

Centro Interamericano de Documentación  
e Información Agrícola

15 MAR 1981

IICA-CIDIA

GUÍA PARA ESTUDIAR LA RESISTENCIA DE LAS PLANTAS A LA SEQUÍA\*

Pierre Michel Saint-Clair

- \* Trabajo realizado como parte del Proyecto "Investigación para Pequeños Agricultores del Istmo Centroamericano", financiado por el Centro Internacional de Investigaciones para el Desarrollo (CIID) del Canadá

## AGRADECIMIENTO

El autor desea expresar su agradecimiento de una manera especial al Dr. José Fargas, Profesor de Ecofisiología del CATIE, por su valiosa ayuda en la traducción de esta monografía del francés al español y en su edición.

En igual forma agradece al Ing. Agr. José Arze Borda, responsable del Proyecto CATIE-ROCAP en El Salvador, por haber planeado y participado en los viajes realizados en ese país con el fin de permitirle conocer de cerca los problemas que se presentan en los cultivos por efecto de la sequía.

También el autor desea dejar constancia de su agradecimiento al Dr. Pedro R. Oñoro, Jefe del Programa de Cultivos Anuales del CATIE, por haberlo invitado a contribuir en la solución de los problemas relacionados con la sequía en El Salvador y haberlo estimulado a llevar a cabo la traducción de esta monografía. La redacción del manuscrito original en francés se realizó con el apoyo financiero de la Universidad de Laval de Ste-Foy, Quebec, Canadá. Los estudios originales se realizaron en un Programa financiado por el International Development Research Center (IDRC) de Ottawa, Canadá.

La responsabilidad sobre el contenido de este trabajo corresponde únicamente al autor.

## CONTENIDO

	Página
AGRADECIMIENTOS.....	ii
CONTENIDO .....	iii
LISTA DE CUADROS .....	vi
LISTA DE FIGURAS .....	vii
INTRODUCCION .....	1
1. PROBLEMAS INHERENTES A LOS ESTUDIOS SOBRE RESISTENCIA A LA SEQUIA	3
1.1. Ausencia de un mecanismo universal de adaptación de las plantas a la sequía y de un método polivalente de evaluación.....	3
1.2. Imprecisión de ciertos métodos o de ciertas experiencias de laboratorio o de campo .....	3
1.3. Contradicciones en las opiniones de los autores.....	3
1.4. Especificidad y diversidad del ambiente.....	4
1.5. Especificidad y diversidad del material vegetal.....	4
1.6. Variaciones en las reacciones de las plantas.....	4
1.7. Falta de correlación entre las propiedades de las plantas consideradas como asociadas con la resistencia a la sequía	5
1.8. Diferente importancia de las propiedades de las plantas asociadas a su resistencia a sequía en un ambiente determinado.....	5
1.9. Problemas debidos a características anatómicas o fisiológicas.....	5
1.10. Tendencia de los investigadores a descuidar el estado hídrico de la planta y poner más atención al estado hídrico del suelo.....	6
1.11. La gran complejidad del problema de la resistencia a la sequía: pluralidad de genes, interacción de factores y otros aspectos.....	6
2. CONDICIONES QUE PRODUCEN DEFICIENCIAS HIDRICAS EN LAS PLANTAS...	7

	Página
2.1. Tipos de deficiencia hídrica.....	7
2.2. Conceptos de la resistencia a la sequía.....	8
2.2.1. Definiciones de la sequía.....	8
2.2.2. Definiciones de la resistencia a la sequía....	8
3. PARAMETROS DE EVALUACION E INDICADORES DE LA RESISTENCIA A LA SEQUIA.....	13
3.1. Generalidades.....	13
3.2. Parámetros - índices.....	14
3.2.1. Estado hídrico de las plantas, estado térmico o reacciones al calor.....	14
a) Contenido de agua.....	14
b) Contenido relativo de agua.....	14
c) Déficit de saturación hídrica.....	14
d) Potencial hídrico.....	15
e) Grado de succulencia de hojas.....	16
f) Tolerancia a la desecación.....	16
g) Índice de estabilidad de la clorofila.....	17
h) Capacidad de germinar en presencia de agentes osmóticos.....	17
3.2.2. Fisiología, metabolismo, crecimiento y desarrollo en general.....	19
a) Comportamiento de los estomas.....	19
b) Fórmulas asociadas con la transpiración...	23
c) Indicadores metabólicos.....	25
d) Crecimiento vegetativo y reproductivo (rendimiento).....	29
d.1. Tasa relativa de crecimiento.....	29
d.2. Producción de materia seca.....	30
d.3. Crecimiento reproductivo (rendimiento)	30
3.2.3. Características de ciertas partes de la planta o particularidades de órganos.....	32
a) Células.....	32
b) Hojas.....	33
c) Tallos.....	36
d) Raíces.....	36
4. MODELO SINOPTICO DE EVALUACION DE RESISTENCIA A LA SEQUIA DE CULTIVARES DE SORGO Y MIJO.....	39

	Página
4.1. Reacciones estomáticas (sorgo).....	39
4.1.1. Apertura estomática.....	39
4.1.2. Fotosíntesis y respiración.....	41
4.2. Importancia del equilibrio entre el crecimiento de las partes aérea y el de las partes subterráneas sobre la producción radical (sorgo).....	41
4.3. Resistencia al calor (sorgo y mijo).....	43
4.4. Resistencia desecamiento (sorgo y mijo).....	45
4.5. Germinación a diferentes concentraciones de PEG (sorgo y mijo).....	46
4.6. Interpretación conceptual de la rehidratación o recuperación hídrica (sorgo).....	47
4.7. Elementos del mecanismo de la superioridad en resistencia a sequía del mijo sobre el sorgo.....	48
4.8. Cuadro sinóptico.....	50
5. CONCLUSIONES.....	53
6. LITERATURA CITADA.....	55
7. APENDICE (Cuadros y Figuras).....	63

## LISTA DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Producción de materia seca (g/maceta) de las partes aéreas de dos cultivares de lenteja en función del grado de salinidad del suelo.....	64
Cuadro 2. Producción de materia seca (g/maceta) de dos cultivares de lenteja en función del régimen hídrico.....	65
Cuadro 3. Comparación entre la tolerancia al calor de discos foliares de cereales y el índice de estabilidad de clorófila	66
Cuadro 4. Contenido de ácido abscísico (ABA) en las hojas separadas de plántulas de maíz en función de su estado hídrico.....	67
Cuadro 5. Porcentajes de hojas orientadas hacia los puntos cardinales en secciones de 90 grados....	68
Cuadro 6. Fotosíntesis neta y respiración en $\text{mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{hora}$ de cultivares de sorgo en condiciones normales de humedad y después de 24 horas de sequía.....	69
Cuadro 7. Distribución (%) de las raíces en el suelo de 5 cultivares de sorgo. Los datos representan los porcentajes promedios de los pesos secos de las raíces de cuatro plantas....	70
Cuadro 8. Porcentajes relativos de germinación de cuatro cultivares de sorgo bajo seis soluciones con diferentes concentraciones de PEG (Carbowax 400).....	71
Cuadro 9. Porcentajes relativos de germinación de cuatro cultivares de mijo en ocho soluciones con diferentes concentraciones de PEG (Carbowax 400).....	72
Cuadro 10. Porcentajes relativos de germinación de ocho cultivares de sorgo escogidos en relación con las condiciones semiáridas de Senegal y expuestos a 5 concentraciones de PEG (carbowax 400).....	73
Cuadro 11. Información sinóptica sobre la capacidad de cultivares de sorgo y de mijo de adaptarse a condiciones semiáridas.	74
Cuadro 12. Relaciones entre el índice de apreciación de 18 cultivares de sorgo y mijo bajo pruebas o tratamientos individuales y el de la apreciación general desde el punto de vista de la adaptación a condiciones semiáridas.....	75

## LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Relación entre el contenido de agua relativa y el potencial hídrico normalizado del sorgo.....	76
Figura 2. Relación entre el porcentaje del déficit de saturación hídrica y el potencial hídrico de las hojas de dos genotipos extremos de sorgo, 'RS 610' y 'Hegari', en dos años.....	76
Figura 3. Tipos de funciones de distribución de hojas.....	77
Figura 4. Fluctuaciones de la resistencia a la difusión del vapor de agua en hojas de cultivares de sorgo en relación al riego y a la iluminación.....	78
Figura 5. Fluctuaciones de la resistencia a la difusión del vapor de agua en hojas de cultivares de sorgo en relación al riego y a la iluminación.....	79
Figura 6. Crecimiento radical en función de la edad de cultivares de sorgo.....	80
Figura 7. Variaciones en la relación, peso seco partes aéreas/peso seco partes subterráneas, con la edad de plantas de sorgo.....	81
Figura 8. Modelo de relación entre potencial hídrico del suelo y de las hojas de dos cultivares de sorgo.....	82
Figura 9. Cambios en el potencial hídrico de hojas de plantas de mijo 'Tift 23 DA' x 'Tift 18 DB' regadas después de un período de sequía.....	83
Figura 10. Cambios en el potencial hídrico de hojas de plantas de mijo 'HB-5' regadas después de un período de sequía.	84
Figura 11. Cambios en el potencial hídrico de las hojas de plantas de mijo 'K-559' regadas después de un período de sequía.....	84
Figura 12. Cambios en el potencial hídrico de hojas de plantas de sorgo 'MN-1056' regadas después de un período de sequía.....	85
Figura 13. Cambios en el potencial hídrico de una hoja de planta de sorgo '7531-V15' regada después de un período de sequía.....	85

	Página
Figura 14. Cambios en el potencial hídrico de una segunda hoja desde el ápice de planta de sorgo 'NB 9776 K' regada después de un período de sequía.....	86
Figura 15. Curvas de rehidratación del maíz regado después de un período de sequía.....	87
Figura 16. Cambios en el potencial hídrico de hojas del sorgo 'NK-300' expuesto a condiciones de sequía y regado después ..	88

## INTRODUCCION

La escasez extrema de agua es uno de los problemas más graves que conoce la humanidad. Ha obsesionado siempre la mente del hombre como lo refleja la presencia en los petroglifos de zahoris buscando con varitas de madera fuentes subterráneas de agua. Se calcula que actualmente las regiones semiáridas y las que tienen un período seco bastante prolongado cubren alrededor de 20 millones de  $\text{km}^2$  e incluyen una población de 500 millones de personas (ICRISAT, 1978). Se calcula que solamente un 13% de las tierras cultivadas están bajo riego y que casi un tercio de las tierras emergidas están corriendo el riesgo de desertización (UNESCO, 1977). El fenómeno de la desertización es conocido desde tiempos remotos ya que ha sido y es responsable de la "pérdida de la vegetación" de regiones otrora fértiles y de abundante caza tales como el Sahara y el desierto de Rajputana.

La importancia de la sequía desde el punto de vista agronómico es considerable la cual está influenciada por la falta de precisión en el campo del pronóstico climático. La deficiencia de agua es el factor que más limita la producción agrícola y aún las plantas que crecen en suelos muy húmedos como en el sur-este de Rusia pueden sufrir los efectos de la sequía atmosférica (Hurd y Spratt, 1975).

De las ideas antes mencionadas se concluye que la evaluación de las reacciones generales de las plantas en medio seco y el estudio de los mecanismos por los cuales las mismas toleran o evitan los efectos de la deficiencia de agua son muy importantes. Sin embargo, esas investigaciones presentan numerosas dificultades por lo que no es de extrañar que la

literatura sobre la resistencia de las plantas a la sequía sea considerable. Dentro de esa "inmensa masa de información" (Lange, 1975) se encuentran trabajos que dan una visión general sobre:

- a- Relaciones planta-agua (Kozlowski, 1968, 1972, 1976; Levitt, 1956, 1972; Stout, 1976).
- b- Técnicas para medir las condiciones hídricas en las plantas (Sullivan, 1971, Slavik, 1974)

A pesar de la gran cantidad de información disponible, la resistencia a la sequía (palabra usada en un sentido general) sigue siendo uno de los problemas mayores en agricultura (Sullivan y Blum, 1970). Por ejemplo, se sabe muy poco sobre las causas fisiológicas responsables de la disminución de la producción de granos durante los períodos secos (Boyer y McPherson, 1975).

En el presente trabajo, el autor se propone de una manera práctica:

- a- Presentar las dificultades asociadas con los estudios sobre la resistencia a la sequía.
- b- Definir las condiciones en las cuales se produce una deficiencia hídrica.
- c- Hacer un inventario y análisis de los principales parámetros para estudiar la resistencia a sequía en las plantas.
- d- Recomendar un modelo sinóptico de evaluación del material vegetal (sorgo y mijo en el presente caso), para reducir los inconvenientes originados por la gran complejidad del problema de la resistencia a la sequía.

Todo conduce hacia una mejor comprensión de la resistencia general a la sequía tal como se entiende este fenómeno en las regiones expuestas a temperaturas altas y condiciones deficientes de humedad en el suelo y en la atmósfera.

## 1. PROBLEMAS INHERENTES A LOS ESTUDIOS SOBRE

### LA RESISTENCIA A LA SEQUIA

#### 1.1. Ausencia de un mecanismo universal de adaptación de las plantas a la sequía y de un método polivalente de evaluación

Para informarse sobre estos aspectos leer los trabajos de Henckel (1964) y Sullivan (1971).

#### 1.2. Imprecisión de ciertos métodos o de ciertas experiencias de laboratorio o de campo

En un experimento sobre resistencia a sequía parecía que un cultivar de tabaco era más resistente a la sequía que otro, pero resultó que el primero había sido plantado a una densidad dos veces menor que el segundo. Consecuentemente el primero tuvo mayor cantidad de agua disponible y parecía más resistente (Levitt, 1972).

Las fluctuaciones de las condiciones de campo hacen difícil e incierto el desarrollo de métodos de selección varietal (Wright, 1963).

#### 1.3. Contradicciones en las opiniones de los autores

Gautreau (1966) ha revisado las opiniones contradictorias de los investigadores sobre la importancia de las pruebas de germinación efectuadas con los compuestos para producir tensión osmótica (manitol, sucrosa, etc.). Buchinger (1930) por ejemplo consideró esa técnica como útil para la selección de cultivares de trigo. Binz (1939) y Schmidt et al. (1940) opinaron en forma contradictoria. Sin embargo, Gautreau (1967) señaló que ensayos con sucrosa sobre cultivares de maní (Arachis hypogaea L.) coincidieron con el comportamiento de los mismos en el campo.

#### 1.4. Especificidad y diversidad del ambiente

En las condiciones de Nebraska, el cultivar de sorgo 'C-42-Y' fué más resistente a la sequía que el 'RS-610'. Lo contrario sucedió en Israel (Eastin\*, 1977, comunicación personal).

#### 1.5. Especificidad y diversidad del material vegetal

Las partes económicas de las plantas no son los mismos órganos para todas (hojas en el caso de plantas forrajeras, tallo para sorgo azucarero, grano para el sorgo de grano). Las hojas inferiores tienden a ser más mesomórficas que las hojas superiores (que son más xeromórficas), las primeras se encuentran más cerca de la fuente de abastecimiento de agua (Levitt, 1972).

