación incipiente de la hoja.

### **2.1.2. El agua en el proceso fotosíntesis-transpiración.**

A pesar de que las plantas solo utilizan una pequeña cantidad de agua (0.2%) para la fotosíntesis, su disponibilidad es el factor más limitante, aun más considerando que se pierde por transpiración hasta el 98% del agua que la planta absorbe (Sutcliffe, 1979) ya que cuando esta es escasa se afectan numerosos procesos y condiciones internas de las plantas, cuyos cambios ocasionan modificaciones cualitativas y cuantitativas en su crecimiento y desarrollo (Salisbury y Ross, 1978).

Sin embargo, son los estomas en esta relación, los que desempeñan un papel crucial en el control del equilibrio entre la pérdida del agua y la ganancia de carbono, es decir, en la producción de biomasa; pues en situaciones en donde el agua está limitada, existe un compromiso entre la absorción de CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis y la pérdida de la misma por transpiración (Lira, 1986).



### **2.1.2.1. El efecto del agua en la fotosíntesis.**

Salisbury y Ross (1978) señalaron que con solo un pequeño estrés de humedad, los estomas se cierran, se restringe la toma de  $\text{CO}_2$  y la fotosíntesis se limita. En el mismo sentido, Kramer (1980) señaló que como consecuencia del déficit hídrico se reduce el área foliar y la tasa fotosintética por unidad de área.

A estrés de humedad cuyos potenciales varían de -10 a -20 bares, la respiración, traslocación de asimilados y la asimilación de  $\text{CO}_2$  cae a niveles cercanos a cero. Las plantas usualmente se recuperan, aunque el crecimiento y la fotosíntesis en hojas jóvenes no pueda alcanzar su tasa original por varios días, y las hojas viejas pueden caerse. Las células son pequeñas y el desarrollo de las hojas es menor durante el estrés, resultando en una reducida área foliar para fotosintetizar (Salisbury y Ross, 1978).

Slatyer (1967) indicó que en general, la reducción en la fotosíntesis aparente comienza a potenciales de agua de -1 a -3 bares y declina más o menos en forma lineal.

Lo anterior ocurre, ya que cuando las plantas son rápidamente estresadas, se presenta el cierre estomatal y la depresión de la fotosíntesis se debe a la falta de suministro externo de  $\text{CO}_2$ .

### **2.1.2.2. El efecto del agua en la transpiración.**

De la misma manera, cuando el agua se encuentra en cantidades inadecuadas, causa un descenso en el cociente de transpiración, esto se debe a la absorción restringida provocando una tensión hídrica en la hoja y el cierre de los estomas.

Al respecto, Rodríguez (1977) mencionó que la humedad del suelo se considera un factor determinante en la transpiración, ya que es el suelo el que almacena el agua que las plantas transpiran; el déficit de humedad tiende a causar cierre estomatal. Señaló además que se ha encontrado una correlación positiva entre la tasa transpirativa y el potencial hídrico del suelo.

En relación a lo anterior, Sánchez y Kramer (citados por Rodríguez, 1977) reportaron un cierre de los estomas como consecuencia de potenciales bajos de agua en maíz y sorgo. Así, en maíz, los estomas cierran a potenciales de -10 bars y en sorgo a -16 bars. Indicaron que esto significa que el sorgo, es capaz de mantener su tasa normal de fotosíntesis por más tiempo en condiciones de sequía.

A la misma conclusión llegaron Beadle *et al.* (1973) quienes además señalaron que aunque las tasas transpirativas fueron similares para maíz y sorgo a altos potenciales, el sorgo fué capaz de seguir transpirando aun a -16.0 bars, lo cual no sucedió en el maíz. Concluyeron que el sorgo a diferencia del maíz, posee la habilidad de mantener altas tasas fotosintéticas y transpirativas bajo estrés de humedad.

Stalyer (1967) mencionó que aún bajo condiciones óptimas de humedad en el suelo, ocurren déficit hídricos temporales, producidos básicamente por una alta tasa de transpiración, debido a la radiación y temperatura la cual no es compensada por la tasa de absorción de agua por la planta.

Los cambios de potencial de agua en el suelo no son bruscos durante el día, sino que la disponibilidad de agua tiende a disminuir progresivamente, descendiendo por lo tanto su potencial. A medida que esto sucede, la velocidad de absorción tiende a disminuir por lo cual el movimiento de agua de las raíces a la parte aérea se torna tan lento que la recuperación es cada vez más difícil.

## **2.2. El comportamiento de los estomas y la resistencia estomatal.**

Es evidente que el punto que relaciona a la fotosíntesis y a transpiración es el comportamiento de los estomas, ya que tanto el vapor de agua como el  $\text{CO}_2$  se mueven hacia el interior y al exterior de la hoja por una misma vía, es decir, el estoma. Las plantas han desarrollado un juego fisiológico que le permita un patrón de difusión a un nivel óptimo mediante la apertura variable del estoma (Carlson, 1990).

La frecuencia estomatal por unidad de área foliar varía mucho entre especies; en el caso del sorgo, los estomas son más numerosos que en maíz y también más pequeños. Aún dentro de una misma especie está presente dicha variación, como resultado de factores ambientales durante el crecimiento de las plantas y por efecto del genotipo. Así, existe una mayor frecuencia de estomas en hojas expuestas al sol (Meidner y Mansfield, citados por Mendoza, 1986); al respecto, Heichel (1971) observó que el maíz presentó más estomas cuando creció en el campo que cuando se tuvo en condiciones de invernadero, observándose además mayor cantidad de estomas en hojas superiores que en hojas inferiores.

En general, las hojas grandes tienen estomas más grandes y más espaciados entre sí que en hojas pequeñas, esto se ha encontrado cuando una misma especie produjo hojas pequeñas en respuesta al déficit hídrico (Milburn, citado por Mendoza 1986).

Aunque Rodríguez (1977) encontró que el sorgo tuvo la mayor tasa transpirativa y el mayor número de estomas que el maíz, no existe evidencia entre una relación entre el agua transpirada y al frecuencia y tamaño de los estomas (Meuschner, citado por Mendoza, 1986). De la misma manera, Dobrenz *et al.* (1969) al estudiar la EUA en relación al número de estomas en *Panicum antidotale* Retz, no encontraron asociación ya que entre los clones que mostraron la más alta y más baja densidad estomatal no difirieron en la cantidad de agua transpirada por gramo de forraje seco producido. Similares resultados encontraron Muñoz, *et al.* ( citados por Mendoza, 1986) en maíz, puesto que genotipos seleccionados bajo sequía mostraron la mayor EUA que los susceptibles, quienes no difirieron en densidad estomatal.

### **2.2.1. El comportamiento de los estomas.**

La mecánica de la apertura y cierre de los estomas está bien entendida y ha sido descrita ampliamente. El mecanismo puede describirse muy brevemente así: una célula especializada, la célula oclusiva, se encuentra a cada lado del poro del estoma. Cuando la turgencia de las células oclusivas es baja, las dos células se aprietan estrechamente y el poro se cierra. Sin embargo, cuando se vuelven turgentes, sus extremos se expanden de tal forma que el par se separa y así el poro se abre (Carlson, 1990).

No obstante lo anterior, existe una serie de factores que influyen sobre el movimiento estomatal como son la luz, la temperatura, el déficit de presión de vapor y desde luego la disponibilidad de agua y del CO<sub>2</sub>.

Al respecto, Kramer (1974) señaló que el cierre de los estomas es el resultado de la tensión hídrica y de baja intensidad de luz, y que el coeficiente de respuestas se encuentra afectado por la temperatura. Agregó, que se supone generalmente que cambios en la concentración de CO<sub>2</sub> en los espacios intercelulares y la tensión hídrica son los factores principales que causan cambios en la turgencia de las células guarda.

La apertura estomatal aumenta cuando la temperatura lo hace, siempre y cuando el agua no es limitante (Bidwell, 1983), a temperaturas altas (30-35°C) se promueve el cierre estomatal tal vez debido a una respiración alta que causa un aumento de CO<sub>2</sub> dentro de la hoja (Salisbury y Ross, 1978).

De acuerdo con Milburn y Raschke (citados por Mendoza, 1986) la apertura estomatal es muy sensible a la turgencia de las células oclusivas y ésta a su vez, está influenciada por el déficit de presión de vapor del aire, pues los estomas están sujetos a pérdidas de agua dependiendo del gradiente de potencial hídrico planta-atmósfera, de tal forma que a un mayor déficit de presión de vapor los estomas se cierran.

El cierre estomatal no necesariamente depende de la turgencia decreciente de la hoja, pues la hormona del ácido abscísico, la cual se forma en respuesta a la tensión hídrica y a otros tipos de estrés, rápidamente puede cerrar los estomas ya sea que haya o no deficiencia de agua, pues las respuestas de los estomas al ácido abscísico dependen de la concentración del CO<sub>2</sub>, y las respuestas de los estomas al CO<sub>2</sub> dependen del ácido ya citado. Por esto, es

razonable sugerir que estas interacciones causen que los estomas se comporten como un sistema de control de ajuste capaz de dar prioridad ya sea a la asimilación del CO<sub>2</sub> o a la economía del agua (Carlson, 1990).

### **2.2.2. Resistencia y conductancia estomatal.**

La resistencia a la transferencia de CO<sub>2</sub> y vapor de agua entre la atmósfera y el tejido interno foliar, impuesta por los estomas, se conoce como resistencia estomatal ( $r_s$ ) y es importante cuando se analiza la eficiencia en el uso del agua.

Turner (1969) mencionó que la resistencia estomatal es la respuesta a los cambios ambientales expresada en términos de resistencia a la difusión del vapor de agua y bióxido de carbono.

Beadle, *et al.* (1988) indicaron que el valor de la resistencia estomática con frecuencia se compara con aquellos de la capa de frontera y de los procesos intracelulares para la transferencia de CO<sub>2</sub>. La comparación de resistencias es teóricamente correcta y biológicamente significativa; sin embargo, si la limitación que presentan los estomas se está comparando con el flujo de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O, o correlacionando con alguna variable biológica o ambiental como la condición o déficit hídrico foliar, es más significativo y menos sujeto a mala interpretación, expresarlo como una conductancia que como una resistencia. La conductancia estomatal es el recíproco de la resistencia; los flujos son proporcionales a las conductancias pero inversamente proporcionales a las resistencias.

En términos generales, una menor resistencia estomatal provoca un incremento en la difusión del CO<sub>2</sub> hacia dentro de la hoja, lo cual puede implicar un aumento en la transpiración, lo cual resulta costoso para la planta en términos de eficiencia en el uso del agua (Mendoza, 1986).

Gaskell y Pearce (citados por Mendoza, 1986) mencionaron que en maíz se han encontrado genotipos con una alta tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> mostrando bajas resistencias, implicando altos costos transpirativos. Esta presumible ventaja, asociada con las altas tasas de intercambio de CO<sub>2</sub>, pudiera limitarse a situaciones donde no existe escasez de agua para el desarrollo de los cultivos.

Al respecto, Eastin y Sullivan (1988) trabajando con sorgo, señalaron que la resistencia a la difusión al vapor de agua se incrementa a medida que el potencial hídrico de la hoja se hace más negativo, disminuyendo la fotosíntesis, lo cual es típico para muchas especies, sobre todo en la etapa de iniciación floral; esto es un indicativo que la resistencia a la difusión es el controlador primario de la fotosíntesis bajo un rango amplio de estrés de humedad.

Manjarrez (1986) encontró para el caso del sorgo, en sequía, a medida que ésta se acentuaba la resistencia a la difusión aumentaba a través del desarrollo del cultivo. Además, observó que la resistencia tiende a decrecer con la edad de la planta, por lo que al final del ciclo los valores de las resistencias entre riego y sequía son muy similares. Señaló que la conductancia de una hoja madura es mayor que la conductancia de una hoja más joven; por lo que de acuerdo con ello, la menor resistencia a la difusión conforme la edad de la planta es mayor, apoya la suposición de que la sensibilidad al cierre estomatal disminuye conforme las hojas maduran.

A su vez, Mendoza (1986) encontró que genotipos de maíz bajo sequía presentaron una tendencia a tener una conductancia mayor comparados con los desarrollados bajo condiciones de riego. Esto ocurrió cuando el déficit de presión de vapor fue más alto durante el día, observándose además una mayor transpiración.

Por su parte, Montes (1992) en sorgo, encontró un incremento en la resistencia estomática y una disminución de la tasa transpiratoria como consecuencia de la reducción en el potencial hídrico del suelo al causar abatimientos en el potencial hídrico de las plantas.

### **2.3. Eficiencia en el uso del agua.**

#### **2.3.1. La eficiencia en el uso del agua y las plantas C<sub>4</sub>.**

De la relación entre la fotosíntesis y la transpiración se deriva el concepto de eficiencia en el uso del agua (EUA). Kramer (1980) señaló que el término se ha empleado al menos en dos formas; i) desde el punto de vista agronómico, usualmente se define en términos de la relación entre la materia seca producida o rendimiento de un cultivo, con el agua usada en transpiración y evaporación; ésta relación se expresa generalmente como mg /g; aunque en ocasiones se considera en términos de  $\text{g ha}^{-1} \text{ día}^{-1} \text{ mm}^{-1}$  (Chapman y Carter, citados por Pajarito y Luna 1988); ii) desde el punto de vista fisiológico, es la relación de carbono fijado en la fotosíntesis con las pérdidas de agua por transpiración y se expresa en  $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$  o en ocasiones como  $\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$ .



En la estimación de la EUA en base a la acumulación de materia seca se presentan a veces dos complicaciones; 1) puesto que la EUA es calculada usando la evapotranspiración, la transpiración y la evaporación del suelo no se pueden separar; 2) comunmente las raíces no son consideradas en la acumulación de materia seca. Como consecuencia de ello, la EUA casi siempre se subestima en cultivos anuales desde un 20% en condiciones de buena humedad, hasta un 50% en ambientes de estrés (Fischer y Turner, 1978).

La estimación de la EUA mediante mediciones de intercambio de gases tiene como base la teoría del intercambio de  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$  como vapor de agua a nivel de hoja individual, la cual está bien entendida; dichas mediciones pueden extenderse a nivel del dosel completo con el uso del equipo apropiado y técnicas micrometeorológicas. Además, mediante el intercambio de gases, proporciona un método alternativo y directo de la medición de la productividad, con ventajas importantes sobre la estimación de peso seco: es instantáneo, no destructivo y hace posible la separación de la ganancia fotosintética de las pérdidas por respiración (Long y Hallgren, 1988).

Fisher y Turner (1978) mencionaron que el segundo aspecto de mayor importancia en la productividad de las plantas es la eficiencia en el uso del agua, considerándola como la asimilación de  $\text{CO}_2$  por unidad de transpiración, la cual puede determinarse con mediciones de intercambio gaseoso.

La EUA por las plantas está en función de la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  y la tasa de flujo de vapor de agua. El factor crucial que afecta la EUA es el comportamiento estomatal, el cual varía de acuerdo a la especie de que se trate, de la condición ambiental en que esté presente y de la etapa fenológica del cultivo.

Sin embargo, esta eficiencia es variable en función de la ruta de carboxilación o fijación del  $\text{CO}_2$ . Al respecto, Sánchez (1990) indicó que las plantas  $\text{C}_4$  son más eficientes, ya que en general, presentan una menor resistencia al flujo de  $\text{CO}_2$  comparada con la que presenta el flujo de vapor de agua, y que el gradiente de concentración de dicho gas es mayor, lo cual conduce a menores tasas de transpiración y mayores de asimilación de  $\text{CO}_2$ .

Hatch (1976) mencionó que un rasgo de mayor importancia en las especies  $\text{C}_4$ , desde el punto de vista evolutivo, es su alta eficiencia en el uso del agua medida en términos de fotosíntesis o producción de materia seca, pues el carbón asimilado por unidad de agua perdida es dos veces mayor que en especies  $\text{C}_3$ , aún a altas temperaturas. Este carácter es explicado por la capacidad de las plantas para mantener altas tasas de asimilación de carbón, aún prevaleciendo una alta resistencia estomatal a la difusión.

El mismo autor estableció que este hecho es posible por la habilidad de la PEP carboxilasa de operar a altas tasas con gradientes altos de  $\text{CO}_2$  dentro de la hoja y, por lo tanto, con baja concentración interna de  $\text{CO}_2$ . Como consecuencia, la pérdida de agua es reducida, mientras que las tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$  son mantenidas a niveles iguales o arriba que en plantas  $\text{C}_3$ .

El precio que las especies  $\text{C}_4$  pagan por esta economía del agua es que tienen que reconcentrar  $\text{CO}_2$  en las células vaina para permitir su adecuada reducción por el ciclo de Calvin.

### **2.3.2. Estudios en la estimación de la eficiencia en el uso del agua (EUA).**

Para explicar las diferencias que se observan en la EUA entre varios cultivos, deben medirse todos aquellos parámetros que reflejen el estado hídrico del suelo y de la planta, tales como transpiración, precipitación, irrigación, índice de área foliar, resistencia estomatal, fotosíntesis o la tasa de asimilación neta (Sánchez, 1990).

Se han conducido estudios en diferentes cultivos para estimar la eficiencia en el uso del agua, en función de las tasas fotosintéticas y transpirativas y la influencia que algunos factores tienen sobre ella.

Por lo anterior, en la revisión que enseguida se presenta se incluyen además algunos aspectos relacionados con la EUA, como son las tasas fotosintéticas, transpirativas, el comportamiento de los estomas y la conductancia estomatal en función de la humedad en que fueron desarrollados los diferentes trabajos.

Keulen *et al.* (citado por Rodríguez, 1986), midieron la tasa de asimilación de bióxido de carbono, transpiración y la EUA variando la concentración de CO<sub>2</sub> en el aire (330 y 430 ppm) en dos genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L), planta C<sub>3</sub> y maíz (*Zea mays* L), planta C<sub>4</sub>. En maíz se obtuvo la mayor EUA (124 mg CO<sub>2</sub> / mg H<sub>2</sub>O) debido a su mayor tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> y de transpiración en las dos condiciones. Señalaron que el factor crucial es el comportamiento estomatal, cuando se induce el cierre de los estomas por el aumento de CO<sub>2</sub> en la cámara estomática, generado por la tasa de asimilación del CO<sub>2</sub>. Así, se disminuye la pérdida de agua por transpiración; esta situación es de importancia bajo condiciones de sequía.

Berard y Thurtell (1991) estudiaron el efecto de la demanda evaporativa sobre la tasa fotosintética en maíz. Para ello usaron un sistema cerrado que consistió en dos cámaras

transparentes capaces de mantener totalmente a la planta en crecimiento en condiciones ambientales controladas; variaron la humedad relativa, siendo de 20-25% y 75-80%, resultando en una presión de vapor promedio de 2.22 y 1.07 kPa, respectivamente. Se monitoreó la tasa de fotosíntesis y de transpiración durante cuatro días seguidos, después de anéstris, por la mañana y por la tarde.

El CO<sub>2</sub> fue controlado por medio de inyección hacia la cámara a través de un controlador de flujo de masas para igualar la cantidad asimilada por la planta, en tanto que la humedad fue controlada por la absorción de vapor de agua por una columna de 25 kg de CaSO<sub>4</sub>. Los flujos de CO<sub>2</sub> fueron monitoreados por un analizador de gases en el infrarrojo Anarad, modelo AR 600R. Las tasas de fotosíntesis y de transpiración se obtuvieron integrando el CO<sub>2</sub> inyectado en el sistema y pesando el agua transpirada absorbida por la columna de CaSO<sub>4</sub> en una balanza de 30 kg.

Los resultados del estudio anterior, indicaron que al incrementar la demanda evapotranspirativa, el efecto sobre la tasa fotosintética fue muy pequeño, con un promedio en la reducción de 4-6%, la tasa promedio de fotosíntesis fue de 0.78 mg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y de 0.74 mg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> para alta y baja humedad relativa, respectivamente; la humedad del suelo no tuvo efecto sobre la reducción de la tasa de fotosíntesis. Sin embargo, la tasa absoluta fotosintética fue reducida en forma significativa a humedad baja del suelo.

Con relación a la transpiración, se incrementó en un 70% cuando la humedad relativa fue baja (66.10 mg H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), en alta humedad la tasa fue de 38.38 mg H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>: Aunque no se reportó la EUA, con los datos de fotosíntesis y de transpiración arriba señalados se obtiene una estimación de 0.020 y 0.011 mg CO<sub>2</sub> / mg H<sub>2</sub>O para la condición de alta y baja humedad relativa, respectivamente.

Hamdani *et al.* (1991) condujeron un estudio para examinar la posibilidad de usar parámetros fisiológicos, especialmente conductancia estomatal y asimilación de CO<sub>2</sub>, como herramientas para evaluar genotipos de sorgo resistentes a sequia durante la etapa vegetativa (cinco semanas después de la siembra). Estos parámetros se evaluaron sobre cuatro genotipos en tres niveles de agua disponible en el suelo, se evaluó además la EUA. El experimento se desarrolló en una cámara de crecimiento a 27°C de temperatura y a una longitud del día de 14 horas y a una densidad de flujo fotosintético de 350 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; los niveles de humedad fueron 100, 50 y 25% de agua disponible. Las mediciones de asimilación de CO<sub>2</sub>, transpiración y conductancia estomatal se hicieron sobre la hoja madura más joven usando un sistema portátil de fotosíntesis LI-COR 6200.

A 100% de humedad del suelo la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> fué más alta entre los genotipos, los cuales mostraron de 18.08 a 20.42 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, a 50% disminuyó a un rango entre los 14.63 a 18.74 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, mostrando las tasa más bajas a 25% de humedad con un rango de 10.65 a 13.86 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Se encontró además una disminución de la conductancia estomatal conforme se disminuyó el potencial hídrico.

Lo anterior indicó que la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> y la conductancia estomatal responden en forma similar a los cambios del estado del agua en las hojas. La disminución en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> y de la capacidad fotosintética en plantas con estrés de agua, puede deberse ya sea a limitación en la difusión del CO<sub>2</sub> inducida por reducción de la conductancia estomatal o por limitación impuesta por el mesófilo.

La EUA se calculó en base a la relación de CO<sub>2</sub> asimilado y la transpiración, la cual se encontró que fue similar estadísticamente entre los genotipos en los tratamientos de

humedad. Sin embargo, los genotipos incrementaron la EUA al disminuir el potencial de agua del suelo. Así, a 100% de humedad, los valores obtenidos (en  $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) oscilaron entre 4.99 a 6.20; a 50% de humedad fueron de 5.08 a 6.25; en tanto que a 25% de humedad fueron de 5.63 a 10.10. Se observó además un incremento en la EUA en pre-antesis con la disminución en el potencial del agua (2.3 Mpa), lo cual fue similar con lo reportado en otras investigaciones.

Peng y Krieg (1992) estimaron fotosíntesis, tasa de transpiración, conductancia estomatal y eficiencia en el uso del agua en cinco genotipos de sorgo, desde el inicio de panícula hasta la floración. El trabajo se desarrolló en condiciones de riego.

Para ello, se realizaron cinco mediciones de intercambio de gases a partir de los 35 días después de la siembra sobre la última hoja ligulada, usando el analizador de gases en el infrarrojo LI-COR 6200, a partir del cual se estimó la fotosíntesis y la transpiración. La EUA se estimó mediante la relación fotosíntesis /transpiración.

De acuerdo con los datos promedios sobre las cinco mediciones realizadas, la tasa de intercambio de  $\text{CO}_2$  varió entre 40.8 y 47.8  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; para conductancia se obtuvieron valores de 0.413 a 0.488  $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Los datos indicaron una interacción de genotipo por muestreo para fotosíntesis y conductancia cuyo efecto fué mayor para ésta, lo que significa la existencia de un efecto ambiental. Para la tasa transpiratoria los valores oscilaron entre 8.1 a 8.8  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mostrando efectos ambientales en los genotipos ya que los valores no fueron consistentes durante las mediciones. La EUA promedio de los cinco genotipos fué de 5.35  $\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ .

Frank *et al.* (1987) determinaron la EUA por medio de mediciones de intercambio de gases en tres pastos (*Agropyron*, *Thinopyrum* y *Pascopyrum*) en invernadero en condiciones de riego. La tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> fué estimada por el cambio en la concentración del mismo, con un analizador de gases en el infrarrojo; la transpiración de la hoja se calculó a partir de la concentración de vapor medida con un higrómetro a punto de rocío y con la temperatura de la misma, obtenida con un termopar. La EUA se estimó como la relación entre la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> entre la transpiración de la hoja.

Al comparar las tres especies, los valores de intercambio de CO<sub>2</sub> fueron de 0.35, 0.58 y 0.79 mg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> en tanto que los de transpiración fueron de 43.9, 69.8 y 93.0 mg H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Al estimar la EUA se obtuvieron valores de 8.3, 8.5 y 8.8 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O.

Sinclair *et al.* (1975) señalaron que de acuerdo con los análisis teóricos de asimilación de CO<sub>2</sub> y la pérdida de agua por las hojas individuales sugieren que la EUA de las especies C<sub>4</sub> disminuye con el incremento de la resistencia estomatal. Para confirmar esa hipótesis en maíz, los resultados de una simulación y experimentos de campo fueron compilados para varias resistencias estomatales. De acuerdo con las simulaciones se encontró que conforme la resistencia estomatal aumenta, la EUA disminuye.

En campo, las observaciones se hicieron en etapa de llenado de grano durante un día a cada media hora a -0.3 bars (riego) y a -0.7 bars (seco); los potenciales de agua de las hojas fueron -7 y -12 bars, respectivamente. El intercambio de CO<sub>2</sub> y de vapor de agua se estimaron a través de análisis de los datos de balance de energía, mientras que la resistencia estomatal fué medida con un porómetro de difusión portátil.

La resistencia estomatal obtenida fue de 0.7 y 3.0 s cm<sup>-1</sup> para la condición húmeda y seca, respectivamente. De acuerdo con esto, el estrés de humedad se acompaña de un aumento en la resistencia estomatal, lo cual ocasionó un decremento en el intercambio de gases, observándose que la disminución de la asimilación de CO<sub>2</sub> fue mayor que la pérdida de agua.

La asimilación neta de CO<sub>2</sub> fue de casi 40 mg dm<sup>-2</sup> hora<sup>-1</sup> a las 10 horas llegando casi a 100 a las 13 horas y bajó a casi 30.0 a las 4 de la tarde. Bajo estrés de humedad los valores encontrados fueron de 20.0 mg dm<sup>-2</sup> hora<sup>-1</sup>, 30.0 y 20.0 a las mismas horas, respectivamente. La pérdida de agua (mg mm<sup>-2</sup> hora<sup>-1</sup>) fue de 0.40, 0.55 y 0.15 para riego. Para temporal los valores fueron de 0.30, 0.45 y 0.20, para las horas señaladas.

La EUA se estimó dividiendo la densidad de flujo de asimilación de CO<sub>2</sub> entre la densidad de flujo de pérdida de vapor de agua. Se encontró que disminuyó con el aumento de la resistencia estomatal. Así, con una resistencia estomatal de 0.7 (riego) la EUA fue de aproximadamente de 0.010 gm CO<sub>2</sub>/gm H<sub>2</sub>O a las 10 horas, 0.017 a la 1 de la tarde y de 0.016 a las 16 horas. En estrés de humedad (resistencia estomatal de 3.0) la EUA fue de 0.006, 0.006 y 0.010 gm CO<sub>2</sub>/ gm H<sub>2</sub>O a las mismas horas.

Garrity *et al.* (1984) estudió la dinámica de la respuesta estomatal y de fotosíntesis aparente en sorgo de grano a través del desarrollo del cultivo en relación al estrés de humedad (0 y 100% ) en condiciones de campo. Se usó una cámara portátil de acrílico que cubrió a todas las plantas de un surco de 0.86 m de largo en donde se obtuvo la tasa de intercambio de CO<sub>2</sub>; la resistencia estomatal se midió con un autoporómetro LI-COR, haciéndose los muestreos en la hoja situada antes de la hoja bandera. La evapotranspiración



del dosel se estimó a partir de balances de humedad semanales, y por unidad de área foliar se obtuvo al dividir la ET entre el área de las hojas.

Con relación a la resistencia estomatal en condiciones de estrés durante el periodo vegetativo, hubo grandes diferencias comparadas con riego, lo cual está asociado con pequeños déficits en los potenciales hídricos de las hojas, lo que implica que el estoma es más sensitivo en este periodo. Durante el periodo reproductivo, el estoma se volvió insensitivo y permaneció abierto a bajos potenciales hídricos por lo que altas tasas de transpiración pueden ocurrir.

La tasa de fotosíntesis aparente en el dosel, bajo riego, alcanzó un máximo de 1.0 mg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> por área de terreno s<sup>-1</sup> entre estado de emergencia de panoja y floración, y disminuyó durante el llenado de grano. Los valores fueron aproximadamente de 0.95 antes de embuche, 1.0 poco después, 0.90 poco antes de flor, 0.98 en floración y 0.55 poco antes de madurez fisiológica. El autor señaló que tales resultados corresponden con el curso de la fotosíntesis en hojas individuales encontrados por otros investigadores. Para estrés de humedad, la fotosíntesis fué menor, fué más variable pero predominó entre 0.70 y 0.85 mg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Durante el curso del cultivo fueron de aproximadamente de 0.75 antes de embuche, 0.95 después de embuche, 0.70 poco antes de floración, 0.85 en floración y de 0.30 poco antes de la madurez fisiológica.

La evapotranspiración del dosel fué reducida grandemente por el estrés, pero por unidad de área foliar, fué aparentemente no afectada durante todo una parte del periodo postvegetativo. La reducción del área foliar fué un mecanismo importante para el control de la transpiración bajo estrés de sequía de todo el periodo vegetativo y de llenado de grano. La resistencia estomatal no fué el principal mecanismo de control de la transpiración. En

ausencia de un incremento en la resistencia estomatal, la transpiración y la fotosíntesis por unidad de área foliar no fueron reducidas durante la continua intensificación de la sequía.

Kidambi *et al.* (1990) determinaron la tasa de asimilación de carbono y la conductancia estomatal en sorgo para grano, en el campo, como una función a diferentes condiciones de suministro de humedad y condiciones climáticas. La tasa de asimilación de carbono se determinó usando técnicas de disminución de CO<sub>2</sub>; muestras de gases se extrajeron de una cámara de asimilación de 4.0 l al inicio y al final de 20 segundos del periodo de asimilación, las muestras fueron sometidas al analizador de gases en el infrarrojo Beckman 865; las mediciones se realizaron en la parte central de la hoja anterior a la hoja bandera.

Existió una interacción de híbridos con el riego y con la edad de la planta. La tasa de asimilación de carbono fue alta durante el periodo vegetativo, pero declinó rápidamente (25-30%) durante el llenado de grano aún en las condiciones de riego. A los 40 días después de la siembra, la tasa de asimilación fue de 45.0, 40.0 y 36.0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para riego total, riego limitado y temporal, respectivamente; A los 60 días fue de 42.0, 38.0 y 25.0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y a los 80 días las tasas descendieron a 28.0, 23.0 y 13.0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en las condiciones de riego señaladas. La conductancia estomatal siguió un patrón similar reflejando una asociación lineal con la asimilación de carbono; asimismo, disminuyó al incrementarse el estrés de humedad, sin embargo, los datos no son presentados.

Aunque se midió la tasa transpirativa con un porómetro LICOR-1600, no se reporta información alguna de los valores; no obstante, los autores concluyeron que es posible incrementar los procesos fisiológicos con influencia en la EUA.

