ITEA (1999), Vol. 95V N.° 1, 67-92

RESPUESTA DEL SORGO AL DÉFICIT HÍDRICO EN INVERNADERO, II. CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS Y MORFOLÓGICAS

M.J. Berenguer Merelo
J.M. Faci González

Unidad de Suelos y Riegos (SIA)
Laboratorio de Agronomía y Medio Ambiente
(DGA-CSIC)
Apartado 727
50080 Zaragoza
España

RESUMEN

El sorgo debido a sus particulares características es considerado como un cultivo tolerante a la sequía y a las altas temperaturas, lo que le permite obtener rendimientos económicos bajo condiciones limitantes de agua en comparación con otros cultivos de verano como el maíz.

El objetivo de este trabajo fue estudiar la respuesta de distintos caracteres fisiológicos y morfológicos del sorgo a un suministro variable de agua de riego en condiciones de invernadero y determinar las relaciones existentes entre ellos. Para ello se dispuso de plantas de sorgo cultivadas en contenedores bajo condiciones de invernadero, a las que se aplicaron cinco tratamientos diferenciales de riego, de manera que el estrés se impuso de una manera gradual y progresiva hasta el final del ciclo del cultivo.

El déficit hídrico afectó notablemente al crecimiento y desarrollo de las plantas de sorgo, produciendo una disminución de la altura, materia seca, área foliar, número de nudos, longitud de los entrenudos y del pedúnculo. También se detectó un efecto del déficit hídrico en el desplazamiento de las curvas de contenido relativo de agua (CRA) frente al potencial hídrico foliar (Ψ_{hoja}), en la relación peso de raíz: peso de la parte aérea y en el grosor de las raíces. Asimismo, el déficit hídrico produjo cambios en la exposición foliar del cultivo manifestados en las variaciones del índice de enrollamiento (IR) y del ángulo de inserción foliar.

Palabras clave: Sorgo, Invernadero, Déficit hídrico, Crecimiento, Nudos, Sistema radical, Morfología, Índice de enrollamiento, Ángulo de inserción.

SUMMARY
SORGHUM RESPONSE TO WATER STRESS UNDER GREENHOUSE CONDITIONS. II. PHYSIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS

Due to its special characteristics, sorghum is considered a drought resistance crop tolerant to high temperatures. Thus, sorghum can maintain yields under water limited conditions in relation to other summer crops such as corn.

The main goal of the present paper was to study the response of different physiological and morphological characteristics to a variable water supply under greenhouse conditions. The relationships between them were also studied.

Sorghum plants were cultivated in containers with five irrigation treatments producing a gradient of water stress in the plants.

Plant growth and development were affected by water stress. Plant height, dry matter production, leaf area, number of nodes, length of internodes and peduncle were reduced with water deficit. The characteristic curve of the relation between relative water content and leaf water potential changed with water stress. Water deficit produced important changes in the foliar exposure of sorghum plants. Rolling index and leaf insertion angle in stressed plants were modified.

Key words: Sorghum, Greenhouse, Water stress, Growth, Roots, Morphology, Rolling index, Leaf insertion angle.

Introducción

El déficit hídrico puede afectar negativamente a gran número de procesos fisiológicos y bioquímicos que se producen en el cultivo del sorgo, tales como la transpiración, fotosíntesis, respiración, reacciones metabólicas, absorción de nutrientes minerales y transporte de asimilados. La integración de todos estos efectos en el crecimiento y desarrollo del cultivo es muy compleja, afectando a la morfología y anatomía foliar y finalmente a la producción del cultivo de sorgo (HSIAO, 1973; BOYER y MCPHERSON, 1975; BEGG y TURNER, 1976; BRADFORD y HSIAO, 1982; HSIAO y BRADFORD, 1983). Los diferentes procesos fisiológicos no son afectados de igual manera e intensidad por el déficit hídrico, siendo unos procesos más sensibles que otros. En todo caso, los efectos del déficit hídrico dependen de la intensidad de la sequía y del período en que se produce.

Una primera consecuencia del estrés hídrico es una acusada reducción del área foliar, que afecta a su vez a la tasa de transpiración por unidad de área foliar (ROSENTHAL *et al.*, 1987) y al proceso de fotosíntesis. Otra importante acción del déficit hídrico es la inducción al cierre estomático que provoca también un descenso de la transpiración y una disminución en la asimilación de CO_2 debido a la reducción de su transporte hacia el interior de las hojas (HSIAO y BRADFORD, 1983).

Sin embargo, las plantas de sorgo son capaces de soportar períodos de sequía mediante procesos destinados a reducir las pérdidas de agua o mejorando la absorción de ésta. Así, la transpiración puede reducirse por ciertas características morfológicas del sistema aéreo de las plantas, como son la disminución del área foliar y la aceleración de la senescencia foliar de las hojas inferiores (TURNER, 1979). Otros mecanismos de adaptación de las plantas al déficit hídrico que restringen el área efectiva útil, una vez que la planta ha adquirido el desarrollo completo de su área foliar, son los cambios en el ángulo de inserción, en la orientación y en el enrollamiento de las hojas (BEGG, 1980; JORDAN, 1983). Estos mecanismos reducen la radiación interceptada por las hojas, y por tanto minimizan la transpiración y los daños de altas tempera-

turas (BEGG, 1980; JORDAN, 1983; SMITH y ULLBERG, 1989; FLOWER *et al.*, 1990., MATTHEWS *et al.*, 1990). Además, el enrollamiento foliar puede alterar el microclima de la superficie foliar de tal modo que los estomas pueden permanecer abiertos y continuar la fotosíntesis sin sufrir tasas altas de pérdida de agua por transpiración (MATTHEWS *et al.*, 1990). Del mismo modo, los movimientos foliares que orientan las hojas en dirección paralela a la radiación incidente reducen también la radiación recibida sobre las hojas (BEGG y TURNER, 1976; TURNER, 1979; BEGG, 1980; TURNER y BEGG, 1981).

Otra vía que permite a las plantas tolerar la sequía consiste en el mantenimiento de la tasa de absorción de agua. Esto puede lograrse mediante un mayor desarrollo del sistema radical y una baja resistencia al flujo hídrico a través de la planta (BLUM, 1979; TURNER, 1979). Así, en numerosas especies vegetales se ha observado un incremento de la relación entre el peso del sistema radical y el de la parte aérea con el estrés hídrico, debido a una mayor disminución relativa de la parte aérea o a un incremento en el desarrollo radical o a ambos (PARSONS, 1982), ofreciendo de esta manera menor resistencia al flujo hídrico a través de la planta. Asimismo, este mayor crecimiento radical podría permitir una mayor exploración de volumen de suelo, permitiendo a la planta funcionar y sobrevivir durante más tiempo a bajos contenidos hídricos del suelo (HSIAO y ACEVEDO, 1974; TURNER y BEGG, 1981).

Numerosos autores han puesto de manifiesto la eficacia del sorgo para realizar ajuste osmótico en condiciones de sequía, tanto en campo como en invernadero (FERERES *et al.*, 1978; JONES y TURNER, 1978; ACEVEDO *et al.*, 1979; GIRMA y KRIEG, 1992; PREMACHANDRA *et al.*, 1992; BASNAYAKE *et al.*, 1993). Así, en las plantas de sorgo sometidas a estrés hídrico se puede producir una acumulación de solutos, que permite aumentar la presión osmótica y mantener la presión de turgor a bajos potenciales hídricos (TURNER y JONES, 1980; RADIN, 1983).

Además, el ajuste osmótico afecta también a otros procesos fisiológicos de la planta relacionados con el rendimiento (TURNER y JONES, 1980; WRIGHT *et al.*, 1983b). Así, mantiene los estomas abiertos y la tasa de fotosíntesis, retarda el enrollamiento y la senescencia foliar, y permite el desarrollo radical a potenciales hídricos foliares más bajos (TURNER y JONES, 1980; WRIGHT *et al.*, 1983b; HSIAO *et al.*, 1984).

El presente trabajo comprende el estudio de distintas respuestas fisiológicas y morfológicas de las plantas de sorgo sometidas a un suministro variable de agua de riego en condiciones de invernadero.

Material y métodos

En un invernadero se realizaron dos ensayos simultáneos de riego con plantas de sorgo cultivadas en contenedores abiertos (ensayo de ET) y en contenedores cubiertos (ensayo de T). En el ensayo de ET se establecieron cinco tratamientos de riego y en el ensayo de T tres tratamientos de riego coincidentes con los extremos e intermedio del ensayo de ET. En el apartado de material y métodos del primer artículo de esta serie se detallan las características de ambos ensayos (BERENGUER y FACI, 1999). En ambos ensayos se realizaron las siguientes medidas:

Altura del cultivo

La altura del cultivo se midió como la distancia desde el suelo hasta el ápice de la

hoja superior extendida, excepto en el caso de que la panícula sobrepasara a éste, en cuyo caso se midió hasta el extremo superior de la panícula. Las medidas se realizaron en todos los tratamientos a intervalos semanales.

Área foliar y número de hojas

El área foliar se determinó a partir del método no destructivo de medida directa de la anchura máxima y longitud de las hojas.

La superficie foliar de una planta se obtuvo sumando las áreas de todas las hojas de la misma. El área de las hojas se obtuvo mediante las expresiones:

$A = L \times B \times 0{,}50$ en hojas no desarrolladas

$A = L \times B \times K$ en hojas desarrolladas

donde :

A = Área de la hoja (cm^2).

L = Longitud de la hoja extendida (cm).

B = Anchura máxima de la hoja (aproximadamente a 2/3 del ápice) (cm).

K = Coeficiente.

Para la obtención experimental del coeficiente K, se realizaron varios muestreos de hojas completamente desarrollas a lo largo del ciclo del cultivo en las cuales se midió su área, longitud y anchura máxima de forma directa con un medidor de área foliar marca LICOR modelo LI-3000 A. El coeficiente K se obtuvo como la pendiente de la recta de regresión lineal simple del área foliar frente al producto de la anchura máxima por la longitud de las mismas hojas.

En estos mismos muestreos se obtuvieron los valores individuales de K para las hojas banderas y restantes hojas en los distintos tratamientos.

También se contó el número de hojas verdes al menos dos veces por semana para controlar el desarrollo de las plantas en cada tratamiento.

Índice de enrollamiento y ángulo de inserción foliar.