Los cultivares de sorgo 'C-42-Y' y 'RS-626' se comportan de manera diferente para asegurar la supervivencia de su inflorescencia en medios secos, 'C-42-Y' efectúa una translocación de la mayor parte de los productos de la asimilación de las hojas hacia la panícula en desarrollo. Por lo contrario, el cultivar "RS-626" los transloca más bien hacia las partes inferiores de la planta tales como la parte basal del tallo y raíces (Sullivan y Eastin, 1974).

#### 1.6. Variaciones en las reacciones de las plantas

Se dividió el proceso de deshidratación de las plantas en vía de adaptación a sequía en 2 partes: reacción y restitución. En la primera fase se observa una disminución de la viscosidad del protoplasma seguida de un aumento en la segunda fase. Al tercer día de iniciada la sequía, la viscosidad protoplasmática es mayor que la viscosidad original y el proceso de adaptación a la sequía ("drought hardening") realmente se inicia (Henckel, 1964).

---

\* Dr. J. D. Eastin, Fitofisiólogo, Universidad de Nebraska, Lincoln, Nebraska, USA

Blum y Ebercon (1976) han observado un decrecimiento de la resistencia a la desecación de genotipos de sorgo con la edad, corroborando así los resultados de trabajos anteriores de Singh et al (1974).

Es generalmente admitido que los cereales son más sensibles a la sequía durante el desarrollo de las flores y la floración (Boyer y McPherson 1975).

1.7. Falta de correlación entre las propiedades de las plantas (drought traits) consideradas como asociadas con la resistencia a la sequía

Blum y Ebercon (1976) no han encontrado ninguna relación entre la resistencia a la desecación y otras propiedades tales como acumulación de prolina libre, con el déficit hídrico (water stress) o con la rehidratación (recovery). El maíz y el mijo son muy resistentes al calor (Henckel, 1964; Sullivan y Eastin, 1974) pero medianamente resistentes a la desecación (Sullivan, 1972). Todavía no se ha podido encontrar una correlación completa entre las características individuales de plantas y su resistencia a la sequía para usarse como índices de su resistencia (Wright and Streetman, 1960).

1.8. Diferente importancia de las propiedades de las plantas asociadas a su resistencia a la sequía en un ambiente determinado

Un ejemplo de esta situación es un sistema radical bien desarrollado que es una ventaja en ciertos casos y una desventaja en otros. Si las reservas de agua son escasas o si la sequía es prolongada, un desarrollo radicular grande puede poner en peligro la supervivencia de la planta.

1.9. Problemas debidos a características anatómicas o fisiológicas

El cierre de los estomas reduce la transpiración y al mismo tiempo la fotosíntesis. Al reducirse la transpiración ocurre una elevación de

la temperatura de las hojas (en maíz y mijo) e incluso pueden ocurrir quemaduras foliares. Una transpiración fuerte (pérdida de agua) puede ser útil para enfriar las hojas.

Las plantas que ahorran el agua (water savers) pueden reducir inutilmente su fotosíntesis al cerrar los estomas de las hojas en ausencia de sequía (Levitt, 1972).

La reducción de la transpiración por senectud o caídas de las hojas reduce la actividad fotosintética de la planta.

La tolerancia a la sequía puede causar una suspensión o un estancamiento del crecimiento. La existencia en las plantas de un mecanismo de "escape", "**evasión**" (avoidance) o "fuga" o de uno en que se asocian la tolerancia y la evasión es muy deseable (Sullivan, 1972).

#### 1.10. Tendencia de los investigadores a descuidar el estado hídrico de la planta y poner más atención al estado hídrico del suelo

Sobre este tema se encuentran opiniones interesantes en el trabajo de Kramer (1959).

#### 1.11. La gran complejidad del problema de la resistencia a la sequía: pluralidad de genes, interacción de factores y otros aspectos

Los caracteres asociados a los mecanismos de "evasión" y de tolerancia a la desecación dependen de muchos genes, por lo tanto puede resultar muy difícil descubrir métodos de selección de cultivares (Brandreth, 1976).

La complejidad de la resistencia a la sequía de las plantas se origina por el carácter inseparable de los factores siguientes: morfología, fisiología y bioquímica vegetales, condiciones del suelo y de la atmósfera (Wright y Streetman, 1960).

## 2. CONDICIONES QUE PRODUCEN DEFICIENCIAS HIDRICAS EN LAS PLANTAS

### 2.1. Tipos de deficiencia hídrica

Levitt (1972) ha enumerado las condiciones que pueden causar una deficiencia hídrica: a) un desequilibrio entre la transpiración y la absorción de agua por las raíces expuestas a bajas temperaturas; b) una desecación o deshidratación debida a heladas; c) la sequía; d) el calor; e) la presión osmótica producida por sales disueltas en la solución del suelo.

En esta última categoría se podrían añadir las presiones producidas por compuestos no salinos como manitol, glicol polietilénico (PEG), etc. La expresión "sequía fisiológica" utilizada por primera vez al comienzo de este siglo sirve para definir el efecto en las plantas de la presión osmótica alta en la solución en que están las raíces (Wilsie, 1961).

Wesselius y Brouwer (1972) han producido déficit hídrico en el maíz de tres maneras: a) desecando el suelo de las macetas que llevan las plantas; b) percolando el suelo varias veces con NaCl y c) enfriando al medio radical en un baño frío.

De una manera general se puede decir que las diferentes condiciones que causan un déficit hídrico en la planta provocan síntomas generales tales como perturbación de la síntesis de las proteínas, destrucción o disminución de la tasa de producción de las proteínas existentes y acumulación de productos tóxicos. Las plantas adaptadas a bajas temperaturas, al calor y a la sequía presentan ciertas analogías metabólicas como por ejemplo acumulación de prolina.

Los daños causados por un déficit hídrico varían con la intensidad de dicho déficit como lo indican los Cuadros 1 y 2.\*

Existen otras formas de relaciones entre los diferentes tipos de déficit hídrico como por ejemplo las condiciones anormales de baja humedad del suelo (sequía común) pueden causar adaptación a la helada (Levitt, 1956, CHEN, et al, 1975) o pueden también aumentar la resistencia al calor (termotolerancia).

## 2.2. Conceptos de la resistencia a la sequía

### 2.2.1. Definiciones de la sequía

Al hablar de sequía se supone que existe una condición de la atmósfera y/o del suelo que impide a la planta conseguir un abastecimiento suficiente de agua para su buen funcionamiento (Miller, 1938).

Por sequía a nivel de campo puede entenderse también como un período de 15 días o más sin lluvia medible; la duración de ese período teniendo solamente una importancia cualitativa, (May y Milthorpe, 1962). La sequía en estas condiciones se produce cuando la humedad del suelo se agota hasta alcanzar el punto de marchitez (Chang, 1968).

Estas definiciones corresponden a la opinión general de los agrónomos tienen de la sequía. Ya se ha visto (sección 2.1.) que se pueden abarcar, bajo este término otras formas de producir déficit hídrico.

### 2.2.2. Definiciones de la resistencia a la sequía

La resistencia a la sequía había sido antiguamente asociada al xerofitismo y al xeromorfismo. Antiguas ideas consideraban la pérdida de agua como "factor primario" (Wilsie, 1961). Como lo ha demostrado Levitt (1972), entre los xerófitos existen ahorradores de agua ("Water savers"), y también gastadores de agua ("Water spenders").

---

\* Ver apéndice para cuadros y figuras

Los detalles que se indican a continuación permiten tener una idea general del fenómeno de la resistencia a la sequía y al mismo tiempo de su complejidad. Es necesario señalar que las diferencias presentadas a continuación no son rígidas.

a. Opiniones asociadas al xerofitismo (morfológico o fisiológico). La resistencia a la sequía implica la posesión de características morfológicas y/o fisiológicas permitiendo a la planta aguantar la sequía y a veces el calor intenso y la radiación así como los vientos violentos, los daños de tormentas de arena y de los sirocos. Dentro de las características xerofíticas morfológicas y fisiológicas hay que incluir:

Achicamiento de las células (incluso las de los estomas)

Aumento de espesor de las paredes celulares

Desarrollo acentuado del mesófilo en empalizada

Aumento del número de los estomas y de los haces vasculares.

Presión osmótica del jugo celular más alta que la de los mesófitos (Oppenheimer, 1961).

Martín (1930), basándose en esas opiniones consideró el sorgo más resistente a la sequía que el maíz; las diferencias más importantes entre las dos plantas se encuentran al nivel de la epidermis (presencia en el sorgo de una capa de cera).

b. Opiniones basadas únicamente sobre la capacidad de resistir a la desecación.

En trabajos sobre las raíces de Bromus inermis Leyss., se consideró la resistencia a la sequía como la capacidad de prevenir y de aguantar la desecación (Wright y Streetman, 1960). Para Wilsie (1961),

la verdadera resistencia a la sequía depende principalmente del grado de desecación que el protoplasma de una planta puede soportar.

c. Opiniones basadas sobre los mecanismos de evasión ("avoidance"), y/o de resistencia, y/o de tolerancia.

Cabe mencionar como guía sobre este tema los trabajos de Shantz (1927), de Levitt (1956, 1972), de May y Milthorpe (1962) y de Krochko y Bewley (1975).

Como ilustración se pueden mencionar las ideas de los cuatro primeros autores. Shantz (1927) y May y Milthorpe (1962) tienen una opinión casi idéntica de la resistencia a la sequía. Shantz (1927) por otra parte reconoció las categorías siguientes:

Escape o fuga a la sequía (drought escaping)

Evasión a la sequía (drought evading)

Tolerancia a la sequía (drought enduring)

Resistencia a la sequía (drought resistant)

May y Milthorpe (1962) reconoció las siguientes categorías:

Escape o fuga de la sequía (drought escape)

Tolerancia a la sequía (drought endurance)

El mecanismo de escape a la sequía existe cuando la planta logra terminar su ciclo antes de ser expuesta a una sequía grave. Es el caso del trigo en Australia e India.

El mecanismo "tolerancia" puede existir con una concentración baja o alta de agua "interna" (en la planta). En el primer caso, es sinónimo de resistencia a la desecación.

Los mecanismos "evasión" y "resistencia" implican un ahorro del agua. Además, este último aspecto supone una exploración del suelo seco por raíces eficientes.

Levitt (1956, 1972) estima que la resistencia a la sequía está relacionada al mecanismo de evasión o al de tolerancia. Esta corresponde al valor en porcentaje en que la humedad relativa letal es inferior a la humedad relativa en equilibrio con el jugo celular de la planta turgente. Es el déficit hídrico que es suficiente para matar al 50% de las células de un tejido:

$$R_d (\text{resistencia a la sequía}) = \Psi_{e 50} = T_d (\text{tolerancia a la sequía}) \times A_d 50 (\text{"fuga crítica" a la sequía}).$$

#### d. Opiniones universales

La resistencia a la sequía es el resultado de la acción compleja de muchas características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas. Pocas veces se hace una distinción entre la resistencia de calor y la resistencia a la sequía ya que la deficiencia en agua en condiciones naturales viene acompañadas generalmente por temperaturas altas (Sullivan, 1976). Este autor y varios otros han adoptado la posición de Levitt (1956, 1972).

Otros autores que no establecen diferencias entre la resistencia al calor y la resistencia a la sequía son: Heyne y Laude (1940); Julander (1945); Kaloyereas (1958); Henckel (1964); Williams et al (1967) y Mishra et al (1968).

Henckel (1964), no obstante admite que la resistencia a la sequía no está siempre asociada a la resistencia al calor. Se basa sobre el hecho que los cactus (las más termoresistentes entre las plantas floríferas según Iljin, 1957), no aguantan la deshidratación.

A la luz de todas esas observaciones, es prudente considerar la resistencia a la sequía como un fenómeno complejo, polifacético. Por esta razón, numerosos autores basan el estudio de este fenómeno sobre más de un aspecto. El crédito de que disfrutaba el xerofitismo parece que ha decaído. Williams et al (1967) están de acuerdo con la opinión según la cual se logra muy poco éxito al seleccionar las plantas a partir de características morfológicas. Hurd (1975) opina lo mismo, considerando como académicas las investigaciones que tienden a asociar caracteres de las plantas a la resistencia a la sequia, a comparar las xerófitas con las mesófitas o las especies entre sí.

### 3. PARAMETROS DE EVALUACION E INDICADORES DE LA RESISTENCIA A LA SEQUIA

#### 3.1. Generalidades

Los aspectos de las plantas que algunos autores consideran importantes para evaluar la resistencia a la sequía varían mucho.

Sullivan (1971) escogió los siguientes criterios:

- a) Mantenimiento de un alto potencial hídrico en la planta
- b) Mecanismo estomatal con resistencia a la difusión del vapor de agua, y
- c) Tolerancia al calor y a la desecación

Hurd (1975) presenta una lista que él estima aun incompleta de 8 aspectos con la resistencia a la sequía:

- a) Tipo de desarrollo de la raíz y sus relaciones con la absorción del agua
- b) Influencia de la sequía sobre el potencial hídrico y la fotosíntesis
- c) Comportamiento estomatal y transpiración
- d) Tipos de sistema foliar y sus relaciones con la transpiración
- e) Relaciones entre ritmos de crecimiento y fases de desarrollo de las plantas
- f) Almacenamiento de los productos derivados de la fotosíntesis
- g) Capacidad de tolerar una desecación fuerte
- h) Naturaleza bioquímica del protoplasma y tensión de succión

La diversidad de los aspectos mencionados por los dos autores refleja la dificultad de evaluar la resistencia a la sequía a partir de un solo parámetro.

No se debe olvidar que las propiedades asociadas a la resistencia de una planta a la sequía no tienen la misma importancia en una región dada.

### 3.2. Parámetros - índices

Disociar los factores que influyen sobre la resistencia a la sequía de las plantas no es fácil. La resistencia a la sequía es el resultado de la asociación compleja de muchas características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas y es dudoso que uno solo de los criterios sea adecuado para seleccionar los genotipos resistentes a la sequía (Sullivan y Ross, 1977). Para presentar la información en una forma sencilla, se tratará de agrupar los parámetros e indicadores bajo ciertos criterios, evitando en lo posible duplicar la información.