Sionit y Patterson (1985) estudiaron la fotosíntesis y la conductancia estomatal debido a los efectos combinados de dos concentraciones de CO<sub>2</sub> con dos niveles de humedad en cuatro especies C<sub>4</sub> (*Echinochloa*, *Digitaria*, *Eleusine* y *Setaria*). Los tratamientos de humedad consistieron en la suspensión del riego por 10 días a los 31 días después de la siembra para después volverse a regar, los testigos tuvieron riego normal, las mediciones se hicieron entre los 22 y 43 días después de la siembra.

Las mediciones de la tasa fotosintética y conductancia estomatal se realizaron en la tercera y cuarta hoja de la parte superior del tallo principal, para ello se utilizó un sistema de minicámara portátil de estado uniforme.

De acuerdo con los resultados, en general ocurrió un cierre parcial del estoma en las dos condiciones de CO<sub>2</sub> (675 y 350 ppm) en sequía, pero la conductancia estomatal no fue afectada significativamente. La fotosíntesis fue de 20.0  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en riego y de 10.0 a 12.0 en temporal en la condición normal de CO<sub>2</sub>; pero en la condición alta, dichas tasas fueron de 25.0 y 15.0  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para riego y temporal, respectivamente.

Aunque un incremento en la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico eleva la fotosíntesis, de acuerdo con lo anterior, en los dos niveles de CO<sub>2</sub>, la tasa fotosintética disminuyó con el estrés de humedad. Además, se presume la existencia de una ventaja adaptativa a las altas concentraciones de CO<sub>2</sub> ya que las plantas mantuvieron mayor potencial de agua en las hojas bajo estrés, pues los datos indicaron que bajo estas condiciones, el estoma de las plantas no cambió significativamente y las hojas mantuvieron mayor turgencia y mayor tasa fotosintética comparada con el ambiente de bajo nivel de CO<sub>2</sub>.

Singh *et al.* (1988) estudiaron el patrón diurno de las relaciones hídricas y fotosíntesis del dosel de maíz, sorgo y mijo perla en condiciones de campo. La resistencia a la difusión de la hoja se relacionó negativamente con la irradiación, excepto al mediodía cuando se incrementó la densidad de flujo de fotones en respuesta a bajo potencial de agua. La fotosíntesis del dosel se incrementó linealmente con la irradiación en todos los cultivos. El sorgo mantuvo altas tasas de fotosíntesis neta para un valor dado de PAR o resistencia de difusión de la hoja, en comparación con mijo y maíz.

Voigt *et al.* (1983) midieron la fotosíntesis en sorgo en dos tratamientos de humedad del suelo (riego y sequía) a los 63 y 76 días después de la siembra. En el primer caso no se encontraron diferencias entre tratamientos puesto que la tasa fotosintética fué de  $47.8 \text{ mg dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$  en condiciones de riego mientras que en temporal fué de 46.1. Sin embargo, a los 76 días el estrés de humedad redujo la fotosíntesis en un 30.0% ya que los valores reportados fueron de 44.8 y  $31.8 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ , para riego y sequía, respectivamente.

Subramanian y Maheswari (1989) encontraron que el estrés de humedad en el periodo de antesis en sorgo y mijo, disminuyó el potencial de agua de la hoja, las tasas de conductancia estomatal, la fotosíntesis y la transpiración y su eficiencia en la hoja bandera. El decremento fué mayor en sorgo que en mijo perla.

Setter y Flannigan (1983) desarrollaron un trabajo en hojas de maíz durante el periodo de llenado de grano, las hojas fueron expuestas a menor y mayor densidad de flujo de luz. Las mediciones de intercambio de  $\text{CO}_2$  se hicieron encerrando  $20 \text{ cm}^2$  de la cuarta hoja superior dentro de una cámara de  $10 \text{ cm}^3$ . Se inyectó aire con una bomba de diafragma, retornando el gas a través de un tubo de 50 m hacia un instrumento montado en un remolque, donde la humedad fué medida con un sensor de capacitancia y pasando luego a un

condensador, midiendo la concentración de CO<sub>2</sub> con un analizador de gases en el infrarrojo Beckman 315.

Aunque no aclaran cómo se midió la transpiración, concluyeron que la eficiencia en el uso del agua para periodos de fluctuación de luz se mejoró por los ajustes estomatales rápidos, cuyos valores fueron de 9.0 mmol mol<sup>-1</sup> al incrementar la densidad de fotones fotosintéticamente activos y cayendo a 3.0 mmol mol<sup>-1</sup> cuando dicha densidad disminuyó.

Muñoz *et al.* (1983) estudiaron bajo condiciones de sequía la relación entre la EUA con el potencial hídrico de la hoja en sintéticos de maíz obtenidos bajo condiciones de sequía, riego y heladas, respectivamente. El estudio se desarrolló en condiciones controladas; las mediciones de intercambio de CO<sub>2</sub> se hicieron en la hoja expandida más joven en plantas de 40-45 días después de la siembra, con un analizador de gases en el infrarrojo Beckman IR 215 y MAIHAK UNOR; a la vez, las mediadas de intercambio de vapor de agua se hicieron con un higrómetro de punto de rocío. La EUA se obtuvo dividiendo las tasas fotosintéticas entre las tasas transpirativas.

De acuerdo con los resultados, los sintéticos que fueron seleccionados bajo riego fueron menos eficientes, los cuales transpiraron más que los sujetos a sequía a iguales potenciales hídricos. Estos últimos mostraron la eficiencia mayor en el uso del agua (22 mg CO<sub>2</sub> / g H<sub>2</sub>O).

Se encontró además que, al variar el potencial de agua de -3.5 a -9.0 bars se redujo la fotosíntesis neta de 42 a 12 mg CO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> hr<sup>-1</sup> y, en mayor proporción la transpiración, de 21 g H<sub>2</sub>O dm<sup>-2</sup> hr<sup>-1</sup> a 0.4 g H<sub>2</sub>O dm<sup>-2</sup> hr<sup>-1</sup>, por lo tanto, aumentó la EUA. Indica que las razones de tal comportamiento se deben a que la resistencia difusiva al vapor de agua

aumenta proporcionalmente más que la resistencia difusiva del CO<sub>2</sub> en el proceso de cierre estomatal.

Han y Ryoo (1986) midieron los efectos de humedad del suelo sobre los cambios en fotosíntesis, transpiración y resistencia estomatal en sorgo. Los resultados indicaron que la tasa de fotosíntesis fue mayor a 60-80% de capacidad de campo del suelo que a 40-100%.

La eficiencia en el uso del agua varía de acuerdo a la etapa fenológica en que se mida y también presenta variaciones a través del transcurso del día. Al respecto, Zur y Jones (citados por Sánchez, 1990) condujeron un experimento con soya (*Glycine max* L) en tres niveles de humedad, a nivel de campo; se midieron el intercambio gaseoso y el déficit de presión de vapor. Aunque los autores que citan el estudio no señalan cómo fueron realizadas las diferentes mediciones, ni en qué etapa fenológica, se encontró que en condiciones de riego, la EUA varió de  $14 \times 10^{-3}$  g CO<sub>2</sub> / g H<sub>2</sub>O a las 10:00 h a  $-7 \times 10^{-3}$  g CO<sub>2</sub> / g H<sub>2</sub>O a las 19:00 h; al mediodía los valores fueron muy constantes ubicándose en los  $5 \times 10^{-3}$  g CO<sub>2</sub> / g H<sub>2</sub>O. Los mismos resultados se obtuvieron en los cinco días en que se hicieron las mediciones.

Además, en sequía se observó que los resultados de las mediciones de intercambio gaseoso durante los días 1 y 3 fueron similares a los observados en riego, no obstante, en los siguientes días se redujo la EUA. A los cinco días en que se inició el déficit hídrico, los estomas comenzaron a cerrarse; en el día 9, la EUA fue negativa, excepto por la mañana, lo cual indica que hay una pérdida neta de CO<sub>2</sub> desde el dosel del cultivo, mientras la transpiración continúa. La EUA se reduce durante el día a medida que la resistencia estomatal se incrementa; este comportamiento concuerda con lo reportado en otros trabajos en maíz.

Livera *et al.* (1989) monitorearon el curso diurno de la tasa fotosintética (TF) y transpiratoria (TT) y de la conductancia del dosel en el cultivo del sorgo DK-28 a los 15 días después de antesis, en condiciones de riego. El estudio se enfocó sobre el efecto de un diferencial de 6°C de temperatura entre plantas con un tratamiento de temperatura ambiente más 6°C y el testigo que se mantuvo a temperatura ambiente, sobre la respiración oscura y el intercambio gaseoso al día siguiente. Mencionaron que en las mediciones se realizaron dos tipos de cámaras del sistema LI-6000, una para medir respiración en la noche mediante el intercambio de CO<sub>2</sub>, la otra, para medir la asimilación de CO<sub>2</sub>, transpiración y difusión del vapor de agua (conductancia) en el dosel.

Señalaron que no encontraron diferencias significativas; sin embargo, al calcular los valores medios para todas las unidades experimentales, los valores más altos de TF (1.2 mg CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup> área de terreno/s) estuvo asociada con los valores más altos de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos en el intervalo entre las 12 y 16 horas; en cambio, la TT alcanzó valores relativamente bajos en las primeras horas del día; después, estos se incrementaron y tendieron a mantenerse altos durante la tarde, las tasas de transpiración fueron de 1.2 y 1.3 mg H<sub>2</sub>O/m<sup>2</sup> área de terreno/s para las 12 y 16 horas, respectivamente, lo cual afectó la EUA del cultivo.

Por lo anterior, la EUA del dosel, medida como la tasa de fotosíntesis entre la tasa de transpiración, tendió a ser más alta durante las horas tempranas del día, alcanzando un valor de 19 mg CO<sub>2</sub> / mg H<sub>2</sub>O cuando la demanda evaporativa del ambiente fué baja (humedad relativa alta y temperatura baja). En contraste, por la tarde, la EUA decreció hasta 11 mg CO<sub>2</sub> / mg H<sub>2</sub>O debido a una demanda evaporativa mayor (humedad relativa baja y temperatura alta) y a la disminución de la tasa fotosintética.

En el mismo trabajo se encontró además, que con respecto a la conductancia para la difusión de vapor del agua, no existió una relación lineal con la TT, lo cual sugirió que la regulación estomatal de la pérdida de agua se perdió o al menos se redujó. Esto mismo lo reportó Manjarrez (1986) para el caso del sorgo.

#### **2.4. Análisis de crecimiento.**

Una aproximación al análisis de los factores que tienen influencia sobre el crecimiento y el desarrollo de la planta, integrados en la acumulación neta de fotosintetizados a través del tiempo, se conoce como análisis de crecimiento (Gardner *et al.* 1985).

El concepto básico y las implicaciones fisiológicas son simples y han sido explicadas por diferentes autores (Gardner *et al.* 1985; Radford, 1967). Sin embargo, de acuerdo con Beadle (1988) fue Blackman en 1919 quien dió las bases al definir la producción en términos de una ley de interés compuesto: si la tasa de asimilación por área foliar unitaria y la tasa de respiración permanecen constantes, y el tamaño del sistema foliar tiene una relación con el peso seco de la planta entera, la tasa de producción de material nuevo, medido en peso seco, seguirá la ley de interés compuesto.

Lo anterior indica que se está utilizando el peso seco como medida del crecimiento, en donde el peso final depende del peso inicial, de la tasa a la cual el material presente empieza a producir nuevo material, y del tiempo durante el cual la planta está incrementando su peso (Zavala, 1982).



Desde el punto de vista de su aplicación, el análisis de crecimiento permite conocer la formación y acumulación de la biomasa determinada por factores ambientales e internos de la planta, es decir, evaluar el comportamiento de una variedad o genotipo a través de su ciclo de desarrollo, así como para tratar de explicar las bases fisiológicas de la producción, ya que el cálculo de los diferentes parámetros se basa en el peso seco y en el área foliar, que son los principales resultantes de los procesos fisiológicos determinantes del rendimiento económico final (Rodríguez, 1986; Zavala, 1982).

Myles *et al.* (1982) señalaron que el análisis de crecimiento se ha usado para estimar cómo reaccionan las plantas a diferentes tratamientos de cultivo (densidad de plantas, fertilización, etc.) y a condiciones de crecimiento (efecto de la temperatura, nivel de humedad y otros), así como para comparar el rendimiento de diferentes cultivares y especies en condiciones similares de crecimiento.

Sin embargo, puesto que el análisis de crecimiento se considera como el punto de unión entre la producción de plantas y su análisis con algunos procesos fisiológicos, representa al final de cuentas una metodología para la estimación de la producción fotosintética de las plantas o de los cultivos y su eficiencia.

En este sentido, la fotosíntesis neta puede ser estimada en forma indirecta por mediciones en los cambios en la producción de materia seca, y su eficiencia fotosintética puede ser calculada de las relaciones existentes entre la fotosíntesis neta y el tamaño del aparato fotosintético (área foliar); siendo en este sentido la tasa de asimilación neta (TAN) un estimador de la eficiencia fotosintética.

## **2.4.1 Componentes del análisis de crecimiento.**

### **2.4.1.1.El peso seco y el área foliar.**

Beadle (1988) señaló que para el análisis de crecimiento solamente se requieren dos tipos de mediciones: i) El peso seco de la planta; que generalmente es el peso seco a la estufa pero puede ser la materia orgánica o el contenido de energía, ii) El tamaño del sistema asimilatorio; de ordinario es el área foliar, pero puede ser el contenido de proteína o de clorofila de las hojas

En relación a la obtención de los datos de área foliar y peso seco, Hunt citado por Zavala (1982) indicó que se puede hacer principalmente de dos maneras:

1. El método clásico, en que los muestreos o cosechas se hacen a grandes intervalos de tiempo y con tamaño de muestra grande considerando los periodos fenológicos por los que pasa la planta.

2. El método funcional, en el cual el tamaño de muestra es pequeño pero más frecuente, los muestreos se realizan a lo largo de los distintos periodos y en las diferentes etapas de cada uno de ellos.

Crofts *et al.* citados por Zavala (1971) señalaron que generalmente estas mediciones se realizan a intervalos de una o dos semanas a lo largo del período de crecimiento. sin embargo, las frecuencias de los muestreos dependen de la etapa de desarrollo en que se encuentre el cultivo, el interés del investigador para detectar cambios en una etapa especial y

de la longitud del ciclo del cultivo; es claro que las mediciones frecuentes tienen una mejor aproximación a la curva real de crecimiento de los cultivos.

Independientemente del intervalo del tiempo utilizado y de la manera en que se decida realizar los muestreos, el análisis de crecimiento usualmente se refiere a un análisis matemático de la variación en peso seco y área foliar de los organismos en función del tiempo, los cuales se relacionan con los siguientes parámetros que son los que constituyen el análisis de crecimiento: Tasa relativa de crecimiento (TRC), Tasa de asimilación neta, (TAN), Relación de área foliar (RAF), Índice de área foliar (IAF), Tasa de crecimiento del cultivo (TCC) y Duración del área foliar (DAF), (Went; Brinkman y Frey, citados por Zavala, 1982).

#### **2.4.1.2. Tasa de relativa de crecimiento.**

Es el componente básico que se originó de los trabajos de Blackman; se define, en cualquier instante del tiempo, como el incremento de material (peso seco) por unidad de material presente por unidad de tiempo (Rardford, 1967). Es útil como una medida fundamental en la producción de materia seca., Sin embargo, al igual que las mediciones de fotosíntesis, poco dice acerca de los factores causales que determinan ese comportamiento (Beadle, 1988).

#### **2.4.1.3. Tasa de asimilación neta.**

Gardner *et al.* (1985) definieron a la tasa de asimilación neta como la ganancia neta de asimilados o fotosintetizados (peso seco), por unidad de área foliar y tiempo. Este índice depende del exceso de materia seca ganada por fotosíntesis sobre la pérdida por respiración.

#### **2.4.1.4. Relación de área foliar.**

De acuerdo con Wallace *et al.* (citados por Romero, 1981), la relación de área foliar indica la cantidad relativa de área foliar que produce una unidad de peso seco de la planta; este índice está influenciado por efectos ambientales y por el cambio en la capacidad de formación de materia seca de la planta; su utilidad radica en que manifiesta la capacidad fotosintética por unidad de respiración y crecimiento de tejido.

#### **2.4.1.5. Índice de área foliar.**

El índice de área foliar expresa la relación entre la superficie de la hoja con el área de terreno ocupada por la planta (Gardner *et al.* 1985). Poey (citado por Romero, 1981) señaló que éste depende de la densidad de población y de la arquitectura de la planta, y es útil para poder comparar diferentes genotipos en cuanto a su capacidad de aprovechar la energía del sol.

#### **2.4.1.6. Tasa de crecimiento del cultivo.**

La tasa de crecimiento del cultivo representa la ganancia en peso seco de una comunidad de plantas sobre una unidad de terreno en una unidad de tiempo (Gardner *et al.* 1985). Este índice indica la velocidad de crecimiento de un cultivo.

#### **2.4.1.7. Duración del área foliar.**

La duración del área foliar, expresa la magnitud de la persistencia del área foliar, su valor es el tiempo en que las hojas permanecen fotosintetizando. El índice está influenciado por factores como el fotoperíodo y temperatura así como por la precocidad (Gardner *et al.* 1985; Wallace *et al.*, citados por Romero, 1981).

#### **2.4.2. Estudios sobre análisis de crecimiento.**

Existen algunos trabajos relativamente recientes en donde se consideran algunos componentes del análisis de crecimiento en maíz, sorgo y mijo, siendo en éste último muy escasos. Enseguida se reseña lo más relevante de dichos trabajos.

##### **2.4.2.1. Sorgo.**

Zavala (1982) consideró algunos parámetros fisiotécnicos en sorgo. Con respecto a la TRC encontró que disminuyó conforme aumentaba al área foliar desde el primer muestreo hasta antesis, lo cual se debe al aumento del sombreo ocasionando una disminución de la cantidad de luz lo que provoca una disminución continua en la velocidad de producción de

materia seca por unidad de materia seca presente. Después de la floración (periodo de llenado de grano), la caída de la curva se hizo más lenta o casi nula. Dado que el área foliar ya no crece, no puede atribuírsele al sombreado de las hojas, sino tal vez a una disminución en la TCC. Reporta que los valores fueron de  $0.21 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ,  $0.07 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  y  $0.01 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  a los 20 días después de la siembra, en la floración y en madurez fisiológica, respectivamente en Zacatepec, Mor., mientras que en General Terán, N. L., se tuvo 0.20, 0.02 y 0.02  $\text{g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  en las etapas señaladas.

Con relación a la TAN, la mayoría de los genotipos mostraron un comportamiento normal, ya que disminuyó curvilineamente conforme avanzó el ciclo del cultivo al estar creciendo el área foliar. Con ello se disminuye la eficiencia fotosintética porque aumenta el sombreado. La disminución de la TAN se prolongó hasta la antesis que fue cuando ocurrió al máximo de área foliar. Los valores a los 20 días después de la siembra fueron de  $0.002 \text{ g cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$  llegando a  $0.0007 \text{ g cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$  ( $1.0 \text{ mg cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) al momento de floración, permaneciendo practicamente constante de aquí hasta la madurez fisiológica pero cayendo a valores negativos a los 120 días.

Al analizar la TCC reportó que existió un aumento continuo obteniendo un máximo cerca de la floración, lo que se debe a que el tallo tuvo mayor velocidad de crecimiento en relación a la planta total. La curva cayó después de la floración debido a que la TCC depende del IAF y de la TAN, por lo que dicha disminución se debió a la caída del área foliar durante el desarrollo del grano; pues la TAN en ese lapso permaneció constante, es decir, que la producción de materia seca por unidad de área foliar fué la misma. La mayor o menor producción dependerá entonces del área fotosinteticamente activa. Dado que durante el período post-antesis hubo pérdida del área foliar, ocasionado por la senescencia de las hojas, la velocidad de producción de materia seca disminuyó continuamente. Al llegar a

madurez fisiológica, la TCC se acercó a cero, lo que coincide con la caída del peso seco a partir de este punto. Los valores en floración fueron de  $14.2 \text{ g d}^{-1}$  aproximadamente, cerca de cero en madurez o con signo negativo.

Barrera *et al.* (1984) encontraron que la TAN en prefloración, floración y madurez fisiológica tuvo valores de  $1.0 \text{ mg cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , el máximo valor fue de hasta 3.0 en la etapa de llenado de grano; mencionó además que una variedad precoz tuvo menor área foliar y mayor TAN, lo que hizo que fuera más eficiente para producir materia seca.

Vuelvas y Tijerina (1989) al estudiar el efecto de la aplicación y suspensión del riego después de la floración en dos líneas de sorgo, encontraron que en el primer caso, existió una respuesta en la TAN, la cual fue mayor en un genotipo debido a un incremento de su peso seco total con respecto al aumento del área foliar. La curva mostró un valor más alto (entre  $0.06$  y  $0.07 \text{ g dm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$ ) a los 47 días, el cual se redujo en la floración entre  $0.2$  y  $0.3 \text{ g dm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$  subió luego a  $0.7-0.8 \text{ g dm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$  a los 90-100 días con una ligera disminución un poco más tarde.

Cuando se suspendió el riego, el comportamiento fue similar, sin embargo la caída fue muy fuerte a los 96 días (estado masoso) en una de las líneas, pero en la otra, su TAN aumentó en esta etapa, lo que se debió tal vez que a partir de la suspensión de la aplicación de agua, se aumentó en mayor medida su peso seco total en ese período.

Teniente (1991) encontró un comportamiento diferencial de la TAN durante el periodo de anthesis a madurez fisiológica en el híbrido RB-3030 en función de la condición de humedad. En temporal, la TAN mostró el valor más bajo ( $0.44 \text{ mg cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ), mientras que el máximo valor ( $1.04 \text{ mg cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) lo encontró cuando el estrés ocurrió en la etapa de

llenado de grano; en antesis, el valor fue ligeramente superior que en temporal y un poco mayor ( $0.71 \text{ mg cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) cuando no existió déficit de humedad durante el ciclo. La mayor TAN de este genotipo, comparado con otros, en todos los ambientes fue producto de su área foliar reducida.

Con respecto a la TRC, el comportamiento fue similar, pues en riego se tuvieron los valores mas altos ( $0.0165 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) comparado con temporal ( $0.0082 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) en el mismo periodo del desarrollo del cultivo. Similar tendencia fué para la TCC, 18.12 y 6.62  $\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  en riego y temporal, respectivamente.

Considerando la duración del área foliar en la condición de temporal, tanto en etapa de diferenciación a antesis y de antesis a la madurez fisiológica, se tuvieron los valores más bajos, ocurriendo lo mismo para el índice de área foliar. Los valores respectivos para IAF en las etapas señaladas, en riego y temporal, fueron de 2.21, 2.56 y de 1.94, 1.67, respectivamente. La DAF mostró valores de 108.9 y 224.4 durante el período de diferenciación a antesis y de antesis a madurez, respectivamente en riego; mientras que en temporal fueron de 93.3 y 125.9 para cada etapa, respectivamente.

#### **2.4.2.2. Maíz.**

Bulnes (1993) describió un patrón descendente en la TRC cuyo máximo valor fué en la etapa de cuatro hojas liguladas, a los 33 días después de la siembra. En los genotipos evaluados fluctuó entre 0.11 y 0.14  $\text{g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ . En prefloración, los valores oscilaron desde 0.05 a 0.11 con una media de 0.07  $\text{g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , mientras que en etapa masosa del grano los valores cayeron hasta los 0.012  $\text{g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ . Mencionó que esto se debió a la existencia de la



división y alargamiento celular en los tejidos meristemáticos durante la etapa vegetativa lo cual no ocurre en la madurez.

Con respecto a la TAN, se obtuvo un valor promedio de  $1.0 \text{ mg cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$  a los 33 días después de la siembra, el cual se incrementó a  $2.6 \text{ g cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$  a los 66 días cayendo poco antes de la floración a valores similares a los obtenidos a los 33 días; después subieron a los 80 días y luego con una baja que llegó a los  $0.66 \text{ mg cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$  al final del llenado del grano.

Al graficar la TCC se observó una tendencia ascendente desde los 30 días hasta el fin del llenado del grano; la curva fué muy semejante a la del peso seco y del área foliar. Los valores fueron variables entre genotipos, ya que en la etapa de cuatro hojas fueron de  $0.12$  a  $0.49 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ; en floración de  $9.3$  y  $29.1 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ; en tanto que en llenado de grano llegaron a  $30.6$  y  $48.1 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ .

En relación al IAF, los valores se incrementaron a través del ciclo del cultivo hasta llegar a un máximo en la floración ( $2.79$  a  $3.78$  para genotipos tardíos y  $1.82$  a  $2.44$  para precoces); después los valores disminuyeron como resultado de la pérdida del área foliar. La RAF tuvo un comportamiento contrario ya que los valores más altos ocurrieron en la etapa de dos hojas liguladas, mientras que los mínimos se presentaron en estado masoso. Esta situación, de acuerdo al autor, fue consecuencia del crecimiento de las hojas en etapa vegetativa, el cual fue mayor que el del peso seco de la planta. Conforme se desarrolló el área foliar, la relación área foliar/peso seco bajó dado que otras partes de la planta empezaron a ganar materia seca comparado con el crecimiento de las hojas.

De acuerdo con Félix (1986) la TAN disminuye conforme se aumenta el IAF, ya que al aumentar éste, se disminuye el porcentaje de captación de la luz solar en los estratos inferiores del dosel. Puesto que la TAN es una medida indirecta de la fotosíntesis, una disminución del porcentaje de luz ocasionaría una reducción de la TAN. Así, los valores de TAN en maíz aumentaron cuando inició el desarrollo del grano, debido a que el área foliar disminuyó y el peso seco siguió aumentando. Con 40,000 plantas por hectarea, la TAN fue más alta en 16.9% comparada con 80,000, ya que en esta última condición hay más sombreado y mayor IAF. La tasa máxima de TAN fue de  $0.22 \text{ g dm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ; disminuyó en anthesis y aumentó al final del llenado del grano. En el híbrido H-28 y V-25 la máxima TAN fue entre  $0.098$  y  $0.011 \text{ g dm}^{-2} \text{ d}^{-1}$  en la fase vegetativa, el valor más alto para V-25 se debió a que dicha variedad es más precoz que H-28.

Con respecto a la TRC la tasa más alta se obtuvo a los 20 días después de la siembra ( $0.15 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ), descendiendo más allá de  $0.05 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  a los 80 días, siguiendo un descenso más lento sin llegar a cero a los 140-160 días (madurez fisiológica). Similar patrón mostró la RAF, el cual cayó agudamente después de la floración, debido a que el área foliar se redujo y el peso seco aumentó. La tendencia creciente de la TCC desde los 20 días después de la siembra, indica que la planta es más pequeña y que acumula menor peso seco.

Lorens *et al.* (1987) estimaron el comportamiento del IAF y la TCC en maíz en riego, en temporal durante todo el ciclo y con estrés de humedad en etapa vegetativa. Con respecto al IAF, el estrés de humedad ocasionó una reducción en este parámetro. El comportamiento fue casi similar en condiciones de temporal comparado con el déficit en etapa vegetativa. El valor máximo fue de 2.5 en los dos tratamientos, pero en riego fue de 4.2 a los 50 días después de la siembra. El comportamiento de la curva fue ascendente hasta ese día y luego descendió cerca de los 100 días con valores de 0.5; iguales que los

observados a los 20 días después de la siembra. Por otro lado, el estrés de humedad de la condición de temporal causó una reducción de 24% y 40% en la TCC en los dos genotipos con respecto al riego (31.2 vs 23.8 y 31.8 vs 19.1 g m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> ).

Premachandra *et al.* (1992) evaluaron genotipos de maíz susceptibles y tolerantes a la sequía; encontraron que la TRC y la TAN disminuyeron con el estrés de humedad excepto en aquellos tolerantes que mantuvieron su producción fotosintética.

Peña (1986) comparó el efecto de la humedad en el suelo sobre la TAN y el IAF en maíz, trigo, girasol y frijol. Indicó que la deficiencia de humedad afectó sensiblemente al IAF con reducciones del orden de 34.6 hasta 43.1% en el período de los 50-74 días, lo cual se debió a una inducción de bajos potenciales de agua lo que causó un cese en la expansión celular. Esta reducción se asoció con una disminución de la TAN, lo cual indicó una menor actividad fotosintética que redundó en menor producción de materia seca; la reducción fue de hasta un 34% durante el ciclo hasta madurez fisiológica.

Cuando comparó las especies señaladas, el maíz mostró el menor peso seco pero tuvo una TAN más alta que lo hizo más eficiente para la producción de materia seca. Esto fue producto de la densidad baja con un menor IAF que ocasionó menor sombreado y mayor captación de luz.

Considerando la interacción humedad por especies, indicó que la TAN poco se afectó por la sequía, excepto en trigo, que al final declinó a cero en temporal; el frijol y el girasol mostraron en esa época la mayor TAN. El maíz tuvo la mayor TAN en ambos niveles de humedad (temporal y riego). Este cultivo tuvo menor IAF que el resto de las especies durante el ciclo, sin embargo en temporal mostró menor valor que en riego.

### 2.4.2.3. Mijo

En esta especie los estudios sobre análisis de crecimiento son escasos (Payne *et al.* 1991). En un trabajo realizado por dichos autores bajo condiciones de riego y estrés de humedad, el comportamiento general de la TRC en los dos ambientes fue descendente a través del tiempo. Los valores alcanzados en riego iniciaron entre 0.6 y 0.8 g g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> cayendo al final del ciclo casi a cero; en estrés, los valores iniciaron casi igual pero se tornaron negativos a los 57-76 días después de la siembra, ascendiendo luego en el siguiente periodo de muestreo; señalaron además, que con cero aplicación de fósforo, la TRC fue ligeramente mayor que cuando se aplicó el fertilizante en la condición de estrés, debido a la falta de formación de panoja.

Con respecto a la TAN, tuvo una disminución ontogénica, lo cual es típico debido al sombreado de las hojas; en estrés mostró valores de cero entre los 56-76 días después de la siembra, aumentando después ligeramente. Tanto en riego como en temporal los mayores valores se tuvieron entre los 0-14 días después de la siembra con cero aplicación de fósforo, cayendo a partir de este momento. Sin embargo, la TAN fue similar en las dos condiciones de humedad.

El autor mencionó que se han observado disminución en la TAN debido al estrés en maíz, pero no en trigo, continuó diciendo que la TAN fue una simple función de la fase del desarrollo del cultivo, ya que depende más de la radiación interceptada que de otros factores del ambiente, pues la alta TAN entre los 0-14 días después de la siembra, pudo ser causado por el escaso sombreado de las hojas.

Con relación a la TCC, el comportamiento de la curva bajo riego fué ascendente desde los 14 hasta los 58 días después de la siembra, luego descendió. En estrés, el comportamiento fué semejante, solo que el valor más alto se alcanzó entre los 28-42 días y luego descendió, mostrando después un ligero aumento en las dos condiciones. En general, el estrés disminuyó la TCC en aproximadamente un 50%. Cabe señalar que en estrés, en los niveles más bajos de fósforo la TCC fué de cero o ligeramente negativa entre los 56-76 días después de la siembra, lo cual sugiere una escasés o deficiencia de carbono y/o transporte a los órganos de almacenamiento, ya que sin fósforo no hubo producción de panojas.

En general, aunque la TRC y la TAN son afectadas ligeramente por la condición de humedad, la TCC demuestra que la eficiencia de mijo perla para producir materia seca se ve reducida.