Se realizó un seguimiento horario del índice de enrollamiento (IR) y del ángulo de inserción foliar en diferentes fechas después de alcanzarse la superficie foliar máxima de las plantas de sorgo. Para ello se marcó la hoja completamente desarrollada anterior a la bandera al inicio de las medidas.

El IR se determinó, en las plantas pertenecientes a los cinco tratamientos establecidos, mediante la siguiente expresión:

$$IR = 1 - \frac{L}{L_l}$$

donde:

L = Medida de la proyección de la anchura de la hoja enrollada (cm).

L_l = Anchura máxima de la hoja totalmente extendida (cm).

El IR utilizado en este trabajo es el valor complementario del "rolling index" propuesto originalmente por BEGG (1980) como la relación entre la proyección de la anchura de la hoja enrollada (L) y la anchura de la hoja cuando está totalmente expandida (L_l).

En las mismas hojas marcadas de los tratamientos 1, 3 y 5 de los ensayos ET y T se determinó el ángulo de inserción mediante la medida del ángulo de abertura de un compás, cuyos brazos se situaban uno

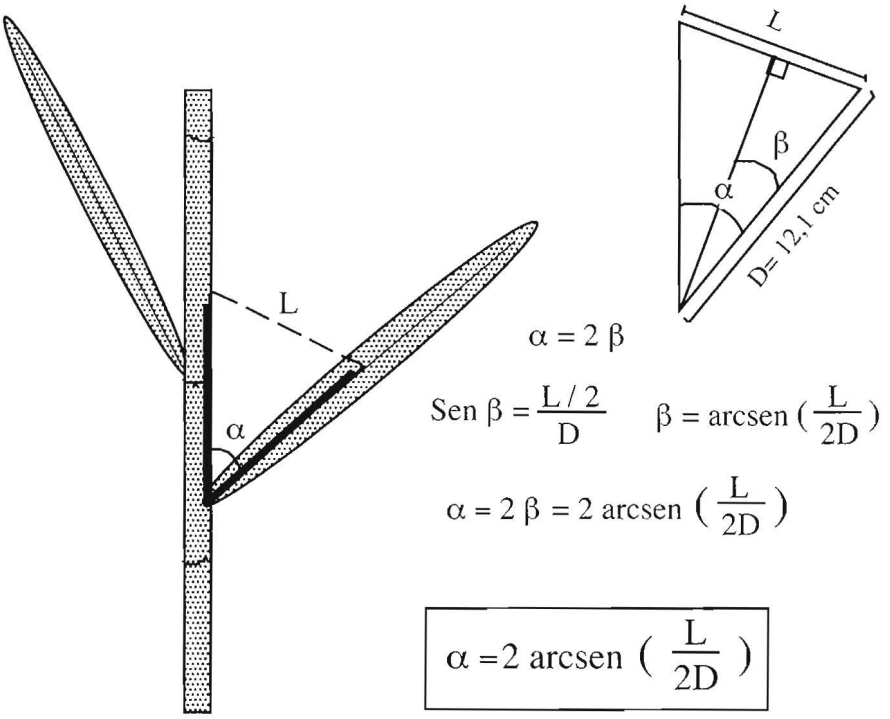


Figura 1. Esquema del método de medida del ángulo de inserción foliar
Figure 1. *Squematic representation of the method used to measure leaf insertion angle*

pegado al tallo y otro junto al nervio de la hoja cuyo ángulo se pretendía medir (BERENGUER, 1996) (figura 1). La medida era obtenida proyectando esta abertura del compás sobre una regla. Posteriormente esta medida, expresada en cm se transformaba en grados mediante la fórmula expresada en la figura 1. Un valor del ángulo de 90°C indicaría una inserción horizontal de la hoja en el tallo.

Relación entre el contenido relativo de agua de la hoja (CRA) y su potencial hídrico foliar (Ψ_{hoja})

Para obtener la relación entre el contenido relativo de agua de la hoja (CRA) y su potencial hídrico (Ψ_{hoja}) se muestrearon hojas de sorgo de los tratamientos 1, 3 y 5 del ensayo de ET en la fase de antesis. Estas hojas se llevaron al laboratorio donde se pesaron inmediatamente después de su recolección para conocer su peso fresco, posteriormente se colocaron en una cámara a 4°C, donde se saturaron por inmersión parcial en agua destilada hasta conseguir su completa turgencia. Seguidamente las hojas se sacaron del agua y se secaron con toallas de papel, pesándolas a continuación para obtener el peso turgente y exponiéndolas a continuación a las condiciones ambientales del laboratorio para que se fueran secando poco a poco. Durante este proceso de desecación se fueron tomando medidas del po-

tencial hídrico de la hoja, así como de su peso a intervalos de tiempo frecuentes. Estos intervalos fueron de cinco minutos al comienzo hasta 20 minutos al final de la desecación. Una vez finalizadas las medidas, las hojas se secaron a estufa a 60°C hasta peso constante, para determinar su peso seco (FACI, 1986; KOIDE *et al.*, 1991). Las medidas correspondientes de potencial hídrico de las hojas ((Ψ_{hoja}) se realizaron con una cámara de presión modelo 3005 de Soilmoisture Equipment Corporation (SCHOLANDER *et al.*, 1965). Para ello la hoja se enrolló alrededor de la vena central de la hoja y se colocó en el agujero circular del tapón de silicona de la cámara de presión. Asimismo, el contenido relativo de agua (CRA) se calculó como la relación entre el peso del agua presente en la muestra, en un instante dado, y el peso máximo de agua que puede contener a plena turgencia:

$$CRA = \left(\frac{Peso\ fresco - Peso\ seco}{Peso\ turgente - Peso\ seco}\right) \times 100$$

Distribución de la materia seca

Una vez alcanzada la madurez fisiológica, las plantas de sorgo se separaron en hojas, tallos, vainas, raíces y panículas. Las raíces se separaron del substrato mediante lavado con chorro de agua a presión sobre un tamiz, continuando con un posterior lavado en el laboratorio. Estos componentes de la planta se llevaron a estufa a 60°C hasta peso constante. Además en todas las repeticiones de los tratamientos de ambos ensayos se determinó el número de raíces nodales de diámetro mayor de 1mm que emergían directamente de los verticilos o nudos de la raíz (BLUM *et al.*, 1977; JORDAN *et al.*, 1979; KRIEG, 1983; YAMAUCHI *et al.*, 1987b; CANH *et al.*, 1989; PARDALES y KONO., 1990; GALAMAY *et al.*, 1991), y se clasificaron según su diámetro medido a 2 cm de su base de inserción a dichos verticilos radicales. También se midió el número de nudos del tallo, longitud de los entrenudos y longitud del pedúnculo definida como la distancia desde el último nudo hasta la base de la panícula.

Resultados y discusión

Desarrollo vegetativo

Evolución del número de hojas y desarrollo foliar.

La figura 2 presenta la evolución del número de hojas verdes a lo largo del ciclo del cultivo de sorgo en los ensayos de: (a) evapotranspiración (ET) y (b) transpiración (T).

En el ensayo de ET (figura 2a) se observa al comienzo del cultivo un aumento gradual del número de hojas verdes en todos los tratamientos, siendo los tratamientos 4 y 5 los primeros en alcanzar el máximo número de hojas (8,8 hojas el día 45 DDT y el día 38 DDT, respectivamente), seguidos posteriormente por los tratamientos 1, 2 y 3 en los días 53 DDT, 52 DDT y 53 DDT, respectivamente. En el tratamiento 5 se observa una senescencia foliar más temprana a partir del día 42 DDT. A partir del día 66 DDT se produce una estabilización del número de hojas en 4,8 hojas, para posteriormente disminuir gradualmente en el periodo de maduración fisiológica. En los tratamientos 1, 3 y 4 se observa una disminución más drástica del número de hojas en el periodo comprendido entre el día 55 y el día 66 DDT, para disminuir también a continuación gradualmente hasta el final del

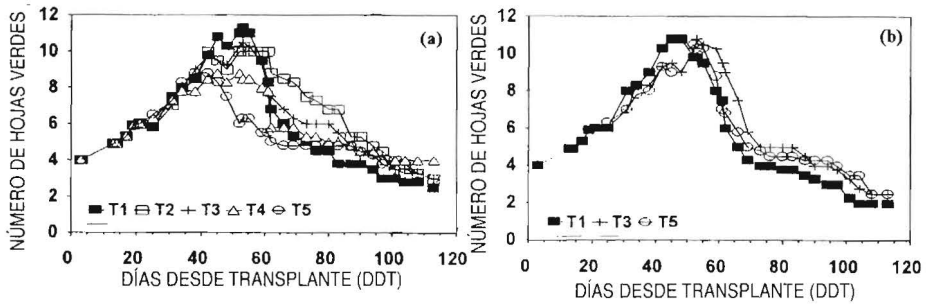


Figura 2. Evolución del número de hojas verdes a lo largo del ciclo del cultivo de sorgo para los tratamientos del ensayo de ET (a) y del ensayo de T (b). Cada valor corresponde a la media de cuatro repeticiones. El coeficiente de variación varió del 0 al 35%

Figure 2. Evolution of the number of green leaves in the treatments of the ET (a) and T (b) experiments. Each value is the mean of four replicates. The variation coefficient varied from 0% to 35%

ciclo del cultivo. A partir de esta fecha y hasta el final del ensayo, estos tratamientos junto al tratamiento 2 mantuvieron un comportamiento similar, aunque el tratamiento 1 siempre mantuvo un menor número de hojas que los demás tratamientos.

La figura 2b presenta la evolución del número de hojas verdes en los tratamientos 1, 3 y 5 del ensayo de T. Al inicio del desarrollo del cultivo, los tres tratamientos presentan una evolución similar, hasta el día 31 DDT, en el cual el tratamiento 1 comienza a tener un mayor número de hojas, siendo los tratamientos 3 y 5 similares. A partir del día 53 DDT comienza a disminuir el número de hojas en todos los tratamientos.

En el cuadro 1 se presentan los valores medios del número máximo de hojas verdes y del área foliar máxima alcanzada (AF) por las plantas pertenecientes a los diferentes tratamientos de riego aplicados en el ensayo de ET y en el ensayo de T.