#### 3.2.1. Estado hídrico de las plantas, estado térmico o reacciones al calor

$$a) \text{ Contenido de agua (\%)} = \frac{\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}^*}{\text{Peso fresco}} \times 100 \quad (\text{I})$$

El contenido de agua de constitución ("bound water"), expresado en g de agua/g de materia seca, es uno de los parámetros metabólicos que se asocian a la resistencia de las plantas a la sequía (Calvert, 1935, Granfield, 1943).

$$b) \text{ Contenido relativo de agua} =$$

$$\frac{\text{Peso fresco al muestreo} - \text{Peso seco}}{\text{Peso fresco a saturación} - \text{Peso seco}} \times 100 \quad (\text{II})$$

$$c) \text{ Déficit de saturación hídrica} = \frac{\text{Peso fresco a saturación} - \text{Peso fresco al muestreo}}{\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}} \times 100 \quad (\text{III})$$

---

\* A temperatura entre 75 y 105°C hasta peso constante

d) Potencial hídrico  $\psi$   
 (= tensión de succión,  
 déficit de presión de  
 difusión)

$$= \frac{RT}{V} \cdot \ln \frac{P}{P_0} \quad (IV)$$

R= constante de gas ideal=0.082 l/atm

T= temperatura absoluta

V= volumen molal parcial del agua=  
 0.018 l

$\frac{P}{P_0}$  = humedad relativa

El potencial hídrico es medido por medio de psicrómetros, psicrómetros-higrómetros (en partes de plantas y en suelos). La bomba de presión (SCHOLANDER et al, 1965) es más bien un instrumento de campo, que permite medir el potencial del agua de los tejidos próximos a los vasos (de hojas, de tallos, de ramas) gracias a la ecuación siguiente:

$$P = \psi_w - \psi_s \quad (V)$$

P = presión obtenida con el aparato

$\psi_w$  = potencial del agua de los tejidos o de las células

(w = agua)

$\psi_s$  = potencial osmótico de la savia, próximo a cero

(s = savia)

El material vegetal se encuentra dentro de la cámara de presión.

El potencial hídrico ( $\psi$ ) se define a veces por la ecuación:

$$\bar{\psi} = \psi_s + \psi_m + \psi_p \iff \psi_s + \psi_p \quad (VI)$$

$\psi_s$  = potencial osmótico de la savia

$\psi_m$  = potencial matricial

$\psi_p$  = potencial de turgor (papel importante en el crecimiento)

Potencial hídrico ( $\psi$ ) crítico (hojas) = Potencial hídrico ( $\psi$ )  
 al cual se consigue 50% de supervivencia  
 (rehidratación) del tejido vegetal

El potencial hídrico ( $\psi$ ) es generalmente expresado en bares o  
 atmósferas

$$e) \text{ Grado de succulencia en hojas} = \frac{\text{Contenido de agua (g)}}{\text{Area (dm}^2\text{)}} \quad (\text{VII})$$

$$f) \text{ Tolerancia a la desecación (método de discos foliares y conductividad eléctrica)} = 100 - \frac{100-B}{100-A} = \% \text{ de daños} \quad (\text{VIII})$$

$$A = \frac{C}{C_t} \times 100$$

C= Conductividad del líquido en que se encuentran discos  
 de hojas de plantas testigo que no se sometieron a altas  
 temperaturas

C<sub>t</sub>= Conductividad del líquido con los discos de hojas de  
 plantas testigo cuyas células se murieron por acción  
 de temperatura (85C)

$$B = \frac{T}{T_t} \times 100$$

T= Conductividad del líquido en que se encuentran discos  
 de hojas de plantas tratadas que no se sometieron a  
 altas temperaturas (solución donde flotan los discos  
 contiene desecante)

T<sub>t</sub>= Conductividad del líquido con discos de hojas de plan-  
 tas tratadas cuyas células se murieron por acción de  
 temperaturas (85C)

El PEG (glicol polietilénico) que lleva también el nombre comercial de Carbowax puede ser utilizado como desecante en la solución donde flotan los discos de hojas. La misma fórmula es utilizada para determinar la tolerancia al calor. El tratamiento térmico consiste entonces en someter tubos, conteniendo agua deionizada y los discos al calor de un baño de 48C (IX). El método utilizado en VIII y IX es considerado como más práctico que los que requieren el uso de plantas enteras como los descritos por Julander, 1945; Williams et al, 1967; Kilen y Andrew, 1969. En el capítulo 4 se da más información sobre VIII y IX.

Sullivan (1972) considera 3 niveles en la tolerancia al calor: alto, mediano y bajo, dependiendo de las temperaturas que causan 50% de daños a los tejidos. Estas son de 49C o más, 47C a 48,9C y 46,9C o menos respectivamente, para los diferentes niveles.

- g) Índice de estabilidad de la clorofila. Este se obtiene de la diferencia entre el porcentaje de transmisión de luz obtenido a través de un filtrado de clorofila de hojas sometidas al calor y el porcentaje obtenido con el filtrado de hojas testigo. (X)
- h) Capacidad de germinar en presencia de agentes osmóticos. (XI)

Esta es la capacidad de germinar en líquidos acuosos de productos que puros o en solución desarrollan presiones

osmóticas elevadas como manitol, sucrosa, PEG, etc; este último producto es considerado como el mejor por ciertos autores. Como referencia se pueden mencionar los trabajos de Uhvits (1946), Repp y Killian (1956), Parmar y Moore (1966) y (1968), Gautreau (1966), Salvik (1974), Hadas (1976), y Saint-Clair (1976).

En lo que se refiere al contenido de agua en los tejidos, existe una controversia. Según ciertos autores (Weatherley, 1959; Barrs, 1968, Sullivan, 1971) consideran que ese parámetro es poco útil, siendo más importante la turgencia relativa (Sullivan, 1971), pero según otros es un criterio útil para comparar especies o cultivares desde el punto de vista de la resistencia a la sequía. Martín (1930) hizo notar que las plantas y los tejidos de maíz se desecaban más rápidamente que los del sorgo, y en este último caso se notaron diferencias entre el cultivar 'Standard Feterita' por un lado y 'Dwarf Yellow Miló' con 'Dawn Kafir' por el otro. Hurd (1976) explica la posibilidad de que el contenido de agua podría ser más útil que el déficit de saturación (III).

La medida del potencial del agua  $\psi$  (IV) se hizo más familiar a los investigadores. Este es generalmente reconocido como un índice útil de déficit hídrico de plantas y las medidas de ese parámetro pueden jugar un papel importante en la selección para la resistencia a la sequía (Hurd, 1975). Sin embargo cabe destacar que esos investigadores previenen contra una sobreestimación de la importancia del potencial hídrico  $\psi$ . Kaul (1976) pensó que la medida de  $\psi$  no fue práctica cuando se trató de hacer selecciones dentro de un material genético numeroso. Clark y

Hiler (1973) estiman que los valores de  $\psi$  reflejan mejor el déficit hídrico durante el período vegetativo que durante el reproductivo. Brady et al. (1974) no han encontrado ninguna diferencia de esa índole. Boyer y McPherson (1975) señalaron que incluso con valores altos de  $\psi$  (caso de hojas que recuperan su turgescencia merced al riego), el ritmo de la fotosíntesis puede permanecer anormal.

Las relaciones entre el contenido en agua relativo y  $\psi$ , y entre el déficit de saturación y  $\psi$  son mostrados en figuras 1 y 2. Se puede considerar que un pequeño aumento del déficit de saturación por unidad de disminución de  $\psi$  es considerado como asociado a la resistencia a la sequía (Blum, 1974).

Sullivan (1976) ha hallado que los resultados experimentales obtenidos con la prueba sobre la tolerancia al calor son compatibles con los que son derivados del cálculo del índice de estabilidad de la clorofila (IEC) (cuadro 3).

Referencias generales sobre estado hídrico de plantas y reacciones al calor: Weatherley (1950), Spanner (1951), Richards y Ogata (1958), Barrs y Weatherley (1962), Scholander et al. (1965), Sullivan et al. (1968), Sullivan (1971), Levitt (1972), Meyer y Boyer (1972), Neumann et al. (1974) Campbell et al. (1973), Slavik (1974).

### 3.2.2. Fisiología, metabolismo, crecimiento y desarrollo en general

#### a) Comportamiento de los estomas:

El estado hídrico de las hojas, las condiciones ambientales (luz, temperatura, etc) las hormonas (el ácido abscísico principalmente, el ácido fáséico), ácidos orgánicos y el ion  $K^+$

son factores que influyen sobre la apertura de los estomas. Estos a su vez, tienen una influencia directa sobre la fotosíntesis (fijación de  $\text{CO}_2$ ), la respiración (emisión de  $\text{CO}_2$ ) y la transpiración (pérdida de agua por la planta). La fijación no estomática de  $\text{CO}_2$  y el control no estomático de la transpiración son generalmente considerados como fenómenos de importancia solamente en casos particulares.

La medida de la resistencia a la difusión del vapor de agua (efectuado con un porómetro y expresada en  $\text{seg/cm}$ ) da una indicación satisfactoria del grado de abertura estomática. Cuanto más alto el valor, menos abiertos están los estomas. El déficit hídrico en la planta es responsable del proceso del cierre de los estomas cuando las otras condiciones son óptimas. Ese efecto es utilizado para estudiar las plantas desde el punto de vista de su resistencia a la sequía. Sánchez-Díaz et al. (1969) y Sánchez-Díaz y Kramer (1971) han hallado que durante el desecamiento del suelo, los estomas del maíz se cierran bajo valores de  $\psi$  superiores a los que han causado el mismo efecto en el sorgo. Es decir que el sorgo cierra sus estomas bajo un déficit hídrico mayor que el que induce el cierre de los estomas en el maíz.

Otros autores asocian íntimamente abertura estomática y resistencia a la sequía. La resistencia a la sequía del sorgo (y de algunos cultivares de maíz y de maní) está asociada a la habilidad de los estomas de volver a funcionar después de una sequía y de asegurar así altas tasas de fotosíntesis (May y

Milthorpe, 1962).

La determinación de la tasa de fotosíntesis bajo un déficit hídrico constituye una segunda posibilidad para los investigadores interesados en la resistencia a la sequía. Se atribuye generalmente la disminución de la tasa de fotosíntesis que se observa en las plantas en presencia de la sequía a un aumento en la resistencia a la difusión del  $\text{CO}_2$ .

La influencia de la sequía sobre el sistema enzimático de la fotosíntesis es un tópico controversial. (Sullivan y Eastin, 1974).

Además de los métodos tradicionales de medida de la fotosíntesis, se han desarrollado otros para facilitar la comparación intervarietal. Por ejemplo, Blum y Sullivan (1972) utilizan segmentos foliares para comparar la fotosíntesis (expresada en  $\text{ml O}_2$  producido/h/cm<sup>2</sup>) entre genotipos de sorgo expuestos a diferentes niveles de déficit de saturación de humedad en el aire. Dedio et al. (1976) han hallado que el uso del "respirometro diferencial" y el empleo de  $^{14}\text{CO}_2$  constituye una buena técnica de selección de cultivares de trigo.

En el caso del trigo, se considera la fotosíntesis de la hoja de la espiga ("flag leaf") como un buen indicador del rendimiento futuro en grano (Kaul, 1974). Las hojas superiores del sorgo y del mijo juegan un papel importante en el almacenamiento de las reservas en los granos.

Boyer y McPherson (1975) señalaron la importancia de la translocación de los productos de la fotosíntesis en los estudios sobre la sequía. Hicieron también observar que el alargamiento celular es la actividad más importante el período vegetativo de los cereales y que la fotosíntesis afecta más la producción de los granos durante el período reproductivo.

La respiración es también afectada por la sequía. Como este proceso se caracteriza por utilizar los productos de la fotosíntesis, en desequilibrio entre fotosíntesis y respiración puede acusar el debilitamiento e incluso la muerte de la planta si la respiración es excesiva en relación a la fotosíntesis.

Pueden existir diferencias varietales en actividad respiratoria bajo el efecto de la sequía. Refiriéndose a la literatura, May y Milthorpe (1962) determinaron que anomalías en el lado del sistema ADP-ATP provocaron un aumento de la cantidad de  $\text{CO}_2$  emitido (sin fosforilación oxidativa), seguido de una baja debido a una reducción en la formación de fosfatos (de hexosa). Según opinión de Kaul (1967), Gates y Bonner (1959) sin embargo no encontraron diferencias en la incorporación de  $^{32}\text{P}$  en los ácidos nucleicos entre plantas padeciendo de sequía y sus testigos respectivos. Se cree generalmente que la respiración es menos afectada que la fotosíntesis por la sequía.

La transpiración es también otro fenómeno que está asociado a la abertura de los estomas. La transpiración cuticular puede ser importante ya que en ciertos casos puede representar una cuarta parte de la transpiración total (Oppenheier, 1961). Además, la presencia de una capa de cera (Martin, 1930) y de filamentos cerosos (Sánchez-Díaz *et al.*, mayor resistencia a la sequía. Más evidencia de esa contribución de la cera se siguió con un aumento de 40% en la transpiración foliar como consecuencia de la desaparición de la capa protectora (Sánchez-Díaz *et al.*, 1972).

El estudio de la economía del agua por las plantas puede tener menos

importancia que lo que se supone en lo que se refiere a la resistencia a la sequía. En efecto hay plantas que enfrían sus hojas mediante una transpiración activa y evitan así quemarse por el calor; es un mecanismo de evasión (avoidance). Además, se encuentran plantas "gastadoras de agua" ("water spenders") incluso entre las xerófitas (Levitt, 1972). Por supuesto, una planta que ahorra el agua y evita o disminuye al mismo tiempo los efectos de problemas hídricos o térmicos, tiene una gran ventaja sobre cualquiera que sea menos eficiente. Se sabe también que el enfriamiento por transpiración forma parte de los mecanismos más interesantes de la termoresistencia. Aunque la transpiración es influenciada por la sequía osmótica de los tejidos, no se puede considerar ese último aspecto como un criterio indispensable para la resistencia a la sequía (Iljin, 1957).

b). Fórmulas asociadas con la transpiración

b.1. Potencial hídrico total ( $\psi_t$ ) en un punto P de una planta que transpira

$$\psi_t = \psi_{\text{suelo}} + \psi_g + \sum_S^P J_i \cdot R_i \quad (\text{XII})$$

$\psi_{\text{suelo}}$  = potencial del agua del suelo

$\psi_g$  = componente hidrostático de gravedad (gravitación)

$\sum_S^P J_i \cdot R_i$  = producto de los "flujos" parciales (del suelo s al punto P)  $J_i$  y de las resistencias parciales  $R_i$  a lo largo del

sistema de transporte de agua por las raíces, los tallos, las ramas, siendo el flujo líquido en los tallos medido por el método magnetohidrodinámico (Lange, 1975).

$$b.2. \text{ Ad (evasión a la sequía)} = \frac{\psi_o - \psi_e}{\psi_o - \psi_p} \longleftrightarrow \frac{\psi_e}{\psi_p} \quad (\text{XIII})$$

$\psi_o$  =  $\psi$  a saturación

$\psi_e$  =  $\psi$  del medio ambiente

$\psi_p$  =  $\psi$  de la planta al estado estable

$\psi_o - \psi_e$  =  $\psi$  potencial de absorción de agua al estado estable (absorción = transpiración)

$\psi_o - \psi_p$  = baja en el estado estable por debajo del estado de saturación (Levitt, 1972)

b.3. P (producción de materia seca en g)

$$P = MWE^{-1} \quad (\text{XIV})$$

W = transpiración (Kg)

E = evaporación mm/día

M = constante, específica para cada planta (de Wit, 1958)

b.4. Coeficiente de transpiración

$$(\text{CT}) = \text{agua utilizada/materia seca producida} \quad (\text{XV})$$

## b.5. Eficiencia de la transpiración

= materia seca producida/agua  
utilizada (XVI)

b.6. Tasa de transpiración = eliminación neta de vapor de  
agua/tiempo/absorción neta de  
CO<sub>2</sub>

= CT x 1.5 (la materia seca pro-  
ducida por la fotosíntesis sien-  
do igual al peso de CO<sub>2</sub> absor-  
bido x 0.67) (XVII)

## b.7. Eficiencia fotosintética e

hídrica= Cantidad de CO<sub>2</sub> absorbido/uni-  
dad de agua transpirada

(Bjorkman y Beery, 1973)  
(XVIII)

c). Indicadores metabólicos

Entre los indicadores metabólicos (llamados también biológi-  
cos o fisiológicos) de la resistencia a la sequía encontra-  
dos en la literatura, conviene mencionar los siguientes:  
los azúcares; los ácidos nucleicos (RNA y DNA); las proteínas;  
la prolina; la reductasa de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> y el ácido abscísico.