Kim y Han (1991) al estudiar el efecto de 5 fechas de siembra (1 de mayo al 5 de junio) en mijo, sorgo y maíz, encontraron que el mijo produjo más asimilados por área foliar, tuvo mayor tasa absoluta de crecimiento y un mayor rendimiento de materia seca que sorgo y maíz; la TAN fué mayor en maíz que en sorgo y mijo los cuales no difirieron; el promedio de tasa absoluta de crecimiento fué de 19.4, 17.2 y 17.4 g m<sup>-2</sup> para maíz, sorgo y mijo, respectivamente.

## **2.5. El índice de cosecha.**

Dentro de los parámetros o índices fisiológicos que pueden ser de utilidad para evaluar la eficiencia de los cultivos se encuentra el índice de cosecha, el cual es la proporción entre el rendimiento económico y el rendimiento biológico.

Además, la consideración del índice de cosecha es importante, ya que el rendimiento de los cultivos puede ser incrementado por el aumento de la materia seca total o por el aumento de la proporción del rendimiento económico (Gardner *et al.* 1985). Al respecto, Donald (citado por Romero, 1981) señaló que, puesto que el índice de cosecha puede ser un carácter heredable y si se logra combinar altos índices de cosecha con altos rendimientos biológicos, se obtendrían genotipos eficientes y con alta producción de rendimiento económico.

No obstante lo anterior, el índice de cosecha puede ser afectado por el ambiente, especialmente por las condiciones de humedad en que se desarrollan los cultivos; pues de acuerdo con Lorens *et al.* (1987) el índice de cosecha en maíz disminuyó desde un 24% hasta un 51% cuando fué sometido a condiciones de temporal, ya que uno de los híbridos evaluados mostró un valor de 0.54 en tanto que otro tuvo un valor de 0.61 cuando se desarrollaron en ambientes irrigados.

Resultados similares fueron reportados por Teniente (1991) para sorgo, quién encontró un índice de cosecha de 0.43 para el híbrido RB-3030 en riego siendo de 0.36 cuando fué sometido a temporal; otro material tuvo un valor de 0.33 y 0.14 en las condiciones de humedad descritas.

Con respecto al mijo, Peña *et al.* (1994) señalaron que el índice de cosecha se incrementa cuando la precipitación aumenta; pues al evaluar el comportamiento en condiciones de temporal, encontraron que el índice de cosecha fué de 0.16 cuando ocurrieron 317 mm de precipitación durante el ciclo, subiendo a 0.18 con 658 mm de lluvia;

además encontraron la misma tendencia en sorgo aunque éste tuvo valores más altos (0.25 y 0.52), respectivamente.

De acuerdo con Muchow (1989) el índice de cosecha en condiciones de riego fué más alto para sorgo que para mijo, sin embargo, fueron inferiores cuando se comparan con maíz, pues los valores respectivos fueron de 0.32, 0.23 y 0.47. Dichos valores se redujeron cuando se dejó de aplicar el riego durante el periodo comprendido desde los 41 a los 57 días después de la siembra, siendo el índice de cosecha de 0.09, 0.27 y 0.25 para maíz, sorgo y mijo, respectivamente. Lo anterior indica que el índice de cosecha fué más reducido en maíz que en mijo por el déficit de humedad, sin embargo, el mijo no se afectó en forma significativa.

### **III. MATERIALES Y METODOS**

#### **3.1. Localización del experimento.**

El experimento se estableció en el Campo Experimental de la Facultad de Agronomía de la Universidad Autónoma de Nuevo León, ubicada en el municipio de Marín, N.L. en los 25° 53' de latitud norte y 100° 03' de longitud oeste, a una altura de 367 msnm.

#### **3.2. Características climatológicas y edafológicas.**

García (1973) señaló que la región presenta el tipo climático  $BS_1 (h')h x' (e')$

en donde:

$BS_1$  comprende a un clima seco, siendo el menos seco de los BS, con régimen de lluvias de verano, con un cociente de P/T mayor que 22.9

$(h')h$  la temperatura media anual sobre los 22 °C y abajo de los 18 °C en el mes más frío.

$x'$  régimen de lluvias que ocurren entre verano e invierno con un porcentaje de lluvias invernal mayor de 18.

$(e')$  temperatura muy extremosa, con una oscilación anual de las temperaturas medias mensuales mayor de 14 °C.



La precipitación anual es de 503.2 mm de acuerdo con la información del periodo comprendido entre 1978-1994, mientras que la evaporación total anual es de 1986.0 mm (Anónimo, 1995).

Los suelos son de origen aluvial, de reciente formación, profundos; textura arcillosa; pH alcalino a moderadamente alcalino; pobres en nitrógeno, bajos en fósforo, medianamente pobres en potasio y pobres en materia orgánica; ligeramente salinos (Garza y Arroyo, 1984).

### **3.3. Tratamientos.**

Los tratamientos fueron resultado de la combinación de tres especies de plantas, cuyo objetivo principal es la producción de grano, y dos condiciones de humedad.

#### **3.3.1. Especies vegetales.**

Las especies que se utilizaron fueron maíz, *Zea mays* (L.), variedad híbrida 3050W; sorgo, *Sorghum bicolor* (L.) Moench, genotipo híbrido 8313 y mijo perla, *Pennisetum americanum* (L.) Leeke cruza entre 68A x NPM-1.

#### **3.3.2. Condiciones de humedad.**

Se establecieron dos condiciones de humedad en el suelo:

### 3.3.2.1. Riego completo.

Consistió en la aplicación de agua a través del ciclo de los cultivos.

### 3.3.2.2. Temporal con riego de presiembra.

Consistente en la aplicación de un riego para la siembra; sin embargo se suministró humedad durante el ciclo para evitar la pérdida de los cultivos por el estrés de sequía.

## 3.4. Descripción de los tratamientos y croquis del experimento.

De acuerdo con las combinaciones entre las especies vegetales y las condiciones de humedad del suelo, resultaron seis tratamientos cuya descripción se muestra en el Cuadro 1. El croquis de la distribución de los tratamientos en el campo se presenta en las Figura 1A.

Cuadro 1. Tratamientos resultantes de la combinación especies por condición de humedad. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

TRATAMIENTO	DESCRIPCION
1	MIJO RIEGO
2	MIJO TEMPORAL
3	SORGO RIEGO
4	SORGO TEMPORAL
5	MAIZ RIEGO
6	MAIZ TEMPORAL

### **3.5. Establecimiento y manejo del experimento.**

Se establecieron dos fechas de siembra. El establecimiento y el manejo de los experimentos se hizo en forma similar.

#### **3.5.1. Preparación del suelo.**

Se realizó con tractor consistente en un paso de arado, rastreo y surcado. La primera actividad se realizó a principios del mes de enero mientras que las siguientes se hicieron días antes a la siembra.

#### **3.5.2. Riego de presembrado.**

Después del surcado se aplicó el agua por medio de gravedad, el 28 de febrero para el experimento 1 y el 5 de abril en el experimento 2. Posteriormente se aplicaron los riegos en las fechas que se muestran en el Cuadro 2 y 3.

#### **3.5.3. Fertilización.**

Se aplicó la fórmula 120-70-00 usando como fuente el nitrato de amonio y el superfosfato de calcio triple. La aplicación se realizó antes de la siembra incorporándolo al suelo mediante un paso de rastra.

### 3.5.4.Siembra.

Esta actividad se efectuó el 11 de marzo y el 18 de abril de 1994 para el experimento 1 y 2, respectivamente; se usó una sembradora propia para experimentos de tracción mecánica. En cada ensayo, los tratamientos se sembraron en unidades de 8 surcos de 5.0 m de longitud separados a 0.85 m. La parcela útil consideró solo a los seis surcos centrales.

**Cuadro 2. Calendario de aplicación del agua de riego después de la siembra; experimento 1: Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.**

FECHA	DIA	DESCRIPCION
30 de marzo	19	Trat. de riego
22 de abril	42	Trat. de riego
11 de mayo	61	Todas las parc.
29 de mayo	79	Trat. de riego

**Cuadro 3. Calendario de aplicación del agua de riego después de la siembra; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.**

FECHA	DIA	DESCRIPCION
24 de mayo	36	Trat. de riego
03 de junio	46	Todas las parc.
29 de junio	72	Trat. de riego
05 de julio	78	Todas las parc.

### **3.5.5. Densidad de población.**

Se consideraron 50,000 plantas por ha para el caso del maíz y 125,000 para mijo y sorgo; para esto se preparó semilla en cantidad suficiente para lograr una planta de maíz a cada 0.25 m y a 0.10 m para los otros cultivos posterior a un aclareo.

### **3.5.6. Control de malezas y plagas.**

Las malezas fueron eliminadas en forma manual y por medios mecánicos; para el caso de los insectos, se hicieron aplicaciones de Decís contra gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*) y mosquita de la panoja (*Contarinia sorghicola*).

## **3.6. Variables medidas.**

Durante el desarrollo de los experimentos se midieron características de tipo ambiental, fisiológicas y agronómicas.

### **3.6.1. Ambiente físico.**

#### **3.6.1.1. Variables macroambientales.**

a) **Temperatura.** Se obtuvo a partir de la fecha de siembra, en °C, diariamente, considerándose a la temperatura máxima, mínima y media.

**b) Precipitación.** Este dato se obtuvo a partir del primer día del mes en el cual fue realizada la siembra hasta el día en que se realizó la cosecha. Los valores se obtuvieron en mm en forma diaria.

**c) Evaporación.** Se registraron de la misma manera que en el caso de la precipitación. La información para estas tres variables se obtuvo de los registros de la estación meteorológica de la FAUANL; en el Cuadro 1 y 2 del Apéndice se localizan los datos respectivos.

### **3.6.1.2. Variables microambientales.**

**a) Potencial hídrico del suelo.** La obtención de esta variable se realizó de la manera siguiente:

Primeramente se utilizó un medidor de humedad marca Troxler, modelo 4300 el cual funciona con el principio de neutrones termalizados, dichas partículas son emitidas por una fuente de americio-241 y berilio. El procedimiento consistió en introducir la fuente por medio de una sonda, a través de tubos de aluminio instalados hasta 1.0 m de profundidad, localizados en la parte central de cada parcela experimental. Las lecturas que se obtuvieron representaron el porcentaje de humedad en base a volumen; estos valores fueron calibrados contra la humedad del suelo obtenida gravimetricamente (Figura 2A).

La determinación de la curva de retención de humedad se realizó a partir de la capacidad de campo y del punto de marchitez permanente del suelo, los cuales fueron

obtenidos con la membrana y la olla de presión; posteriormente se utilizó la ecuación siguiente:

$$T = K/P_s^n + C$$

Donde:

**T** = tensión del suelo

**P<sub>s</sub>** = porcentaje de humedad del suelo

**n** = exponente que depende de las características físicas del suelo

**K, C** = constantes que dependen de las características físicas del suelo, (Palacios, citado por Aguilera y Martínez, 1990).

Los valores de CC y PMP se expresaron en porcentaje en base a volúmen. La curva se construyó estimando los porcentajes de humedad para diferentes tensiones en atmósferas cuya ecuación al despejar quedó:

$$P_s = (K/T - C)^{1/n}$$

En el Cuadro 3A se presentan los parámetros estimados de la ecuación y los porcentajes de la humedad para las diferentes tensiones y sus respectivas equivalencias en MPa. En la Figura 1 se presenta la curva respectiva.

De esta forma se obtuvieron los potenciales hídricos del suelo durante el desarrollo de los experimentos en las diferentes profundidades en todas las fechas de muestreo; en el

Cuadro 4 se presentan los días transcurridos después de la siembra al momento de realizar los muestreos.

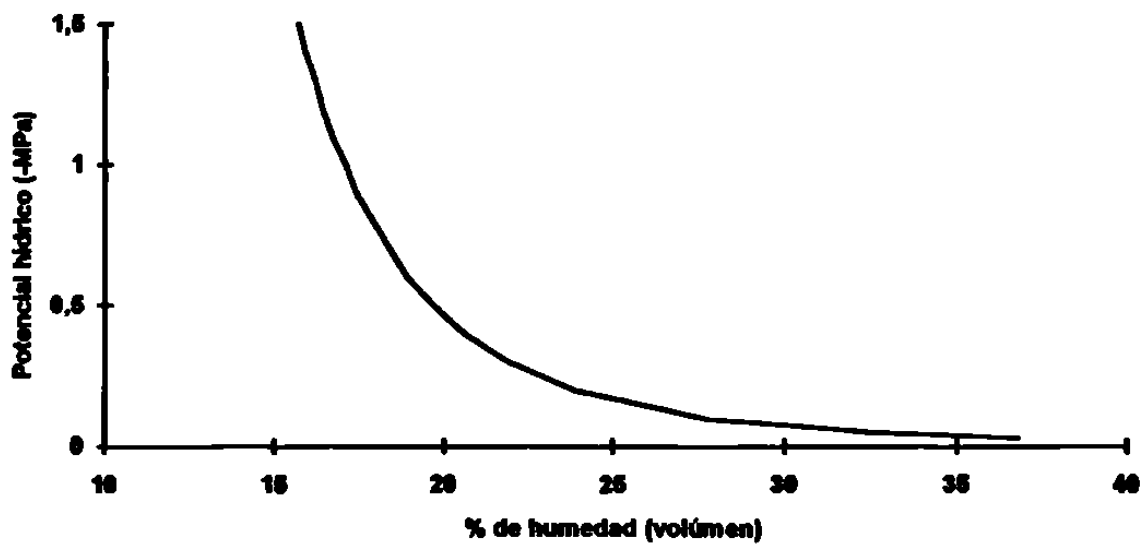


Fig. 1. Curva de retención de humedad del suelo. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.



**Cuadro 4. Calendario de muestreos de humedad del suelo después de la siembra: Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.**

Exp. 1		Exp. 2	
Fecha	Día	Fecha	Día
20 abril	41	23 mayo	35
28 abril	48	31 mayo	43
7 mayo	57	9 junio	52
17 mayo	67	15 junio	58
27 mayo	77	26 junio	69
1 junio	82	4 julio	77
7 junio	88	11 julio	84
9 junio	90	15 julio	88
15 junio	96	19 julio	92
1 julio	112	22 julio	88

### **3.6.2. Variables fisiológicas.**

#### **3.6.2.1. Flujo de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O.**

Con el uso de un sistema de fotosíntesis portátil modelo LI-6200 se registró el flujo de estos gases. Las mediciones se realizaron mediante muestreos durante el desarrollo del cultivo; la toma de lecturas se realizó en la última hoja ligulada de tres plantas localizadas en los surcos centrales de cada parcela. Los muestreos se realizaron entre las 13:00 y las 16:00 h en días soleados. En las Figuras 2 y 3 se muestran el estado de desarrollo de cada cultivo

al momento de las mediciones y en el Cuadro 5 se presentan las fechas de muestreo para cada experimento. De éstas lecturas se obtuvo la tasa fotosintética ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), la tasa de transpiración ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), adicionalmente se consideró la conductancia estomatal ( $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

### **3.6.2.2. Eficiencia en el uso del agua.**

Con los datos de fotosíntesis y de transpiración obtenidos en cada medición, se estimó la eficiencia en el uso del agua (EUA) en forma instantánea (Fischer y Turner, 1978; Brown y Simmons, 1979; Valle *et al.*, 1985; Frank *et al.*, 1987; Peng y Krieg, 1992) mediante la relación siguiente:

$$\text{EUA} = \mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$$

### **3.6.3. Índices fisiotécnicos.**

#### **3.6.3.1. Obtención de los datos primarios**

Los datos primarios, de peso seco y área foliar, se obtuvieron de tres plantas cosechadas con competencia completa en cada una de las parcelas experimentales. Se realizaron 7 muestreos durante el desarrollo de los cultivos en el experimento 1 y ocho muestreos en el ensayo 2, las fechas de muestreo se localizan en el Cuadro 6.

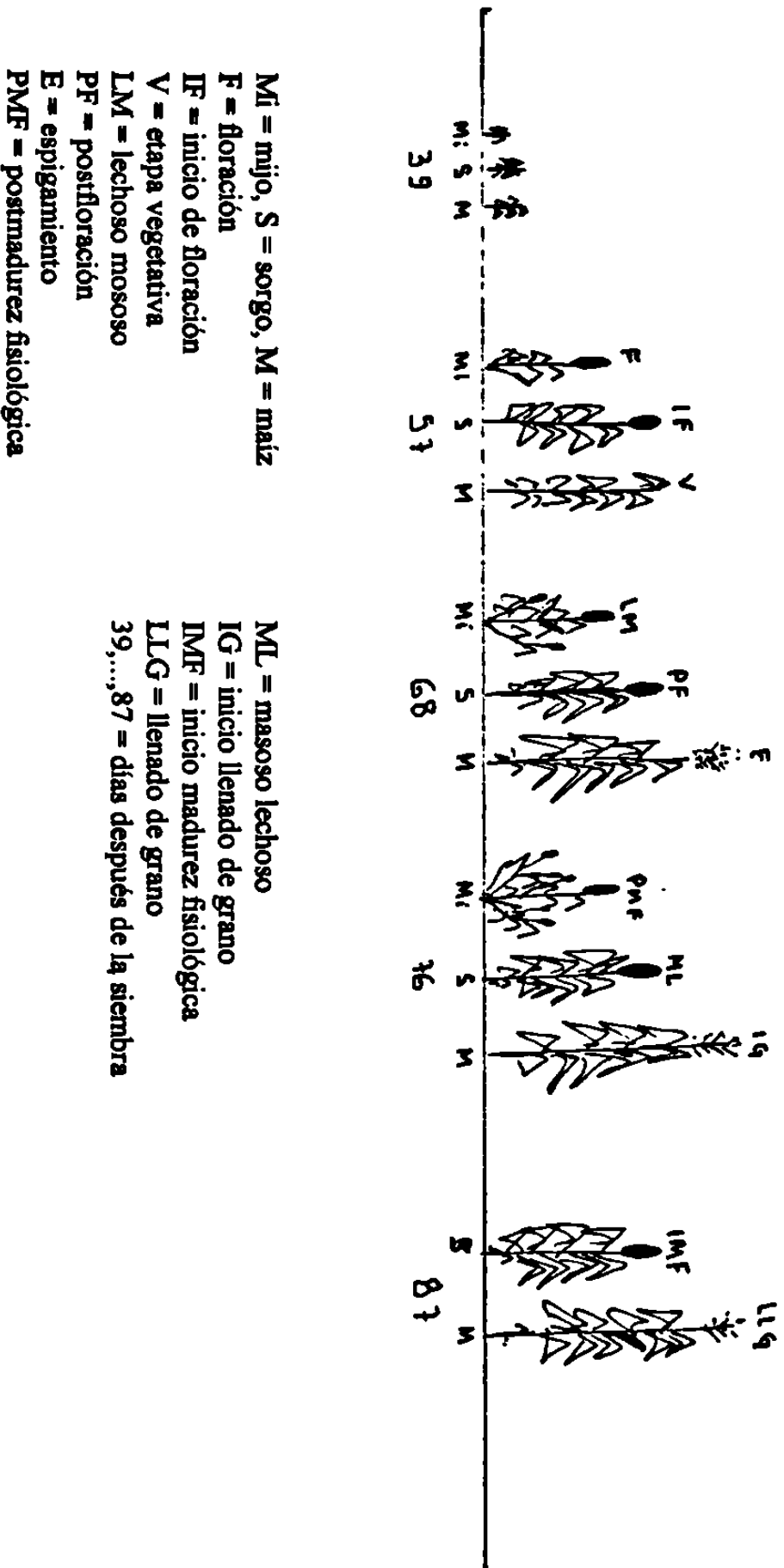
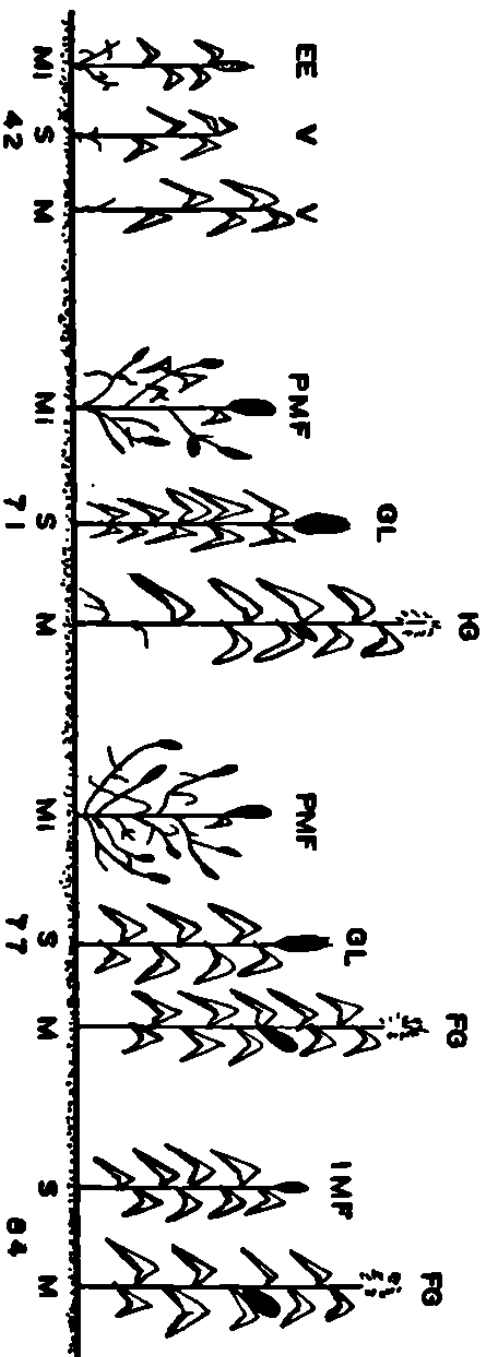


Figura 2. Esquema generalizado del desarrollo de los cultivos al momento de realizar las mediciones de intercambio gaseoso; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua en tres especies cultivadas mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994



Mi = mijo, S = sorgo, M = maíz  
 EE = emergencia espiga  
 MF = postmadurez fisiológica  
 GL = grano lechoso  
 IG = inicio llenado de grano  
 FG = fin de llenado de grano  
 IMF = iníicio madurez fisiológica  
 42,...84 = días después de la siembra

Figura 3. Esquema generalizado del desarrollo de los cultivos al momento de realizar las mediciones de intercambio gaseoso; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua en tres especies cultivadas mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994

**Cuadro 5. Calendario de mediciones de intercambio gaseoso después de la siembra. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.**

Exp. 1		Exp. 2	
Fecha	Día	Fecha	Día
19 abril	39	30 mayo	42
7 mayo	57	28 junio	71
18 mayo	68	4 julio	77
26 mayo	76	11 julio	84
6 junio	87		

**Cuadro 6. Calendario de muestreos de peso seco y área foliar después de la siembra: Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.**

Exp. 1		Exp. 2	
Fecha	Día	Fecha	Día
19 abril	39	19 mayo	31
29 abril	49	28 mayo	40
4 mayo	54	1 junio	44
18 mayo	68	12 junio	55
27 mayo	77	28 junio	71
3 junio	84	3 julio	76
11 junio	92	13 julio	86
		21 julio	94

a) **Peso seco.** Se obtuvo mediante el secado de las plantas que fueron sometidas a temperaturas de 85°C por un período de 48-72 horas. En el experimento 1 se

consideró por separado a las hojas liguladas y al resto de la planta en las primeras etapas; posteriormente se incluyó el tallo y órganos reproductivos (espiga, mazorca y panícula para maíz y sorgo). Para el caso del mijo se procedió de igual manera además de considerar al peso total de los hijuelos. En el experimento 2, además de lo anterior, se obtuvo por separado a los componentes de los órganos reproductivos (olote, grano) en los tres cultivos. El peso seco ( g ) total fue el promedio de las tres plantas.

**b) Area foliar.** De la muestra destinada para el peso seco, se separaron las hojas liguladas de cada planta para la obtención del área foliar (  $\text{cm}^2$  ). Esta consistió en medir la longitud máxima de cada hoja y multiplicarla por su ancho mayor por el factor 0.75. La suma de la superficie de cada hoja fue el área total por planta, obteniéndose un promedio de las tres plantas cosechadas.

Los datos reales de peso seco fueron ajustados mediante una ecuación de tipo logística representativa del crecimiento, (Walker,1977) la ecuación utilizada fué:

$$Y = K / (1 + e^{b_0 + b_1 x})$$

donde:

**Y** = variable ajustada (peso seco, área foliar).

**K** = máximo valor de la variable dependiente.

**e** = base de los logaritmos naturales (2.7183).

**b<sub>0</sub>, b<sub>1</sub>** = coeficientes de regresión.

**x** = variable independiente (días).

El área foliar se ajustó mediante ecuaciones de tipo polinomial, principalmente de tercer orden.

### 3.6.3.2. Cálculo de los índices fisiotécnicos.

Los datos de peso seco y área foliar ajustados fueron utilizados para el cálculo de los siguientes índices:

a). **Tasa relativa de crecimiento (TRC)**. Se estimó mediante la fórmula de Radford,(1967):  $TRC = \ln W_2 - \ln W_1 / T_2 - T_1$ ; las unidades utilizadas fueron  $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ .

donde:

**ln**= Logaritmo natural.

**W**= Peso seco total.

**T**= Tiempo, días después de la siembra.

b). **Tasa de asimilación neta (TAN)**. Se obtuvo con la ecuación siguiente:  $TAN = (W_2 - W_1) ( \ln A_2 - \ln A_1 ) / ( A_2 - A_1 ) ( T_2 - T_1 )$ .; Radford, 1967; las unidades fueron  $mg\ cm^2\ día^{-1}$ .

donde:

**A**= Area foliar presente.

**W, ln y T** = caso anterior.

c). **Tasa de crecimiento del cultivo (TCC).** El cálculo de este índice se realizó empleando la fórmula de Radford, (1967) :  $TCC = W_2 - W_1 / T_2 - T_1$ ; las unidades fueron en  $g \text{ día}^{-1}$ .

d). **Relación de área foliar (RAF).** De acuerdo con Radford (1967), este índice se obtiene dividiendo el área total entre el peso seco total:  $RAF = A/W$ , las unidades fueron en  $cm^2 g$ .

e). **Duración del área foliar (DAF).** La estimación se hizo considerando el peso seco y el área foliar; de acuerdo con Wallace *et al.*( 1972) la ecuación utilizada fue : $DAF = (A_1 - A_2) (T_2 - T_1) / 2$ . Las unidades fueron  $m^2 d^{-1}$ .

f). **Índice de área foliar (IAF).** Este parámetro fue obtenido considerando la fórmula de Watson,(1952);  $(IAF) = A/ \text{área de terreno que ocupa la planta}$ .

#### **3.6.4. Índice de cosecha.**

El índice de cosecha se estimó al momento de la cosecha final. Para ello, de las plantas cosechadas para rendimiento (en este caso, los dos surcos centrales) se tomaron 5 plantas con competencia completa a las que se les midió el rendimiento biológico (total) y el rendimiento económico (grano). El valor se obtuvo al multiplicar esta relación por 100.



### **3.6.5. Variables agronómicas y de rendimiento.**

#### **3.6.5.1.. Días a floración.**

Para cada especie se consideró cuando el 50% de las espigas en maíz y panículas en sorgo y mijo en cada parcela tenían los estigmas expuestos hasta la parte media de sus órganos.

#### **3.6.5.2. Altura total de planta (cm).**

Se obtuvo midiendo la longitud desde la superficie del suelo hasta la punta de la espiga o panícula sobre 10 plantas con competencia completa.

#### **3.6.5.3. Tamaño de panícula y de mazorca (cm).**

En mijo y en el sorgo esta variable se obtuvo midiendo la longitud de la panoja, en maíz se midió el largo de la mazorca; se consideraron 10 panículas y mazorcas, respectivamente.

#### **3.6.5.4. Panículas y mazorcas cosechadas.**

Al momento de la cosecha se contabilizó la cantidad de panículas y mazorcas con grano que se cosecharon en cada parcela útil.

### 3.6.5.5. Peso de grano (g).

Para maíz y sorgo se obtuvo de la cosecha de las plantas de la parcela útil, la cual constó de los dos surcos centrales eliminando 0.5 m de cada extremo, la superficie cosechada fue de 6.8 m<sup>2</sup>; las mazorcas y las panojas se desgranaron y el grano se pesó en una balanza electrónica digital. El rendimiento se ajustó al 12% de humedad. En el caso del mijo, el peso del grano fue el obtenido de plantas cosechadas en 2.0 m lineales por parcela (1.7 m<sup>2</sup>) el procedimiento de la estimación del rendimiento fue el mismo que en el de los otros cultivos.

### 3.6.5.6. Peso de 100 semillas (g).

Se tomó una muestra de 100 semillas de cada uno de los cultivos en cada parcela y se pesaron en una balanza electrónica digital.

## 3.7. Análisis de los datos.

Las variables fisiológicas, los índices fisiotécnicos, el índice de cosecha y el rendimiento de grano se analizaron con el uso del siguiente modelo que corresponde a un diseño en franjas:

$$y_{ijk} = \mu + \beta_i + \eta_j + \varepsilon_{ij}(a) + \chi_k + \varepsilon_{ik}(b) + (\eta\chi)_{jk} + \varepsilon_{ijk}(c)$$

$$i = 1, 2, \dots, r, \quad j = 1, 2, \dots, a, \quad k = 1, 2, \dots, b$$

donde:

$y_{ijk}$  es la observación en la humedad  $j$  en el nivel  $k$  de los cultivos en el bloque  $i$ ,  $\mu$  es un efecto general,  $\beta_i$  el efecto del bloque  $i$ ,  $\eta_j$  es el efecto del nivel  $j$  de humedad,  $\varepsilon_{ij}(a)$  error experimental de la  $ij$ -ésima parcela grande para humedad,  $\chi_k$  es el efecto del nivel  $k$  de cultivos,  $\varepsilon_{1k}(b)$  el error experimental de la  $ik$ -ésima parcela grande para niveles de cultivos,  $(\eta\chi)_{jk}$  es el efecto de la interacción de la humedad  $j$  y el cultivo  $k$ ,  $\varepsilon_{ijk}(c)$  es el error experimental de la  $ijk$ -ésima parcela. ( Olivares, 1993; Martínez, 1988).

Para el caso de las variables de tipo agronómico se analizaron mediante un diseño de grupos apareados, realizándose el análisis de varianza con la distribución F, utilizando el modelo:

$$\chi_{ij} = \mu + \tau_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$$

$$i = 1, 2, \dots, t, \quad j = 1, 2, \dots, r$$

donde:

$\chi_{ij}$  es la observación del tratamiento  $i$  en la repetición  $j$ ,  $\mu$  es el efecto verdadero de la media general,  $\tau_i$  el efecto del  $i$ -ésimo tratamiento,  $\beta_j$  es el efecto del  $j$ -ésimo par y  $\varepsilon_{ij}$  es el error experimental (Olivares, 1993).

## **IV. RESULTADOS Y DISCUSION**

En virtud de la cantidad de trabajo que implicó la parte relacionada con el análisis de crecimiento, esta sección iniciará con lo referente al segundo objetivo, para continuar después con el objetivo número 1.

### **4.1. Potencial hídrico del suelo.**

En el Cuadro 7 se presentan los potenciales hídricos respectivos en los diferentes estratos del suelo de ambos experimentos; en el Cuadro 8 y 9 se muestran los datos promedios para el estrato 0-60.

En las Figuras 4a, b y c se presenta el comportamiento de los niveles de humedad del suelo en términos del potencial hídrico (MPa), en los tres estratos de muestreo a través del ciclo de los cultivos para el caso del experimento 1.