El análisis de comparación de medias mediante el test de Duncan (α=0,05), (STEEL y TORRIE, 1985), indicó que existían diferencias significativas (α = 0,05) en el número máximo de hojas verdes de las plantas pertenecientes a los tratamientos más regados (tratamientos 1, 2 y 3) y las pertenecientes a los tratamientos más estresados (tratamientos 4 y 5) del ensayo de ET. Sin embargo, no detectó diferencias significativas (α = 0,05) entre el máximo número de hojas verdes de las plantas de los tratamientos 1, 3 y 5 del ensayo de T (cuadro 1).

Los valores máximos del AF en los tratamientos 1 y 5 del ensayo de ET fueron de 1112,2 y 581,6 cm^2/planta respectivamente, siendo estos valores de 1148,1 y 881,3 cm^2/planta para los tratamientos 1 y 5 del ensayo de T.

El análisis de varianza de los valores máximos de AF que se alcanzó el día 53 DDT en los diferentes tratamientos del en-

CUADRO 1
VALORES MEDIOS DEL NÚMERO MÁXIMO DE HOJAS VERDES (N) Y ÁREA FOLIAR MÁXIMA ALCANZADA (AF) POR LAS PLANTAS DE SORGO EN LOS TRATAMIENTOS DE LOS ENSAYOS DE ET Y T. CADA VALOR CORRESPONDE A UNA MEDIA DE CUATRO REPETICIONES

TABLE 1
MEAN VALUES OF THE MAXIMUM NUMBER OF GREEN LEAVES (N) AND MAXIMUM LEAF AREA (AF) OF THE SORGHUM PLANTS IN THE TREATMENTS OF THE ET AND T EXPERIMENTS. EACH VALUE IS THE MEAN OF FOUR REPLICATES

	Ensayo ET		Ensayo T	
Tratamiento	N	AF (cm^2)	N	AF (cm^2)
1	11,3 a	1112,2 a	10,8 a	1148,1 a
2	10,0 b	888,8 a	-	-
3	10,5 ab	959,2 a	10,8 a	1001,5 a
4	8,8 c	479,2 b	-	-
5	8,8 c	581,6 b	10,5 a	881,3 a

* Tratamientos seguidos de distinta letra indican que son estadísticamente diferentes a un nivel de significación $\alpha = 0,05$.

sayo de ET y su posterior comparación de medias mediante el test de Duncan indicó que los tratamientos 1, 2 y 3 fueron significativamente diferentes de los tratamientos 4 y 5 a un nivel de significación $\alpha = 0,05$. Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas en el AF máximo en los diferentes tratamientos del ensayo de T (cuadro 1).

De estos resultados se deduce que todos los componentes del desarrollo foliar (número total de hojas, extensión y senescencia foliar) fueron afectados por el déficit hídrico en el ensayo de ET. Los resultados obtenidos están en concordancia con la literatura, donde se señala que la disminución del tamaño de las hojas individuales es el primer factor que contribuye a la disminución del área foliar, pues el desarrollo expansivo es probablemente el proceso más sensible al déficit hídrico bajo condiciones controladas de desarrollo (TURNER y BEGG, 1981; TURNER y BURCH, 1983). El crecimiento vegetativo en general, y la expansión foliar en particular se inhiben severamente por moderados niveles de estrés hídrico (HSIAO, 1973; DE JUAN VALERO y MARTÍN DE SANTA OLALLA, 1993). Así, RAWSON *et al.* (1980) y MERRIEN *et al.* (1981) en estudios con girasol y JORDAN (1983) con sorgo indicaron que la duración del área foliar de hojas individuales no se afectaba severamente por déficits hídricos desarrollados gradualmente, aunque producían un desarrollo foliar moderado debido esencialmente a la reducción de la superficie unitaria de cada hoja. Sin embargo, déficits hídricos desarrollados rápidamente podían acelerar la senescencia de las hojas inferiores.

Altura del cultivo

La figura 3 muestra la variación de la altura media del cultivo de sorgo a lo largo del ensayo en los diferentes tratamientos de riego aplicados en los ensayos de evapotranspiración (ET) (a) y transpiración (T) (b).

Se puede observar que los valores máximos de 120,9 cm y 110,7 cm se obtuvieron en los tratamientos 1 de los ensayos de ET y T, respectivamente. Por el contrario, los valores mínimos de 61,2 cm y 77,2 cm se alcanzaron en los tratamientos 5 de los ensayos de ET y T (cuadro 2).

El análisis de comparación de medias mediante el test de Duncan indicó que no existían diferencias significativas (α=0,05) en la altura máxima alcanzada en los tratamientos 1, 2 y 3 del ensayo de ET. Sin embargo, sí se detectaron diferencias significativas entre los valores de altura máxima de estos tratamientos y la de los tratamientos 4 y 5, siendo estos últimos, a su vez significativamente diferentes entre sí. En el ensayo de T solo se detectaron diferencias significativas (α = 0,05) en el tratamiento más deficitario (tratamiento 5) respecto a los tratamientos 1 y 3 (cuadro 2). Estos resultados indican que la altura del cultivo de sorgo estuvo muy influida por el déficit hídrico en los tratamientos menos regados (tratamientos 4 y 5) (cuadro 2). Numerosos autores también observaron disminuciones en la altura del sorgo debido a reducciones en el suministro de agua, tanto en condiciones de campo como en condiciones de invernadero (CHAUDHURI y KANEMASU, 1982; VUELVAS y TIJERINA, 1989; IGARTUA, 1990; DONATELLI *et al.*, 1992).

Es de destacar que todos los tratamientos alcanzaron la altura máxima en la etapa 6b (de antesis), excepto el tratamiento 5. En este tratamiento, la altura fue prácticamente constante a partir del día 55 DDT, correspondiente a la etapa de la aparición de la hoja bandera (etapa 4). Esto puede ser debido a una menor elongación del pedúnculo, así como a la menor longitud de los

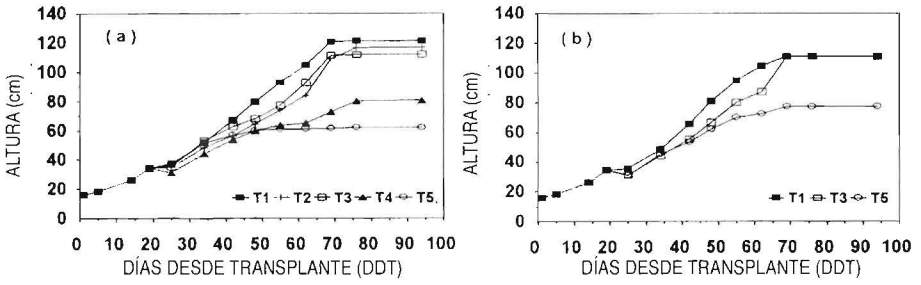


Figura 3. Evolución estacional de la altura media (cm) del sorgo en los tratamientos del ensayo de ET (a) y en el ensayo de T (b). Cada punto representa la media de cuatro medidas. El coeficiente de variación (CV) osciló entre 0,47 y 23,7%

Figure 3. Seasonal evolution of plant height in treatments of the ET (a) and T (b) experiments. Each point is the mean of four replicates. Coefficient of variation varied between, 0,47 % and 23,7 %

CUADRO 2
VALORES MEDIOS DE LA ALTURA MÁXIMA DE LAS PLANTAS EN LOS TRATAMIENTOS DE LOS ENSAYOS DE ET Y T. EL VALOR ENTRE PARÉNTESIS CORRESPONDE AL DÍA DESPUÉS DEL TRASPLANTE (DDT) EN QUE SE ALCANZARON.

TABLE 2
MEAN VALUES OF THE MAXIMUM HEIGHT OF THE PLANT IN TREATMENTS OF THE ET AND T EXPERIMENTS. VALUES BETWEEN BRACKETS INDICATE THE DAY AFTER TRANSPLANTING WHEN THEY WERE REACHED

	Altura (cm)	
Tratamiento	Ensayo ET	Ensayo T
1	120,88 a (69 DDT)	110,75 a (69 DDT)
2	116,88 a (76 DDT)	–
3	112,00 a (69 DDT)	110,88 a (69 DDT)
4	80,25 b (76 DDT)	–
5	61,13 c (55 DDT)	77,25 b (69 DDT)

Valores seguidos de distinta letra son estadísticamente diferentes a un nivel de significación $\alpha = 0,05$.

CUADRO 3
VALORES MEDIOS Y COEFICIENTE DE VARIACIÓN (CV) DEL NÚMERO DE NUDOS DEL TALLO EN LOS TRATAMIENTOS DE LOS ENSAYOS DE ET Y T

TABLE 3
MEAN VALUES AND VARIATION COEFFICIENT (CV) OF THE NUMBER OF NODES IN THE STEM OF THE PLANT IN TREATMENTS OF THE ET AND T EXPERIMENTS

		Nº Nudos	
Ensayo	Tratamiento	Media	CV (%)
ET	1	7,0 a	0,0
ET	2	7,0 a	0,0
ET	3	7,0 a	11,7
ET	4	7,8 b	6,4
ET	5	8,0 b	0,0
T	1	6,5 a	8,9
T	3	7,0 a	0,0
T	5	7,0 a	0,0

Valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes para un nivel de significación $\alpha = 0,05$.

entrenudos en este tratamiento, por lo que las hojas extendidas siempre superaron a la longitud de la panícula (cuadro 3 y 4, figura 4).

Crecimiento del tallo: número de nudos, longitud de los entrenudos y del pedúnculo.

Los cuadros 3 y 4 presentan el número de nudos y la longitud de los entrenudos del tallo, respectivamente, para los diferentes tratamientos de riego aplicado en los ensayos de ET y T. El entrenudo 1 (cuadro 4) corresponde al situado en la base del tallo, y el entrenudo 7 o en su defecto el entrenudo 6 en aquellos tratamientos donde no existe el 7, corresponde al situado en la parte superior del tallo, colindante con la base del pedúnculo.

El análisis estadístico no mostró diferencias significativas entre el número de nudos (7,0) de los tratamientos 1, 2 y 3 del ensayo de ET, siendo este número significativamente diferente al número de nudos en los tratamientos 4 y 5 (7,8 y 8,0, respectivamente). Es de destacar la escasa variabilidad entre las medidas, con unos coeficientes de variación que oscilan entre el 0,0% y el 11,6%. En el ensayo de T no hubo diferencias significativas entre los tratamientos (cuadro 3).