Varios autores han encontrado una acumulación de azúcares en plan-  
tas sometidas a déficit hídrico (Iljin, 1957; Wright y Streetman,  
1960; Levitt, 1972; Wesselius y Brouwer, 1972). En el caso de dos  
cultivos de arroz, se observó que diferencias en sus concentraciones en  
azúcares estaban relacionadas con su diferente comportamiento frente a

la sequía (Levitt, 1972).

En el estado actual de las investigaciones, es difícil decir que la presencia de los azúcares es un índice infalible de la resistencia a la sequía ya que la opinión de los investigadores sobre este tema es muy variable.

El contenido en RNA y DNA de las plantas disminuye generalmente bajo sequía. Como esos ácidos juegan un papel importante en el crecimiento (formación de proteínas, división celular), es normal que se les asocie a la resistencia a la sequía. La actividad de la RNAasa es también estudiada en función de esa característica. Cambios en las relaciones entre los nucleótidos han sido notados bajo sequía. Es útil señalar que la disminución del RNA debida a la sequía no es general. West (1962) señaló más bien un incremento de ese ácido y el contenido de nucleótidos y de proteínas en condiciones de sequía.

Otras referencias en relación a este tema son: Stute y Todd (1968), Salisbury y Ross (1969); Meyer y Boyer (1972); Brandle et al (1973).

El contenido en proteínas y su estabilidad han sido objetos de estudios en que se ha intentado asociar esos aspectos con la resistencia a la sequía. En la literatura se está acumulando evidencia de una baja del contenido de proteínas bajo condiciones anormales de agua o de calor. En los estudios se toman en cuenta a veces los lazos S-S (o SH) de las proteínas. Sullivan y Kinbacher (1967) encontraron que los lazos S-S de la carboxidismutasa extraída de las hojas del frijol "tepary" (termotolerante) habían modificado su posición durante el proceso de adaptación al calor. La ruptura de esos lazos redujo la termoresistencia de

las plantas. Referencias adicionales sobre este tema son: Gaff, 1966; Sullivan y Eastin, 1974; Stettin, 1976.

Un incremento detectable del contenido de prolina en plantas sometidas a déficit hídrico (naranja, cebada, trigo, sorgo y soya) ha sido encontrado por numerosos autores. La proteólisis y también la formación 'de novo' de ese aminoácido explican en parte ese fenómeno. Es posible detectar una acumulación de 200 veces más prolina en tejidos deshidratados de sorgo que en tejidos que no han sido sometidos a déficit hídrico. La existencia de correlación entre acumulación y condiciones de sequía permite considerar la prolina como una fuente de energía respiratoria. Como es el caso con la mayoría de los aspectos abarcados en el presente estudio, la importancia de la prolina como indicadora de la resistencia a la sequía es tópicamente de controversia. Se puede obtener información detallada sobre la prolina en relación a la resistencia a la sequía en Barnett y Naylar (1966); Lange (1975); Blum y Ebercon (1976); Sullivan y Ross (1977).

Boyer y McPherson (1975) explicaron la importancia de una disminución del nivel de la reductasa del  $\text{NO}_3^-$  bajo sequía de la manera siguiente: la enzima es un indicador de la síntesis de las proteínas en la planta y es el primer compuesto a ser comprometido en la reducción del  $\text{NO}_3^-$  y su incorporación a las proteínas en forma de amina. Resulta que una falla en el sistema enzimático a ese nivel contribuye a empobrecer el grano (de los cereales) en productos nitrogenados. Concluyen los autores que son necesarios más investigadores antes que se pueda decir que la selección por la obtención de una actividad importante de la reductasa de  $\text{NO}_3^-$  y de un alto contenido de proteínas vegetales se traduzca

en una alta cantidad de proteínas en los granos de ciertas plantas.

Cabe señalar aquí que la enzima puede perder actividad bajo ciertas condiciones de luz. Bardzik et al (1971) y Deckard y Busch (1978) comentan en sus trabajos aspectos relacionados con este tema.

Hay una correlación entre el aumento del contenido en ácido abscísico (ABA) y la acumulación de la prolina (libre) en las hojas (Lange, 1975). El ABA reduce la permeabilidad de las raíces y reduce la transpiración al provocar el cierre de los estomas. Estas propiedades juntas al hecho de que se acumula en las plantas expuestas a la sequía explican la asociación de este ácido con la resistencia a la sequía.

Es fácil observar (Cuadro 4) que el cultivar 'Latente' tiene más ABA que los cultivares europeos 'Anjou 210' y 'LG11' incluso al nivel de los testigos. Por otra parte se puede señalar que en condiciones adversas de humedad, se produce una acumulación sensible de ABA en las hojas. El mismo fenómeno se produce en otras plantas como el tomate (Stocker, 1961).

Aunque no es necesario mencionar otra vez las complicaciones fisiológicas que causa el cierre de los estomas, es útil señalar que el alto contenido en ABA inducido por condiciones anormales de agua o de calor no es un indicador que satisface a todos los investigadores. Lo mismo ocurre con los demás indicadores metabólicos por eso Sullivan y Ross (1977) opinan que actualmente no se conocen respuestas definitivas de esas reacciones bioquímicas que se podrían considerar como útiles en la selección de genotipos de plantas para resistencia a la desecación y al calor.

d). Crecimiento vegetativo y reproductivo (Rendimiento)

Bajo este t3pico se colocan par3metros como la tasa relativa de crecimiento, la producci3n de materia seca, el crecimiento reproductivo y el rendimiento.

d.1. Tasa relativa de crecimiento (TRC)

La importancia de la determinaci3n de la TRC en per3odos de sequ3a est3 asociada a la posibilidad de detectar con ese par3metro el mecanismo llamado "evasi3n de la sequ3a" ("drought escape"), una forma de evitar la sequ3a. En efecto, la supervivencia de una planta a un per3odo de sequ3a es 3til siempre y cuando permita asegurar una cosecha. Es in3til si la planta por una raz3n u otra (falta de lluvias despu3s de la supervivencia por ejemplo) no vuelve a encontrar las condiciones necesarias para terminar su ciclo. Los fitomejoradores y los gr3nomos saben desde hace mucho tiempo que la posibilidad de madurar antes que ocurra una sequ3a larga es sin duda la caracter3stica m3s importante para que las plantas puedan evitar el efecto de la sequ3a, (trigo por ejemplo) en 3reas como el Sur de Australia y las llanuras de India (May y Milthorpe, 1962).

La tasa relativa de crecimiento se calcula de la manera siguiente:

$$TRC = \frac{\log_e P_2 - \log_e P_1}{t_2 - t_1} \quad (XIX)$$

e = base de los logaritmos neperianos

$P_1$  y  $P_2$  = Pesos secos para el tiempo  $t_1$  y el tiempo  $t_2$ , respectivamente

La f3rmula es derivada de la ley de inter3s compuesto de Blackman (1919). La originalidad de la medida de la TRC (en relaci3n con los m3todos m3s directos) se debe al hecho que permite comparar la eficiencia

\* Llamado tambi3n intensidad de crecimiento relativo (ICR)

del crecimiento de plantas de tamaño diferente (Friend, 1965). Comentarios detallados sobre la utilidad de este parámetro se presenta en el trabajo de Saint-Clair (1972).

#### d.2. Producción de materia seca

Las relaciones de este parámetro con la resistencia a la sequía involucran fenómenos relacionados con la fotosíntesis, la respiración y la transpiración ya comentados. Como la respiración se realiza a expensas de los productos de la fotosíntesis, es lógico que en períodos de sequía, se de una importancia particular a la producción de materia seca o a los cambios en este parámetro.

Iljin (1957), señaló que contrariamente a la mayoría de las plantas xerófitas, las hidrófitas y las mesófitas están sujetas a una actividad respiratoria superior a la normal en caso de marchitamiento. Las pérdidas en porcentaje de materia seca durante 24 horas pueden ser estimadas en 6% y 11% para xerófitas y mesófitas respectivamente. El autor concluyó en que la respiración es un factor muy importante en la producción vegetal, ya que las pérdidas diarias pueden alcanzar 500 kg o más por una cantidad de materia seca de 10 Ton/ha. Comparaciones de este parámetro entre plantas de la misma especie o de especies diferentes es de gran utilidad. Las disminuciones de rendimiento pueden ser mucho más importantes que las pérdidas en materia seca, como es el caso con el maíz (Boyer y McPherson, 1975).

#### d.3. Crecimiento reproductivo (Rendimiento)

Al hablar de crecimiento reproductivo en el presente contexto se debe entender el estado crítico de floración de las plantas y de

los cereales en particular. En el caso del sorgo por ejemplo, la planta es más sensible durante el período iniciación floral - antesis (Doggett, 1970; Ross y Webster, 1970; Sullivan, 1972), ocurriendo lo mismo con el maíz. En el caso del girasol, la sequía tiene un efecto particularmente severo durante 20 días antes y 20 después de la floración (Robelin, 1967). La floración es también un período crítico para los frijoles enanos (*Phaseolus vulgaris* L.), sin embargo el comienzo y el fin del período vegetativo son también épocas críticas (Stocker, 1974).

En el caso de la vegetación de una sabana del Sahel, la sequía afecta la floración de las especies leñosas, principalmente en lo que se refiere a la fecha de aparición de las yemas florales y a la duración del período de floración (Poupon, 1976).

Las observaciones antes mencionadas son generalmente obtenidas en función de la cosecha de la parte económica de la planta. Existen también parámetros de evaluación de la resistencia a la sequía que toman en cuenta directamente el rendimiento.

Williams et al. (1967) establecieron una relación entre el peso de las mazorcas sin bracteas de las plantas de maíz sometidas a la sequía y el de las mazorcas de los testigos:

$$\text{Tolerancia a la sequía} = \frac{\text{Peso de las mazorcas bajo sequía}}{\text{Peso de las mazorcas de los testigos}} \quad (\text{XX})$$

Bravo et al. (1975) utilizaron un índice de eficiencia para la tolerancia a la sequía con el fin de comparar líneas de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.), Este índice tiene algo en común con la técnica utilizada por Finlay y Wilkinson (1963) para evaluar la adaptación del material vegetal.

Indice de eficiencia para tolerancia a la sequía	= $\frac{\text{Rendimiento en la parcelas secas}^*}{\text{Suma de los rendimientos en las parcelas húmedas y secas}}$	(XXI)
--	---	-------

\*Parcela en el sentido estadístico.

### 3.2.3 Características de ciertas partes de la planta o particularidades de órganos

#### a) Células

Según Iljin (1957) los órganos que tienen células pequeñas, alargadas con una relación superficie/volumen muy alto, resisten mejor la deshidratación pero como ocurren variaciones estacionales en resistencia en ciertas hojas Kramer (1959) opinó que las características de las células no pueden explicar todo.

Iljin (1957) dio también mucha importancia a la falta o a la reducción del volumen de las vacuolas. Según él, las yemas de las plantas superiores son muy resistentes a la sequía, debido a la falta de vacuolas en sus células. Pierden ellas esa resistencia al desarrollarse, es decir con la aparición de vacuolas.

Cabe decir que hay muchas contradicciones en lo que se refiere a las relaciones entre la edad de la planta y la tolerancia a condiciones adversas. Levitt (1972) hizo observar que en general las yemas y las hojas jóvenes son más tolerantes al calor, sin embargo, las hojas jóvenes de Helodea son menos tolerantes que las más viejas.

La sensibilidad a la sequía de la división y del alargamiento celulares han sido el objeto de ciertas investigaciones (Meyer y Boyer, 1972)

La ecuación  $G = m (T - Y)$  (XXII) refleja las relaciones entre la extensión celular y el turgor  $T$  en las células en proceso de alargamiento.

$G$  = ritmo de crecimiento por unidad de tejido.

$m$  = tendencia a la expansión de las paredes celulares.

$T$  = turgor (Véase también (VI)).

$Y$  = el turgor mínimo para el crecimiento

#### b) Hojas

Se piensa generalmente que las hojas son más afectadas por la sequía que los tallos, y éstos últimos más que las raíces. Numerosos son los aspectos de las hojas que se toma en cuenta en los estudios sobre la resistencia a la sequía:

- número
- posición y orientación
- color (asociado al poder de reflexión de la luz y a la presencia de clorofila).
- forma.
- dimensiones (largo, ancho, espesor, área o superficie)

La fórmula de Stickler et al (1961):

Area = Largo máximo y ancho máximo x 0.747,

se usa para calcular la superficie de hojas de cereales (sorgo, maíz, mijo, etc.)

- revestimiento (capa cerosa, pubescencia, depósitos de lípidos)
- relaciones con otras partes de la planta (raíz/área foliar, hoja/tallo)

- enrollamiento
- senectud
- caída o abscisión foliar

El número de hojas puede reflejar el vigor del crecimiento. Puede variar durante el ciclo vegetativo de la planta.

La posición y la orientación de las hojas son importantes para la penetración o la absorción de la luz.

Las hojas no muestran preferencia por una dirección dada (cuadro 5). Sin embargo, se consiguen varios tipos de funciones de distribución de las hojas y de distribución de la luz, dependiendo del tipo de follaje (de Wit, 1965). En la figura 3 se pueden distinguir varios tipos de funciones de distribución de las hojas.

El color de la hoja es importante en la absorción de la luz (40-90% de la radiación solar) siendo entonces posible una subida de la temperatura de las hojas por esta característica. La subida de la temperatura en relación con el color derrecre en el orden siguiente: rojo → anaranjado → verde amarillo (Levitt, 1972).

Hurd (1975) hizo comentarios sobre líneas isogénicas de cebada que han sido desarrolladas con diferentes colores de hojas: verde pálido, oro y verde oscuro. Añadió que las hojas verde pálido y oro reflejaron más luz que las hojas verde oscuro y se calentaron menos. Reportó también que el grado de pubescencia de la hoja puede jugar un papel importante en la protección de la misma contra la subida de temperatura por ofrecer mayor superficie en contacto con el viento.