En general, las diferencias entre la condición de riego y de temporal tienden a reducirse a medida que se incrementa la profundidad del suelo, como consecuencia tal vez a la acumulación del agua en los estratos más profundos; además, el potencial hídrico va siendo cada vez más negativo conforme pasa el tiempo, debido a la pérdida de humedad. Esto fue más evidente para la condición de temporal. Así, en la primera profundidad, el potencial hídrico fue bajo en temporal para la mayoría de los muestreos, los valores fluctuaron desde -0.54 a -2.08 MPa, mientras que en riego fueron más altos que -0.5 MPa (-0.12 a -0.31).

En el estrato 20-40, los potenciales nunca fueron menos negativos que -0.5 MPa en la mayor parte de los muestreos en la condición de temporal, con excepción de las dos últimas lecturas donde se registraron valores de -0.53 y - 0.54 MPa. En riego, el potencial hídrico fue de -0.07 hasta -0.41 MPa.

**Cuadro 7. Potencial hídrico del suelo (MPa) a diferentes estratos del suelo en dos condiciones de humedad. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.**

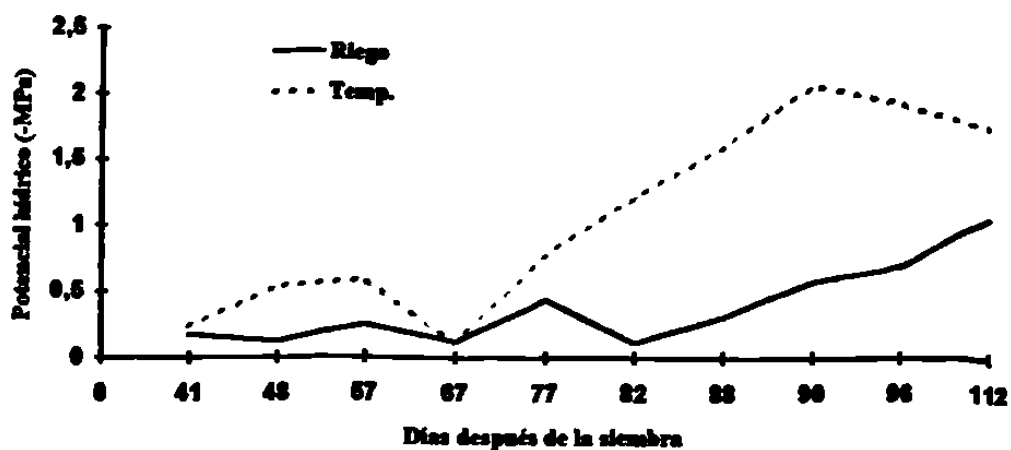
Muestreo	Estrato	Exp. 1		Exp. 2	
		Riego	Temporal	Riego	Temporal
1	1	0.17	0.25	0.49	0.55
	2	0.09	0.12	0.13	0.13
2	1	0.12	0.54	0.24	1.38
	2	0.07	0.29	0.11	0.19
	3	-	-	0.12	0.13
3	1	0.25	0.60	0.22	0.18
	2	0.10	0.19	0.14	0.12
	3	0.07	0.12	0.12	0.11
4	1	0.12	0.12	0.48	0.14
	2	0.12	0.10	0.20	0.17
	3	0.08	0.08	0.15	0.13
5	1	0.44	0.79	0.66	0.84
	2	0.15	0.22	0.28	0.25
	3	0.10	0.12	0.22	0.16
6	1	0.11	1.22	0.22	2.08
	2	0.12	0.29	0.15	0.48
	3	0.11	0.15	0.15	0.28
7	1	0.31	1.61	0.32	0.25
	2	0.19	0.38	0.19	0.14
	3	0.13	0.18	0.17	0.16
8	1	0.58	2.08	0.51	0.40
	2	0.26	0.48	0.25	0.18
	3	0.16	0.22	0.20	0.19
9	1	0.69	1.94	0.94	0.82
	2	0.33	0.53	0.35	0.28
	3	0.20	0.25	0.26	0.23
10	1	1.06	1.76	1.12	1.06
	2	0.41	0.54	0.39	0.31
	3	0.29	0.30	0.26	0.25

**Cuadro 8. Contenido promedio de humedad (% vol) y potencial hidrico (MPa) del suelo en el estrato 0-60 en dos ambientes de humedad; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.**

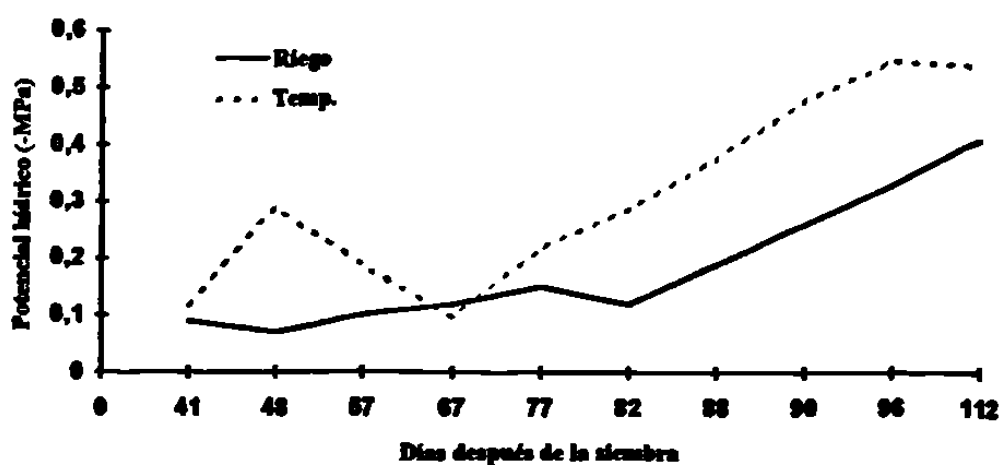
Muestreo	Riego		Temporal	
	% Vol.	MPa	% Vol.	MPa
1	26.6	0.12	24.8	0.17
2	28.2	0.09	20.7	0.39
3	26.6	0.12	23.3	0.22
4	27.3	0.11	27.7	0.10
5	24.3	0.18	22.7	0.25
6	26.9	0.11	21.3	0.34
7	24.0	0.19	20.2	0.44
8	22.2	0.28	19.3	0.55
9	21.2	0.35	19.0	0.59
10	19.8	0.49	18.8	0.63

**Cuadro 9. Contenido promedio de humedad (% vol) y potencial hidrico (MPa) del suelo en el estrato 0-60 en dos ambientes de humedad; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.**

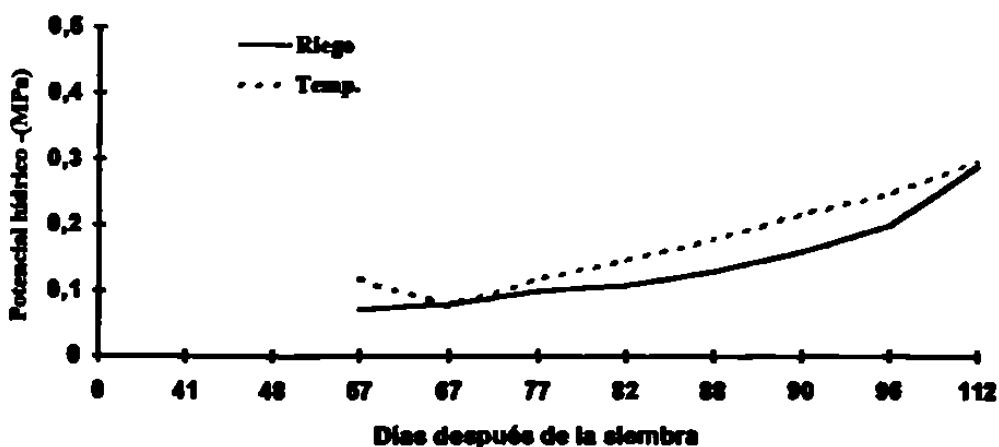
Muestreo	Riego		Temporal	
	% Vol.	MPa	% Vol.	MPa
1	23.0	0.24	22.7	0.25
2	25.6	0.14	22.1	0.29
3	25.2	0.15	26.1	0.13
4	23.1	0.23	23.7	0.21
5	21.4	0.34	21.8	0.31
6	24.5	0.18	19.0	0.59
7	23.4	0.22	24.4	0.18
8	22.1	0.29	23.0	0.24
9	20.3	0.43	21.0	0.37
10	20.0	0.47	20.5	0.41



a) 0-20



b) 20-40



c) 40-60

Fig. 4. Variación del potencial hídrico (-MPa) del suelo en la profundidad 0-20, 20-40 y 40-60; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marin, N. L., 1994.

Considerando el estrato 40-60 los potenciales más bajos fueron de -0.3 MPa en la condición de temporal; en tanto que para riego fue de -0.29 MPa en el último muestreo.

Los potenciales hídricos se comportaron de acuerdo a la humedad existente en el suelo en los diferentes estratos. Así, se observa que para los primeros 67 días después de la siembra, la condición de temporal mostró potenciales más negativos que en riego, en los estratos 0-20 y 20-40. Esta situación obedece a la aplicación de agua a los tratamientos de riego en los días 19 y 42 después de la siembra. Sin embargo, a los 67 días la humedad fue similar como consecuencia del efecto de irrigación dada en todos los tratamientos, a fin de evitar estrés severo en el nivel de temporal. A partir de aquí se vuelven a establecer diferencias marcadas entre las dos condiciones de humedad..

El hecho de que los potenciales hídricos del suelo sean más negativos en la profundidad 0-20, comparados con los otros estratos, se debe principalmente al efecto directo de las condiciones ambientales, que ocasionan mayor pérdida de humedad en cada estrato, tendiendo ésta a acumularse en los niveles inferiores del suelo debido al movimiento propio del agua

Puede afirmarse que existieron condiciones diferenciales en los niveles de humedad dado los potenciales hídricos observados. Esto se hace más evidente considerando los valores promedio estimados a partir de la humedad de los tres estratos (Cuadro 8), lo cual se presenta en la Figura 5.

La aseveración anterior está sustentada con el análisis de varianza realizado con los promedios de porcentaje de humedad de todo el ciclo; en el se encontró diferencia significativa entre las condiciones de humedad.



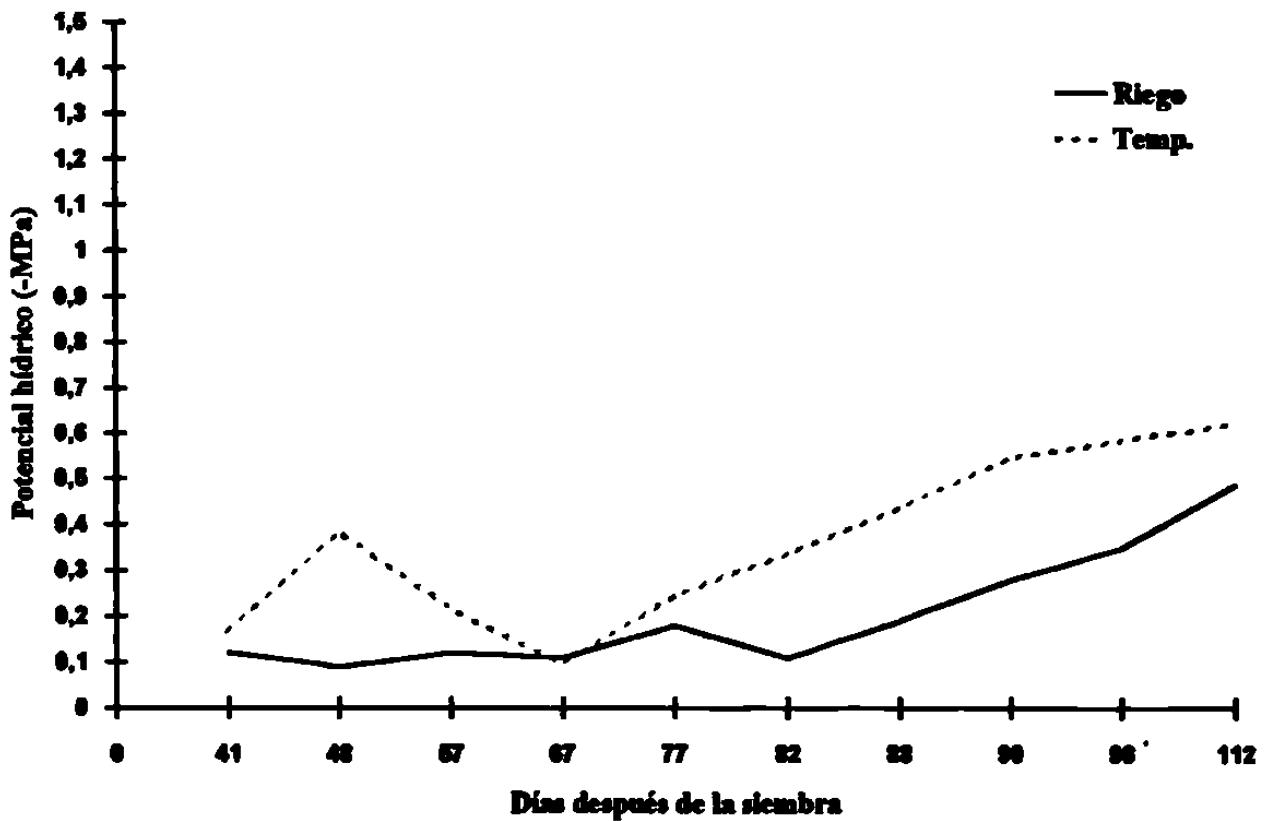


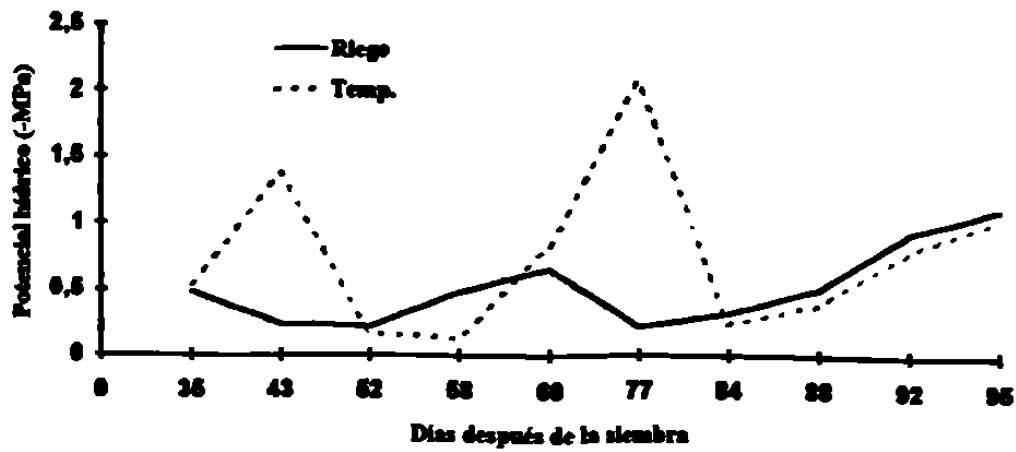
Fig. 5. Potencial hídrico del suelo (-MPa), en la profundidad 0-60; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994

Considerando el ciclo de cultivo, la condición de temporal presentó diferencias de humedad con respecto a riego antes de la floración, aunque este comportamiento varió con las fechas de floración de cada especie. Así, para el mijo, la floración ocurrió a los 56 días después de la siembra, el cual se mantuvo hasta ese momento con el riego de presiembra; el sorgo recibió agua 3 días antes de la floración; en tanto que el maíz, alcanzó la antesis a los 13 días después de la aplicación de agua.

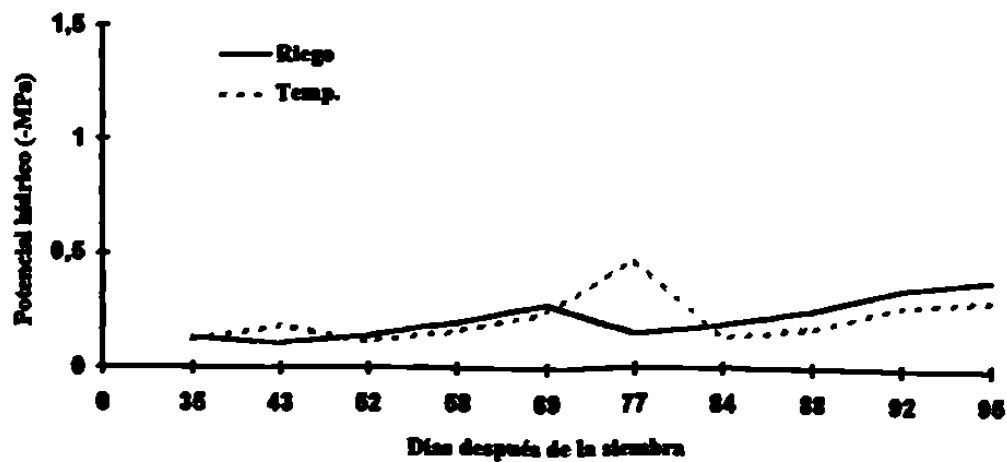
Las diferencias en el contenido de agua en el suelo, se tornaron más evidentes al final del ciclo del cultivo, con lo que se puede afirmar que existieron diferencias entre los dos niveles de humedad.

Para el caso del segundo experimento se observó una tendencia similar al experimento 1. Las profundidades 20-40 y 40-60 mostraron poca diferencia en los contenidos de humedad del suelo entre riego y temporal, a tal grado que dichas diferencias desaparecen. No obstante, se nota un comportamiento variable en los potenciales hídricos a través de los muestreos, resultando en ocasiones que dicho potencial sea más negativo para la condición de temporal en las diferentes profundidades, especialmente en el estrato 0-20. Lo anterior puede observarse en las Figuras 6a, b y c.

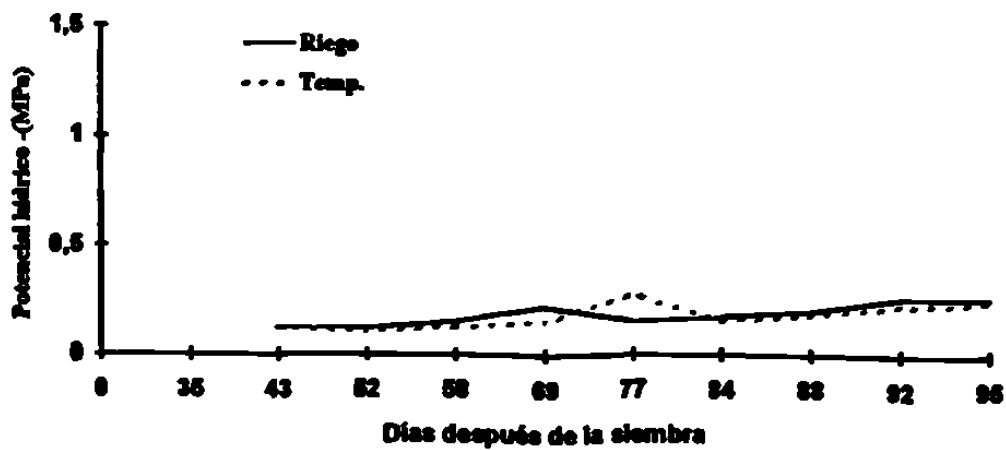
El comportamiento en el potencial hídrico señalado anteriormente, puede explicarse a partir de la aplicación del agua y del manejo de la misma. En la Figura 7 se presentan los potenciales hídricos estimados en base al promedio de humedad del suelo de los tres estratos (0-60). Así, hasta antes de los 52 días después de la siembra, los valores del potencial hídrico fueron lógicos de acuerdo a la humedad en cada condición; esto es así, ya que a los 36 días después de la siembra se aplicó agua a las parcelas de la condición de riego, las



a) 0-20



b) 20-40



40-60

Fig. 6. Variación del potencial hídrico (-MPa) del suelo en la profundidad 0-20, 20-40 y 40-60; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marin, N. L., 1994.

cuales mostraron un potencial hídrico de  $-0.14$  MPa al día 43 comparado con  $-0.39$  MPa donde no se regó. A los 46 días después de la siembra se aplicó un riego a todas las parcelas, lo que originó que el potencial de éstas se hiciera menos negativo, resultando valores muy similares en los potenciales hídricos entre las dos condiciones de humedad ( $-0.13$  y  $-0.15$  MPa, respectivamente) en el día 52. Esta tendencia se mantuvo elevándose los valores en forma paralela hasta el día 69 donde las lecturas correspondientes fueron de  $-0.31$  y  $-0.34$  MPa.

A los tres días siguientes se aplicó nuevamente agua sólo a los tratamientos de riego lo que ocasionó que el potencial hídrico en el nivel de temporal se hiciera más contrastante con respecto a la condición de riego ( $-0.59$  contra  $-0.28$  Mpa, respectivamente). Al día 78 se aplicó agua a todo el experimento lo que ocasionó que el potencial hídrico entre la condición de temporal y la de riego volvieran a ser muy similares ( $-0.18$  y  $-0.22$  MPa) a los 84 días después de la siembra.

Si se considera unicamente al estrato 0-20 como el más importante desde el punto de vista de la actividad radical, el comportamiento de la humedad del suelo fue muy similar al previamente descrito, con la excepción de que las diferencias entre riego y temporal fueron más marcadas.

Se puede notar que los potenciales hídricos en el suelo de la condición de temporal, mostraron ligeramente potenciales hídricos menos negativos que en el nivel de riego, después de aplicarse agua a todas las parcelas; esto pudo deberse, a que las parcelas de riego mostraron una conformación topográfica irregular que impidió una aplicación adecuada del agua comparado con las parcelas de temporal, las cuales pudieron irrigarse más adecuadamente permitiendo un mayor humedecimiento del suelo.

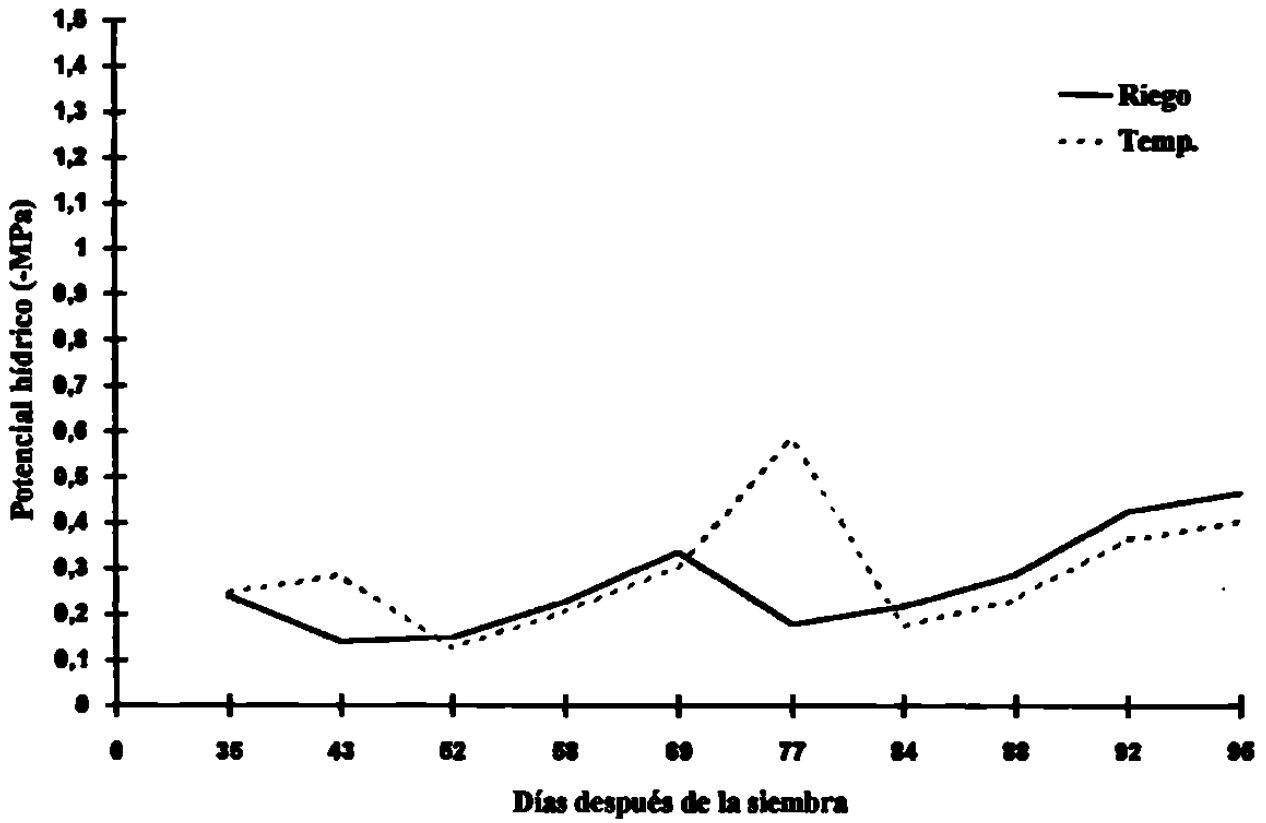


Fig. 7. Potencial hídrico del suelo (-MPa), en la profundidad 0-60; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994

En forma general, el efecto del estrés de humedad sobre los cultivos en el nivel de temporal tuvo lugar en los primeros 52 días después de la siembra y en el lapso comprendido entre los 69 y 84 días. Aunque no se detectaron diferencias estadísticas entre las dos condiciones de humedad considerando los porcentajes promedio de la misma durante todo el ciclo, se considera que hubo efectos sobre los cultivos; pues al respecto Wong *et al.* (1983) encontraron diferencias significativas en la mayoría de los caracteres agronómicos de sorgo, con una diferencia promedio en el contenido de humedad del suelo entre los ambientes de riego y sequía de 10% en el estrato de 0-30 y del 5% en el de 30-60.

## **4.2. Análisis de crecimiento.**

### **4.2.1. Comportamiento del peso seco y del área foliar.**

El resultado del análisis de varianza para la variable peso seco (cuadrados medios y significancia estadística) se presenta en los Cuadros 4A y 5A para los dos experimentos.

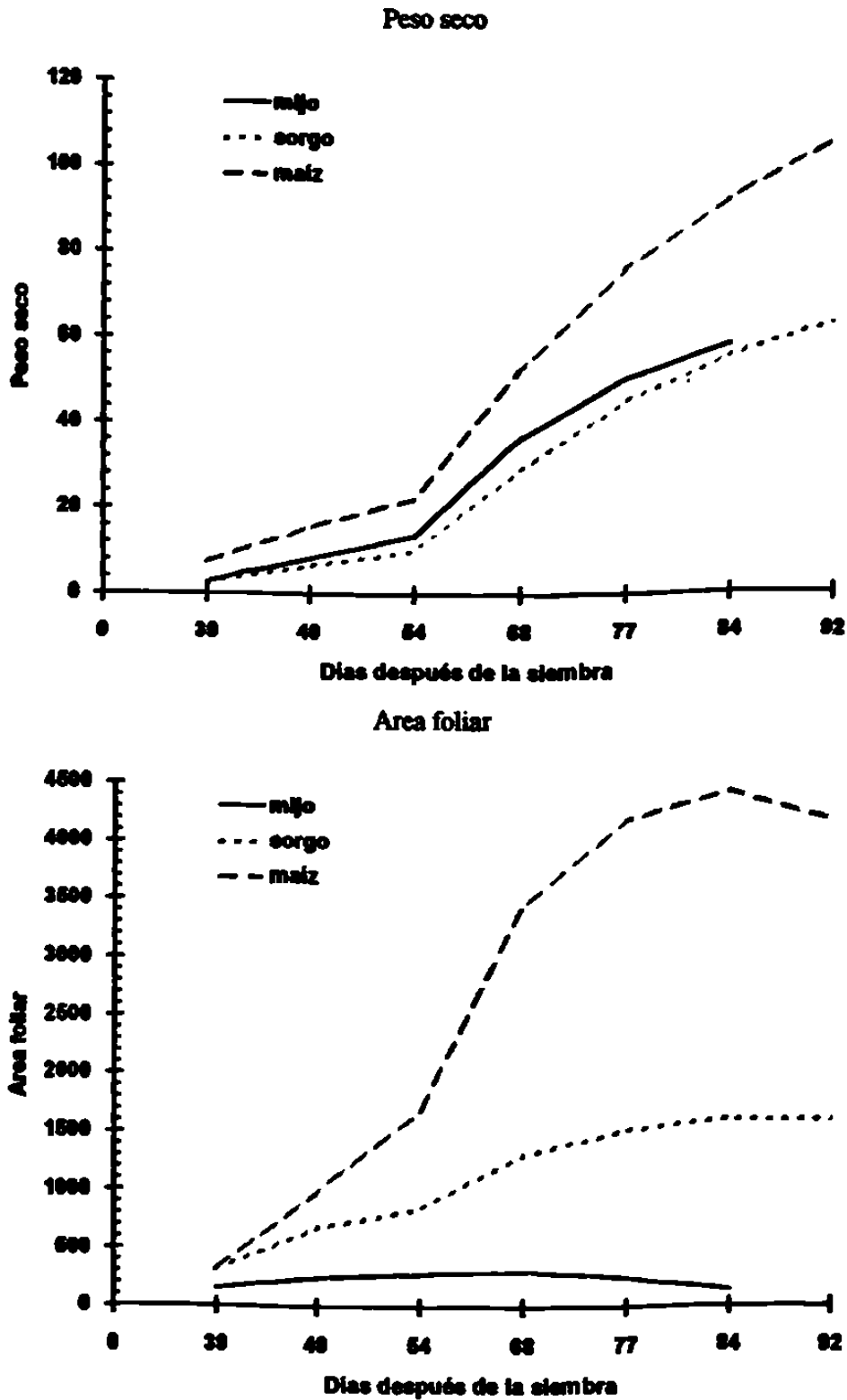
De acuerdo con la información ahí consignada, el comportamiento del peso seco fué diferente entre las especies durante todo el ciclo. Los resultados de las comparaciones de medias indicaron que el maíz fue el que mostró la mayor cantidad de materia seca en todos los muestreos realizados (Cuadros 6A y 7A). El mijo y el sorgo estadísticamente tuvieron un comportamiento similar durante todo el ciclo en el experimento 1. Sin embargo, en el segundo ensayo, las diferencias ocurrieron después de la floración a favor del mijo, aunque vuelven a ser semejantes a los 86 días después de la siembra (dds). El desarrollo del peso seco de las diferentes especies se presenta en las Figuras 8 y 9.

Resultados similares fueron reportados por Peña (1986) al comparar frijol, girasol, trigo y maíz; éste último ocupó el tercer lugar en la acumulación de materia seca comparado con el trigo, explicando la superioridad de éste por la alta densidad, ya que el peso seco lo expresó en términos de masa por superficie. Pajarito y Luna (1988), también encontraron que el maíz superó en producción de materia seca al sorgo y al mijo.

Para el factor humedad, las diferencias se empezaron a manifestar a partir de los 54 dds en el experimento 1 y de los 40 dds en el experimento 2 (Cuadro 4A y 5A), que corresponde a la etapa vegetativa. En general se observó una diferencia estadística entre las dos condiciones de humedad a favor de la de riego (Cuadro 8A y 9A).

El efecto del estrés de humedad en el suelo influyó directamente en el crecimiento y desarrollo de las plantas. Las actividades meristemáticas se deterioraron y los procesos de crecimiento se detuvieron, lo cual se tradujo en una reducción en el peso seco. La producción de materia seca final promedio de las tres especies se vió afectada en un 49.1% y 37.3% por la condición de temporal en los experimentos 1 y 2, respectivamente; la misma tendencia encontró también Muchow (1989) al comparar la producción de materia seca de mijo, sorgo y maíz bajo condiciones de déficit de humedad.