En el cuadro 4 se observa una disminución de la longitud de todos los entrenudos con el aumento del déficit hídrico. La mayor reducción en la longitud de los entrenudos se produjo en los cuatro entrenudos superiores (entrenudos 3, 4, 5 y 6), siendo esta reducción menor en los dos primeros entrenudos.

Las plantas de los tratamientos más estresados del ensayo de ET (tratamientos 4 y 5) tuvieron un entrenudo más que los restantes tratamientos. Este entrenudo tuvo una longitud menor en el tratamiento más deficitario (tratamiento 5). Parece como si este aumento del número de nudos con el déficit hídrico se hiciera principalmente en detrimento de la longitud de los 4 entrenudos superiores (cuadro 4).

En todos los tratamientos de ambos ensayos de ET y T se observa un incremento de la longitud de los entrenudos conforme aumenta la posición de dicho entrenudo en el tallo. En general, también se observa que el último entrenudo de las plantas con seis entrenudos es de mayor longitud que el que ocupa la misma posición en las plantas que poseen un mayor número de nudos (cuadro 4). Debido a este hecho y a que no existe el mismo número de repeticiones de los entrenudos 6 y 7, el análisis estadístico sólo se ha realizado hasta el entrenudo 5.

El análisis de varianza y posterior comparación de medias ($\alpha = 0,05$) confirmó los resultados anteriores, detectando que la longitud de los entrenudos disminuía a medida que aumentaba el estrés hídrico, encontrándose una clara diferencia significativa en la longitud de los entrenudos 1, 2, 3, 4 y 5 entre el tratamiento más regado y el tratamiento más estresado del ensayo de ET (cuadro 4).

Por el contrario, en el ensayo de T el análisis de varianza no indicó diferencias significativas ($\alpha = 0,05$) en el número de nudos de los diferentes tratamientos. Sin embargo, al igual que en el caso del ensayo de ET, la longitud de los entrenudos sí fue afectada por el estrés hídrico, observándose una disminución de la longitud de los entrenudos a medida que aumenta el estrés. Así, en todos los entrenudos los valores máximos de longitud se obtienen en el tratamiento 1 y los mínimos en el tratamiento 5, aunque con reducciones menores que en el ensayo de ET (cuadro 4). De esta manera, el análisis de varianza y posterior com-

CUADRO 4
VALORES MEDIOS DE LA LONGITUD DE LOS ENTRENUDOS Y DEL TALLO (CM) EN TODOS LOS TRATAMIENTOS DE LOS ENSAYOS DE ET Y DE T. CADA VALOR CORRESPONDE A LA MEDIA DE CUATRO REPETICIONES

TABLE 4
MEAN VALUES OF THE LENGTH (CM) OF THE INTERNODES AND STEM IN TREATMENTS OF THE ET AND T EXPERIMENTS. EACH VALUE IS THE MEAN OF FOUR REPLICATES

Ensayo	Entrenudos							
Trat	1	2	3	4	5	6	7	Tallo
ET 1	1,03 a	1,65 a	5,48 a	8,03 a	8,25 a	11,20	-	35,62 a
ET 2	0,63 b	1,08 bc	1,93 bc	5,40 b	7,75 a	12,28	-	29,05 ab
ET 3	0,95 a	1,28 b	3,03 b	7,05 ab	6,93 a	8,40(1)	-	25,52 bc
ET 4	0,58 b	0,88 c	1,45 bc	2,80 c	3,50 b	3,75	7,03	18,22 cd
ET 5	0,55 b	0,83 c	1,13 c	1,80 c	2,38 b	1,90	3,45	12,02 d
T 1	0,98 a	1,65 a	3,88 a	6,70 a	9,90 a	10,50 (1)	-	28,35 a
T 3	0,95 a	1,30 ab	3,10 a	6,00 a	6,13 b	9,43	-	26,90 a
T 5	0,80 a	1,18 b	2,30 a	5,00 a	4,58 b	4,30	-	18,15 b

Valores seguidos de diferente letra son significativamente diferentes $\alpha = 0,05$.
(1) En estos valores medios sólo se han considerado las plantas que tenían ese entrenudo, siendo el número de éstas superior al 50% de las plantas medidas.

paración de medias mediante el test de Duncan ($\alpha = 0,05$) no detectó diferencias significativas en la longitud de los entrenudos 1, 3 y 4 ,y si detectó diferencias significativas en la longitud de los entrenudos 2 y 5 de las plantas pertenecientes al tratamiento 1 y las del tratamiento 5.

De estos resultados se puede deducir que el déficit hídrico afecta más a la longitud de los entrenudos que al número de nudos, hecho que queda plasmado en la literatura para diferentes cultivos (DE JUAN VALERO y MARTÍN DE SANTA OLALLA, 1993).

El cuadro 4 presenta también los valores de la longitud total (suma de las longitudes de todos los entrenudos existentes en el tallo), observándose una disminución gradual de la longitud total del tallo con el incremento del estrés hídrico en ambos ensayos. Así, se obtuvieron los valores máximos de 35,62 cm y 28,35 cm en el tratamiento 1 de los ensayos de ET y T, respectivamente, y los valores mínimos de 12,03 cm y 18,15 cm en el tratamiento 5 de ambos ensayos. El análisis de varianza y comparación de medias ($\alpha = 0,05$; test Duncan) detectó diferencias significativas en la longitud total del tallo entre los tratamientos 1, 2 y 3 frente a la del tratamiento 5 en el ensayo de ET. Igualmente, el análisis estadístico realizado en el ensayo de T, indicó una diferencia significativa ($\alpha = 0,05$) en la longitud total del tallo de los trata-

mientos 1 y 3 frente al tratamiento 5 (cuadro 4).

La figura 4 presenta la longitud final del pedúnculo alcanzada en cada tratamiento de riego aplicado en los ensayos de ET (a) y T(b), medida desde la inserción del pedúnculo al tallo hasta la base de la panícula.

La longitud del pedúnculo se vio afectada por el estrés hídrico, alcanzando los valores máximos (62,9, 67,6 y 64,3 cm, respectivamente) en los tratamientos 1, 2 y 3 del ensayo de ET y el valor mínimo (27,4 cm) en el tratamiento 5. El análisis de varianza y posterior comparación de medias (α = 0,05, test de Duncan) indicó que la longitud del pedúnculo no difería significativamente en los tratamientos 1, 2 y 3 del ensayo de ET. La longitud del pedúnculo de estos tratamientos resultó ser significativamente diferente a la de los tratamientos más deficitarios (4 y 5). Respecto al ensayo de T, el análisis estadístico también indicó que la longitud del pedúnculo del tratamiento 5 (41,0 cm) fue significativamente diferente (α = 0,05) a la de los tratamientos 1 y 3 (58,9 y 62,1 cm), no siendo diferente significativamente la de estos últimos, entre sí. IGARTUA (1990) en un ensayo realizado con sorgo en condiciones de campo también observó una tendencia general a la disminución de la longitud del pedúnculo conforme aumentaba el estrés hídrico, aunque existió mayor variabilidad en sus medidas.

Morfología foliar: relaciones entre el área de la hoja y sus dimensiones. Coeficiente K

El cuadro 5 presenta los coeficientes de las regresiones lineales entre el área foliar de las hojas bandera y normales y el producto de su longitud y su anchura máxima obtenidas para los distintos tratamientos del ensayo ET y T.

Al no ser la ordenada en el origen significativamente diferente de cero en ninguno

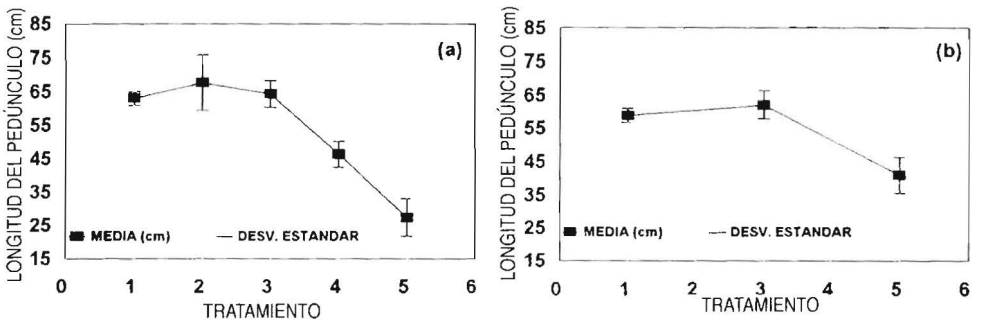


Figura 4. Longitud media (cm) del pedúnculo en los tratamientos de los ensayos de ET (a) y T (b). Cada punto representa la media de cuatro repeticiones. La longitud de la barra representa el valor de la desviación estándar

Figure 4. Peduncle length (cm) in treatments of the ET (a) and T (b) experiments. Each value is the mean of four replicates. Length of the bar indicates the value of the standard deviation

de los casos estudiados, las regresiones se hicieron pasar por el origen.

El análisis estadístico de comparación de las ecuaciones de regresión con el método propuesto por DIXON (1985) indicó que tanto para las hojas normales como para las hojas bandera no hubo efecto significativo de los tratamientos (cuadro 5). Por ello se realizó un análisis de regresión conjunto con todas las hojas normales y bandera de todos los tratamientos. El coeficiente de la regresión pasando por el origen para el conjunto de hojas normales fue de 0,71, y para el conjunto de las hojas bandera de 0,65, con un R2 de 98,06 y 98,55%, respectivamente (cuadro 5).

Posteriormente, se efectuó una comparación de las regresiones del conjunto de hojas normales con el de hojas bandera, mostrando que existía una diferencia significativa entre ellas. Esto indica que las hojas bandera difieren en su forma de las hojas normales. Para profundizar en las causas de estas diferencias se estudiaron independientemente las relaciones de la longitud y la anchura máxima de las hojas con su área.