El revestimiento de las hojas juega un papel importante en la reducción de la pérdida de agua por transpiración. Lo mismo ocurre en la

senectud y la caída de las hojas, siendo todos ellos mecanismos de "evasión" a la sequía.

El enrollamiento de las hojas de hierbas creciendo en las regiones mediterráneas y en Auvergne (Francia) es responsable de una reducción de transpiración de 46 a 63% (Oppenheimer, 1961). Los cultivares de trigo (*durum*) más resistentes a la sequía enrollan sus hojas para protegerse contra la sequía en las condiciones de Saskatchewan. No pierden sin embargo su capacidad fotosintética (Hurd, 1976).

Las hojas de plantas de sorgo no regadas son más propensas a la senectud que las de los testigos regados según Stout (1976).

Los cultivares de lentejas 'Large Blonde' y 'Anicia' expuestas a una humedad deficiente del suelo reducen su área evaporativa con la caída de una parte de sus hojas (Saint-Clair, 1972). Esa reacción causa naturalmente una baja de la actividad fotosintética.

Kaul (1967) mencionó que el trigo seleccionado por su resistencia a la sequía en las condiciones de la pradera canadiense tenía hojas estrechas.

La relación raíces/hojas (área foliar) expresa la relación entre el sistema de absorción y el sistema evaporante. La relación hojas/tallo disminuye bajo sequía contrariamente a la relación raíces/partes áreas como se verá más adelante (May y Milthorpe, 1962).

En la sección 3.2.1 se mencionó que se podía medir el estado hídrico de la hoja conociendo su potencial hídrico. Críticas sobre ese parámetro son presentadas en la misma sección.

Longenecker y Lyerly (1969) han observado que los peciolos de hojas de algodón revelaron mejor las relaciones planta-humedad del suelo que los limbos foliares.

c) Tallos

Los aspectos cubiertos en este tema son su número, altura y revestimiento.

Un tallo único permite un mejor control del crecimiento vegetativo. El acortamiento de los tallos es uno de los medios que permiten reducir la pérdida de agua por transpiración (Hurd, 1976).

Se habla de revestimiento principalmente para los árboles jóvenes, La existencia de una capa protectora en la parte inferior del tallo puede protegerlo contra las temperaturas altas de la superficie del suelo (Levitt, 1972).

Los "coeficiente de sequía" de Chinoy (1961) están relacionados con la altura de los tallos, el peso seco de las hojas y de los tallos del trigo y la producción de los vástagos por los cultivares de esa planta. Estos coeficientes son expresados en porcentajes con respecto a los testigos.

d) Raíces

Las características de las raíces que figuran en la literatura son variables. Abarcan los aspectos siguientes:

- profundidad (del arraigamiento)
- largo, diámetro
- concentración
- adaptación a la lluviosidad ("raíces de lluvia")
- relación: Raíces laterales  
Largo total de las raíces
- relación: Partes aéreas  
Partes subterráneas

La profundidad, la cantidad, el largo son aspectos que andan a menudo asociados en los estudios sobre raíces.

Van Den Abeele y Vandenput (1956) comentaron que el sorgo es más resistente a la sequía que el maíz porque el primero tiene raíces más profundas, contradiciendo así a Miller (1938) que opinó que la profundidad del arrigamiento es igual para ambas plantas. Este último autor reconoció sin embargo que el sorgo tenía el doble de la concentración de raíces secundarias que el maíz. Hurd (1975) sostuvo que los cultivos del trigo que mantienen mayor masa de raíces en condiciones de sequía son muy importantes para el mejoramiento de las plantas, especialmente si dicha masa alcanza una profundidad de más de 60 cm.

La importancia agronómica de un sistema radical abundante en condiciones de sequía es discutible. Efectivamente se observó que las raíces de maíz no pudieron absorber los elementos nutritivos presentes en un suelo seco, aunque aumentaron la humedad del suelo merced a una buena penetración (Hurd y Spratt, 1975).

Sullivan (1972) señaló que un desarrollo radical abundante puede poner en peligro la supervivencia de una planta expuesta a una sequía fuerte y prolongada, dicha planta corre el riesgo de agotar demasiado rápido las reservas de agua del suelo.

Las raíces de lluvia son las que aparecen poco después de una lluvia y que dejan de existir cuando las condiciones vuelvan a ser desfavorables.

La relación raíces laterales/largo total de las raíces, decrece con la sequía mientras que la relación raíces/partes aéreas (R/A) calculada a base de peso seco aumenta en las mismas condiciones (May y

Milthorpe, 1962). Este aumento con la sequía fue confirmado por los resultados de trabajos con trigo, pues se hallaron valores de  $1/8$  y  $1/3$  para niveles de humedad correspondiendo respectivamente a 30 y 15% de la capacidad al campo (Stocker, 1961).

Esos resultados no deben hacer olvidar que existen también contradicciones en la literatura en lo que se refiere a las relaciones entre maíz y nivel de humedad. Otros trabajos con el trigo mostraron una reducción drástica del crecimiento radical bajo condiciones de sequía (Hurd, 1976). Por otra parte Mayaki et al. (1976) no observaron ninguna influencia particular del régimen hídrico sobre la distribución de la masa radical del sorgo en el suelo.

Una fertilización mal hecha (exceso de N por ejemplo) puede perturbar el crecimiento radical y alterar el valor de R/A. De todos modos, varios autores consideran una relación RTA alta como un índice razonable de la resistencia a la sequía. Repp y Killian (1956) encontraron que la lenteja blanca de Siria, más resistente a la sequía que la roja de Egipto, tenía una R/A de  $1/8,5$  mientras que el valor para la última lenteja era  $1/9,4$ . Sandhu y Laude (1958) señalaron que la resistencia al calor y a la sequía de 5 cultivares de trigo estaba asociada a valores altos de R/A. Levitt (1972) comentó la importancia de una A/R baja (es decir una R/A alta) para la supervivencia a la sequía de frijoles. Sain-Clair (1977) encontró que el valor de A/R de cultivares de sorgo nativos de Senegal era generalmente inferior a 1 durante las seis primeras semanas después de la siembra. Solamente después de que las partes subterráneas iniciaron su crecimiento activo empezaron las partes aéreas a crecer. En el caso de los cultivares americanos, no hubo el mismo balance en crecimiento entre las partes aéreas y las partes subterráneas.

4. MODELO SINOPTICO DE EVALUACION DE RESISTENCIA A LA SEQUIA DE CULTIVARES DE SORGO (Sorghum bicolor (L) Moench) Y MIJO (Pennisetum typhoideum Rich).

4.1 Reacciones estomáticas (sorgo)

4.1.1 Apertura estomática

Resistencia a la difusión del vapor de agua a través de los estomas (seg/cm).

Condiciones experimentales:

- a) Crecimiento de las plantas de sorgo en macetas colocadas en cámara climática, régimen de temperaturas 33 y 23 C, 12 horas en cada una.
- b) Humedad relativa 70%.
- c) Intensidad luminosa  $563 \text{ u.E/cm}^2/\text{seg}$  al nivel de la planta.
- d) Edad de las plantas: 40 días.
- e) Plantas estudiadas y número de repeticiones: 1 planta por cada maceta con 2 plantas cada una y 3 repeticiones; observaciones=promedios de 3 hojas.
- f) Hoja escogida: la segunda a partir de la extremidad superior o ápice.
- g) Porómetro utilizado: LL-60 Diffusion Porometer, Lamba Instruments CO., Lincoln, Nebraska, USA.

Al observar las líneas de las figuras 4 y 5 se debe aclarar que durante el período de 5 a 20 horas ellas no reflejan los valores reales de la resistencia a la difusión del vapor. Durante la noche probablemente hubo un aumento notable de dicha resistencia debido al cierre

de los estomas, seguido posteriormente de una disminución debida a la influencia de la luz sobre la apertura estomática.

En las figuras 4 y 5 se pueden notar algunas tendencias interesantes que se mencionan a continuación:

- a) Los cultivares de sorgo 'RS-610' y '69-4' reaccionaron mejor a la acción combinada del riego y de la luz que los demás cultivares
- b) Los cultivares 'CE-90' y 'RS-626' bajaron notablemente su resistencia, con ciertas diferencias en la velocidad, después del riego. En cambio la luz (L) que siguió el período oscuro no contribuyó a hacer abrirse los estomas de manera apreciable. Esos comentarios valen también para 'NK-300'.
- c) El cultivar 'C-42Y' reaccionó mejor al riego cuando sus estomas estuvieron casi cerrados o cerrados, es decir cuando la resistencia fue muy alta.
- d) Los cultivares 'NB-9776K' y 'X-4027' parecen ajustar la apertura de sus estomas según un mecanismo endógeno que limitaría los efectos de los factores externos (agua, luz).
- e) El cultivar 'M35-1' parece comportarse de una manera errática ya que durante la primera parte de la prueba respondió como se esperaba o sea bajando su resistencia por efecto de luz y riego. En la segunda parte sin embargo su resistencia aumentó luego de aplicarse el riego (A2).

#### 4.1.2 Fotosíntesis y respiración

##### Condiciones experimentales:

Plantas enteras de sorgo, encerradas en una cámara para medir fotosíntesis. Véase 4.1.1 para conocer las demás condiciones experimentales.

De una manera general se puede decir que la capacidad fotosintética de los cultivares de sorgo (Cuadro 6) fue casi la misma; diferencias significativas se encontraron solamente entre 'CE-90' y 'NK-300' (P<sub>0</sub>), 'CE-90' y 'M35-1' (P<sub>1</sub>). No hubieron diferencias importantes entre los cultivares en lo que se refiere a la respiración (R<sub>0</sub> y R<sub>1</sub>); el valor más bajo, o sea más interesante, se consigue con 'NK 300' cuando se sometió a sequía.

En los experimentos descritos en la presente sección no se pudo medir la humedad del suelo debido a fallas en el funcionamiento de los psicrómetros-higrómetros. Ese contratiempo afectó el alcance general de los resultados.

#### 4.2 Importancia del equilibrio entre el crecimiento de las partes aéreas y el de las partes subterráneas sobre la producción radical (sorgo)

##### Condiciones experimentales: (Saint-Clair, 1977)

- a) Crecimiento en invernadero de 5 cultivares de sorgo de grano, 2 nativos de Senegal ('CE-90' y '69-4') y 3 de Estados Unidos ('C-42Y', 'RS-610' y NK-300').
- b) Temperatura: 33 C de día y 23 C de noche.
- c) Humedad relativa 70%.
- d) Siembra efectuada en 40 cajones de madera 60 cm x 20 cm, 2 plantas/cajón.

- e) Intensidad luminosa  $21528 \text{ lm/m}^2^*$  al nivel de las plantas (12 h).
- f) Riego cuando se consideró necesario.
- g) Cuatro períodos de cosecha 14, 28, 42 y 56 días después de la siembra. Por cada cosecha 4 plantas/cultivar.
- h) Diseño experimental: "parcela dividida".

Las líneas de la Fig. 6 indicaron de una manera general, la superioridad en producción de raíces de los cultivares americanos sobre la de los cultivares senegalenses 'CE-90' y '69-4'. Sin embargo, el crecimiento radical de 'C-42Y' fue comparable al de estos últimos al 56<sup>o</sup> día.

Los datos de la Fig. 7 demuestran que las partes aéreas de 'CE-90' empezaron a crecer activamente solamente después del buen "arranque" de las partes subterráneas. Efectivamente, el peso de estas volvió a ser inferior a el de las plantas aéreas únicamente a la última cosecha. Los cultivares '69-4' y 'C-42Y' parecieron más eficientes que 'NK-300' para ajustar el crecimiento de las partes aéreas sobre el de las plantas subterráneas. En el caso de 'RS-610', aparentemente no hubo equilibrio entre esos dos aspectos del crecimiento.

En lo que se refiere a la distribución de las raíces, la información presentada en el Cuadro 7 estuvo de acuerdo con la de Charreau y Nicou (1971).

El mejor equilibrio entre el crecimiento de las partes aéreas y el de las partes subterráneas (Fig.7) de los cultivares africanos parece asociado a la adaptación al ambiente semiárido. Efectivamente, en las condiciones de campo de Senegal, 'NK-300' se caracteriza por un desarrollo radical particularmente vigoroso en comparación con 'CE-90'. Sin

\*  $1\text{m/m}^2 = \text{Lux}$

embargo, su capacidad de sobrevivir a la sequía, es inferior a la del último cultivar (DENIS, 1977, comunicación personal, CNRA\*, Bambeý, Senegal). Esta opinión coincide con la de Sullivan (1972), ya explicada en la sección 3.2.3.

#### 4.3 Resistencia al calor (sorgo y mijo)

Condiciones experimentales: (Véase 4.1.2 por más detalle)

- a) Crecimiento en invernadero, en macetas.
- b) Edad de las plantas: 40 días.
- c) Hoja utilizada: segunda a partir de la parte superior o ápice de la planta.
- d) Método: discos foliares-conductividad eléctrica. Técnica descrita por DEXTER et al. (1932) y modificada por Sullivan et al. (1968).
- e) Temperatura de tratamientos: 48 C.
- f) Observaciones: promedios de 2 pruebas de 5 repeticiones cada una.
- g) Diseño experimental: parcela dividida.

#### Detalles de la técnica:

Se obtienen con un sacabocado 20 discos de 1cm de diámetro de la segunda hoja, desde el ápice de las plantas, o sea 10 de cada lado de la nervadura principal. Se colocan los 20 discos en un tubo de ensayo que lleva agua desionizada. Se hace lo mismo con cada muestra de 20 discos.

Se lavan los discos tres veces durante 2 horas en los tubos mismos, siendo éstos luego divididos en "testigos" y "tratamientos"

\* Centre National de la Recherche Agronomique.

dentro de cada cultivar. Los tubos testigos reciben cada uno 30 ml. de agua desionizada después del último lavado y se les deja a la temperatura del laboratorio después de taparlos con papel transparente (Saranwrap). Los tubos con los discos que se someterán a tratamiento serán tapados de la misma manera y sometidos a un baño maría a 48 C durante una hora. Después de su enfriamiento, se les añade 30 ml de agua desionizada. Se trasladan todos los tubos (testigos y tratamientos) a un baño de agua fría o refrigerador mantenido a 10 C. Aproximadamente 24 horas después se mide la conductividad eléctrica del líquido contenido en todos los tubos a la temperatura de 25 C. Posteriormente se matarán las células de los discos, para lo cual se colocan los tubos, tanto "testigos" como "tratamientos", a la temperatura de 85 C en un baño maría durante 20 minutos.

El cálculo del porcentaje de daño causado a las células de los discos se hace de la manera detallada a continuación. A título de ejemplo se dan valores de la conductividad de diversos grupos de tubos.