Peña (1986) encontró que en maíz, el estrés de humedad provocó que el peso seco disminuyera en un 47 %. Por su parte, Lorens *et al.* (1987) reportaron una disminución en la biomasa de 30-40%. Teniente (1991) en sorgo, señaló que después de la etapa de antesis el déficit de humedad disminuyó el peso seco. Arkin *et al.* (citado por Maiti, 1986) señaló que el peso seco de las plantas de sorgo bajo estrés es de alrededor del 75% del mostrado por plantas en condiciones normales al momento de madurez. En el caso del mijo el estrés de humedad ocasionó una pérdida de hasta el 67% (Payne *et al.* 1991).



**Fig. 8. Peso seco (g) y área foliar (cm<sup>2</sup>) por planta en función de las especies; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.**



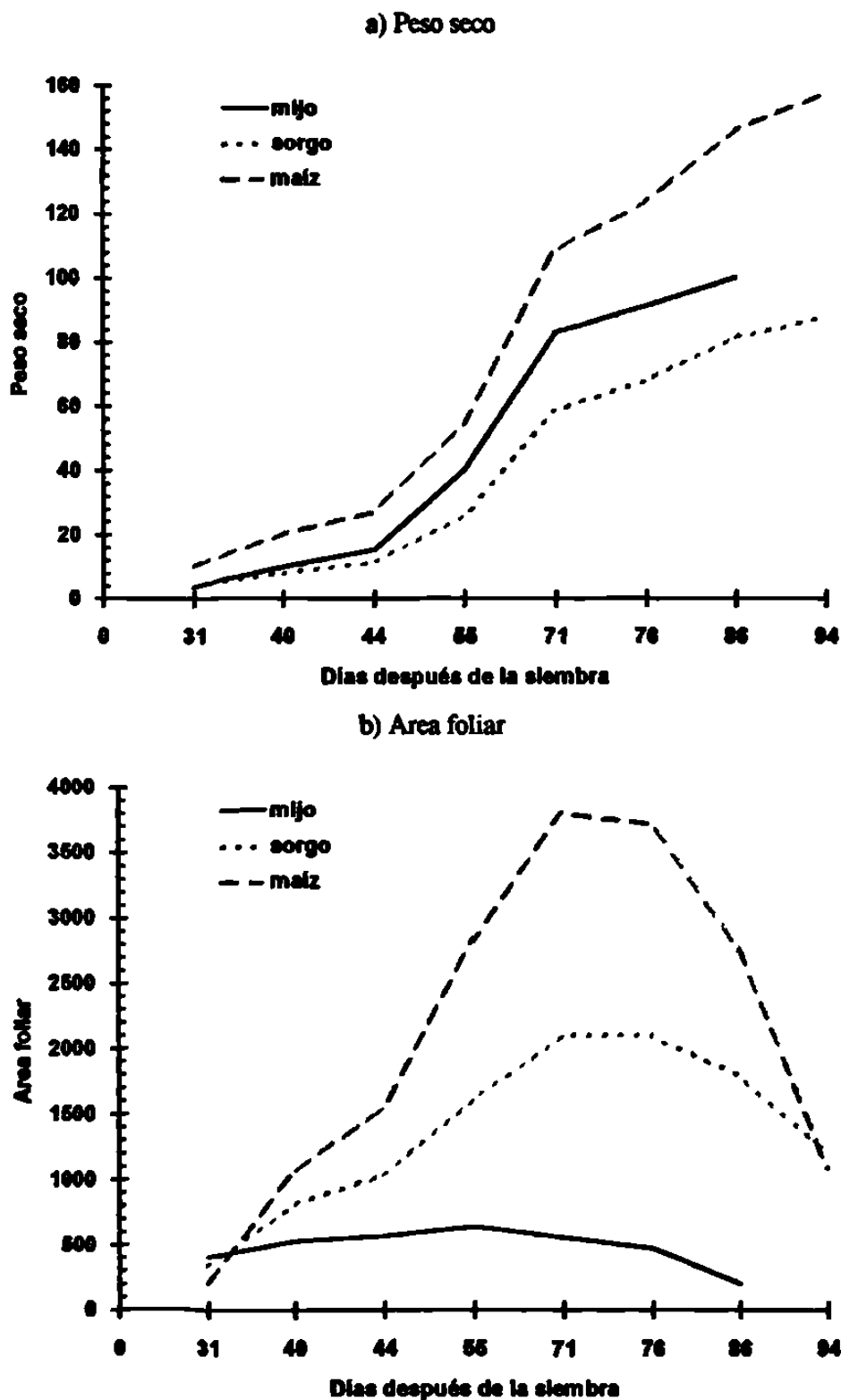


Fig. 9. Peso seco (g) y área foliar ( $\text{cm}^2$ ) por planta en función de las especies; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas.

Marín, N. L., 1994.

Sin embargo, de acuerdo a la respuesta entre riego y temporal para cada especie, se encontró que el peso seco final del mijo se vió afectado por el déficit de humedad en un 40.6%, en tanto que en el sorgo el efecto fue de un 50.7%, mientras que en el maíz el peso seco se redujo en un 48.1% (Cuadro 10A).

El comportamiento de los materiales en el experimento 2 siguió una tendencia similar (Cuadro 11A), ya que en éste caso, fué el mijo el que también resultó menos afectado por la condición de temporal, seguido por el maíz y por último por el sorgo; las reducciones de la materia seca final fueron de 28.9, 35.1 y 41.2%, respectivamente.

Para el área foliar total por planta, se observó un comportamiento similar al ocurrido en el peso seco. Sin embargo, las diferencias entre especies se empezaron a notar desde los 39 dds en el experimento 1 y de los 40 dds en el experimento 2. Las diferencias entre los niveles de humedad fueron desde los 39 y 31 dds para los experimentos 1 y 2, respectivamente. A diferencia del peso seco, la interacción se hizo significativa desde los 49 y 44 dds para los experimentos 1 y 2, respectivamente (Cuadros 12A y 13A).

Al considerar los factores especies y humedad (Cuadros 14A, 15A, 16A y 17A), se observó que el maíz fué la especie con mayor expresión de área foliar en todos los muestreos, siguiéndole el sorgo y por último el mijo; esta diferencia entre especies en relación al área foliar, ha sido detectada en otros experimentos (Muchow, 1989).

En relación a la condición de humedad, tanto el experimento 1 como el 2 mostraron una mayor expresión de éste carácter bajo condiciones de riego, mostrando una disminución del 36.2% y 25.0% para el ambiente de temporal para el experimento 1 y 2,

respectivamente. Estos efectos también fueron observados por Peña (1986), Teniente (1991) y Muchow (1989).

Los Cuadros 10 y 11 presentan los efectos de interacción. En ellos se observa al maíz superior al sorgo y al mijo tanto en riego como en temporal, siendo el mijo estadísticamente inferior en los dos ambientes. Tales resultados pueden ser producto de diferencias que muestran los cultivos en el dosel; así, el maíz exhibe mayor cantidad de área foliar debido a las dimensiones mayores de sus hojas comparadas con las del sorgo y las del mijo, en este último solo se midió el área foliar del tallo principal.

De acuerdo con la información anterior, el mijo se vió menos afectado por la condición de temporal en ambos experimentos, pues el área foliar promedio durante el ciclo se redujo en un 19.6% en el ensayo 1, mientras que en el experimento 2 el porcentaje fué de 12.8%. Le siguió el sorgo, el cual se afectó en 36.8 y 26.2% en los experimentos respectivos; por último, el maíz mostró las más altas reducciones, especialmente en el experimento 1 (41.1%), ya que en el otro ensayo tuvo un valor similar al mostrado por el sorgo (26.8%).

En las figuras 10 y 11 se muestra el comportamiento del área foliar de los tres cultivos y el efecto de la condición de humedad (interacción). Son notorias las diferencias que muestran el maíz y el sorgo entre ambientes, lo cual es favorable en la condición donde no existió el estrés. Al respecto, las tendencias concuerdan con Teniente (1991), Garrity *et al.* (1984), Maití (1986), quienes reportan reducción en el área foliar en sorgo cuando es sometido a déficit de humedad; lo mismo encontró Lorens *et al.* (1987) en maíz.

**Cuadro 10. Area foliar activa (cm<sup>2</sup>) en función de la interacción especies por humedad; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N.L., 1994.**

Humedad	Especies	Días después de la siembra						
		39	49	54	68	77	84	92
	Mijo	179.8	265.9 c	299.3 c	328.1 c	274.1 c	179.5 c	
Riego	Sorgo	379.8	834.2 b	1032.2 b	1605.1 b	1872.6 b	1990.8 b	1999.4b
	Maíz	364.8	1212.5 a	2098.7 a	4351.7 a	5308.0 a	5603.5 a	5304.7a
	Mijo	136.8	227.3 c	262.0 c	285.2 c	215.5 c	99.5 c	
Temporal	Sorgo	264.9	540.4 b	681.1 b	1031.1 b	1180.7 b	1232.4 b	1201.8 b
	Maíz	298.8	777.4 a	1279.8 a	2549.3 a	3080.8 a	3237.3 a	3052.8a
	dms(.05)		121.55	145.22	262.65	318.09	336.86	511.33

**Cuadro 11. Area foliar activa (cm<sup>2</sup>) en función de la interacción especies por humedad; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N.L., 1994.**

Hum.	Especie	31	Días después de la siembra						
			40	44	55	71	76	86	94
	Mijo	422.4	548.8	595.3c	674.8c	604.2c	521.7c	250.5c	
Riego	Sorgo	373.5	922.0	1179.9b	1847.8b	2421.4b	2431.0b	2108.0b	1448.8
	Maíz	270.4	1212.4	1762.5a	3187.3a	4305.0a	4240.8a	3270.3a	1506.7
	Mijo	386.1	505.2	548.1c	615.8c	517.8c	423.4c	158.2c	
Temp.	Sorgo	315.4	721.4	910.4b	1393.8b	1786.0b	1779.0b	1499.9b	982.7
	Maíz	165.2	929.5	1372.0a	2502.8a	3310.7a	3206.6a	2276.7a	689.1
	dms(.05)			161.88	279.22	410.64	411.37	321.80	

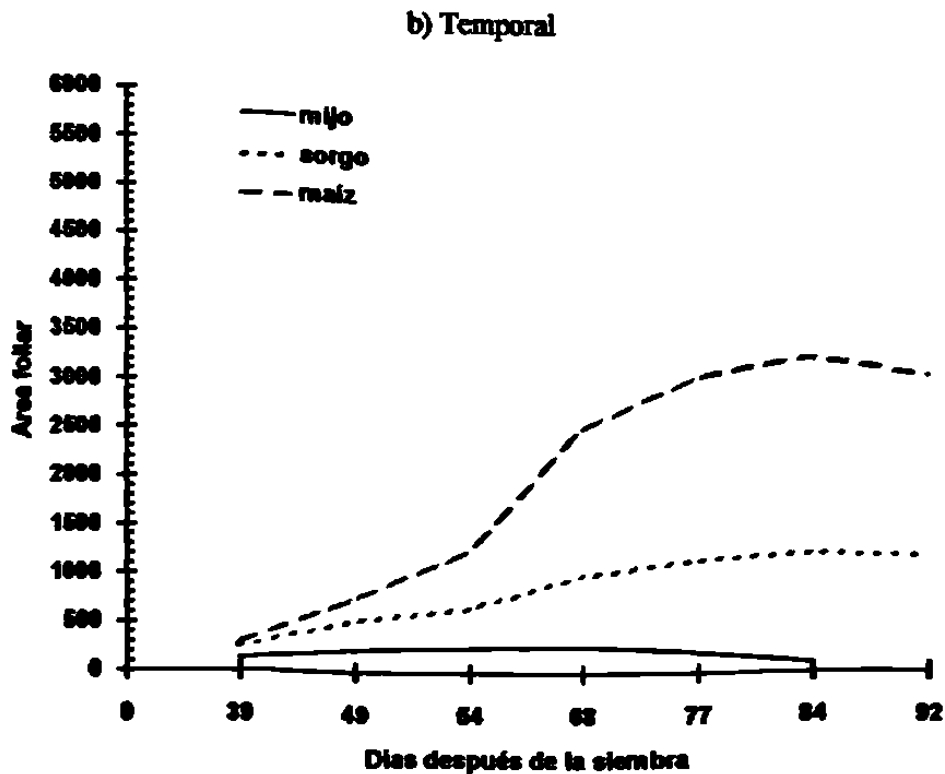
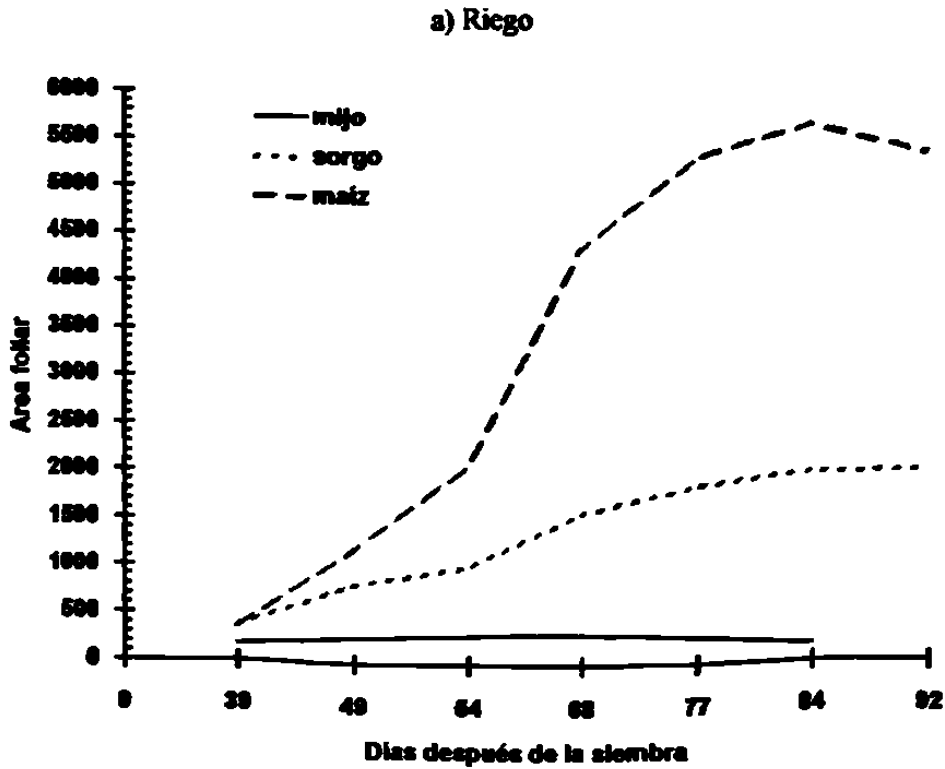


Fig. 10. Area foliar ( $\text{cm}^2$ ) por planta en función de la interacción humedad por especies; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

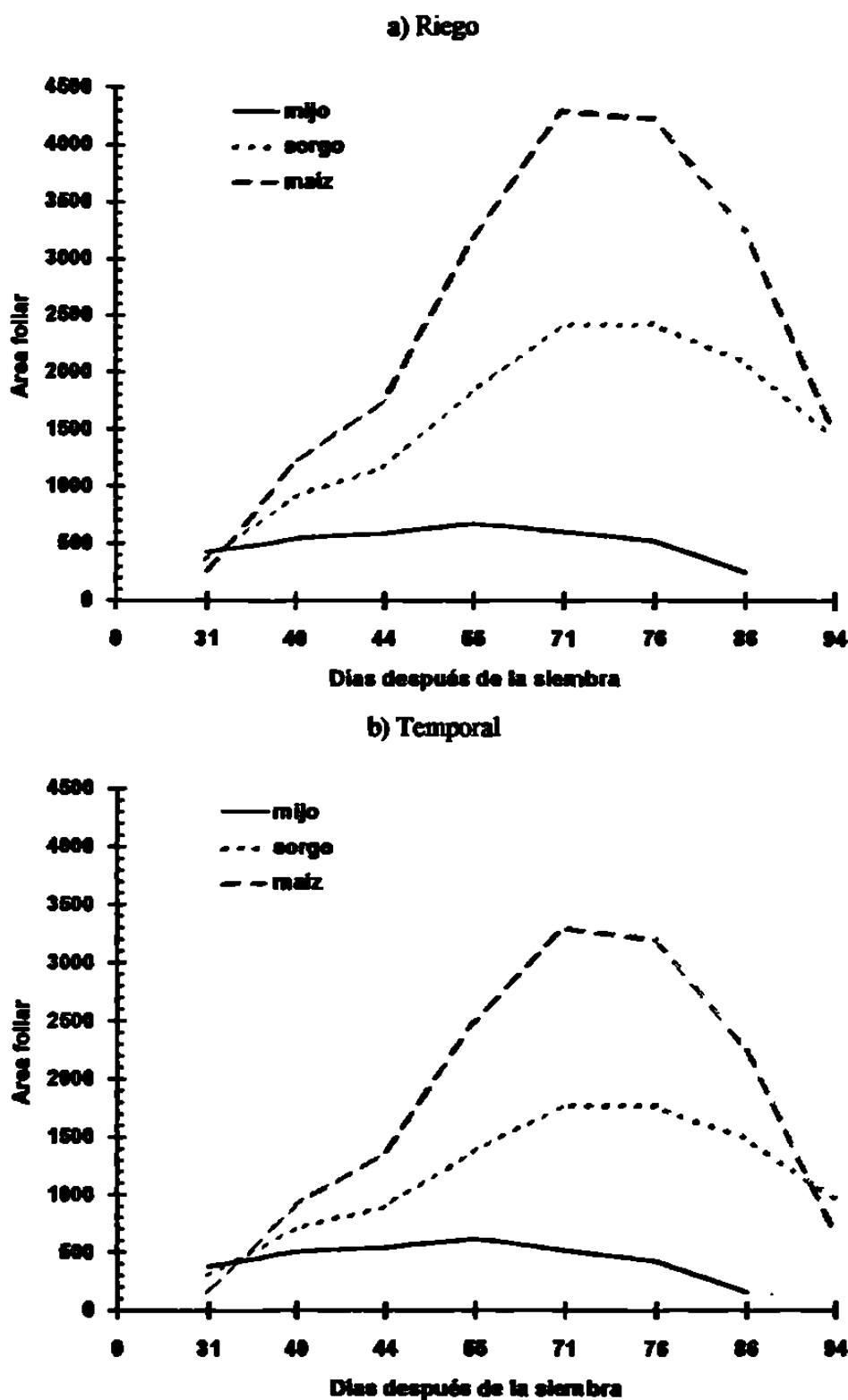


Fig. 11. Area foliar ( $\text{cm}^2$ ) por planta en función de la interacción humedad por especies; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

**Cuadro 12. Area foliar (cm<sup>2</sup>) en función de la interacción especies por humedad, comparación entre condiciones de humedad; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N.L., 1994.**

D.D.S.	Nivel humedad	Mijo	Sorgo	Maíz
39	Riego	179.8	379.8	364.8
	Temp.	136.8	264.9	298.8
49	Riego	265.9 a	834.2 a	1212.5 a
	Temp.	227.3 a	540.4 b	777.4 b
54	Riego	299.3 a	1032.2 a	2098.7 a
	Temp.	262.0 a	681.1 b	1279.8 b
68	Riego	328.1 a	1605.1 a	4351.7 a
	Temp.	285.2 a	1031.1 b	2549.3 b
77	Riego	274.1 a	1872.6 a	5308.0 a
	Temp.	215.5 a	1180.7 b	3080.8 b
84	Riego	179.5 a	1990.8 a	5603.5 a
	Temp.	99.5 a	1232.4 b	3237.3 b
92	Riego		1999.4 a	5304.7 a
	Temp.		1201.8 b	3052.8 b

D.D.S. = Días después de la siembra.

No obstante lo anterior, para el caso del mijo el comportamiento fue igual en términos estadísticos en los dos niveles de humedad, lo cual puede verse en los Cuadros 12 y 13; este resultado difiere a lo encontrado por Payne *et al.* (1991); Mahalakshmi *et al.* (1988) y Muchow (1989).

De acuerdo con los resultados mostrados anteriormente, se considera que el área foliar de las tres especies fue más sensitiva a la condición de humedad comparada con el peso seco, el cual no presentó interacción. Esto tal vez se deba a que en el peso seco de las especies está considerando a todos los órganos de la planta incluyendo a las hojas, la cual

por si sola se verá más afectada por la humedad del suelo. De acuerdo con Begg, (1980) una deficiencia de la humedad del suelo, trae consigo una reducción del área foliar. Al respecto, Peña (1986) encontró una reducción del área foliar en maíz, girasol y frijol por efectos del déficit de humedad. Lo mismo encontraron Garrity *et al.* (1984) para el caso del sorgo, ya que el área foliar se redujo en un 39.0% y el peso seco disminuyó 37.0%. Sin embargo, existen también evidencias de que el área foliar no se ve afectada por diferencias en los potenciales hídricos del suelo, como lo señalan Vuelvas y Tijerina (1989) y Wong *et al.* (1983).

Cuadro 13. Área foliar activa (cm<sup>2</sup>) en función de la interacción especies por humedad, comparación entre condiciones de humedad; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N.L., 1994.

D.D.S.	Nivel humedad	Mijo	Sorgo	Maíz
31	Riego	422.4	373.5	270.4
	Temp.	386.1	315.4	165.2
40	Riego	548.8	922.0	1212.4
	Temp.	505.2	721.4	929.5
44	Riego	595.3 a	1179.9 a	1762.5 a
	Temp.	5848.1 a	910.4 b	1372.0 b
55	Riego	674.8 a	1847.8 a	3187.3 a
	Temp.	615.8 a	1393.8 b	2502.8 b
71	Riego	604.2 a	2421.4 a	4305.0 a
	Temp.	517.8 a	1786.0 b	3310.7 b
76	Riego	521.7 a	2431.0 a	4240.8 a
	Temp.	423.4 a	1779.0 b	3206.6 b
86	Riego	250.5 a	2108.0 a	3270.3 a
	Temp.	158.2 a	1499.9 b	2276.7 b
94	Riego		1448.8	1506.7
	Temp.		982.7	689.1

D.D.S. = Días después de la siembra.



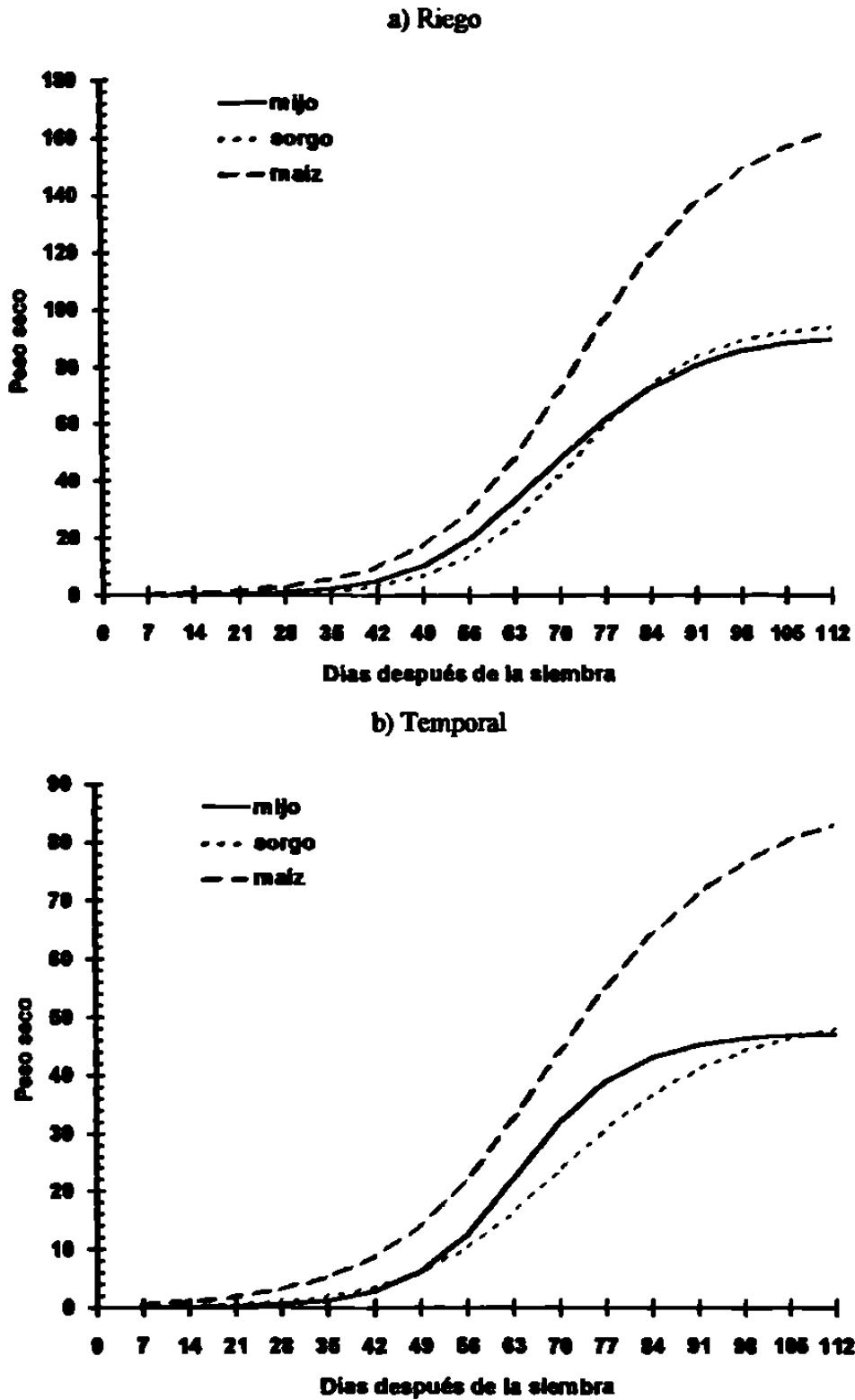
#### **4.2.1.1. Las curvas clásicas de acumulación de materia seca y área foliar.**

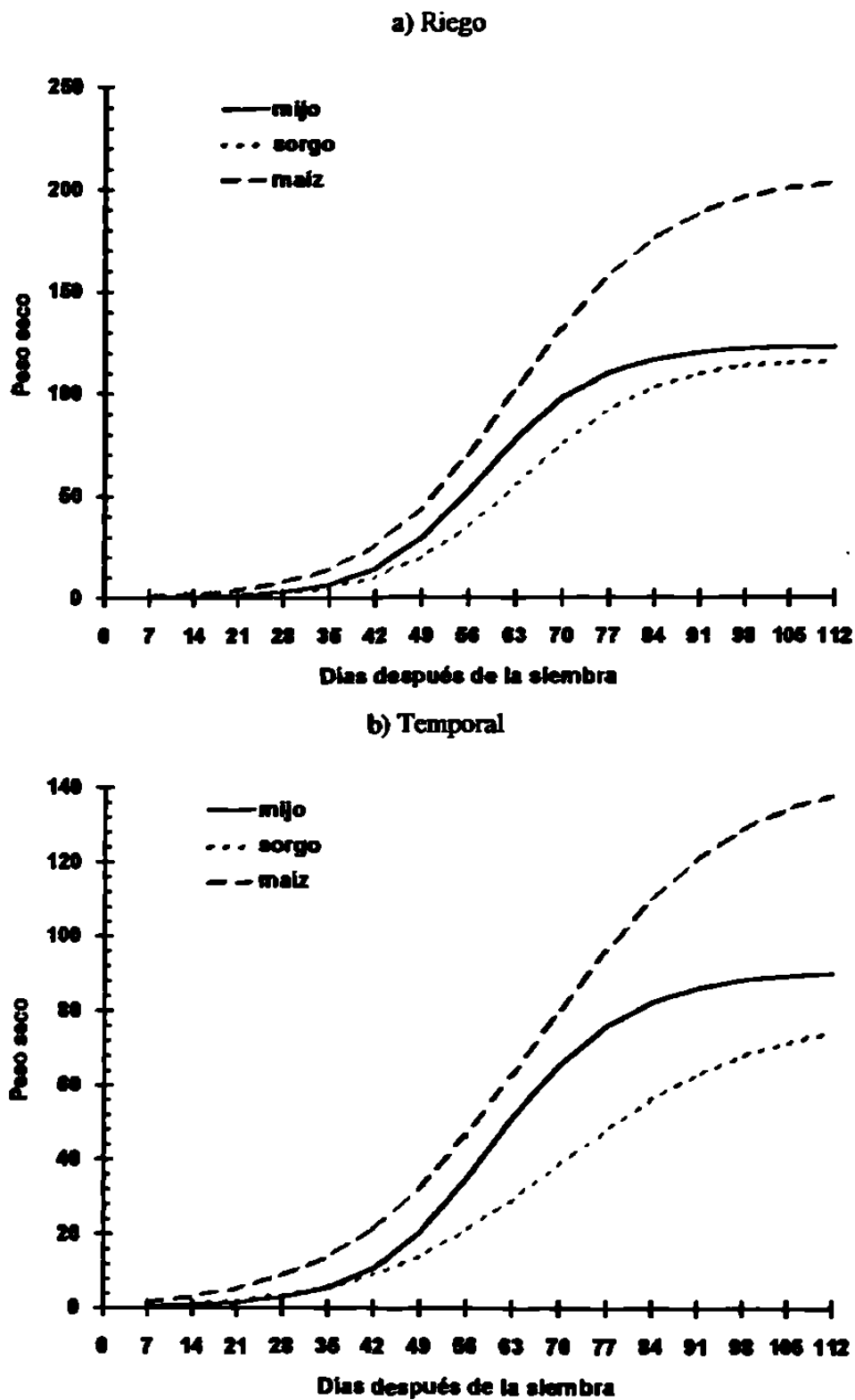
Para el caso del peso seco, su acumulación en las plantas a través del ciclo puede expresarse como una función del tiempo, en donde la curva de tipo logístico es la más apropiada para representar el crecimiento. Con la ecuación señalada por Walker (1977), los datos observados fueron ajustados para las tres especies con lo que fue posible representar la curva clásica del crecimiento.

En las figuras 12a, b y 13a, b se presentan las gráficas que describen el curso de la acumulación de la materia seca para el experimento 1 y 2, respectivamente, tanto en condiciones de riego como de temporal. Las tres fases del crecimiento de la materia seca son evidentes en los tres cultivos lo cual concuerda con lo señalado por Bonner y Galston (1970) y Rojas (1981). Bulnes (1993) encontró un comportamiento similar para el caso del maíz al utilizar la misma ecuación de ajuste. Lo mismo ocurrió con Ramírez *et al.* (1986) con una ecuación polinomial.

En sorgo, Zavala (1982) utilizó ecuaciones polinomiales para representar el peso seco, con lo que obtuvo curvas típicas, aunque algunas atípicas para diferentes genotipos. Barrera *et al.* (1984) encontraron un comportamiento lineal (atípico) en muestreos de peso seco realizados cada 7 días, aunque no menciona si esta variable fue ajustada. Vuelvas y Tijerina (1989) presentaron las curvas de peso seco pero tampoco indicaron si se realizó un ajuste; sin embargo, el curso de la materia seca fue de tipo sigmoide.

En mijo, el comportamiento de la acumulación de la materia seca siguió un patrón similar al descrito por Maití y Bidinger (1983), representado por una curva sigmoideal,





aunque no mencionan si el peso seco a través del ciclo fue ajustado. Sin embargo, Payne *et al.* (1991) usando datos observados reportaron el comportamiento de tipo sigmoide.