Para ambas relaciones tanto en las hojas bandera como en las hojas normales, se detectó que el mejor ajuste lo proporcionó

CUADRO 5
COEFICIENTES DE LAS ECUACIONES DE REGRESIÓN LINEAL SIMPLE, PASANDO POR EL ORIGEN, ENTRE EL ÁREA FOLIAR (Y, cm^2) Y EL PRODUCTO DE LA LONGITUD POR LA ANCHURA MÁXIMA (X, cm^2) EN LOS DIFERENTES TRATAMIENTOS, SEPARANDO LAS HOJAS NORMALES DE LAS HOJAS BANDERA: n = NÚMERO DE PUNTOS DE LA REGRESIÓN, c = PENDIENTE, R^2 = COEFICIENTE DE DETERMINACIÓN (%)

TABLE 5
COEFFICIENTS OF THE SIMPLE LINEAR REGRESSIONS PASSING TROUGH THE ORIGIN BETWEEN THE LEAF AREA (Y) AND THE PRODUCT OF LEAF LENGTH AND MAXIMUM WIDTH IN THE DIFFERENT TREATMENTS FOR THE NORMAL AND FLAG LEAVES. n = NUMBER OF POINTS, c = SLOPE, R^2 = COEFFICIENT OF DETERMINATION

	Y = cX					
	Hojas normales			Hojas bandera		
Tratamiento	n	c	R^2	n	c	R^2
1	26	0,73 a	91,55	9	0,65 a	96,80
2	25	0,70 a	98,87	4	0,65 a	98,77
3	35	0,70 a	96,08	9	0,66 a	99,63
4	17	0,70 a	99,07	4	0,62 a	99,41
5	22	0,71 a	95,47	7	0,61 a	88,56
Todos	125	0,71	98,06	33	0,65	98,55

Valores seguidos de la misma letra indican que no son significativamente diferentes a un nivel de significación $\alpha = 0,01$.

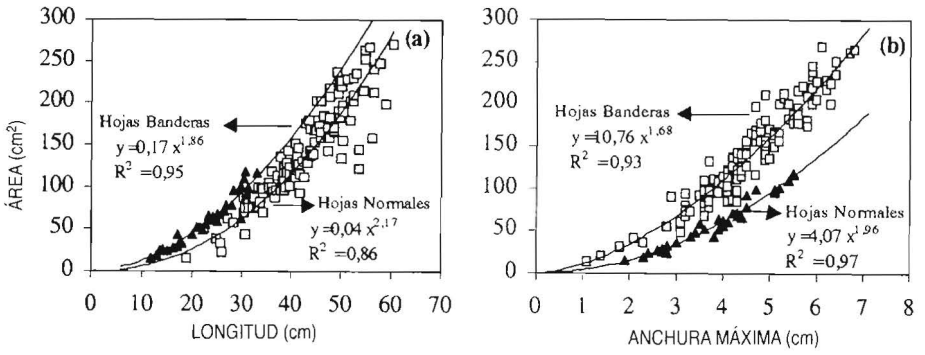


Figura 5. Curvas de regresión potencial de las hojas bandera y normales entre el área foliar y la longitud (a) y la anchura máxima (b)

Figure 5. Potential regression curves between leaf area of normal and flag leaves and the length (a) and maximun width (b)

el modelo potencial. El análisis de comparación de estas ecuaciones potenciales (DIXON, 1985) indicó que las hojas normales eran significativamente diferentes de las hojas bandera, tanto en longitud como en anchura máxima. La figura 5 presenta los datos experimentales de la longitud y anchura máxima, tanto de las hojas normales como de las hojas bandera, así como la curva de regresión potencial obtenida. En estas gráficas se puede apreciar que para un mismo área foliar, las hojas bandera son más cortas y anchas que las hojas normales de pequeña área foliar.

Sistema radicular

Distribución de las raíces según su diámetro.

El cuadro 6 muestra el número de raíces, clasificadas según su diámetro en los tratamientos de los ensayos de ET y T.

En el ensayo de ET se observa que el déficit hídrico no afectó al número de raíces comprendidas entre los tres primeros intervalos, afectando por el contrario a las raíces mayores de 4 mm de diámetro. El análisis de varianza realizado sólo detectó diferencias significativas en el número de raíces de diámetro mayor de 4 mm entre las plantas de los tratamientos 1,2 y 3 y las pertenecientes a los tratamientos 4 y 5.

En el ensayo de T, el análisis de varianza no detectó diferencias significativas en el número de raíces en ninguno de los intervalos de diámetro considerados, excepto en el intervalo comprendido entre 2 y 3 mm, en el cual el número de raíces en los tratamientos 1 y 3 diferían significativamente ($\alpha = 0,05$) al del tratamiento 5 (cuadro 7).

En cuanto al número total de raíces de diámetro mayor de 1 mm, se detectó una disminución gradual de éstas con el incremento del déficit hídrico. El máximo número de raíces se encontró en los tratamientos más regados de los ensayos de ET y T, mientras que el mínimo se encontró en el tratamiento menos regado de ambos ensayos, con un valor de 13,5 (cuadro 6).

CUADRO 6
NÚMERO DE RAÍCES NODALES CLASIFICADAS SEGÚN SU DIÁMETRO EN LOS TRATAMIENTOS DE LOS ENSAYOS DE ET Y T. CADA VALOR ES LA MEDIA DE CUATRO REPETICIONES

TABLE 6
NUMBER OF ROOTS CLASIFIED BY DIAMETER SIZE IN TREATMENTS OF THE ET AND T EXPERIMENTS. EACH VALUE IS THE AVERAGE OF FOUR REPLICATES

		Número de raíces según su diámetro				
Ensayo	Tratamiento	1-2 mm	2*-3 mm	3*-4 mm	>4 mm	>1mm (Total)
ET	1	5,25 a	3,25 a	5,25 a	3,75 a	17,50 a
ET	2	5,25 a	3,00 a	4,50 a	3,25 a	16,00 ab
ET	3	6,00 a	4,00 a	4,25 a	2,50 a	16,75 a
ET	4	4,75 a	5,00 a	4,25 a	0,25 b	14,25 bc
ET	5	5,00 a	5,50 a	3,00 a	0,00 b	13,50 c
T	1	5,25 a	3,25 a	7,75 a	2,75 a	19,00 a
T	3	5,25 a	3,25 a	7,75 a	1,50 a	17,75 a
T	5	4,25 a	4,50 b	3,25 a	1,50 a	13,50 b

* No se incluye el primer valor del intervalo.
Valores seguidos de letras diferentes son significativamente diferentes al nivel de significación $\alpha = 0,05$.

En el análisis de comparación de medias se detectaron diferencias significativas (α = 0,05) entre los tratamientos 1, 2 y 3 y el tratamiento 5 del ensayo de ET, así como entre los tratamientos 1 y 3 frente al tratamiento 5 del ensayo de T.

De estos resultados se deduce que el número total de raíces nodales de diámetro mayor de 1 mm disminuyó con el déficit hídrico, desapareciendo incluso las de diámetro mayor de 4 mm en las plantas de los tratamientos más estresados.

Relación raíz/parte aérea

En el cuadro 7 se presentan los valores de la materia seca total, peso seco de raíces y la relación peso raíz/peso materia seca aérea de los distintos tratamientos de los ensayos de ET y T.

En ambos ensayos se observa un descenso gradual significativo del peso de la materia seca total a medida que aumenta el déficit hídrico. Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas (α = 0,05) en el peso seco de las raíces entre los diferentes tratamientos de riego aplicados, tanto en el ensayo de ET como en el de T. Estos efectos quedan reflejados en el incremento de la relación peso del sistema radical frente a la materia seca de la parte área, siendo esta relación de 0,19 y de 0,54 para los tratamientos 1 y 5, respectivamente, del ensayo de ET, y de 0,19 y de 0,33 para los tratamientos 1 y 5 del ensayo de T (cuadro 7).

Asimismo, la distribución de la materia seca total en los distintos componentes de

la planta (panícula, hojas, vainas, tallo y raíces) difirió notablemente en los diferentes tratamientos de riego aplicados en ambos ensayos (figuras 6). La máxima contribución de panícula (52,7%) se obtuvo en el tratamiento 1 del ensayo de T y el mínimo (21,4%) en el tratamiento 5 del ensayo de ET. Por el contrario, la contribución de las raíces fue mayor en los tratamientos estresados. Así, la contribución de las raíces a la materia seca total fue del 35,2% en el tratamiento 5 del ensayo de ET frente al 15,6% del tratamiento 1 del mismo ensayo.

En el ensayo de T la contribución de raíces a la materia seca fue de 25,3% en el tratamiento 5 y de 15,9% en el tratamiento 1. La menor contribución de las raíces en el tratamiento 5 del ensayo de T fue debida al menor déficit hídrico sufrido por este tratamiento respecto al tratamiento análogo del ensayo de ET, al ser suprimida la evaporación del suelo.

Adaptaciones morfológicas

Índice de enrollamiento foliar (IR)

La figura 7 presenta las oscilaciones diarias del índice de enrollamiento foliar (IR) del cultivo de sorgo para todos los tratamientos de riego aplicados en el ensayo de ET en tres fechas del ciclo del cultivo. En las tres fechas de medida el IR en los tratamientos 1, 2 , 3 y 4 prácticamente no varió a lo largo del día, encontrándose las hojas completamente extendidas. Sin embargo, en el tratamiento 5 se observa una variación del IR a lo largo del día. Así, las plantas de este tratamiento alcanzaron el valor

CUADRO 7
VALORES MEDIOS DE LA MATERIA SECA TOTAL (MST), PESO SECO DE RAÍCES Y RELACIÓN PESO RAÍZ/PESO MATERIA SECA AÉREA (MS) DE LAS PLANTAS INDIVIDUALES EN LOS ENSAYOS DE ET Y T. CADA VALOR CORRESPONDE A LA MEDIA DE CUATRO REPETICIONES

TABLE 7
MEAN VALUES OF TOTAL DRY MATTER (MST), ROOT WEIGHT AND THE RELATION ROOT WEIGHT/AEREAL DRY WEIGHT IN THE ET AND T EXPERIMENTS. EACH VALUE IS THE AVERAGE OF FOUR REPLICATES

Ensayo	Trat.	MST (g)	Rraíces (g)	Rraíces/MS Aérea
ET	1	52,80 a	8,22 a	0,19 a
ET	2	42,75 b	8,27 a	0,24 a
ET	3	40,51 b	8,36 a	0,26 a
ET	4	23,71 c	6,37 a	0,38 b
ET	5	18,56 d	6,54 a	0,54 c
T	1	62,07 a	9,88 a	0,19 a
T	3	52,82 a	8,58 a	0,20 a
T	5	34,62 b	8,67 a	0,33 b

* Los tratamientos seguidos de distinta letra indican que son significativamente diferentes a un nivel de significación $\alpha = 0.05$.