Testigo (T): 5 micromhos/cm<sup>2</sup>

Testigo con las células muertas (T<sub>1</sub>): 78 micromhos/cm<sup>2</sup>

Tratamiento (TR): 9 micromhos/cm<sup>2</sup>

Tratamiento con las células muertas (TR<sub>1</sub>): 60 micromhos/cm<sup>2</sup>

Cálculos:

$$a) \frac{T}{T_1} \times 100 = \frac{5}{78} \times 100 = 6.41 ; 100-6.41=93.59\% \text{ de tejido no dañado}$$

$$b) \frac{TR}{TR_1} \times 100 = \frac{9}{60} \times 100 = 15 ; 100-15=85.00\% \text{ de tejido no dañado}$$

$$c) \frac{85.00}{93.59} \times 100 = 90.82 \text{ de tejido no dañado o sea } 9.18\% \text{ de daño a tejidos.}$$

#### 4.4 Resistencia al desecamiento (sorgo y mijo)

Condiciones experimentales: (Vease 4.3 para detalles generales)

Detalles de la técnica:

a) Tratamiento de discos foliares con solución al 27% en peso de glicol polietilénico (PEG) de peso molecular 400 (nombre comercial: Carbowax 400). Modificaciones hechas por el autor al método descrito por Sullivan et al. (1974) al nivel del peso molecular y la concentración de Carbowax.

b) Diferencias con la prueba de calor

Después del último lavado, los tubos considerados como tratamientos reciben 10 ml de la solución al 27% de Carbowax 400, y los tubos testigos la misma cantidad pero de agua desionizada. Se colocan los tubos al baño frío o refrigerador mantenido a 10 C. Aproximadamente 24 horas después se lava rápidamente el interior de los tubos y su contenido, y se añaden 30 ml. de agua desionizada. El material pasa unas 12 horas (una noche) en un baño frío o refrigerador a 10 C. y luego se prosiguen las operaciones como se indica en 4.3.

Las temperaturas y la concentración de las soluciones utilizadas en las pruebas de calor y de desecamiento son el resultado de investigaciones preliminares. Los métodos empleados ya han sido probados con el sorgo (Nebraska, Israel, Senegal) y otras plantas tales como el repollo, el tomate, etc. (Sullivan et al. 1968; Denis, 1978, comunicación personal). El buscar y encontrar

el tratamiento que causa alrededor de 50% de daños a los tejidos foliares constituye el punto crítico de esos métodos. En la sección 4.8 se proporciona información sobre diferencias entre cultivares.

#### 4.5 Germinación a diferentes concentraciones de PEG (sorgo y mijo)

El estudio de la germinación de semillas de 11 cultivares de sorgo en diferentes concentraciones de Carbowax 400 (Saint-Clair, 1976) permitió determinar que los cultivares que germinaron mejor son en general los más resistentes a la sequía. Para consolidar esta técnica, se sometió el mijo, que es más resistente a la sequía que el sorgo, a concentraciones más altas que las usadas con este último cultivo.

Se formularon dos hipótesis:

- a) El mijo debe poder germinar bajo concentraciones superiores a las que impiden la germinación del sorgo
- b) Un cultivar de mijo que es más resistente que otro debe germinar mejor que este último bajo las mismas concentraciones de Carbowax.

#### Resultados

Con el sorgo, la germinación en la solución de PEG 400 al 12% en peso, correspondiente a una presión osmótica de 10.88 bares, dió porcentaje de germinación de 1 a 38 con relación a los testigos (Saint-Clair, 1976). La información se presenta en el Cuadro 8.

Con el mijo, resultados semejantes se consiguieron bajo concentraciones de 18 a 20% de Carbowax 400 (Cuadro 9). Además los cultivares 'HB-5' y K-559' que gozan en India de la reputación de ser

muy resistentes a la sequía germinaron mejor que 'Tift 23 DA' x 'Tift 18DB' y 'Tift 23 DA x Tift 383' menos resistentes según información confiable. Los dos últimos han sido desarrollados para forrajes en las zonas húmedas de Georgia, USA.

El Cuadro 10 (Saint-Clair, 1979) está relacionado con material enviado al autor por el "Centre National de la Recherche Agronomique" de Bambey, Senegal. Ha sido escogido en relación con las condiciones semi-áridas de Senegal. Los cultivares '51-69 AT', 'CE-90', 'NK-300' y '7531-V15' son considerados como resistentes a la sequía en esa zona. El último cultivar y '7410 KHONE' pertenecen a la generación  $F_2$  de un cruzamiento usando 'CE-90' como pariente. Sin embargo '7531-V15' es considerado como más resistente que '7410 KHONE' lo cual se refleja en el Cuadro 10. Se nota también que los sorgos, en ese cuadro, son menos diversificados que en el Cuadro 8. El primero tiende a aguantar mejor, (en general) las 2 presiones osmóticas más altas.

#### 4.6 Interpretación conceptual de la rehidratación o recuperación hídrica

La información expuesta en la Fig. 8 es el refinamiento de trabajos preliminares llevados a cabo en cultivares de sorgo para grano en condiciones controladas. Se propone en esa figura definir las relaciones entre el potencial del agua de las hojas de dos cultivares de sorgo y el del agua del suelo. De una manera general, la pendiente de las líneas de relación en esos dos cultivares permite predecir la tendencia de sus curvas de rehidratación al ser regados después de un período de sequía. Una pendiente fuerte supone una rehidratación rápida y vice-versa. Aunque la presente información requiere más investigaciones, puede ayudar

a entender el comportamiento del sorgo cuando la planta recibe agua después de un período de sequía.

En la Fig. 8 la posición del punto A es arbitraria y sirve para facilitar las explicaciones sin cambiar las tendencias. Nótese que cuando se aumenta el potencial hídrico del suelo mediante riego de -25 a -15 bares el cultivar 1 aumenta el potencial hídrico de sus hojas en aproximadamente 11 bares en unos 60 minutos. El cultivar 2 lo aumenta en solamente 9 bares durante el mismo tiempo.

#### 4.7. Elementos del mecanismo de la superioridad en resistencia a sequía del mijo sobre el sorgo

Se considera generalmente el mijo como más resistente a la sequía que el sorgo (Van den Abelle y Vandenput, 1956). Sus exigencias térmicas son superiores a las del sorgo. Su gran resistencia a la sequía hace que se le considere como xerófita (Whyte et al. 1959). La planta puede crecer en regiones donde los suelos son muy pobres, la estación seca muy larga y la pluviosidad baja, por el orden de 300 mm/año (ICRISAT, 1970). La única desventaja del mijo es la falta de un mecanismo que le permita detener su crecimiento cuando el suelo está seco y poder continuarlo más tarde cuando retornan las lluvias; este mecanismo si existe en el sorgo.

A partir de los trabajos descritos a continuación (Saint-Clair, no publicados) es posible echar luz sobre las razones de la superioridad del mijo sobre el sorgo donde el punto de vista de la resistencia a la sequía.

La resistencia al calor del mijo es superior a la de la mayoría

de los cultivares de sorgo. Los porcentajes de daño producido por 48C y detectados por el método de discos foliares y conductividad eléctrica (véase sección 4.3), fueron los siguientes: de 20 a 35% para los cultivares de mijo y de 35 a 65% para los cultivares de sorgo.

Las curvas de rehidratación del mijo son generalmetne mejores que las del sorgo en lo referente a tiempo de recuperación. Las figuras 9 a 16 están relacionadas con el comportamiento de rehidratación de las segundas hojas, contando desde el ápice, de plantas de 40 días de edad. Las observaciones han sido recogidas de plantas en condiciones controladas en 1977. Se usaron psicrómetros - higrómetros Wescor Modelo L-51 para las medidas in situ del potencial del agua de las hojas. Las macetas en que crecían las plantas se quedaron 2 a 3 días sin agua (potencial del agua del suelo alrededor de -20 bars. La recuperación hídrica se hizo en la oscuridad. Cada curva corresponde a la segunda hoja de una planta.

La Figura 15 ha sido extraída del trabajo de Nulsen y Thurtell (1978) sobre maíz. En ella se ve que con un potencial hídrico de las hojas (-12.75 bars) mucho más alto que los alcanzados por el sorgo y el mijo, el maíz ya tiene dificultades a recuperarse de la sequía.

El atraso de la recuperación hídrica de las hojas se debe a una absorción lenta de agua por las raíces como consecuencia de la sequía previa al riego. En la Fig. 16, curva B, se elimina la influencia de las raíces al contarlas, la recuperación es entonces más rápida.

El mijo tiene la habilidad de germinar bajo soluciones de Carbowax-400 de concentración superior a las que puede aguantar el sorgo (Cuadro 8, 9 y 10).

La tolerancia al desecamiento del mijo es generalmente buena. Los porcentajes de daños a discos foliares de cultivares de mijo, según la metodología expuesta en 4.4 son del orden de 54 a 58% para los cultivares que aparecen en Figuras 9, 10 y 11; para el sorgo el porcentaje de daño llega a valores de 35 a 70%. Sin embargo es muy difícil generalizar debido al pequeño número de cultivares de mijo utilizados en estas pruebas.

#### 4.8 Cuadro Sinóptico

Para obtener una idea general de la capacidad de los cultivares de sorgo y de mijo para adaptarse a las condiciones semiáridas, se propone una evaluación sinóptica (Cuadro 11), basada sobre respuestas obtenidas con pruebas diferentes. Es un modelo muy flexible. En el caso presente, se supone que los parámetros estudiados son útiles para evaluar la adaptación del sorgo y del mijo al medio de Senegal.

Los datos presentados en la última columna del Cuadro 11 tratan de dar una idea general del grado de adaptabilidad de los cultivares de sorgo y de mijo a las condiciones semiáridas. Desde el punto de vista matemático, no se puede considerar esa información como altamente precisa. Por ejemplo, se considera un cultivar de sorgo más resistente al calor o al desecamiento que otro si en repetidas pruebas el primero presenta un porcentaje de daño inferior por lo menos en 10 al del último. Diferencias entre cultivares no son siempre significativas. Desde el punto de vista biológico, ese aspecto del problema está superado por factores como la adaptabilidad o la supervivencia en un medio dado. Sullivan (1972) demostró que entendía bien este problema cuando dividió los cultivares de sorgo en 'muy resistentes', 'moderadamente resistentes, y 'poco resistentes'



al calor a partir de rangos de temperatura muy próximos unos de otros (Ver 3.2.1).

Haciendo referencia al contenido del Cuadro 11, se puede decir que los datos expuestos en la columna de Apreciación General corresponden en forma aproximada a la reputación que ya tienen varios cultivares mencionados en dicho cuadro.

Los cultivares de sorgo 'CE-90', '7531-V 15', '51-69AT', 'NK-300' y '69-4' son considerados como resistentes a la sequía en Senegal (Denis, J.C., 1977 y 1978, Comunicación personal, CNRA, Bambey, Senegal; Saint-Clair, 1976). El cultivar 'NK-300' se ha considerado muy bien en el Nordeste de Brasil (Saint-Clair, 1976). En Nebraska se consideró a 'C-42Y' como más resistente a la sequía que 'RS-610' (Sullivan, 1973), 'HB-5' y 'K559' resisten muy bien a la sequía en India (Andrews, D.J. 1975, Comunicación personal, ICRISAT, India).

En el Cuadro 12 se dan las frecuencias, según las cuales, el comportamiento de los 18 cultivares para cada estudio (Cuadro 11) coincide con la apreciación general. No se tomó en cuenta el comportamiento estomático debido al carácter incompleto de los estudios sobre ese aspecto.

De una manera general se puede decir que las prueba de resistencia al calor y la prueba de germinación son los más confiables para estudiar la adaptabilidad del sorgo y del mijo a condiciones semiáridas. Conviene aclarar sin embargo que para la adaptación de un cultivar a un medio determinado la importancia de sus características puede variar. Eso se nota en los cultivares de sorgo '7531-V-15' y '7410 KHONE'; ambos tienen el mismo grado de apreciación general (Cuadro 11) pero el

primero es considerado como más tolerante a la sequía que el otro en las condiciones de Senegal. El origen de esa diferencia parece ser la capacidad de las semillas de '7531-V15' de poder germinar bajo presiones osmóticas que inhiben la germinación de '7410 KRONE' (Cuadro 10). Esa suposición parece bien fundada ya que al comienzo de este decenio aproximadamente dos tercios de las plantaciones de sorgo fueron destruidas por la sequía ocurrida muy poco tiempo después de la siembra (Tourte, 1974, Comunicación Personal, CNRA, Bambey, Senegal).

## 5. CONCLUSIONES

La información presentada en los capítulos precedentes refleja la complejidad del origen de la resistencia a la sequía en las plantas. Eso demuestra la conveniencia de emplear el enfoque sinóptico (Cuadro 11) para evaluar resistencia a sequía. Sería conveniente el estudio de la resistencia a la sequía desde un punto de vista muy específico a menos que las condiciones locales o el material vegetal lo permitan e incluso en ese caso puede ocurrir que uno tenga la influencia de perturbaciones climáticas con consecuencias imprevisibles lo cual es común en las zonas semiáridas del mundo.

La unidad biológica de la planta añade una dimensión particular al problema. Hurd (1968) lo explicó bien al reconocer que el sistema radical de una planta creciendo en regiones semiáridas, aunque importante, es solamente uno de los aspectos que influyen sobre el rendimiento. Lupton (1961), Kaul (1974) y Hurd (1976) hicieron notar también que el rendimiento mismo es el producto de actividades fisiológicas sobre las cuales hay mucho que aprender todavía.

En lo que se refiere a la importancia de los mecanismos generales de la "evasión" y de la "tolerancia" en la resistencia a la sequía de los cultivos, la tendencia actual es atribuirle igual valor a ambos aspectos (Sullivan, 1972; Levitt, 1972; Boyer y McPherson, 1975). El mecanismo de "evasión" permitiría a las plantas crecer y desarrollarse y el de la "tolerancia" de sobrevivir a una sequía fuerte (Sullivan, 1972).

Para una selección rápida de material vegetal por su resistencia a sequía, se puede recomendar, haciendo los ajustes necesarios, las pruebas

de resistencia al calor, al desecamiento y de germinación en soluciones de "Carbowax" (4.3, 4.4, y 4.5). Las otras pruebas mencionadas en el Cuadro 11 son también importantes pero menos "prácticas"; podrían entrar en una segunda fase de la selección. Ensayos sobre la velocidad de crecimiento de las plantas (3.2.2 en d1) pueden ser muy útiles en ciertas regiones o condiciones dadas.

Hasta ahora, hemos abarcado el aspecto más conocido de la sequía, es decir el de representar una amenaza para la producción agrícola pero los efectos de la sequía pueden ser también deseables. Por ejemplo, un período seco facilita la maduración de los granos de cereales (maíz, sorgo, mijo) y retarda de la floración de la caña de azúcar, provocando así la acumulación de azúcares en el tallo.