Con relación al desarrollo del área foliar, se utilizaron ecuaciones de tipo polinomial para el ajuste de los datos, puesto que no existen ecuaciones con algún significado fisiológico que puedan describir su curso, por lo que lo más común es el uso de este tipo de ecuaciones (Quijano, 1988). El ajuste del área foliar a través de una ecuación de tipo logístico, no permitiría representar la caída de la curva al final del ciclo, lo cual realmente ocurre debido a la pérdida del área foliar por la senescencia propia de las hojas.

Las ecuaciones que se utilizaron fueron de tercer grado, lo que permitió describir el desarrollo del área foliar a través del ciclo como se muestra en las Figuras 14a, b, c y 15a, b, c. Se observó que el área foliar máxima se alcanzó poco después de la floración en mijo y más tarde en maíz y sorgo: El comportamiento es clásico, como lo demuestra el hecho de una caída fuerte después de la madurez fisiológica (Zavala, 1982; Teniente, 1991; Vuelvas y Tijerina, 1989), lo cual no ocurre con Bulnes (1993), tal vez por la ecuación logística que utilizó en el ajuste de los datos.

No obstante lo anterior, el hecho de que la máxima área foliar se haya alcanzado después de la floración obedece tal vez a las desviaciones de los ajustes realizados a los datos reales con las ecuaciones señaladas, lo cual ocasionó una posible sobreestimación del área foliar en ese período.

De cualquier modo, resulta ventajoso el uso de las diferentes ecuaciones para el ajuste del peso seco y del área foliar, ya que de acuerdo con Zavala (1982) existen variaciones importantes cuando los datos se toman a nivel de campo, las cuales no reflejarán

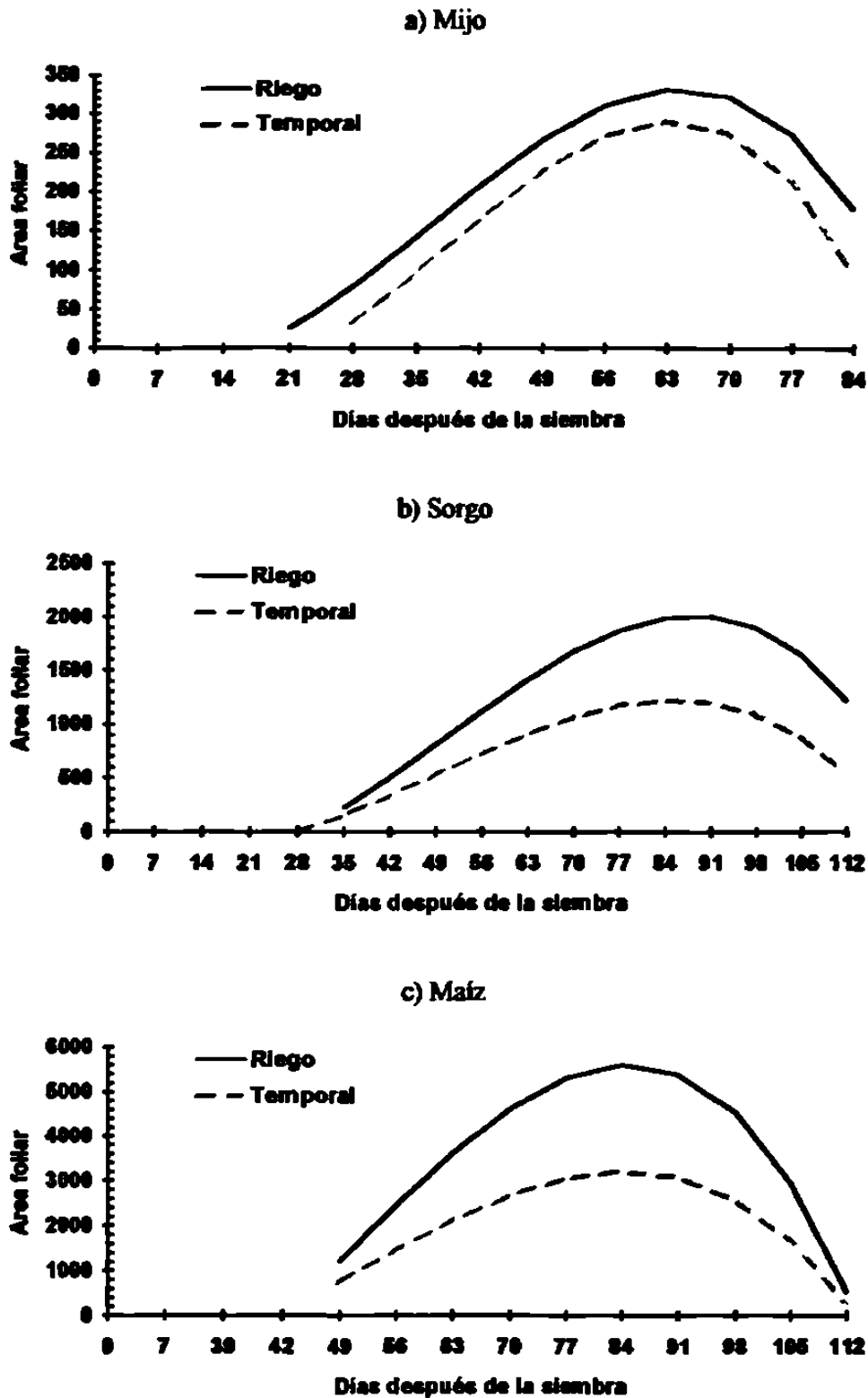


Fig. 14. Desarrollo del área foliar (cm<sup>2</sup>); experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

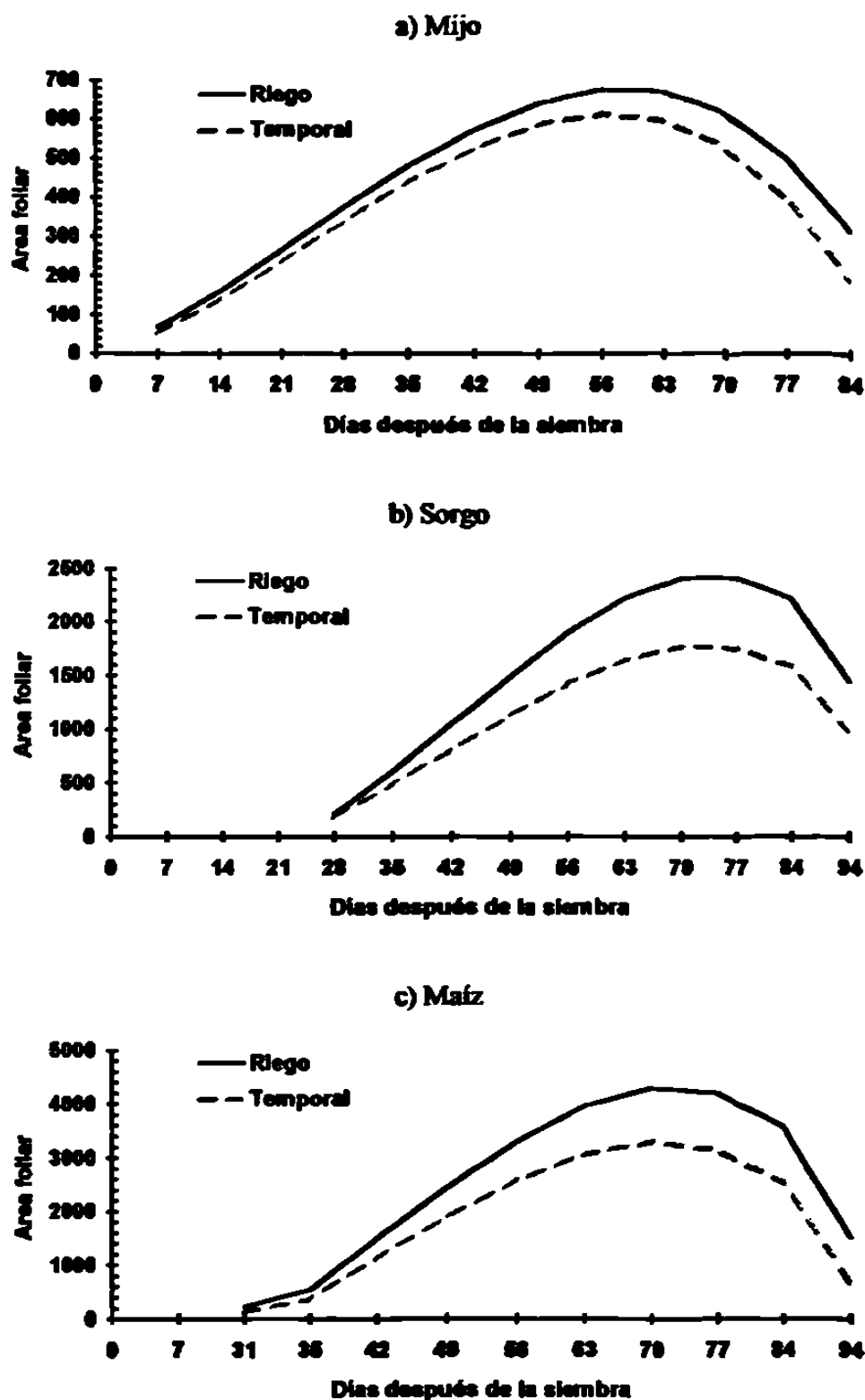


Fig. 15. Desarrollo del área foliar (cm<sup>2</sup>); experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

el desarrollo esperado, especialmente cuando los muestreos se realizan después de la segunda mitad del ciclo de los cultivos. Esto afectaría la expresión de los diferentes índices fisiotécnicos, los cuales mostrarían un comportamiento ilógico durante el ciclo.

#### **4.2.2. Los índices de eficiencia fisiológica.**

##### **4.2.2.1. La tasa relativa de crecimiento.**

De acuerdo con los Cuadros 18A y 19A, existieron diferencias estadísticas entre las especies en los dos experimentos, sin embargo, la manifestación de tales diferencias durante el ciclo fue variable entre ensayos. Así, en el experimento 1, a partir de los 68 días después de la siembra (dds), la TRC fué similar en las tres especies; en cambio, en el experimento 2, solo en el período de 55-71 dds y después de los 86 no hubo diferencias estadísticas. Al considerar los niveles de humedad, en el primer ensayo solo se detectó diferencia en el período de 68-77 dds; en el experimento 2 las diferencias ocurrieron desde los 31 dds hasta los 71 dds en el ensayo 2. En la interacción, los tratamientos se comportaron igual en el experimento 2 y solo en los 39-49 dds hubo diferencias para el ensayo 1.

De acuerdo con la información que se consigna en los Cuadros 20A y 21A los máximos valores se alcanzaron en las primeras etapas, los cuales disminuyeron conforme avanzó el ciclo de las especies. El comportamiento de la TRC se presenta en las figuras 16a y b.

A partir de la información anteriormente citada, es posible hacer algunas consideraciones. En primer lugar es notoria la existencia de un comportamiento normal de la TRC para los cultivos anuales lo cual fue similar a lo encontrado por Zavala (1982), Félix

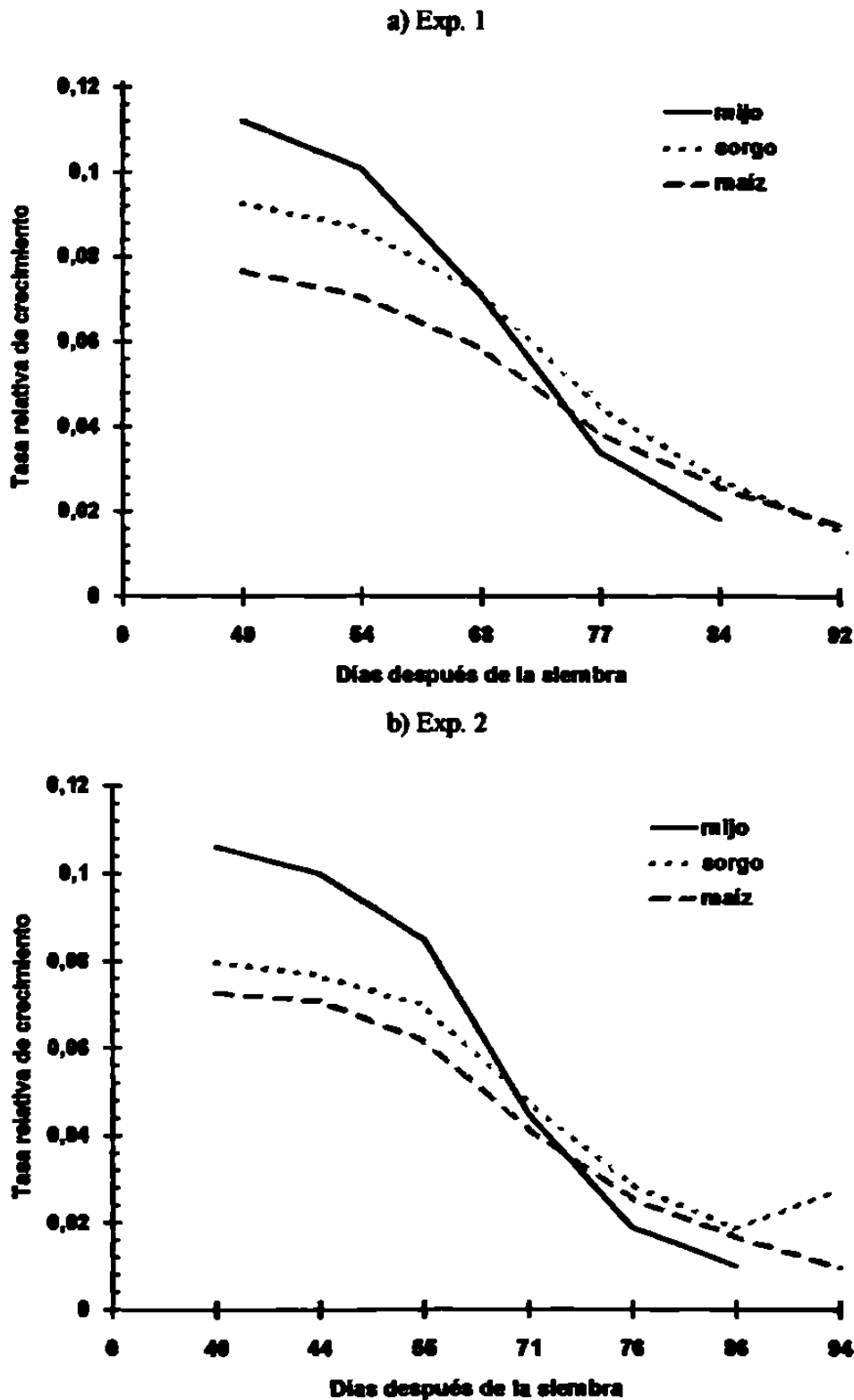


Fig. 16. Tasa relativa de crecimiento ( $\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) en función de las especies. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.



(1986), Bulnes (1993) y Payne *et al.* (1991). Este comportamiento tiene relación con el desarrollo del área foliar (Figuras 8 y 9) con lo que se produce un incremento en el sombreado ocasionando una disminución de la luz solar interceptada dando como resultado un decremento en la producción de materia seca por unidad de materia seca presente (Zavala, 1982), o bien la existencia de la división y alargamiento celular en los tejidos meristemáticos que tiene lugar en la etapa vegetativa y la poca o nula actividad de los meristemas en la madurez, tal como lo señaló Bulnes (1993).

La mayor eficiencia para la producción de materia seca estuvo a cargo del mijo hasta los 68 dds y 55 dds para los experimentos 1y 2, respectivamente, ya que el sorgo y el maíz fueron menos eficientes en un 15.3 y 25.9% (experimento 1) y en un 21.7 y 29.0% (experimento 2), respectivamente. Esta mayor eficiencia inicial puede deberse a la mayor velocidad de desarrollo manifestado por éste cultivo; después de ésta etapa dicho cultivo mostró una reducción en su eficiencia comparada con el sorgo y el maíz, quienes fueron estadísticamente similares. La mayor eficiencia del mijo puede ser explicada en términos de su mayor velocidad de crecimiento dado su período de crecimiento relativamente corto y la escasas de área foliar desarrollada y la probable contribución de los hijuelos y ramas al peso seco total.

Aunque no existió evidencia del efecto de la interacción especie por nivel de humedad, y por consecuencia no hubo diferencia entre el comportamiento de los cultivos de acuerdo a la condición de humedad (Cuadros 22A y 23A), el estrés tuvo efecto sobre la TRC de las especies, tal como puede verse en el Cuadro 24A para el caso del ensayo 2. De acuerdo con ello, las diferencias fueron a favor de la condición de riego; situación que concuerda con Payne *et al.* (1991) y Premachandra (1992) quienes señalaron que el estrés de humedad disminuyó la TRC; sin embargo, en el experimento 1 (Cuadro 25A), los

resultados solo tienen similitud en forma parcial ya que únicamente se encontró diferencia a favor del riego durante el período de los 68-77 dds.

#### **4.2.2.2. La tasa de asimilación neta**

La eficiencia para la producción de materia seca sobre la base del área foliar fue estadísticamente diferente entre las especies en los dos experimentos (Cuadros 26A y 27A); sin embargo, considerando los niveles de humedad así como la interacción con las especies no se encontraron diferencias estadísticas.

En los Cuadros 28A y 29A se consignan los valores de la TAN que tuvieron las diferentes especies durante el ciclo en los dos ensayos. De acuerdo con la información ahí presentada, es patente la superioridad del mijo sobre el sorgo y el maíz en la producción de materia seca en el experimento 1. Dicha superioridad se va incrementando conforme avanza el desarrollo de los cultivos, la cual es mayor en tres veces con respecto al sorgo en el período de los 39-49 dds, aumentando hasta 6.6 veces en los 77-84 dds con un promedio de 4.5 veces considerando al ciclo completo. Para el caso del maíz, este se ve superado en 1.9 veces hasta 11.6 veces en las mismas etapas con una media de 6.4 veces. En el segundo experimento la proporción disminuye llegando a un promedio de 3.7 y 3.4 veces sobre sorgo y maíz respectivamente. El sorgo y el maíz tienen un comportamiento estadísticamente similar. Estos resultados difieren a lo reportado por Kim y Han (1991) quienes encontraron una mayor TAN para maíz, en tanto que no hubo diferencia entre sorgo y mijo.

Esta superioridad del mijo sobre los otros cultivos, puede explicarse por el hecho de que los datos de peso seco del mijo fueron utilizando toda la planta incluyendo hijuelos, sin embargo el área foliar considerada fué únicamente sobre el tallo principal.

Por otro lado, la tendencia típica de la curva, asociada con la ontogenia del cultivo y el aumento del índice de área foliar a que hace referencia Zavala (1982) para el caso del sorgo y Payne *et al.* (1991) para el mijo, no se presentó en este estudio, al menos en las primeras etapas; pues de acuerdo con la Figura 17a y b, la tendencia de la TAN fué ascendente para mijo y sorgo conforme transcurrió el ciclo de los cultivos.

Para el caso del maíz, la tendencia general reportada (Bulnes, 1993; Félix, 1986; Vuelvas y Tijerina, 1987) es la de mostrar valores altos al inicio de la etapa vegetativa, descendiendo antes de floración y ascendiendo de nuevo en llenado de grano, con caída brusca en madurez fisiológica. Los resultados del presente estudio no concuerdan con dichos autores pero si con Donald *et al.* (1993) al encontrar tendencia descendente desde el inicio de los muestreos relacionada con aumentos del índice del área foliar, tal como lo señaló Peña (1986).

No obstante lo anterior, la eficiencia del mijo puede ser explicada en función de la relación entre el área foliar y el peso seco que dicho cultivo mostró a través del ciclo. En este caso, siempre existió un mayor incremento del peso seco total con respecto al aumento del área foliar lo que favoreció el incremento de la TAN, ya que en los muestreos solo se consideró el área foliar del tallo principal, la cual disminuyó rápidamente, en tanto que el peso seco incluyó al proveniente de los hijuelos y ramas con aumentos en cada muestreo.

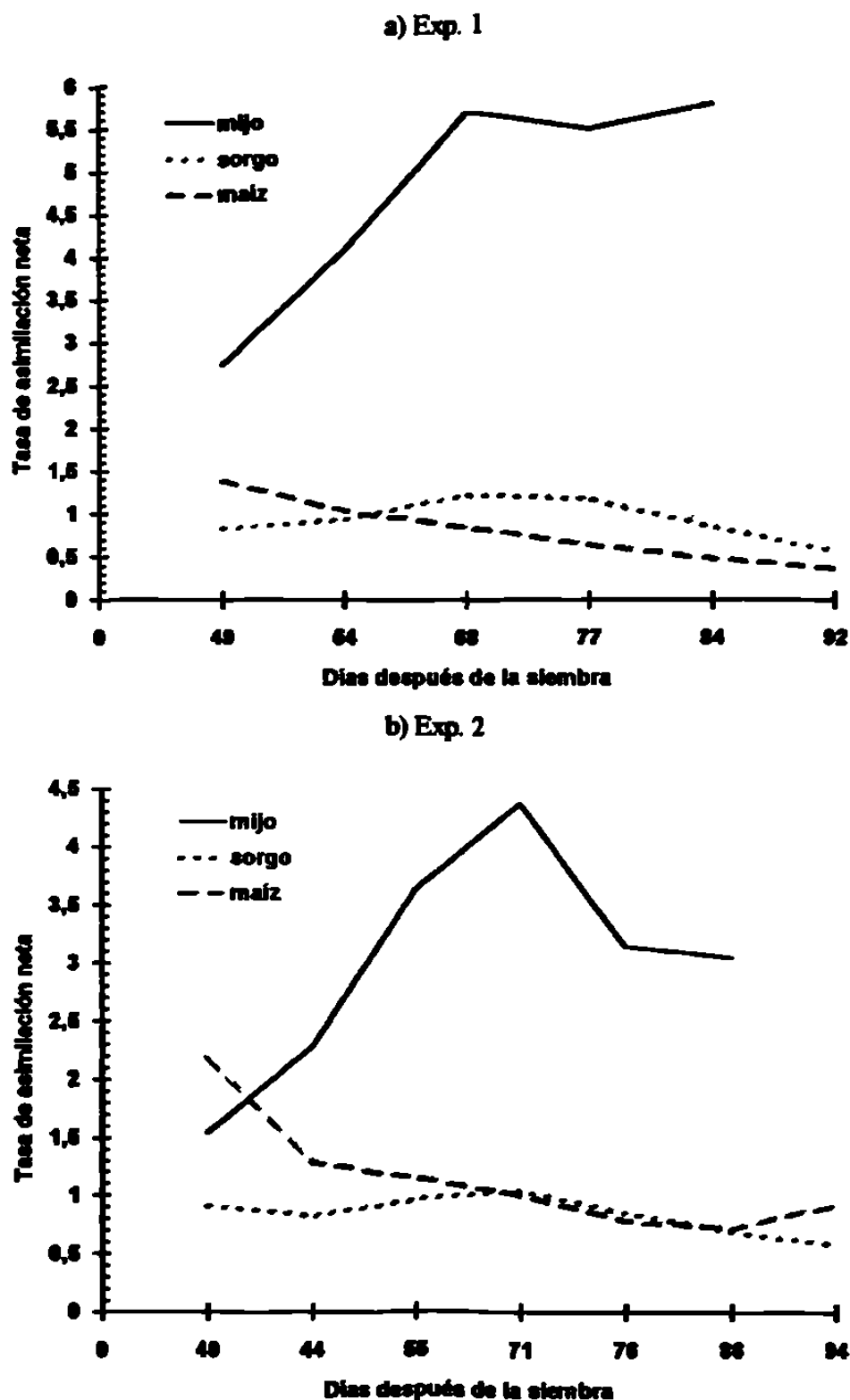


Fig. 17. Tasa de asimilación neta ( $\text{mg cm}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) en función de las especies. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

Aunque no hubo diferencia estadística en el factor humedad y en la interacción, los valores de TAN se consignan en los Cuadros 30A, 31A, 32A y 33A. En general, hubo una tendencia en los valores de TAN a ser superiores en la condición de riego que en temporal. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Peña (1986) quien encontró que los déficit de humedad poco afectan el comportamiento de la TAN.

Payne *et al.* (1991) señaló también que la TAN en mijo fue similar tanto en riego como en temporal. En sorgo, Vuelvas y Tijerina (1989) indicaron que la TAN se incrementó por efecto del riego después de floración en dos genotipos; cuando se suspendió el riego, la TAN siguió igual aunque hubo una caída muy fuerte cerca de la madurez fisiológica en un genotipo, mientras en otro, se incrementó por efecto del aumento del peso seco. Para maíz, Premachandra (1992) encontró que la TAN disminuyó en estrés de humedad, excepto en genotipos tolerantes a sequía, los cuales mantuvieron turgencia en las células mostrando mayor ajuste osmótico.

Tales resultados difieren con Kim y Han (1991) en el sentido en que el maíz tuvo mayor TAN que sorgo y mijo aunque estos últimos no difirieron. Al comparar sorgo y maíz, se observa una mayor eficiencia inicial del maíz, sin embargo, el desarrollo rápido del área foliar la hace disminuir conforme avanza el ciclo, durante el cual es rebasado por la eficiencia del sorgo. Al comparar especies, la superioridad del mijo en las dos condiciones pudo estar asociado a una tolerancia a la sequía.

#### **4.2.2.3. La tasa de crecimiento del cultivo.**

De acuerdo con los análisis de varianza, se encontraron diferencias estadísticas para especies y humedad en ambos experimentos. Sin embargo, con relación al ciclo no existieron diferencias en el periodo de los 68-77 dds para el caso del primer factor, sucediendo lo mismo a los 49-54 y 84-92 dds para humedad en el ensayo 1. En el experimento 2 la no significancia ocurrió al final del ciclo (después de los 86 dds) en el nivel de humedad. La información respectiva se muestra en los Cuadros 34A y 35A.

En los dos experimentos, el maíz tuvo mayor velocidad de crecimiento durante todo el ciclo, aunque el sorgo y el mijo fueron estadísticamente iguales. No obstante, en el experimento 1, el mijo se comportó superior al sorgo hasta la etapa de floración, invirtiéndose la tendencia después de este periodo (Cuadro 36A). Para el caso del ensayo 2, el mijo fue estadísticamente mayor que el sorgo durante el ciclo hasta llegar a los 55 dds. A los 76 dds, el comportamiento fue similar a partir del cual, el mijo descendió por debajo de los valores del sorgo (Cuadro 37A).

De acuerdo con la Figura 18a y b, este índice se incrementó conforme avanzó el ciclo de cultivo, mostrando los máximos valores alrededor de la etapa de floración, para posteriormente descender. Este comportamiento es semejante a lo reportado por Zavala (1982), Payne *et al.* (1991), Félix (1986) y Donald *et al.* (1993). Sin embargo, no se aprecian las caídas bruscas al final del ciclo en el sentido de alcanzar valores muy próximos a cero o negativos como los reportados por algunos de esos investigadores. El comportamiento mostrado guarda relación con el IAF y la TAN, ya que la TCC está en función de dichos parámetros.

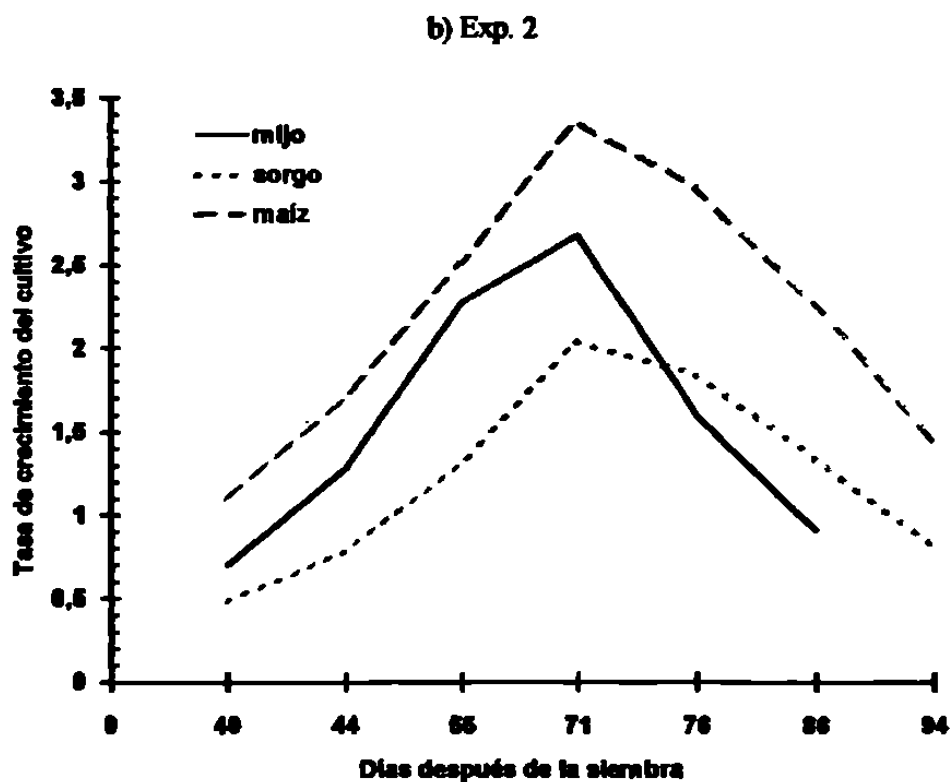
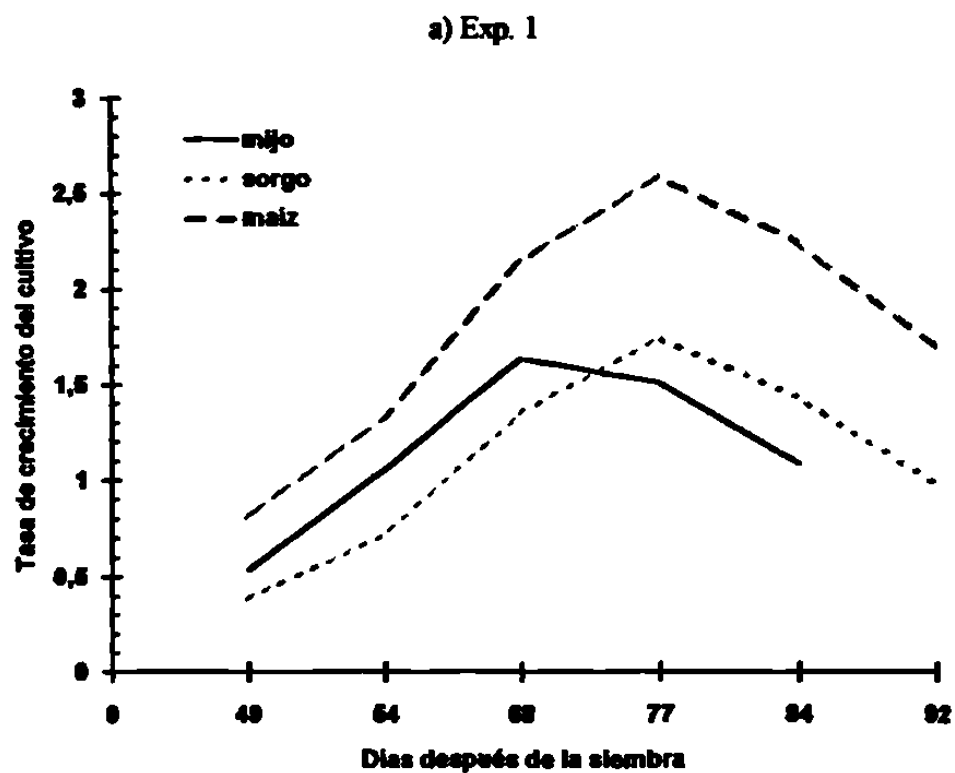


Fig. 18. Tasa de crecimiento del cultivo ( $\text{g d}^{-1}$ ) en función de las especies. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

El hecho de que el maíz tenga la mayor velocidad de crecimiento se debe a la mayor cantidad de materia seca producida comparada con las otras especies; el comportamiento semejante entre el mijo y el sorgo en las primeras etapas se explica por la cantidad similar de materia seca producida; la caída posterior en el mijo se debe a su precocidad. Por otro lado, la velocidad del crecimiento del sorgo inferior al maíz, está dada por su menor desarrollo del área foliar.