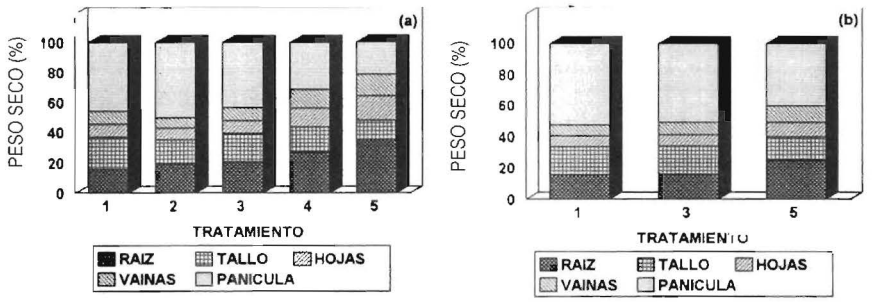


Figura 6. Contribución de la materia seca total en los diferentes componentes de la planta de sorgo (panícula, hojas, vainas, tallo y raíces), expresada en tanto por ciento (%) para los tratamientos de los ensayos de ET (a) y T(b)

Figure 6. Sorghum yield components (panicle, leaves, sheets, stem and roots) in treatments of the ET (a) and T (b) experiments

máximo a mediodía solar, cuando las hojas presentan la mínima exposición de área foliar y el valor mínimo a primeras horas de la madrugada y de la noche cuando la demanda evaporativa es baja y las hojas se encuentran expandidas.

El análisis de varianza realizado con los valores máximos de IR, considerando los factores tratamientos y fechas detectó diferencias significativas (α= 0,05) tanto para el factor tratamiento de riego como para el factor fecha de medida. La comparación de medias mediante el test de Duncan (α= 0,05) indicó que el tratamiento 5 fue significativamente diferente de los restantes tratamientos de riego que no difirieron significativamente entre ellos y que los valores de IR en las tres fechas consideradas del desarrollo del cultivo fueron significativamente diferentes entre sí.

En el cuadro 8 se presentan los valores máximos medios del IR, así como su coeficiente de variación (CV) para los diferentes tratamientos en las tres fechas de medida.

En el tratamiento 5 se observa una notable disminución del IR a medida que avanza el desarrollo del cultivo. De este modo, el efecto del enrollamiento sobre la reducción del área efectiva en el tratamiento 5 fue de un 65, 40 y 19% para las tres fechas consideradas, respectivamente. Este mayor enrollamiento producido el 18 de agosto (68 DDT) respecto a las otras fechas pudo ser debido a la mayor radiación incidente, a la mayor temperatura y a la menor humedad relativa existente en esta fecha.

Los resultados obtenidos en este ensayo son similares a los obtenidos por BEGG (1980) en un estudio de evolución diaria del IR realizado con sorgo. En ese estudio el IR varió a lo largo del mismo día desde valores de 0,68 para hojas de los tratamientos estresados a valores de 0 para las hojas de los tratamientos bien regados a lo largo del mismo día. Este mismo autor encontró que las relaciones entre IR y el potencial hídrico foliar (ψ_{hoja}) mostraron una marcada reducción en el IR cuando el ψ_{hoja} era menor de -1,4 MPa. Asimismo, JORDAN

(1983) indicó que el ψ_{hoja} umbral del sorgo para que se produzca el enrollamiento foliar estaba próximo a -1,0 MPa. Varios autores (WRIGHT *et al.*, 1983b; MATTHEWS *et al.*, 1990) indicaron que los diferentes genotipos de sorgo difieren en la capacidad para el enrollamiento foliar y en el ψ_{hoja} al cual ocurre el enrollamiento foliar.

Ángulo de inserción foliar

La figura 8 presenta las oscilaciones diarias del ángulo de inserción foliar de la penúltima hoja de las plantas de sorgo en los tratamientos 1, 3 y 5 del ensayo de ET en dos fechas diferentes del desarrollo del cultivo. Se puede observar una fuerte reducción del ángulo de inserción en el tratamiento 5 respecto a los restantes tratamientos, siendo los ángulos de los tratamientos 1 y 3 más próximos entre sí.

Se realizó un análisis de varianza factorial cuyos factores fueron tratamientos, fechas y horas. Este análisis indicó que no existían diferencias significativas entre los valores del ángulo de inserción foliar a lo largo de las diferentes horas de medida (α = 0,05), por lo que no existe un patrón de variación horaria del ángulo de inserción foliar. Sin embargo, el análisis detectó diferencias significativas entre los ángulos de inserción foliar de las plantas pertenecientes a los diferentes tratamientos de riego aplicados, así como entre las dos fechas en las cuales se realizaron las medidas. Tampoco se detectó una interacción significativa entre estos factores analizados. Posteriormente, se realizó una comparación de medias entre los tratamientos mediante el test de Duncan (α= 0,05), encontrándose diferencias estadísticamente significativas entre los tres tratamientos de riego aplicados y entre las diferentes fechas de medida consideradas. Así, para las dos fechas consideradas el ángulo medio del tratamiento 5 es del orden de 23,4 grados, menor que el de los restantes tratamientos, estando el tratamiento 1 siempre por debajo del tratamiento 3 en las dos fechas consideradas.

CUADRO 8
VALORES MÁXIMOS DEL ÍNDICE DE ENROLLAMIENTO (IR) Y SU COEFICIENTE DE VARIACIÓN (CV, %) EN EL ENSAYO ET EN TRES FECHAS. CADA VALOR ES EL PROMEDIO DE TRES MEDIDAS TOMADAS EN LA PENÚLTIMA HOJA EN TRES PLANTAS

TABLE 8
MAXIMUM VALUES OF THE ROLLING INDEX (IR) AND ITS VARIATION COEFFICIENT (CV) IN THE ET EXPERIMENT IN THREE DATES. EACH VALUE IS THE AVERAGE OF THREE MEASUREMENTS IN THREE PLANTS

	18 de agosto		31 de agosto		14 de septiembre	
Trat.	IR	CV (%)	IR	CV (%)	IR	CV (%)
1	0,03	1,18	0,00	0,0	0,01	1,35
2	0,02	0,17	0,00	1,51	0,00	0,00
3	0,02	0,09	0,01	1,35	0,00	0,00
4	0,04	4,22	0,00	0,00	0,00	0,00
5	0,65	16,06	0,40	13,58	0,19	9,94

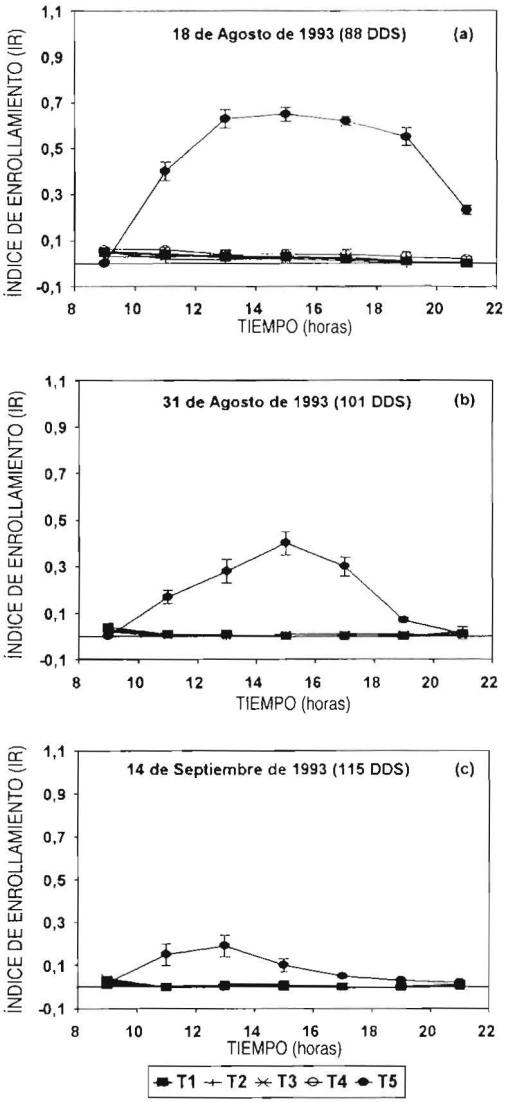


Figura 7. Evolución del índice de enrollamiento foliar (IR) del sorgo en los tratamientos del ensayo de ET en el día 18 de agosto (a), 31 de agosto (b) y 14 de septiembre (c). Cada valor corresponde al promedio de tres medidas tomadas en la penúltima hoja en las mismas tres plantas para las tres fechas consideradas. En el eje de las X se indica la hora local (hora solar +2)

Figure 7. Daily evolution of the rolling index (IR) of sorghum in treatments of the ET experiment on august 18th (a), august 31st (b) and September 14th (c). Each value is the average of three measurements in three plants. X axis indicates the local time (solar time + 2 hours)

Se observa que el día 18 de agosto (68 DDT), correspondiente a la etapa de antesis, las hojas se mantienen más verticales. Los ángulos de inserción foliar fueron de 42,8°, 48,3° y 22,2° para los tratamientos 1, 3 y 5 respectivamente. Estos resultados contrastan con los del día 31 de agosto (81 DDT), en que se alcanzan ángulos de 48,5°, 53,2° y 24,6° en los tratamientos 1, 3 y 5, respectivamente. Esto pudo ser debido probablemente a la menor demanda evaporativa el día 31 de agosto o una mayor edad del cultivo o a una combinación de ambos factores.

Relación entre contenido relativo de agua (CRA) y el potencial hídrico foliar (ψ_{hoja})

En la figura 9 se presenta la relación entre el contenido relativo de agua (CRA) y el potencial hídrico foliar (ψ_{hoja}), denominada curva característica, obtenida en las hojas bandera de dos plantas de los tratamientos 1, 3 y 5 del ensayo de ET cuando el cultivo se encontraba en la etapa 6b de antesis (105 DDS).

Estas curvas características se obtuvieron mediante ajustes polinomiales de tercer grado de los datos experimentales. El ajuste resultó similar en los tratamientos 1 y 3, por lo que finalmente solo se representan dos curvas, una conjunta para los tratamientos 1 y 3 y otra correspondiente al tratamiento 5.