## 6. LITERATURA CITADA

- BARRS, H.D. Determination of water deficits in plant tissues. In KOZLOWSKI, T.T. ed. Water deficits and plant growth. New York, Academic Press, 1968. Vol. 1. 629 p.
- \_\_\_\_\_. y WEATHERLEY, P.F. A reexamination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. Australian Journal of Biological Sciences 15:413-428. 1962.
- BINZ, E. Untersuchungen über die Dürre-resistenz verschiedener Getreidesorten bei Austrocknung des Bodens. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. 88:470-518. 1939.
- BJORKMAN, O. y BEERY, J. High-efficiency photosynthesis. Scientific American 229(4):80-93. 1973.
- BLACKMAN, V.H. The compound interest law and plant growth. Annals of Botany 33:353-360. 1919.
- BLUM, A. Genotypic response in sorghum to drought stress. II. Leaf tissue water relations. Crop Science 14(5):691-692. 1974.
- \_\_\_\_\_. y SULLIVAN, C.Y. A laboratory method for monitoring net photosynthesis in leaf segments under controlled water stress experiments with sorghum. Photosynthetica 6(1):18-23. 1972.
- \_\_\_\_\_. y EBERCON, A. Genotypic response of sorghum to stress. Crop Science 16:428-431. 1976.
- BOYER, J. y McPHERSON, H.G. Physiology of water deficits in cereal crops. In Advances in Agronomy. New York, Academic Press, 1975. Vol. 27, pp 1-23.
- BRADY, R.A. et al. Relation of soybean leaf water potential to soil water potential. Agronomy Journal 66:795-798. 1974.
- BRANDLE, J.R. et al. Changes in polysomes of black locust seedlings during dehydration-rehydration cycles. Plant Physiology 29:406-409. 1971.
- BRANDRETH, M. Food crop research for the semi-arid tropics. IDRC-026. Ottawa, International Development Research Center, 1974. 16 p.
- BRAVO, G.H., HIDALGO, R. BURGA, C. Selección por tolerancia a sequía en frijol (*Phaseolus vulgaris*). In XXI Reunión Anual del PCCMCA. San Salvador, El Salvador, abril 7-11, 1975. Vol. 1. pp 105-112.

- BUCHINGER, A. Die Bedeutung der Selektion nach der Saugkraft für die Pflanzenzüchtung. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung. A15:101-114. 1930.
- CALVERT, J. Drought resistance in wheat. The bound and free water of expressed sap from wheat leaves in relation to time and soil moisture. Protoplasma 24:505-524. 1935.
- CAMPBELL, E., CAMPBELL, G.S. y BARLOW, W. A dew-point hygrometer for water potential measurement. Agricultural Meteorology 12:113-121. 1973.
- CHANG, J. Climate and agriculture. An ecological survey. Chicago, Aldine publishing. 1968. pp. 204-206.
- CHARREAU, C. y NICOU, R. L'amélioration du profil cultural dans les sols sableux et sablo-argileux de la zone tropicale sèche ouest-africaine et ses incidences agronomiques. Bulletin Agronomique IRAT 23:52-53. 1971.
- CHEN, P., LI, P.H. y WEISER, C.J. Induction of frost hardiness in red-osier dogwood stems by water stress. Horticultural Sciences 10(4): 372-374. 1975.
- CHINOY, J. Physiology of drought resistance in wheat. III A study of coefficients of drought resistance for different growth characters in relation to drought intensity. Phyton 17(1):1-10. 1961.
- CLARK, R.N. y HILER, E.A. Plant measurements as indicators of crop water deficit. Crop Science 13:466-469. 1973.
- DEXTER, S.T., TOTTINGHAM, W.E. y GRABER, L.F. Investigations of the hardiness of plants by measurement of electrical conductivity. Plant Physiology 7:63-78. 1932.
- DOGGETT, H. Sorghum. London, Longmans, Green, 1970. 403 p.
- FINLAY, K. y WILKINSON, G. The analysis of adaptation in a plant-breeding program. Australian Journal of Agricultural Research 14:742-754. 1963.
- GAFF, D.F. The sulphhydryl-disulfide hypothesis in relation to desiccation injury of cabbage leaves. Australian Journal of Biological Sciences 19:291-299. 1966.
- GATES, C.T. y BONNER, J. The response of the young tomato plant to a brief period of water shortage. IV. Effects of water stress on the RNA metabolism of tomato leaves. Plant Physiology 34:49-55. 1959.
- GAUTREAU, J. Recherches variétales sur la résistance de l'arachide à la sécheresse. I. Les tésis de germination à pression osmotique élevée. Oléagineux 7:441-444. 1966.

- \_\_\_\_\_. Recherches variétales sur la résistance de l'arachide à la sécheresse. III. l'expérimentation au champ et en serre. Oléagineux 1:25-30. 1967.
- GRANFIELD, C.O. Food reserves and their translocation to the crown buds as related to cold and drought resistance in alfalfa. Journal of Agricultural Research 67:33-47. 1943.
- HADAS, A. Water-uptake and germination of leguminous seeds under changing external water potential in osmotic solutions. Journal of Experimental Botany 27:480-489. 1976.
- HENCKEL, P.A. Physiology of plants under drought. In Annual Review of Plant Physiology 15:363-386. 1964.
- HEYNE, E. y LAUDE, H. Resistance of corn seedlings to high temperatures in laboratory tests. Journal of the American Society Agronomy 32:116-126. 1940.
- HURD, E. Growth of roots of seven varieties of spring wheat at high and low moisture levels. Agronomy Journal 60:201-205. 1968.
- \_\_\_\_\_. Need for physiology in breeding for drought resistance. Plant Physiology Seminar. Riverside, University of California, 1975.
- \_\_\_\_\_. y SPRATT, E. Root patterns in crops as related to water and nutrient uptake. In Gupta, U.S. ed. Physiological aspects of dryland farming. New Delhi, Oxford & Publishing, 1975. pp 167-235.
- \_\_\_\_\_. Plant breeding for drought resistance. In KOZLOWSKI, T.T. ed. Water deficits and plant growth. New York, Academic Press 1976. 4 V.
- ILJIN, W. Drought resistance in plants and physiological processes. In Annual Review of Plant Physiology 8:257-274. 1957.
- INTERNATIONAL CROP RESEARCH INSTITUTE FOR THE SEMI-ARID TROPICS. ICRISAT-serving 500 million people in the semi-arid tropics. At ICRISAT (Hyderabad, India) Jan., Feb., March, 1978.
- JULANDER, O. Drought resistance in range and pasture grasses. Plant Physiology 20:573-599. 1945.
- KALOYEREAS, S.A. A new method of determining drought resistance. Plant Physiology 33:232-233. 1958.
- KAUL, R. A survey of water suction forces in some prairie wheat varieties. Canadian Journal of Plant Sciences 47:323-326. 1967.

- \_\_\_\_\_. Potential net photosynthesis in flag leaves of severely drought-stressed wheat cultivars and its relationship to grain yield. *Canadian Journal of Plant Sciences* 54:811-815. 1974.
- KILEN, T. y ANDREW, R. Measurement of drought resistance in corn. *Agronomy Journal* 61(5):669-672. 1969.
- KOZLOWSKI, T.T. ed. *Water deficits and plant growth*. New York, Academic Press, 1976. 4 V.
- KRAMER, P. Transpiration and the water economy of plants. In STEWART, F. *Plant physiology a treatise*. New York, Academic Press, 1959. 2 V.
- KROCHKO, J. y BEWLEY, J. Poikilohydrous plants: the extreme case of drought tolerance. *What's new in plant physiology* 7(8):1-3. 1975.
- LANGE, O.L. Plant water relations. *Progress in Botany* 37:78-97. 1975.
- LARQUE-SAAVEDRA, A. y WAIN, R. Abscisic acid levels in relation to drought tolerance in varieties of Zea mays. *Nature* 251(5477):716-717. 1974.
- LEVITT, J. *The hardiness of plants*. New York, Academic Press, 1956.
- \_\_\_\_\_. *Responses of plants to environmental stresses*. New York, Academic Press, 1972. 697 p.
- LONGENEKER, D.E. y LYERLY, P.J. Moisture content of cotton leaves and petioles as related to environmental stress. *Agronomy Journal* 61(5):687-692. 1969.
- MARTIN, J. The comparative drought resistance of sorghum and corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 22:903-1003. 1930.
- MAY, L. y MILTHORPE, F. Drought resistance of crop plants. *Field crop Abstracts* 15(3):171-179. 1962.
- MAYAKI, W.C., STONE, L. y TEARE, I. Irrigated and non irrigated soybean, corn and grain sorghum root systems. *Agronomy Journal* 68:532-534. 1976.
- MEYER, R. y BOYER, J. Sensitivity of cell division and cell elongation to low water potentials in soybean hypocotyls. *Planta* 108:77-87. 1972.
- MILLER, E. *Plant Physiology*. New York, McGRAW-Hill, 1938.
- MISHRA, D., PRASAD, R. y BHAN, S. Reclamation of the Rajputana desert. *World crops*: 18-24. 1968.

NEUMANN, H. et al. Leaf water content and potential in corn, sorghum soybean and sunflower. *Canadian Journal of Plant Science* 54:185-195. 1974.

NULSEN, R.A. y THURTELL, G.W. Recovery of corn leaf water potential after water stress. *Agronomy Journal* 70:903-906. 1978.

OPPENHEIMER, H. Adaptation to drought: Xerophytism. In *Recherches sur la zone aride. Echanges hydriques des plantes en milieu aride au semi-aride. Compte rendu de recherches.* Paris, UNESCO, 1961. pp. 105-138.

PARMAR, M. y MOORE, R. Effects of simulated drought by polyethylene glycol solutions on corn (*Zea mays* L.) germination and seedling development. *Agronomy Journal* 58:391-392. 1966.

\_\_\_\_\_. y \_\_\_\_\_. Carbowax 6000, mannitol and sodium chloride for simulating drought conditions in germination studies of corn (*Zea mays* L.) of strong and weak vigor. *Agronomy Journal* 60:192-195. 1968.

POUPON, H. Influence de la sécheresse de l'année 1972-1973 sur la végétation d'une savane sahélienne du ferlo septentrional, Sénégal. In *La Désertification au sud du Sahara. Colloque de Nowackott 17-19 déc 1973.* Dakar, Abidjan, Les Nouvelles Editions Africaines, 1976. pp. 96-101.

REPP, G. y KILLIAN, C. Recherches écologiques sur les relations entre le climat, les sols et les plantes irriguées des oasis sahariennes. *Journal of Agriculture and Tropical Botany.* 3(3-4):109-41, (5-6): 292-319. 1956.

RICHARDS, L. y OGATA, G. A thermocouple for vapour pressure measurement in biological and soil systems at high humidity. *Science* 128:1089-1090. 1958.

ROBELIN, M. Action et arrière-action de la sécheresse sur la croissance et la production du tournesol. *Annals of Agronomy* 18(6):579-599. 1967.

ROSS, W. y WEBSTER, O. Culture and use of grain sorghum. In *Agriculture Handbook No. 385.* USDA 1970. 30 p.

SAINT-CLAIR, P. Responses of *Lens esculenta* Moench to controlled environmental factors. Mededeling landbouwhogeschool. Wageningen, The Netherlands 72-12. 1972. 84 p.

\_\_\_\_\_. Stomatal behaviour of *Sorghum bicolor* (L.) Moench and associated responses. *International Sorghum Workshop.* Mayaguez, University of Puerto Rico, 1975. pp. 61-73.

- \_\_\_\_\_. Germination of Sorghum bicolor L. Moench under polyethylene glycol-induced stress. Canadian Journal of Plant Science 56:21-24. 1976.
- \_\_\_\_\_. Croissance racinaire de cultivars de sorgho grain (Sorghum bicolor (L.) Moench) Naturaliste Canadien 104:537-541. 1977.
- \_\_\_\_\_. Etude de quelques aspects de la résistance à la sécheresse du sorgho grain, Turrialba 29(2):139-146. 1979.
- \_\_\_\_\_. La germination du mil exposé à la contrainte hydrique développée par le polyéthylène glycol. Comparaison avec le sorgho grain. Agronomie tropicale (2) 1980. (en prensa).
- SALISBURY, F. y ROSS, C. Plant Physiology. Belmont, California, Wadsworth Publishing 1969. 747 p.
- SANCHEZ-DIAZ, M. MOREY, M. y BERNLDEZ, G. Reacciones fisiológicas de las hojas al aire mediante el uso de porómetros. Anales de Edafología y Agrobiología 28:747-754. 1969.
- \_\_\_\_\_. y KRAMER, P. Behavior of corn under water stress and during recovery. Plant Physiology 48:613-616. 1971.
- \_\_\_\_\_. HESKETH, J. y KRAMER, P. Wax filaments on sorghum leaves as seen with a scanning electron microscope. Journal of the Arizona Academy of Sciences 7(1):6-7. 1972.
- SANDHU, A. y LAUDE, H. Tests of drought and heat hardiness of winter wheat. Agronomy Journal 50:78-81. 1958.
- SCHMIDT, H., DUWALD, K. y STOCKER, O. Plasmatische untersuchungen und dürrmpfindlichen und dürrresistenten sorten Landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Planta 31:559-596. 1940.
- SCHOLANDER, P., et al. Sap pressure in vascular plants. Science 148: 339-346. 1965.
- SHANTZ, H.L. Drought resistance and soil moisture. Ecology 8:145-157. 1927.
- SINGH, T. et al. Physiological selections for drought resistance in sorghum. In The Physiology of yield and management of sorghum in relation to genetic improvement. University of Nebraska. Annual Report 7. 1974. pp 43-57.
- SLAVIK, B. Methods of studying plant water relations. New York, Springer-Verlag, 1974. 449 p. Ecological studies 9.
- SPANNER, D. The Peltier effect and its use in the measurement of suction pressure. Journal of Experimental Botany 2:145-168. 1951.

- STICKLER, F., WEARDEN, S. y PAULI, A. Leaf area determination in grain sorghum. *Agronomy Journal* 53:187-188. 1961.
- STOCKER, O. Physiological and morphological changes in plants due to water deficiency. In *Recherches sur la zone aride. Echanges hydriques des plantes en milieu semi-aride. Compte rendu de recherches.* Paris, UNESCO, 1961. pp. 63-104.
- STOCKER, R. Effect on dwarf beans of water stress at different phases of growth. *New Zealand Journal of Experimental Agriculture* 2:13-15. 1974.
- STOUT, D. Bibliography on plant-water relationships plus an outline on drought resistance. Crop Science Department. University of Saskatchewan, 1976. 80 p.
- STUTTE, C. y TODD, O. Ribonucleotide compositional changes in wheat leaves caused by water stress. *Crop Science* 8:319-321. 1968.
- SULLIVAN, C. Y. y KINBACHER, E. Thermal stability of fraction I protein from heat hardened Phaseolus acutifolius cv. Gray Tepary Buff. *Crop Science* 7:241-244. 1967.
- \_\_\_\_\_, EASTIN, J.D. y KINBACHER, E. Finding the key to heat and drought resistance in grain. *The Farm, Ranch and Home Quarterly*, University of Nebraska. Summer. 1968.
- \_\_\_\_\_ y BLUM, A. Drought and heat resistance of sorghum and corn. *Proceedings of the 25th Annual corn and sorghum Research Conference.* Seed Trade Association. Washington, D.C. 1970. pp 55-56.
- \_\_\_\_\_. Techniques for measuring plant drought stress. In *Drought injury and resistance in crops.* CSSA Special publication no. 2. Crop Science Society of America, 1971. pp. 1-18.
- \_\_\_\_\_. Mechanisms of heat and drought resistance in grain sorghum and methods of measurement. In *Sorghum in seventies.* Editors RAO, N.G.P. and HOUSE, L.R. Oxford and IBH. New Delhi, 1972. 638 p.
- \_\_\_\_\_ y EASTIN, J.D. Plant Physiological responses to water stress. *Agricultural Meteorology* 14:113-127. 1974.
- \_\_\_\_\_. Plant responses to high temperatures. In *Proceedings of an International Symposium on Genetic Control of Diversity in Plants.* Lahore, Pakistan, March 1-7, 1976. New York, Plenum Publishing, 1977.
- \_\_\_\_\_, NORCIO, N. y EASTIN, J.D. Plant responses to high temperatures. In *Proceedings of an International Symposium on Genetic Control of Diversity in Plants.* Lahore, Pakistan, March 1-7, 1976. New York, Plenum Publishing, 1977.