Al comparar los niveles de humedad, el estrés afectó sensiblemente a la TCC, pues es en la condición de riego en donde se tuvieron los máximos valores (Cuadro 38A y 39A), lo cual coincide con lo reportado por Payne *et al.* (1991). Lo anterior se debe al mayor peso seco mostrado por las especies en el ambiente de riego. No obstante lo anterior, al considerar las especies en su comportamiento de acuerdo a la condición de humedad, es decir, interacción especie por humedad, el comportamiento fue similar desde el punto de vista estadístico, tal como lo muestran los valores del Cuadro 40A y 41A obtenidos a través del ciclo.

#### **4.2.2.4. La relación del área foliar.**

En ambos experimentos las especies mostraron diferencias estadísticas en el transcurso de su desarrollo. Al considerar los efectos de la humedad, las diferencias solo ocurrieron en el ensayo 2, con excepción del muestreo que se realizó a los 44 y 86 dds. En la interacción solo se detectó significancia a los 71 y 76 dds en el experimento 2; la información respectiva se presenta en los Cuadros 42A y 43A.



Con relación al comportamiento de las especies, en los Cuadros 44A y 45A se localizan los valores promedios exhibidos. Puede observarse que en general, el mijo tuvo la relación de área foliar más baja, lo cual es más notorio en el caso del ensayo 1 ya que es superado por el maíz y el sorgo durante todo el ciclo, tal como se observa en la Figura 19a y b. De acuerdo con los cuadros señalados y la figura correspondiente al segundo ensayo, el mijo ocupó el valor más alto a los 31 dds. Comparativamente, el sorgo tuvo una tendencia a ser superior en las primeras etapas del cultivo, comparadas con el maíz.

El comportamiento de los cultivos para la RAF, es en términos generales típico, especialmente en el caso del mijo, el cual muestra una diferencia relativamente grande con respecto al sorgo y al maíz. Dicho comportamiento obedece a que el área foliar del mijo se mantiene prácticamente igual durante todo el ciclo, en tanto que el peso seco se incrementa en forma acelerada (ver Figuras de peso seco y área foliar), situación que se debe básicamente a la forma en que fueron considerados estos dos componentes en dicho cultivo a lo largo de los muestreos.

Al comparar niveles de humedad, existió un efecto de esta sobre la RAF promedio de los cultivos, sobre todo en el experimento 2 (Cuadros 46A y 47A), en donde se aprecia variación de acuerdo al ciclo. Así, se tuvieron valores más altos en riego hasta antes de la floración, siendo superiores después de esta, en la condición de temporal, lo cual tal vez sea explicado por la diferente relación entre peso seco y área foliar en temporal con respecto al riego, que fué favorable a aquel, por el comportamiento de la TRC y del peso seco, ya que la RAF tiene que ver con la TRC. Esto se debe tal vez a que en temporal el área foliar se mantuvo en cierta forma estable; sin embargo, no existe una ganancia neta de materia seca, lo cual implica una RAF mayor en condiciones de temporal.

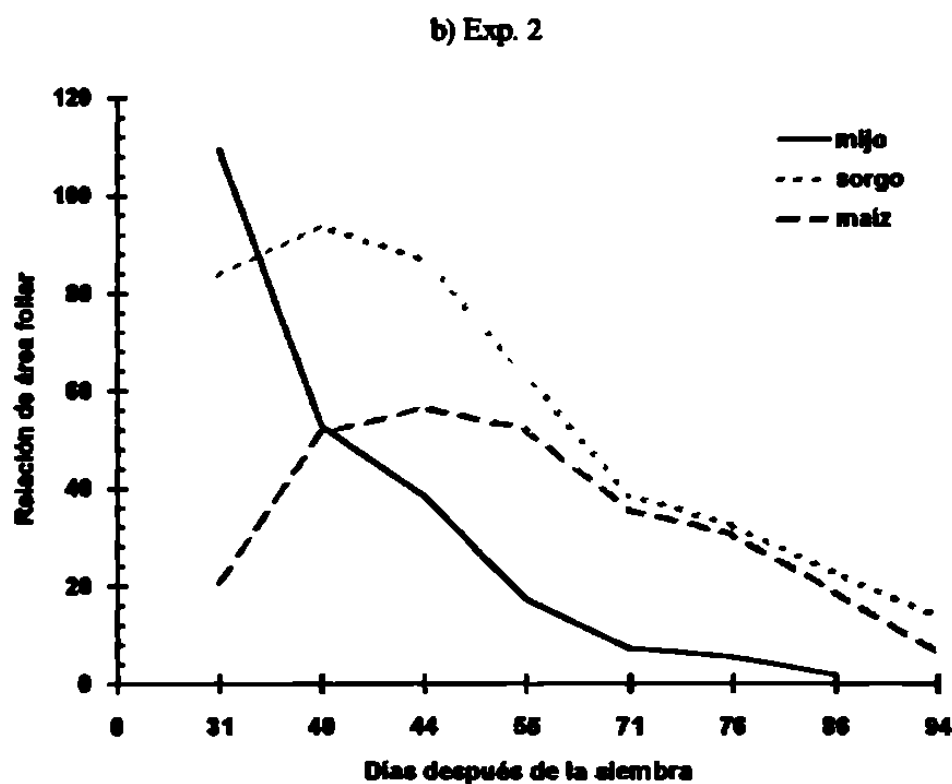
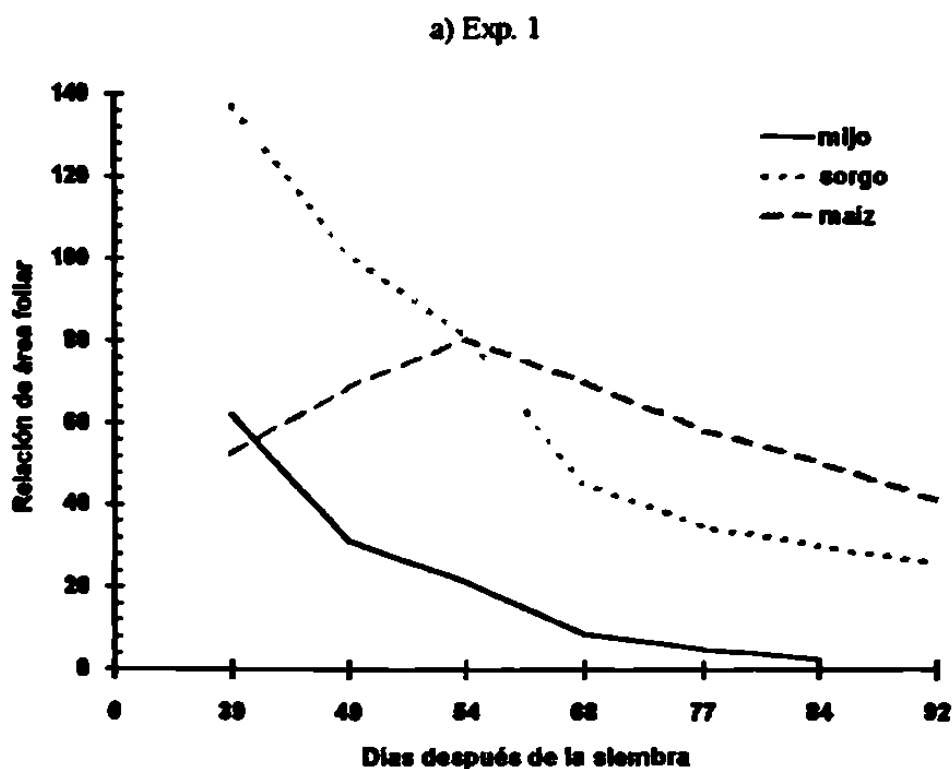


Fig. 19. Relación de área foliar ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) en función de las especies. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

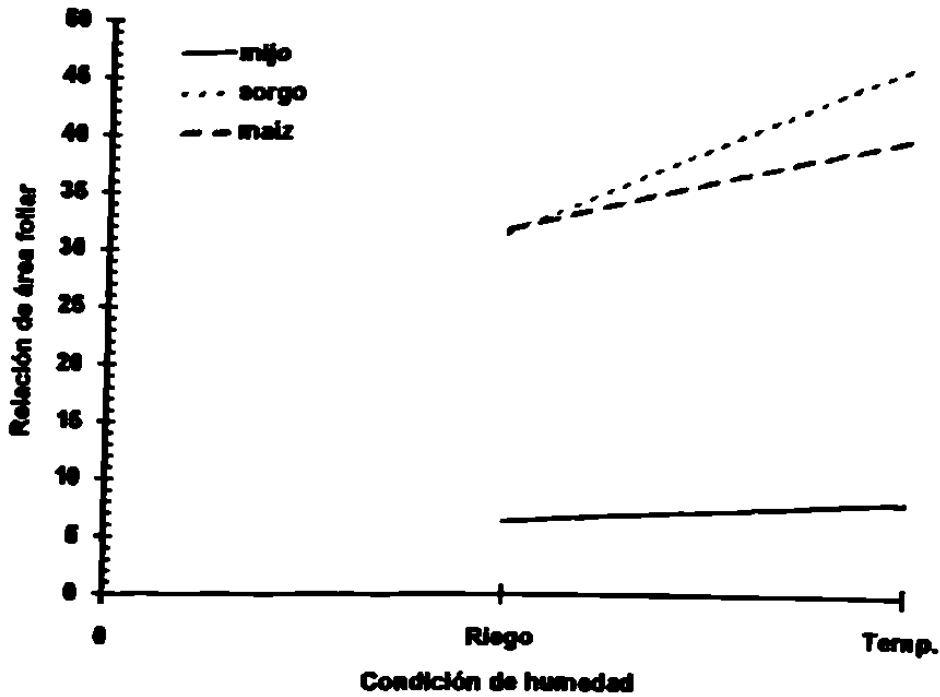
Esta misma situación se presentó cuando se consideró a la interacción de la humedad con las especies; a pesar de la igualdad estadística en la mayoría de los muestreos; a excepción de los días 71 y 76 (ensayo 2). En los Cuadros 48A y 49A se puede ver que el mijo tuvo un comportamiento muy similar en los dos ambientes. Para los otros dos cultivos, su respuesta se vió favorecida cuando estuvieron en la condición de temporal, tal como se aprecia en la Figura 20, lo cual indica que el mijo fué menos sensible a los cambios en el ambiente comparado con sorgo y maíz.

#### **4.2.2.5. La duración del área foliar.**

Se encontró diferencia estadística durante todo el ciclo tanto para las especies como para los niveles de humedad así como para la interacción en el primer experimento; en el ensayo 2 no presentó diferencias en el primer muestreo para especies; el factor humedad presentó significancia en todos los muestreos; para la interacción únicamente no presentó en el primero y último muestreo. Esta información se presenta en los Cuadros 50A y 51A. Los promedios y la comparación de medias está contenida en los Cuadros 52A, 53A, 54A, 55A, 56A, y 57A.

Como era de esperarse, el mijo mostró la menor DAF, por lo que en consecuencia el tiempo en que las hojas permanecieron fotosintetizando fue también menor. Contrario a ello, el maíz mostró los valores más altos, estando enseguida el sorgo. La tendencia de este parámetro fue ascendente prácticamente hasta floración; aunque en el mijo, el valor máximo se alcanzó alrededor de la madurez fisiológica; después de estas etapas, hubo una tendencia decreciente la cual fué muy ligera (casi permaneció constante) en el experimento 1, pero la caída fué muy brusca en el experimento 2 (Figura 21).

a) 71 dds



b) 76 dds

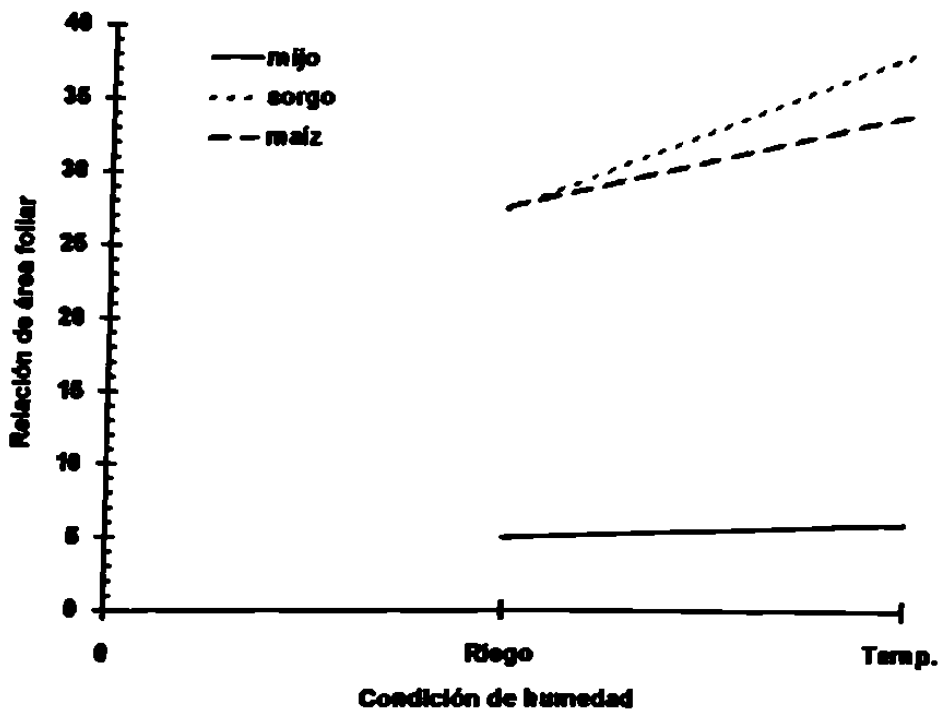


Fig. 20. Efecto de la interacción humedad por especies en la relación del área foliar ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) a los 71 y 76 dds; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

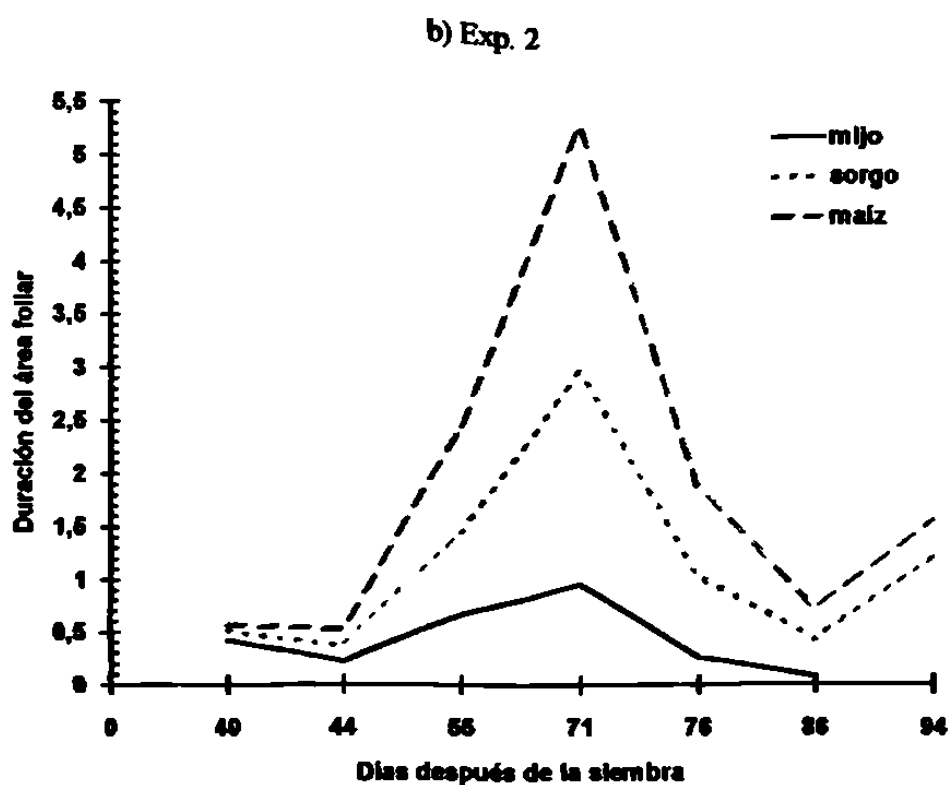
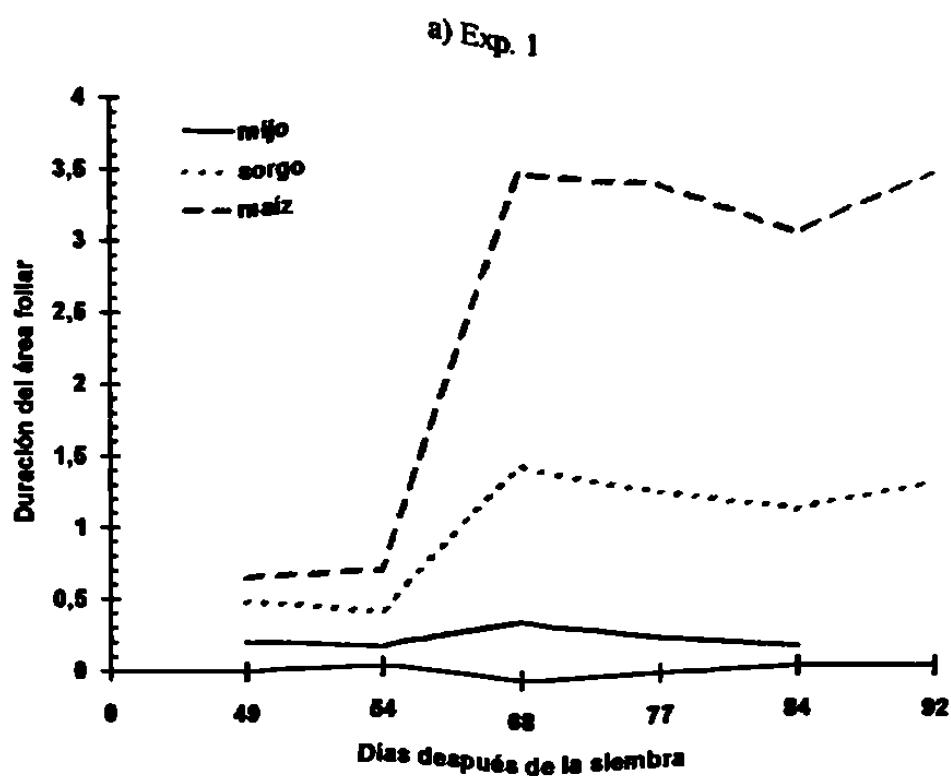


Fig. 21. Duración del área foliar ( $\text{m}^2 \text{d}^{-1}$ ) en función de las especies. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

La DAF es muy afectada por el ambiente (Gardner *et al.* 1985) y tal vez, la caída en el ensayo 2 se deba a la humedad del suelo y temperatura del aire actuando conjuntamente. En este sentido, puede verse que la condición de riego dió origen a una mayor DAF (Teniente, 1991), habiendo una respuesta diferencial de las especies de acuerdo a la condición de humedad (interacción). Esta superioridad bajo riego, es una respuesta de la planta a permanecer fotosintéticamente activa por un período de tiempo más amplio.

El efecto de la interacción puede apreciarse en los Cuadros 14 y 15 y en la Figura 22 y 23 en donde es notoria la diferencia de la DAF de cada especie comparando las dos condiciones de humedad. los resultados muestran que el mijo no se vió afectado por el temporal en ninguno de los experimentos, lo cual indica la capacidad de amortiguamiento de ésta especie, que le permitió mantener sus hojas fotosintetizando a pesar del estrés de humedad. El maíz fue el que presentó un comportamiento más contrastante entre ambientes.

Como lo señaló Wallace *et al.* (1972), la duración del área foliar, además del tiempo en que las hojas permanecen fotosintetizando, integra la respuesta a los factores ambientales la cual será diferente en cada especie, confiriéndole cierta capacidad de amortiguamiento. Así, a pesar de que existen pocos estudios comparativos entre maíz, mijo y sorgo , se reconoce que el maíz es más sensitivo a las altas temperaturas y al estrés de humedad; además ocurre un desarrollo rápido del dosel, lo que se traduce en una mayor cantidad de radiación interceptada a favor del sorgo y del mijo (Muchow, 1989).

**Cuadro 14. Duración del area foliar ( $m^2 d^{-1}$ ) en función de la interacción especies por humedad, comparación entre condiciones de humedad; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N.L., 1994.**

D.D.S.	Nivel humedad	Mijo	Sorgo	Maíz
39-49	Riego	0.222 b	0.594 a	0.788 a
	Temp.	1.182 a	0.402 b	0.538 a
49-54	Riego	0.141 a	0.460 a	0.827 a
	Temp.	0.122 a	0.305 b	0.514 b
54-68	Riego	0.439 a	1.846 a	1.515 b
	Temp.	0.383 a	1.198 b	2.680 a
68-77	Riego	0.271 a	1.564 a	1.346 b
	Temp.	0.225 a	0.995 b	2.533 a
77-84	Riego	0.158 a	1.352 a	3.819 a
	Temp.	0.109 a	0.844 b	2.211 b
84-92	Riego		1.596 a	4.363 a
	Temp.		0.973 b	2.516 b

D.D.S. = Días después de la siembra.

**Cuadro 15. Duración del área foliar ( $m^2 d^{-1}$ ) en función de la interacción especies por humedad, comparación entre condiciones de humedad; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N.L., 1994.**

D.D.S.	Nivel humedad	Mijo	Sorgo	Maíz
31-40	Riego	0.437	0.582	0.667
	Temp.	0.401	0.466	0.492
40-44	Riego	0.228 a	0.420 a	0.595 a
	Temp.	0.210 a	0.326 b	0.460 b
44-55	Riego	0.698 a	1.665 a	2.722 a
	Temp.	0.640 a	1.267 b	2.131 b
55-71	Riego	1.023 a	3.415 a	5.993 b
	Temp.	0.906 a	2.543 b	4.650 a
71-76	Riego	0.281 a	1.213 a	2.136 a
	Temp.	0.235 a	0.891 b	1.629 b
76-86	Riego	0.085 a	0.504 a	0.834 a
	Temp.	0.064 a	0.364 b	0.609 b
86-94	Riego		1.422	1.910
	Temp.		0.995	1.186

D.D.S. = Días después de la siembra.

#### 4.2.2.6. El índice de área foliar.

En la mayor parte del desarrollo de las especies, se encontraron diferencias tanto para los efectos principales como para la interacción en el primer ensayo, lo mismo ocurrió en el otro experimento aunque con menor frecuencia en la interacción (a mitad del ciclo); la información respectiva puede corroborarse en los Cuadros 58A y 59A.

Dada la relación estrecha con el área foliar y la duración de la misma, el IAF tuvo un comportamiento similar al de aquellas características. Así, el mijo mostró los valores más



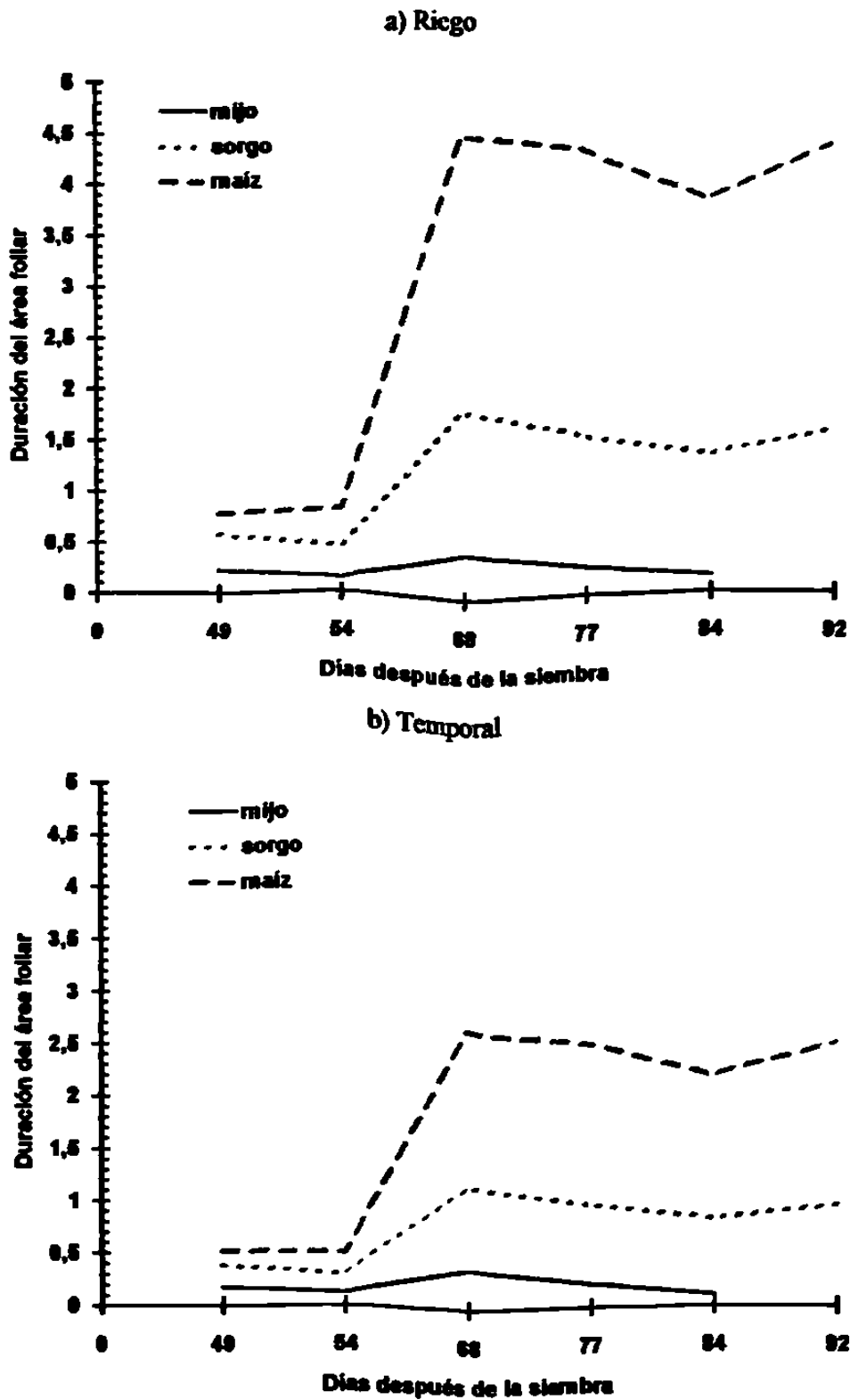


Fig. 22. Duración del área foliar ( $m^2 d^{-1}$ ) en función de la interacción humedad por especies; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

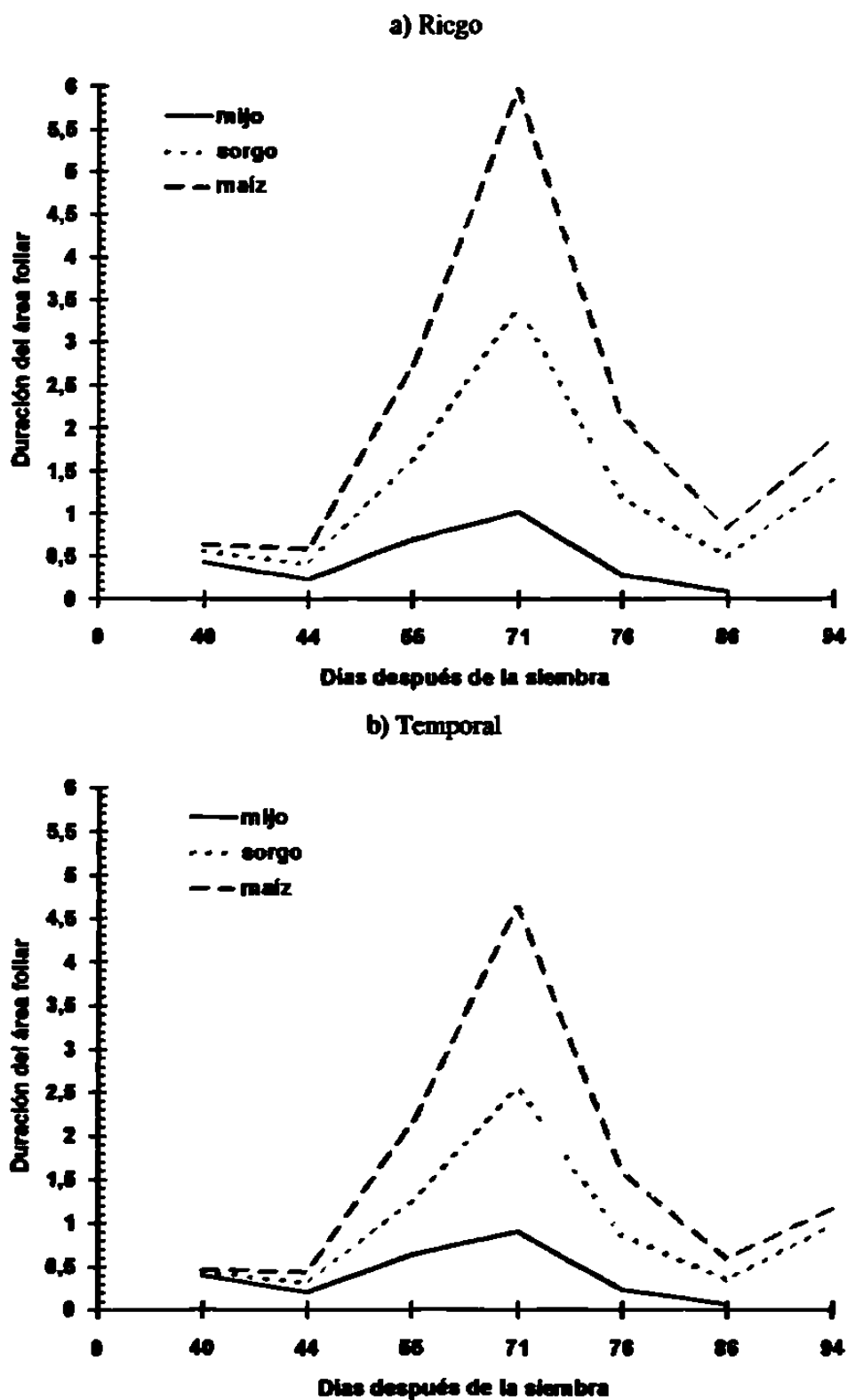


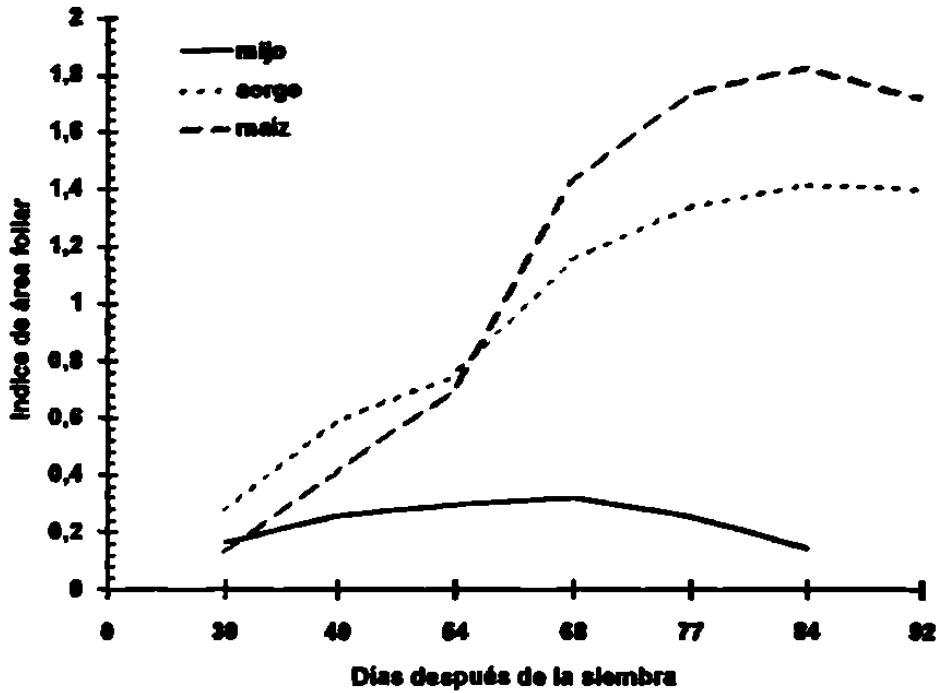
Fig. 23. Duración del área foliar ( $m^2 d^{-1}$ ) en función de la interacción humedad por especies; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

bajos durante todo el ciclo, con una tendencia casi estable, en tanto que el maíz y el sorgo tuvieron los valores más altos (Cuadros 60A y 61A y Figura 24). Esta situación permite explicar la alta eficiencia del mijo para producir materia seca, debido a una mayor TAN mostrada durante todo el ciclo. Esta eficiencia representada con un menor IAF, permite un aumento en la captación de la luz solar al evitar el sombreado de las hojas inferiores (Félix, 1986, Bulnes, 1993, Peña, 1986). Por otro lado, los menores IAF, generalmente lo muestran las variedades precoces, tal como lo señaló Félix (1986) en maíz y Barrera, *et al.* (1984) para sorgo; en el presente estudio, el mijo comparado con maíz y sorgo, se comportó relativamente precoz.