La relación entre ψ_{hoja} y CRA obtenida en el tratamiento 5 fue diferente a la obtenida en los tratamientos 1 y 3. Así, para un mismo valor de ψ_{hoja}, las plantas que sufrieron un mayor déficit hídrico (tratamiento 5) mantuvieron un valor más alto de CRA que las plantas que no sufrieron es-

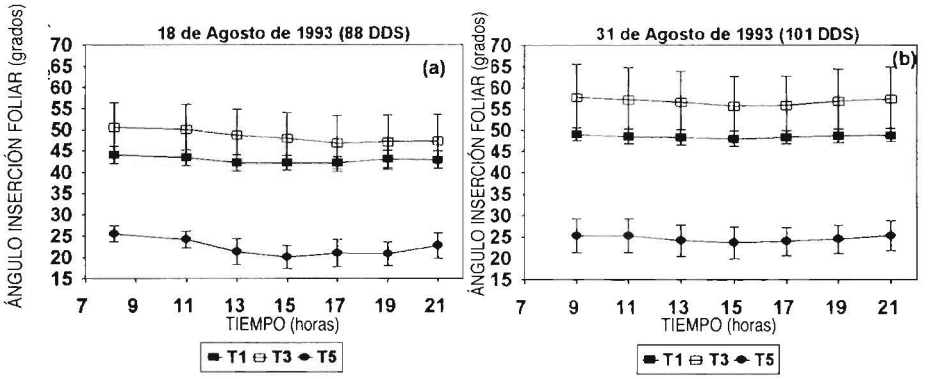


Figura 8. Evolución diurna del ángulo de inserción medido en la penúltima hoja de los tratamientos 1, 3 y 5 del ensayo de ET el 18 de agosto (68 DDT) (a) y el 31 de agosto (81 DDT) (b) de 1993. Cada punto corresponde al promedio de tres medidas. La longitud de la barra vertical indica el doble del error estándar

Figure 8. Daily evolution of leaf insertion angle in treatments 1, 3 and 5 of the ET experiment in august 18th (a) and august 31st (b) of 1993. Each point is the average of three measurements. The length of the bar indicates twice the standard error

trés, indicando una adaptación de las mismas al estrés hídrico. Estas alteraciones en las curvas de ψ_{hoja} frente al CRA a causa del estrés hídrico también han sido observadas por varios autores para el cultivo de sorgo, considerándolas como una adaptación al estrés hídrico ya que le permite mantener la presión de turgor a ψ_{hoja} bajos (JONES y TURNER, 1978; ACEVEDO *et al.*, 1979; WRIGHT *et al.*, 1983b; FACI, 1986; GIRMA y KRIEG, 1992).

Representando en una gráfica 1/ ψ_{hoja} frente a CRA (KOIDE *et al.*, 1991) en los tratamientos extremos (tratamientos 1 y 5) se encontró que el potencial osmótico a turgencia completa (100% de CRA) en la hoja bandera 1 fue de -1,22 MPa en el tratamiento 1 y de -1,49 MPa en el tratamiento 5. Estos valores fueron de -1,0 MPa y de -1,43 MPa para los correspondientes tratamientos de la hoja bandera 2 (figura 10). El ψ_{hoja}de la hoja bandera 1 a turgor cero fue de -1,49 MPa para el tratamiento 1 y de -1,90 MPa para el tratamiento 5. Para la hoja bandera 2 estos valores fueron de -1,08 MPa para el tratamiento 1 y de -1,52 MPa para el tratamiento 5.

Estos valores sugieren que existe una notable diferencia en el estado hídrico de las hojas de sorgo de plantas bien regadas y bajo estrés hídrico. Así, se detecta que los potenciales osmóticos (π) para un mismo contenido de agua (100% CRA) son más bajos en las hojas estresadas (tratamiento 5) que en las hojas de las plantas bien regadas (tratamiento 1).

Estos datos evidencian la existencia de un ajuste osmótico en el sorgo en respuesta al estrés hídrico en condiciones de invernadero. No obstante, hay que destacar que el tratamiento que manifestó el mayor grado de ajuste osmótico (tratamiento 5) fue el de menor crecimiento vegetativo y producción, indicando que posiblemente tuvo una adaptación a la sequía, pero a costa de una reducción del crecimiento y desarrollo del cultivo.

Algunos de los procesos morfológicos y fisiológicos más importantes, tales como elongación foliar, apertura estomática, y fotosíntesis son directamente afectados por la reducción del potencial de turgor foliar (ACEVEDO *et al.*, 1979; TURNER y JONES, 1980). El mantenimiento del turgor mediante el ajuste osmótico durante el cambio en el estado hídrico de la planta podría mantener los procesos metabólicos de la planta y ayudar en su desarrollo y supervivencia (TURNER y JONES, 1980; TURNER y BEGG, 1981).

Conclusiones

El déficit hídrico en condiciones de invernadero afectó al crecimiento vegetativo del sorgo, produciendo una reducción en el número y tamaño de hojas, área foliar y altura del cultivo.

En las plantas cultivadas en invernadero, la relación peso seco de raíz: parte aérea aumentó con el déficit hídrico. Esta relación varió entre 0,19 en el tratamiento más regado y 0,54 en el más deficitario. Sin embargo, el número total de raíces nodales de diámetro mayor de 1 mm disminuyó con el déficit hídrico, llegando incluso a desaparecer las de diámetro mayor de 4 mm en las plantas de los tratamientos más estresados.

En condiciones de invernadero, el déficit hídrico no afectó significativamente ni a la morfología de las hojas normales ni a la de las hojas banderas. Sin embargo, la morfología de la hoja bandera fue significativa-

mente diferente a la de las restantes hojas de la planta, tanto en condiciones óptimas de riego como en condiciones de déficit hídrico severo, siendo más anchas que las hojas normales para una misma área foliar.

El índice de enrollamiento (IR) y el ángulo de inserción foliar fueron dos parámetros de gran interés para detectar estrés hídrico severo en las plantas de sorgo. En las plantas más estresadas se alcanzaron los valores máximos de índice de enrollamiento (IR) de 0,65 alrededor de mediodía solar, y los valores mínimos (próximos a 0) a primera hora de la mañana y últimas de la tarde, cuando la planta se recupera del estrés hídrico del mediodía. Las plantas de los tratamientos más regados se encontraban extendidas durante todo el día con IR cercanos a 0.

Asimismo, se detectó una reducción del ángulo de inserción foliar en las plantas más estresadas, sin detectarse variaciones a lo largo del día, con valores mínimos de 23,4°. Los valores máximos del ángulo de inserción foliar en las plantas más regadas fueron de 50,7°.

El desplazamiento de la curva de contenido relativo de agua (CRA) frente al potencial hídrico foliar (ψ_{hoja}) observado en las plantas del tratamiento más estresado respecto al tratamiento más regado, en condiciones de invernadero, indica una adaptación del sorgo al déficit hídrico mediante el ajuste osmótico. Sin embargo, este tratamiento fue a su vez el más afectado por el estrés hídrico, tanto en su desarrollo vegetativo como en sus rendimientos finales, lo que indica que existió una adaptación al déficit hídrico pero a costa de una reducción en su crecimiento y producción.

Agradecimientos

Al Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias (INIA) por la concesión de una

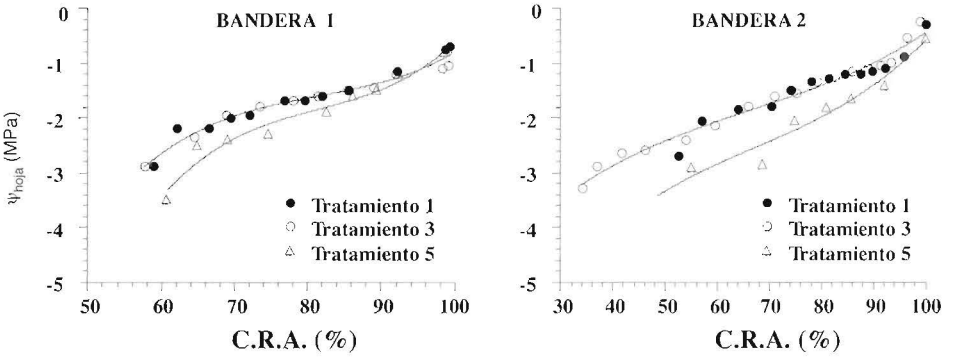


Figura 9. Relación entre el contenido relativo de agua (CRA) y el ψ_{hoja} en la misma hoja bandera en la fase de antesis para los tratamientos 1, 3 y 5 del ensayo ET. Cada punto corresponde a una observación individual. Las líneas son polinomios de tercer grado ajustados por regresión

Figure 9. Relation between relative water content (CRA) and leaf water potential (ψ_{hoja}) in the flag leaf during anthesis stage of treatments 1,3 and 5 of the ET experiment. Each point is an individual observation. Lines are third degree polinomial curves adjusted with regression

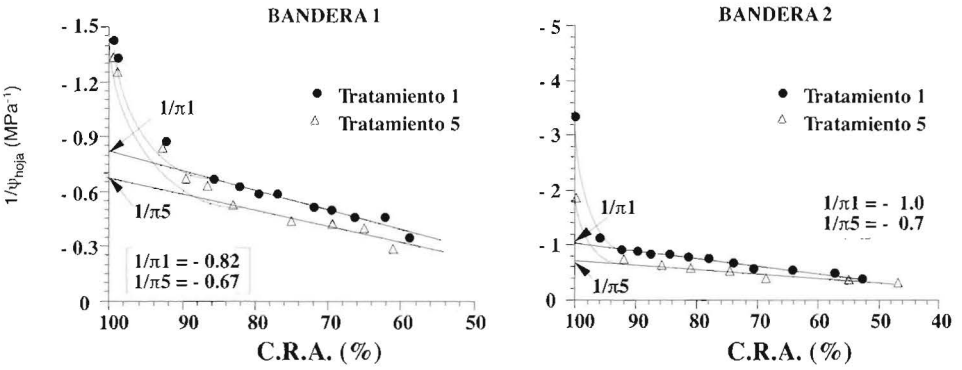


Figura 10. Relación entre la inversa del potencial osmótico (1/π) y el contenido relativo de agua (CRA) para las hojas bandera en la fase de antesis. La línea recta define las relaciones entre 1/π y CRA. El intercepto de esta línea con el eje de las Y representa la inversa del potencial osmótico a completa hidratación ($1/\pi_{100}$)

Figure 10. Relationship between the reciprocal of tissue osmotic potential (1/π) and relative water content (CRA) in flag leaves during anthesis stage. The straight line defines the relation between 1/π y CRA .The intercept with Y axis represents the reciprocal of osmotic potential at full hydration ($1/\pi_{100}$)

beca para la realización de tesis doctoral a Mª José Berenguer Merelo, en la que se incluye este trabajo, y por la financiación de los proyectos 8084, SC93-059 y SC93-057.

A Begoña Díaz del Cuvillo y Asunción Salvador por su colaboración en las tareas realizadas en el invernadero, y a Miguel Izquierdo y Jesús Gaudó por su ayuda en la extracción de raíces.

Bibliografía

ACEVEDO E., FERERES E., HSIAO T.C., HENDERSON D.W., 1979. Diurnal growth trends, water potential and osmotic adjustment of maize and sorghum leaves in the field. Plant Physiol., 64: 476-80.

BASNAYAKE J., LUDLOW M.M., COOPER M., HENZELL R.G., 1993. Genotypic variation of osmotic adjustment and desiccation tolerance in contrasting sorghum inbred lines. Field Crops Research, 35: 51-62.

BEGG J.E., 1980. Morphological adaptations of leaves to water stress. In: Turner, N.C. & Kramer, P.J. (Eds.). "Adaptation of plants to water and hight temperature stress". Wiley, New York, U.S.A.: 33-42.

BEGG J.E., TURNER N.C., 1976. Crop water deficits. Avd. Agronomy, 28: 161-217.

BERENGUER M.J., 1996. Respuesta del sorgo (Sorghum bicolor L. Moench) a un suministro variable de riego en condiciones de campo y en ambientes controlados. Tesis Doctoral. Universidad de Lleida, 462 pp.

BERENGUER M.J., FACI J.M., 1999. Respuesta del sorgo al déficit hídrico en invernadero. I. Fenología, consumo de agua en los procesos de evapotranspiración y transpiración, y rendimientos. ITEA Vol 95V n.° 1.

BOYER J.S., MCPHERSON H.G., 1975. Physiology of water deficits in cereals crops. Avd. Agronomy., 27: 1-23.

BLUM A., 1979. Genetic improvement of drought resistance in crop plants: A case for sorghum. In: Musell, H. & Staples, R.C. (Eds.). "Stress physiology in crop plants". Wiley Interscience, New York, U.S.A.: 429-445

BLUM A., ARKIN G.F., JORDAN W.R., 1977. Sorghum root morphogenesis and growth. I. Effects of maturity genes. Crop. Sci., 17: 149-153

BRADFORD K.J.,CHAUDHURI U.N., KANEMASU E.T., 1982. Effect of water gradient on sorghum growth, water relations and yield. Can. J. Plant. Sci.., 62: 599-607.

CAHN M.D., ZOBEL R.W. BOULDIN DR. 1989. Relationships between noot elongation rate and diameter and duration of growth of lateral roots of maize. Plant and Soil, 119 :271-279.

CHAUDHURI U.N., KANEMASU E.T. 1982. Effect of water gradient on sorghum growth, water relations and yield. Can. J. Plant. Sci. 62: 599-607.

DE JUAN VALERO J.A. y MARTÍN DE SANTA OLALLA F.J. (Eds.), 1993. Agronomía del riego. Ed. Mundi-Prensa, Madrid 732 pp.

DIXON W.S. (Ed.), 1985. BMDP Statistical Sftware. University of California Press. Berkeley. 734 pp.

DONATELLI M., HAMMER G.L., VANDERLIP R.L., 1992. Genotype and water limitations effects on phenology, growth, and transpiration efficienty in grain sorghum. Crop Sci., 32: 781-786.

FACI J.M.ª, 1986. Respuesta de los cultivos de sorgo y trigo a un suministro variable de agua de riego. Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba. 238 pp.

FERERES E., ACEVEDO E., HENDERSON D.WQ., HSIAO T.C. 1978. Seasonal changes in water potential and turgor maintenance in sorghum and maize under water stress. Plant, Physiol. 44: 261-167.

FLOWER D.J., USHA RANI A., PEACOK J.M., 1990. Influence of osmotic adjustment on the growth, stomatal conductance and light interception of contrasting sorghum lines in a harsh environment. Aust. J. Plant Physiol., 17: 91-105.

GALAMAY T., KONO Y., YAMAUCHI A., SHIMIZU M., 1991. Comparative root anatomy of seminal and nodalroot axes of summer cereals with special reference to the development of hypodermic and cortical sclerenchuma. Japan. Jour. Crop. Sci., 60 (1): 184-190.

GIRMA F.S., KRIEG D.R., 1992. Osmotic adjustment in sorghum. I. Mechanisms of diurnal osmotic potential changes. Plant Physiol., 99:577-582. HSIAO T.C., 19783. Plant response to water stress. Ann. Rev. Plant. Physiol., 24: 519-570.

HSIAO T.C., 1973. Plant response to water stress. Ann. Rev. Plant. Physiol., 24: 519-570.

HSIAO T.C., ACEVEDO E. 1974. Plant responses to water deficits, water-use efficiency, and drought resistance. Agricultural Meteorology, 14: 59-84.

HSIAO T.C., BRADFORD K.J., 1983. Physiological consecuences of cellular water deficits. In: Taylor, H.M.; Jordan, W.R. & Sinclair, T.R. (Eds). "Limitations to efficient water use in crop production". American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, U.S.A.: 227-265.

HSIAO T.C., O'Toole J.C., YAMBAO E.B., TURNER N.C., 1984. Influence of osmotic adjustment of leaf rolling and tissue death in Rice (Oryza sativa L.). Plant Physiology, 75: 338-341

JONES M.M., TURNER N.C., 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. Plant Physiol., 61:122-126.

JORDAN W.R., 1983. Whole plant response to water deficit: An overview. In: H.M. Taylor, W.R. Jordan & T.R. Sinclair (Eds). "Limitations to efficient water use in crop production". American Society of Agronomy, Inc. Madison, Wisconsin, U.S.A.: 289-317.

JORDAN W.R., MCCRARY M., MILLER F.R., 1979. Compensatory growth in the crown root system of sorghum. Agronomy J., 71: 803-806.

IGARTUA E., 1990. Análisis genético de caracteres de valor agronómico en sorgo para grano (Sorghum bicolor L. Moench). Tesis Doctoral. Univ. País Vasco. 245 pp. Inédita.

KRIEG D.R., 1983. Sorghum. In: Teare, I.D. & Peet, M.M. (Eds.). "Crop water relations". U.S.A.: 351-388.

KOIDE R.T., ROBICHAUX R.B., MORSE S.R., SMITH C.M., 1991. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. In: Pearcy, R.W., Ehleringer, J., Mooney, H.A., Rundel, P.W. (Eds). "Plant Physiological Ecology. Field methods and instrumentation". Chapman & Hall, London, U.K. 457 pp.

MATTHEWS R.B., AZAM-ALI S.N., PEACOCK J.M., Response of four sorghum lines to mid-season drought. II. Leaf characteristics. Field Crops Res., 25: 297-308.

MERRIEN A., BLANCHET R., GELFI N., 1981. Relationships between water supply, leaf area development and survival, and production in sunflower (H. Annuus L.). Agronomie., 1(10): 917-922.

PARDALES J.R., KONO J., 1990. Development of sorghum root system under increasing drought stress. Japan Jour. Crop. Sci., 59 (4): 752-761.

PARSONS L.R., 1982. Plant Responses to Water Stress. In: Meryl, G., Christiansen, N., Lewis, C.F. (Eds.). "Breeding Plants for less favourable environments". John Wiley and Sons, New York, U.S.A.: 175-192.

PREMACHANDRA G.S., SANEOKA H., FUJITA K., OGATA S., 1992. Leaf water relations, osmotic adjustment, cell membrane stability, epicuticular wax load and growth as affected by increasing water deficits in Sorghum. Journal of Experimental Botany. 43 (257): 1569-1576

RADIN J.W., 1983. Physiological consequences of cellular water deficits: osmotic adjustment. In: Taylor, H.M., Jordan, W.R., Sinclair, T.R. (Eds.). "Limitations to efficient water use in crop production". ASA, CSSA & SSSA., Madison, WI., U.S.A.: 267-276.

RAWSON H.M., CONSTABLE G.A., HOWE G.N., 1980. Carbon production on sunflower cultivar in field and controlled environments. II. Leaf growth. Aust. J. Plant. Physiol. 7: 575-586.

ROSENTHAL W.D., ARKIN G.F., SHOUSE P.J., JORDAN W.R., 1987. Water deficits effects on transpiration and leaf growth. Agronomy J., 79: 1019-1026.

SCHOLANDER P.F., HAMMEL H.T., BRADSTREET E.D., HEEMINGSEN E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. Science, 148: 339-346.

SMITH, M., ULBERG, D., 1989. Effect of leaf angle and orientation on photosynthesis and water relations in Silphium Terebinthinaceum. Am. J. Bot., 76(12): 1714-1719.

STEEL R.G.D., TORRIE J.H., 1985. Bioestadística. Principios y procedimientos. (Segunda edición, primera en castellano). McGraw-Hill. México. 622 pp.

TURNER N.C., 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop pants. In: Musell, H., Staples, R.C. (Eds.). "Stress physiology in crop plants". Wiley Interscience, New York, U.S.A.: 343-372.

TURNER N.C., BEGG J.E., 1981. Plant water relations and adaptation to stress. Plant Soil. 58: 97-131.

TURNER N.C., BURCH G.J., 1983. The role of water in plants. In: Teare, I.D. & Peet, M.M. (Eds.). "Crop water relations". John Wiley & Sons, New York, U.S.A.: 73-126.

TURNER, N.C., JONES M.M., 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In: Adaptation of plants to water and high temperature stress. Turner & Kramer (Eds.). Wiley Interscience, New York, U.S.A.

VUELVAS M.A. y TIJERINA L., 1989. Respuesta de dos líneas de sorgo a diferentes regímenes de humedad en el suelo en dos etapas fenológicas del bajío. Agrociencia.,78: 27-48.

WRIGHT G.C., SMITH R.C.G., MORGAN J.M., 1983b. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. ii. Physiological responses. Aus. J. Agric. Res., 34: 637-651.

YAMAUCHI A., KONO Y., TAT SUMI J., 1987b. Quantitative analysis on root system structures of upland rice and maize. Japan J. Crop. Sci., 56(4): 608-617.

(Aceptado para publicación el 16 de noviembre de 1998)