La humedad del suelo afectó al IAF de las especies (Cuadro 62A y 63A); principalmente la condición de riego superó a la otra condición en todos los muestreos. Al comparar las especies para cada condición, el mijo fué superado por las otras especies en los dos experimentos (Cuadro 64A , 65A y Figuras 25 y 26); cuando se hizo la comparación entre riego y temporal, el mijo prácticamente no se vió afectado en esta expresión, lo cual se aprecia en los Cuadros 16 y 17, en donde se observa que en todos los muestreos, el mijo permaneció igual estadísticamente entre riego y temporal. Por el contrario, sorgo y maíz presentaron diferencias estadísticas en todos los muestreos a favor de la condición de riego.

Lo anterior pudiera ser un indicativo de que el mijo muestra una estabilidad en el IAF, lo cual puede deberse un desarrollo más rápido del cultivo como consecuencia de su relativa precocidad, mostrando una habilidad como especie, de escape a la sequía; esto mismo puede pensarse para el sorgo, el cual aunque tuvo un comportamiento diferente, fue intermedio entre los cultivos de mijo y maíz

a) Exp. 1



b) Exp. 2

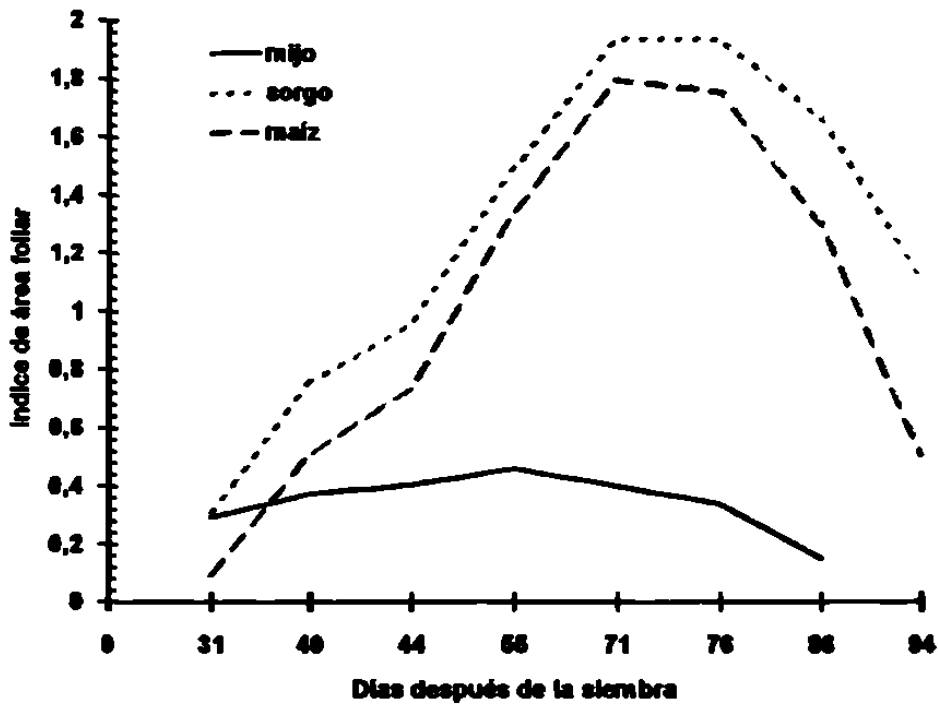


Fig. 24. Índice de área foliar en función de las especies. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

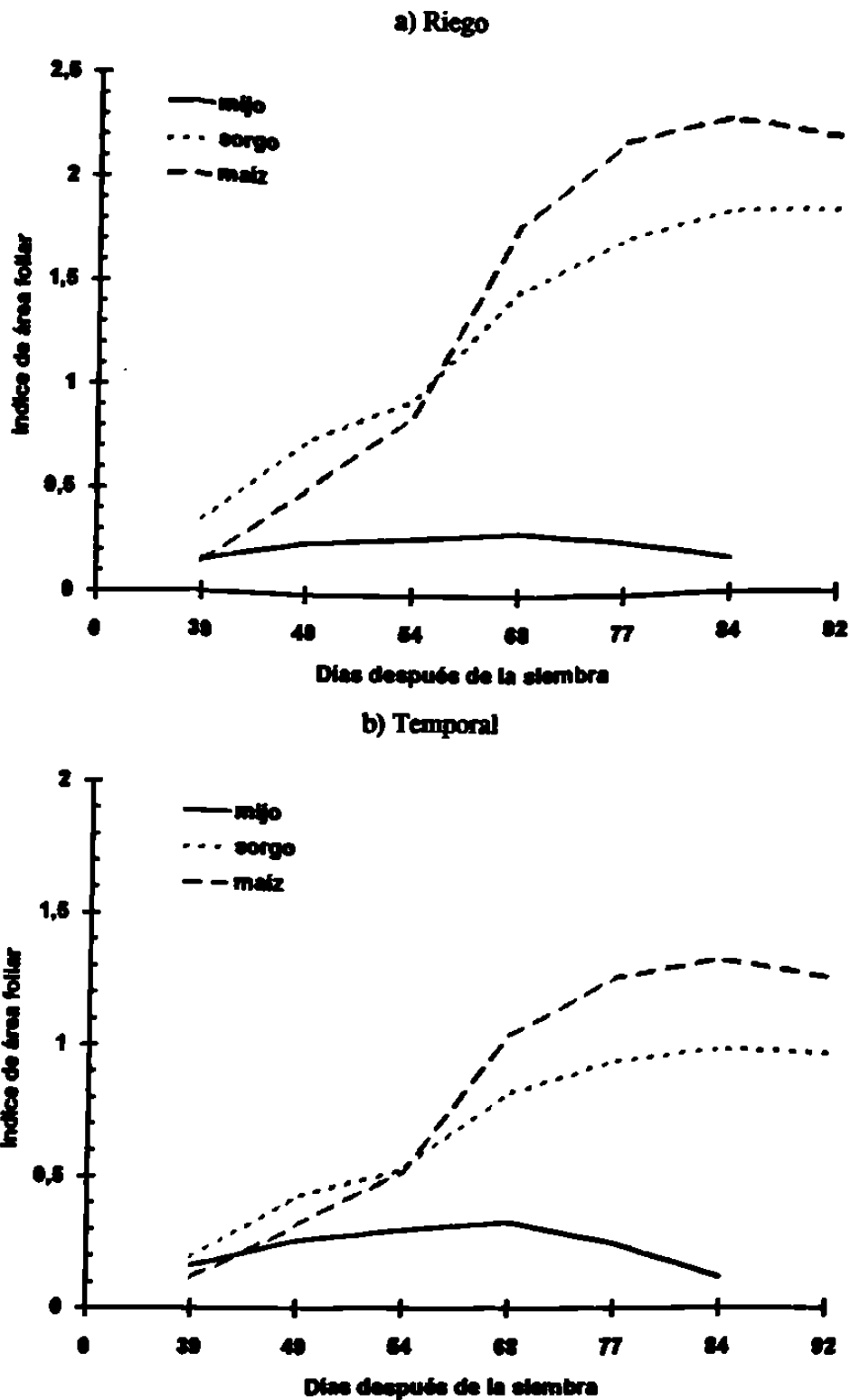


Fig. 25. Índice de área foliar en función de la interacción humedad por especies; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

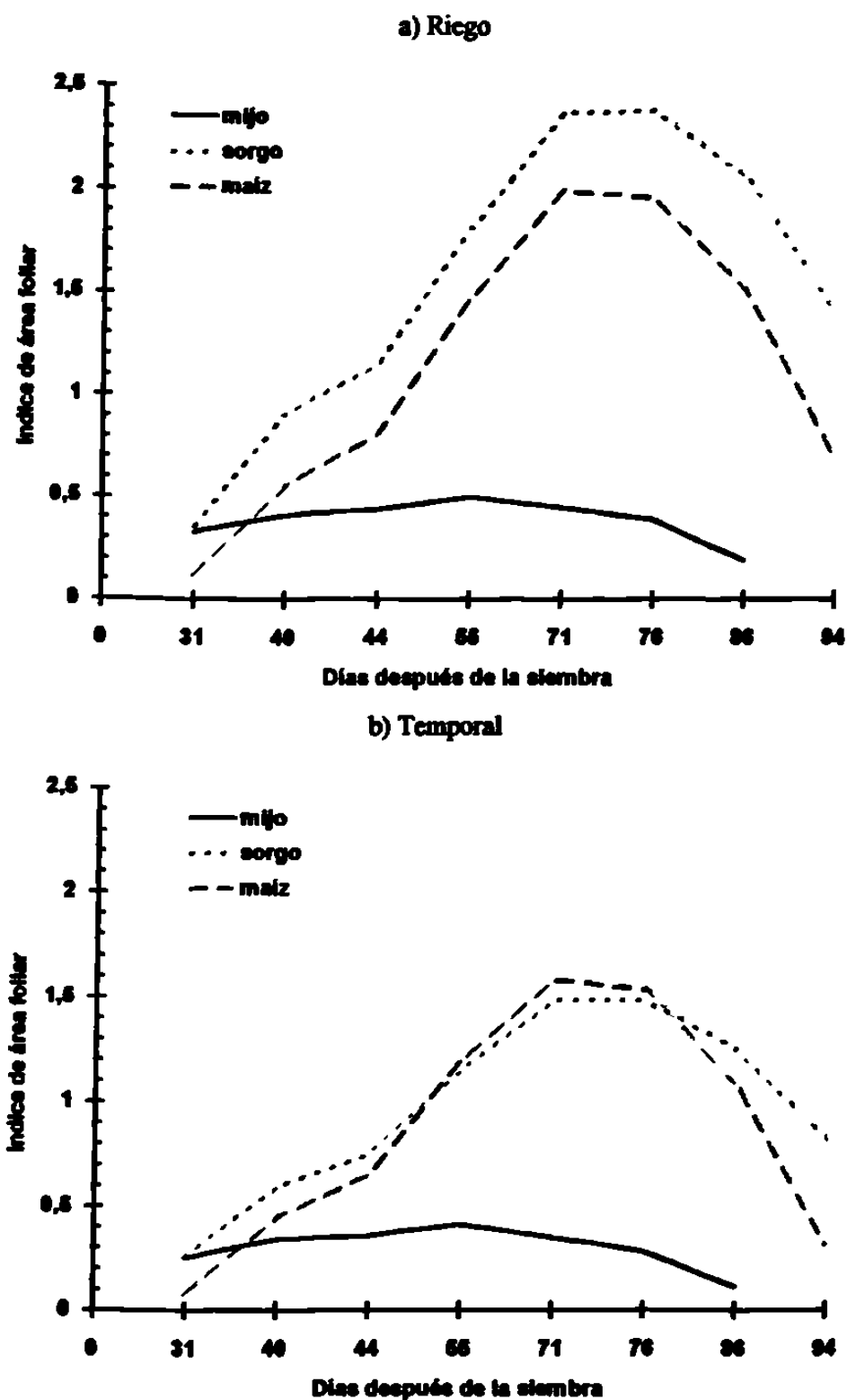


Fig. 26. Índice de área foliar en función de la interacción humedad por especies; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

**Cuadro 16. Índice de área foliar en función de la interacción especies por humedad, comparación entre condiciones de humedad; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N.L., 1994.**

D.D.S.	Nivel humedad	Mijo	Sorgo	Maíz
39	Riego	0.167 a	0.352 a	0.150 a
	Temp.	0.165 a	0.207 b	0.122 a
49	Riego	0.252 a	0.755 a	0.510 a
	Temp.	0.265 a	0.435 b	0.322 b
54	Riego	0.285 a	0.962 a	0.880 a
	Temp.	0.307 a	0.547 b	0.532 b
68	Riego	0.310 a	1.492 a	1.817 a
	Temp.	0.332 a	0.832 b	1.052 b
77	Riego	0.260 a	1.742 a	2.217 a
	Temp.	0.250 a	0.950 b	1.272 b
84	Riego	0.170 a	1.850 a	2.340 a
	Temp.	0.120 a	0.995 b	1.337 b
92	Riego		1.860 a	2.215 a
	Temp.		0.970 b	1.260 b

D.D.S. = Días después de la siembra.

**Cuadro 17. Índice de área foliar en función de la interacción especies por humedad, comparación entre condiciones de humedad; experimento 2. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento tres especies cultivadas. Marín, N.L., 1994.**

D.D.S.	Nivel humedad	Mijo	Sorgo	Maíz
31	Riego	0.332	0.367	0.127
	Temp.	0.257	0.262	0.080
40	Riego	0.412 a	0.912 a	0.567 a
	Temp.	0.340 a	0.605 b	0.452 b
44	Riego	0.445 a	1.165 a	0.822 a
	Temp.	0.367 a	0.762 b	0.665 b
55	Riego	0.507	1.827	1.487
	Temp.	0.415	1.165	1.207
71	Riego	0.455	2.387	2.007
	Temp.	0.350	1.495	1.592
76	Riego	0.392	2.395	1.977
	Temp.	0.285	1.492	1.542
86	Riego	0.190 a	2.072 a	1.525 a
	Temp.	0.110 a	1.267 b	1.090 b
94	Riego		1.415 a	0.702 a
	Temp.		0.837 a	0.325 b

D.D.S. = Días después de la siembra.

### 4.3. Mediciones de intercambio gaseoso.

#### 4.3.1. Tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> (fotosíntesis).

La significancia del análisis de varianza se presenta en los Cuadros 66A y 67A. En el primer ensayo, las especies mostraron diferencias estadísticas en todas las mediciones, mientras que en el experimento 2 solo se encontró significancia en los muestreos realizados



a los 42 y 71 dds. La diferencia estadística para los niveles de humedad ocurrió en las mediciones efectuadas al inicio y al final del ciclo en los dos experimentos; en el caso de la interacción especies por humedad no se encontraron diferencias en el experimento 2 y solo existió a los 57 dds en el ensayo 1.

De acuerdo con el comportamiento de las especies, en general fue notoria la superioridad del sorgo en la asimilación del CO<sub>2</sub> durante todos los muestreos, especialmente en los realizados después de floración, pues antes de esta etapa, el mijo lo igualó en términos estadísticos, quien incluso lo superó numericamente a los 57 dds, cuando este se encontraba en floración y el sorgo apenas la iniciaba. El maíz mostró las tasas fotosintéticas más bajas a través de todas las mediciones (Cuadros 68A y 69A y en la Figura 27a y b).

Como puede verse, los valores fueron variables a través de los muestreos realizados durante el ciclo de las especies. Sin embargo, al promediar sobre las observaciones y condiciones de humedad, las tasas fotosintéticas obtenidas fueron las siguientes: 24.4  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para el sorgo, 21.4  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para mijo y 12.6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para maíz, en el primer experimento; en el experimento 2 la asimilación de CO<sub>2</sub> fue de 20.0, 15.4 y 8.7  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para sorgo, mijo y maíz, respectivamente.

Lo anterior proporciona una base para establecer en cierta forma un punto de comparación entre las diferencias fotosintéticas de las especies, tal como lo realizó Peng y Krieg (1992) para contrastar genotipos de sorgo. Considerándolo así, la superioridad del sorgo sobre las otras dos especies se confirma, especialmente sobre el maíz; lo cual es similar a lo encontrado por Singh *et al.* (1987).

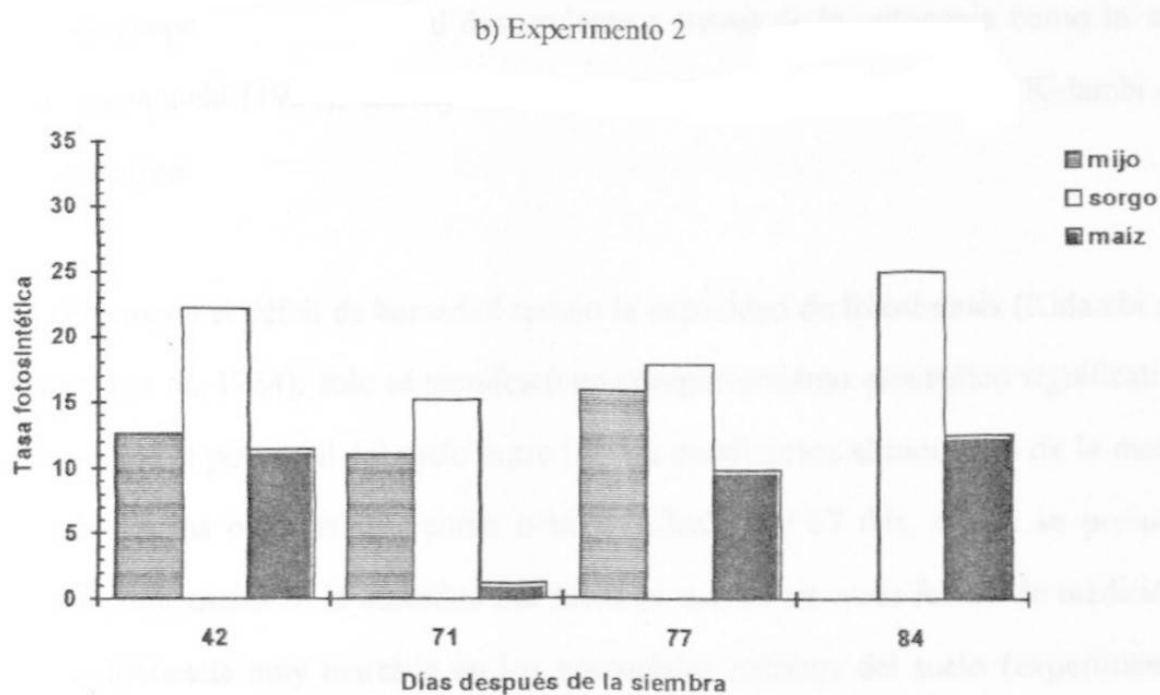
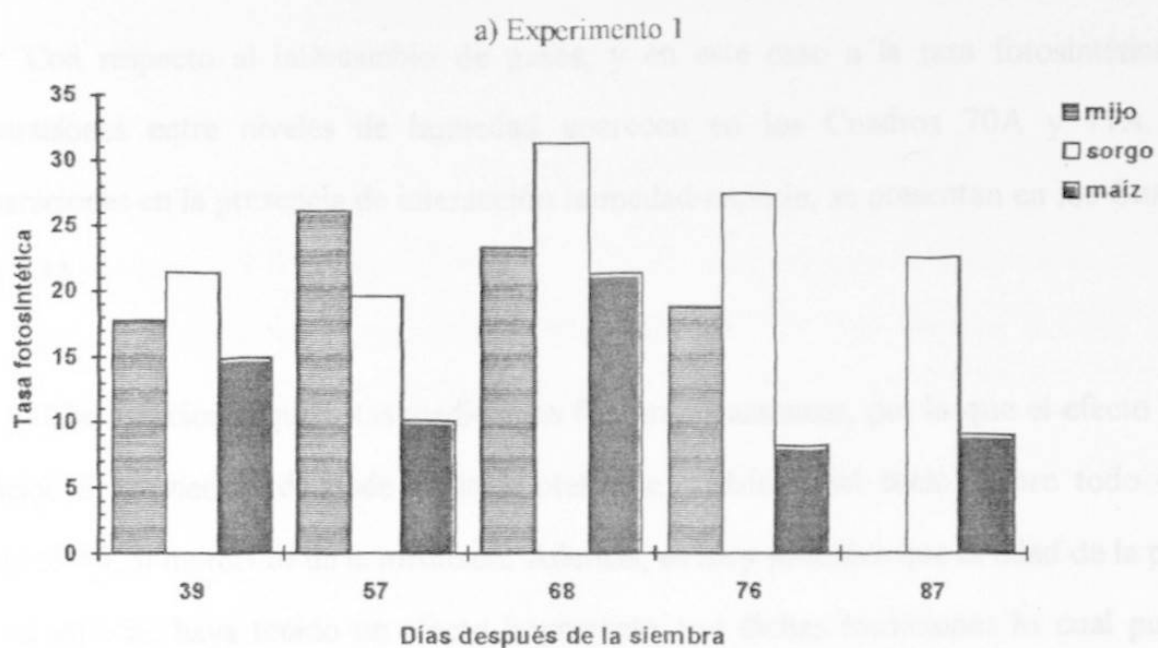


Fig. 27. Tasa fotosintética ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en función de las especies. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.

Con respecto al intercambio de gases, y en este caso a la tasa fotosintética las comparaciones entre niveles de humedad aparecen en los Cuadros 70A y 71A. Las comparaciones en la presencia de interacción humedad-especie, se presentan en los Cuadros 72A y 73A.

Cabe mencionar que estas mediciones fueron instantaneas, por lo que el efecto de la condición de humedad, depende de los potenciales hídricos del suelo, sobre todo en el estrato 20-40, al momento de la medición. Además, es muy probable que la edad de la planta en cada especie, haya tenido un efecto importante con dichas mediciones lo cual pudiera explicar el por qué de la variación en la fijación del CO<sub>2</sub> a través del ciclo. Esta tendencia no presentó un comportamiento general descendente a través de la ontogenia como lo señaló Tanaka y Yamaguchi (1981), Garrity *et al.* (1984), Peng y Krieg (1991) y Kidambi *et al.* (1990) entre otros.

Así, aunque el déficit de humedad redujo la capacidad de fotosíntesis (Kidambi *et al.*, 1990; Garrity *et al.* 1984), solo se manifestó un comportamiento estadístico significativo en los casos en que el potencial del suelo entre las dos condiciones al momento de la medición fue en cierta forma contrastante; como ocurrió a los 39 y 87 dds, donde se presume la existencia de diferencias en la humedad del suelo ya que en las otras fechas de medición, no existía una diferencia muy marcada en los potenciales hídricos del suelo (experimento 1). Una situación similar fue para el experimento 2 a los 42 y 77 dds.

Por las razones expuestas anteriormente, es decir, dado el estado del agua en el suelo, expresado por su potencial hídrico en cada fecha de medición del CO<sub>2</sub>, las especies mostraron diferencias notorias en su capacidad de asimilación dentro de una condición dada. Así, en todas las mediciones realizadas, el sorgo mostró las mayores tasas de fotosíntesis

tanto en la condición de riego como de temporal, siguiéndole el mijo y por último el maíz. Lo anterior se puede apreciar en los Cuadros 72A y 73A ya señalados.

Sin embargo, el comportamiento que mostraron las especies al compararse entre una condición de humedad y la otra, reflejó más claramente su respuesta en función de los potenciales hídricos del suelo existentes en cada medición de CO<sub>2</sub>; en especial cuando se logró detectar significancia estadística, como fue el caso del experimento 1 a los 57 dds. En este momento, se observó que la tasa fotosintética del mijo resultó menos afectada al pasar de riego a temporal, ya que redujo la asimilación de CO<sub>2</sub> en un 3.9% al pasar de 26.64 a 25.59  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que el sorgo mostró una reducción de 52.8% (26.66 vs 12.57  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); sin embargo, el más afectado resultó ser el maíz, quien mostró un abatimiento de 80.8%, ya que de 16.96  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$  asimilado en riego, cayó drásticamente a 3.24  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en la condición menos húmeda del suelo. La reducción de la fotosíntesis fué similar a los 87 dds para éste cultivo (80.2%), mientras que para el sorgo fué de 30.8%. En las demás fechas en que se realizó la medición de CO<sub>2</sub> asimilado, las diferencias no fueron tan evidentes. En la Figura 28 se observa el comportamiento de las cada especies en función de la humedad.

En el experimento 2 (Cuadro 73A), aunque no hubo diferencia estadística en la asimilación de CO<sub>2</sub>, estas fueron mayores precisamente cuando los potenciales hídricos del suelo entre los dos ambientes fueron más contrastantes. Tal fue el caso a los 42 y 77 dds en donde la fotosíntesis disminuyó hasta 89.3 y 65.4% (maíz) debido al menor potencial hídrico del suelo. Sin embargo, en el caso del sorgo la disminución en la tasa de fotosíntesis fue de 60.7 a 63.7%, mientras que en mijo fue de 54.9 a 66.8% (Figura 29).

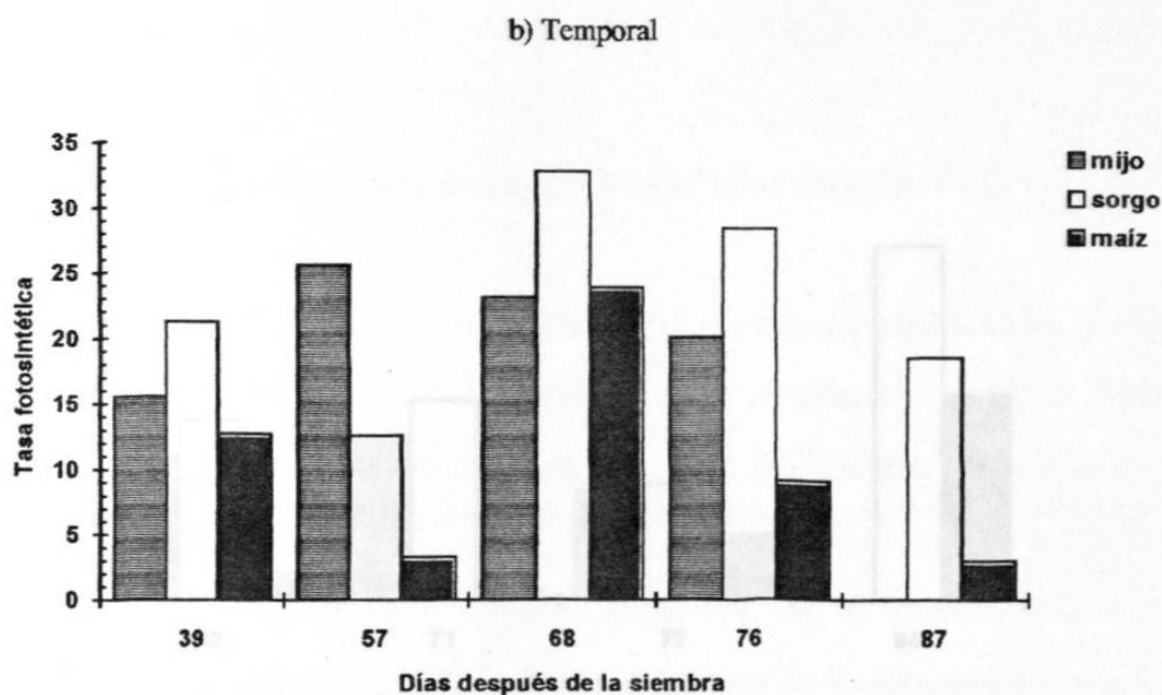
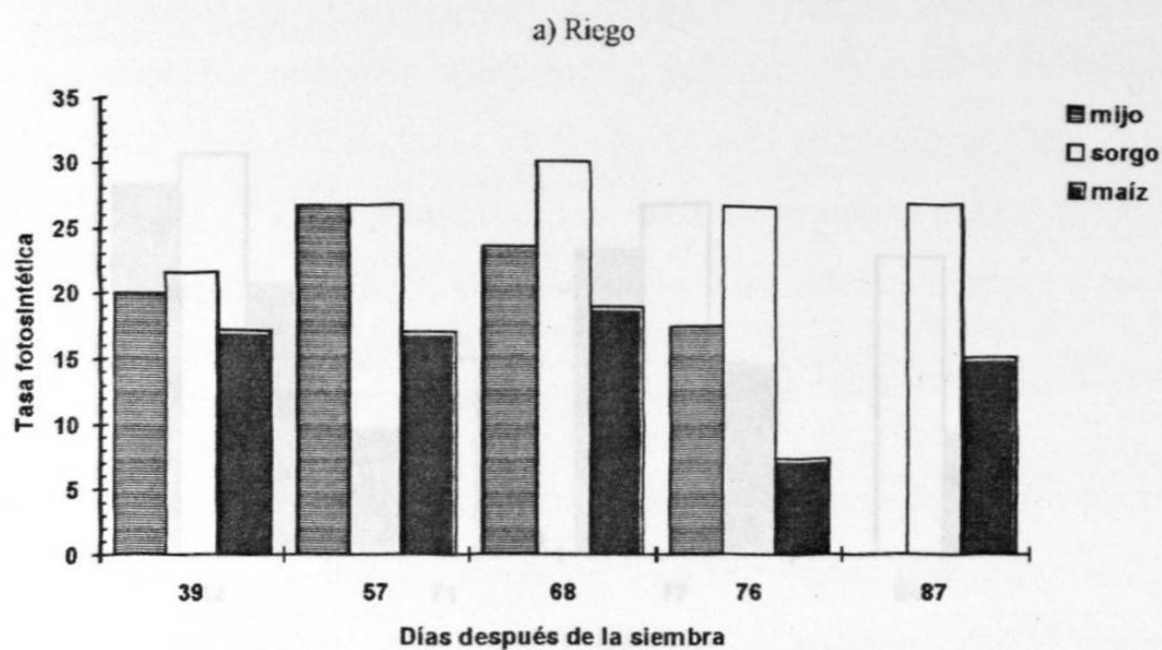


Fig. 28. Respuesta de la tasa fotosintética ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) a la condición de humedad; experimento 1. Estimación de la eficiencia en el uso del agua mediante mediciones de intercambio de gases y análisis de crecimiento en tres especies cultivadas. Marín, N. L., 1994.