- \_\_\_\_\_, y ROSS, W. M. Selecting for drought and heat resistance in grain sorghum. U.S.D.A., Agricultural Research Service, Lincoln, Nebraska, 1976. 32 p. (Mecanografiado).
- UHVITS, R. Effect of osmotic pressure on water absorption and germination of alfalfa seeds. American Journal of Botany 33:278-285. 1946.
- UNITED NATIONS EDUCATIONAL, SCIENTIFIC AND CULTURAL ORGANIZATION. Conférence des Nations-Unies sur la désertification. Nairobi, Kenya, UNESCO. 1977.
- VANDEN ABEELE, M. y VANDENPUT, R. Les principales cultures du Congo belge. Royaume de Belgique, Ministère des Colonies. Bruxelles, 1956. pp. 173-178.
- WEATHERLEY, P. Studies in the water relations of the cotton plants. I. The field measurement of water deficits in leaves. New Phytologist 49:81-97. 1950.
- WESSELIUS, J. y BROUWER, R. Influence of water stress on photosynthesis, respiration and leaf growth of Zea mays L. Mededelin Landbouwhogeschool, Wageningen, The Netherlands. 72-33:1-15. 1972.
- WEST, S. Protein, nucleotide and rebonucleic acid metabolism in corn during germination under water stress. 37(5):565-571. 1962.
- WILLIAMS, T., SNELL, E. y ELLIS, J. Methods of measuring drought tolerance in corn. Crop Science 7:179-182. 1967.
- WILSIE, C. The moisture factor. In Crop adaptation and distribution. San Francisco. W.H. Freeman, 1961. pp. 136-177.
- WIT, C.T. de. Transpiration and crop yield. Inst. voor biologisch en Scheik, onderzoek. Meddeling 59. Wageningen, The Netherlands. Overdruk wit Versl. Landb. Onderz. 64.6. 1958. 88 p.
- \_\_\_\_\_. Photosynthesis of leaf canopies. Agricultural Research Reports. Center for Agricultural Publications and Documentation. Wageningen, The Netherlands. 1965. 57 p.
- WRIGHT, L. Drought tolerance evaluation among range grass genera, species and accessions of three species using program controlled environment. Arizona Agricultural Experimental Station, Technical paper 909. 1963. pp. 165-169.
- WRIGHT, N. y STREETMAN, L. Grass improvement for the Southwest relative to drought evaluation. Agric. Exp. Station, University of Arizona, Tucson. Technical bulletin no. 143. 1960. pp. 1-16.

7. APENDICE

(Cuadros y Figuras)

Cuadro 1. Producción de materia seca (g/maceta) de las partes aéreas de dos cultivares de lenteja en función del grado de salinidad del suelo. Los datos entre paréntesis representan porcentajes en relación a los testigos (Saint-Clair, 1972).

Conductividad de la solución del suelo (mmhos/cm )	Cultivares	
	'Large blonde'	'Anicia'
1.2	29.20 (100)	14.00 (100)
4.5	32.74 (112)	11.73 (82)
8.4	16.83 (58)	5.94 (41)
13.1	0.51 (2)	0.12 (1)

$$\frac{\sigma}{n} = 0.13$$

$$G.L. = 14$$

Cuadro 2. Producción de materia seca de raíces (g/maceta) de dos cultivares de lenteja en función del régimen hídrico. Los datos entre paréntesis representan las frecuencias mensuales del riego (Saint-Clair, 1972).

Régimen hídrico	Cultivares	
	'Large blonde'	'Anicia'
1 (3)	0.52	0.41
2 (4)	0.71	0.38
3 (8)	0.86	0.47
4 (12)	1.53	0.76

$$\frac{\sigma}{n} = 1.38$$

$$G.L. = 23$$

Cuadro 3. Comparación entre la tolerancia al calor\* de discos foliares de cereales y el índice de estabilidad de clorofila (IEC)\*\*.

Pruebas	Plantas			
	<u>Sorgo</u>		<u>Maíz</u>	<u>Mijo</u>
	'M35-1'	'RS610'	'N-705'	'Tift 23B'
Tolerancia al calor en porcentaje relativo de daño	31.100b	50.300c	27.000b	12.800a
IEC	0.061c	0.101d	0.047b	0.020a

Los promedios que, en una hilera están seguidos de la misma letra no son significativamente diferentes (P=5%).

\* Una hora a 48C

\*\* Diferencia entre el porcentaje de transmisión de luz de una solución de clorofila de hojas sometidas al calor y el mismo porcentaje pero de hojas testigo.

Cuadro 4. Contenido en ácido abscísico (ABA) en las hojas separadas de plántulas de maíz en función de su estado hídrico (Larque-Saavedra y Wain, 1974).

Repeticiones del Experimento	Cultivares de maíz					
	'Latente'*		'Anjou 210'		'LG11'	
	Testigos	Marchitadas	Testigos	Marchitadas	Testigos	Marchitadas
I	12.8	50.3	2.4	21.1	3.1	11.8
II	13.5	50.2	2.2	16.4	2.5	26.0
Promedio	13.1	50.2	2.3	18.7	2.8	18.9

\*Resistente a la sequía.

Cuadro 5. Porcentajes de hojas orientadas hacia los puntos cardinales en secciones de 90 grados (de Wit, 1965).

Plantas	Orientación			
	Sur	Oeste	Norte	Este
Trigo	26	26	23	25
Maíz	23	27	24	26

Cuadro 6. Fotosíntesis neta y respiración en  $\text{mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$  de cultivares de sorgo en condiciones normales de humedad (testigo) y después de 24 horas de sequía (tratamiento). Los datos son promedios de 3 repeticiones (Saint-Clair, 1975).

Cultivares	Fotosíntesis		$P_1/P_0$	Respiración		$R_1/R_0$
	Testigo $P_0$	Tratamiento $P_1$		Testigo $R_0$	Tratamiento $R_1$	
'NK-300'	15,63 a+	16,02 ab	102,50 b	2,51 a	1,91 a	76,10 a
'M-35-1'	19,48 ab	12,79 a	65,66 a	2,34 a	2,07 ab	88,46 ab
'69-4'	18,49 ab	16,88 ab	91,29 b	2,34 a	2,76 b	117,95 c
'CE-90'	20,37 b	17,58 b	86,30 b	2,35 a	2,34 ab	99,57 bc

+ Promedios seguidos de una misma letra no son significativamente diferentes (P = 5%, Prueba múltiple de Duncan).

Cuadro 7. Distribución (%) de las raíces en el suelo de 5 cultivares de sorgo. Los datos representan los porcentajes promedios de los pesos secos de las raíces de 4 plantas (Saint-Clair, 1977).

Cultivares	Edad de las Plantas (días)															
	14			28			42			56						
	Capa de suelo (cm)	Capa de suelo (cm)	Capa de suelo (cm)	Capa de suelo (cm)	Capa de suelo (cm)	Capa de suelo (cm)	Capa de suelo (cm)	Capa de suelo (cm)	Capa de suelo (cm)	Capa de suelo (cm)	Capa de suelo (cm)	Capa de suelo (cm)				
	0-10	10-25	25-40	40-55	0-10	10-25	25-40	40-55	0-10	10-25	25-40	40-55	0-10	10-25	25-40	40-55
'CE-90'	100	0	0	0	88	12	0	0	59	32	9	0	63	23	8	6
'69-4'	100	0	0	0	84	15	1	0	90	10	0	0	75	20	3	2
'NK-300'	100	0	0	0	78	18	4	0	71	27	1	1	58	17	16	9
'C-42Y'	100	0	0	0	74	22	4	0	67	23	9	1	51	30	15	4
'RS-610'	100	0	0	0	76	16	6	2	73	19	6	2	55	26	14	5
Promedios	100	0	0	0	80	16.6	3	0.4	72	22.2	5	0.8	60.4	23.2	11.2	5.2

adro 8. Porcentajes relativos de germinación de 11 cultivares de sorgo bajo 6 soluciones con diferentes concentraciones de PEG (Carbowax 400); los valores entre paréntesis representan los porcentajes reales promedios de semillas que germinaron durante dos pruebas (Saint-Clair, 1976).

Contra- Presión ión de arbowax en peso	Cultivares											
	'CE-90'	'69-4'	'RS626'	'NK300'	'C-42Y'	'X4027'	'RS610'	'NB9776K'	'G393'	'M35-1'	'Meloland'	'Promedios'
0	0.86	100 a	100 a	100 a	100 a	100						
	(94)	(84)	(87)	(77)	(78)	(92)	(57)	(74)	(88)	(71)	(53)	(77.7)
4	3.22	97 ab	96 b	88 b	87 b	90 b	76 b	90 b	71 b	88 b	69 b	86.3
6	4.80	90 bc	89 b	79 b	75 b	83 b	68 b	86 b	55 bc	61 c	43 c	75.0
8	6.58	84 b	75 c	64 c	60 c	56 c	46 c	51 c	39 c	42 d	21 d	54.0
10	8.70	62 c	46 d	41 d	43 c	29 d	27 d	32 d	21 d	22 e	13 d	33.4
12	10.88	38 DA**	25 eAB	23 eAB	21 dAB	14 eBC	12 eBC	11 eBC	6 eCD	5 fCD	1 eD	16.0

Los promedios seguidos de la misma letra minúscula en una columna no son significativamente diferentes (P=0,05, prueba múltiple de Duncan)

Los promedios seguidos de la misma letra mayúscula en una hilera no son significativamente diferentes (P=0,05, prueba múltiple de Duncan)

Cuadro 9. Porcentajes relativos de germinación de 4 cultivares de mijo en 8 soluciones con diferentes concentraciones de PEG (Carbowax 400); los valores entre paréntesis representan los porcentajes reales promedios de semillas que germinaron durante dos pruebas (Saint-Clair, 1978).

Concentración de Carbowax (% en peso)	Presión osmótica (bares)	Cultivares			
		'HB-5'	'K-559'	'Tift 23 DA' X 'Tift 18DB'	'Tift 23 DA' X 'Tift 383'
0	0.86	100 a (90)	100 a (88)	100 a (90)	100 a (86)
4	3.22	104 a *	103 a	99 a	96 a
8	6.58	99 ab	99 a	97 a	92 a
12	10.88	91 bc	88 b	83 b	54 b
14	13.25	83 c	69 c	52 c	37 c
16	16.00	59 d	60 c	33 d	16 d
18	18.50	42 eb	31 dB	4eA	4 eA
20	21.75	10 fB	19 eB	0eA	0eA

Los promedios de una columna acompañados de una letra minúscula y los de una hilera acompañados de una mayúscula no son significativamente diferentes (P = 0.05, prueba múltiple de Duncan).

\* Este valor es considerado como 100 al convertir los valores a arcoseno  $\sqrt{\frac{1}{x}}$

Cuadro 10. Porcentajes relativos de germinación de 8 cultivares de sorgo escogidos en relación con las condiciones semiáridas de Senegal y expuestos a 5 concentraciones de PEG (Carbowax 400); los valores entre paréntesis representan los porcentajes reales de germinación de semillas durante dos pruebas (Saint-Clair, 1979).

Concentración de Carbowax (% en peso)	Presión osmótica (bars)	Cultivares									
		'CE-90'	'7410 KHONE'	'7531-V15'	'51-69AT'	'68-20'	'NK300'	'NM 1056'	'954063'	Promedios	
0	0.86	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a	100 a
		(98)	(72)	(97)	(89)	(79)	(83)	(58)	(98)	(84)	(84)
6	4.80	86 b	27 b	85 b	77 b	44 b	84 b	75 b	81 b	69.8 b	69.8 b
8	6.58	72 c	13 c	72 b	64 c	20 c	70 c	57 c	60 c	53.5 c	53.5 c
10	8.70	56 d	3 d	47 c	43 d	15 cd	48 d	36 cd	44 d	42.5 c	42.5 c
12	10.88	36 eB	0 dA	27 dB	23 eB	8 dA	26 eB	24 eB	25 eB	21.1 d	21.1 d

Los promedios seguidos de la misma letra minúscula en una columna no son significativamente diferentes (P = 5%. Prueba múltiple de Duncan).

Los valores seguidos de una misma letra mayúscula en una hilera no son significativamente diferentes (P = 5%, Prueba múltiple de Duncan).

Cuadro 11. Información sinóptica sobre la capacidad de cultivares de sorgo y de mijo de adaptarse a condiciones semiáridas\*

Cultivares	Propiedades o respuestas estudiadas							Apreciación general
	Comportamiento estomático	Rehidratación	Resistencia al calor	Resistencia a desecamiento	Resistencia al Germinación en PEG-400	PA/PR		
<b>SORGOS</b>								
'CE-90	3 <sup>c</sup>	3	3 <sup>+</sup>	3	4	5	4	
'7410 KHONE'	-	4	3 <sup>+</sup>	3	1	-	3	
'7531-V15'	-	2	3 <sup>+</sup>	3	3	-	3	
'51-69AT'	-	2	4	2	3	-	3	
'68-20'	-	-	2	2	1	-	1 <sup>+</sup>	
'NK 300'	3 <sup>o</sup>	4	3 <sup>+</sup>	3	3	2	3	
'MN 1056'	-	2	3	3	3	-	3	
'954063'	-	-	3 <sup>+</sup>	3	3	-	3	
'M35-1'	2 <sup>o</sup>	2	4	3	1	-	2 <sup>+</sup>	
'C-42Y'	3 <sup>o</sup>	-	3	-	3	2 <sup>+</sup>	3	
'RS 610'	3 <sup>+</sup>	-	3 <sup>+</sup>	3 <sup>+</sup>	2	1	2 <sup>+</sup>	
'NB 9776K'	2 <sup>o</sup>	1	2	2 <sup>+</sup>	2	-	2	
'Meloland'	-	-	4	2	1	-	2	
'69-4'	3 <sup>o</sup>	2	3	3	3	3	3	
<b>MIJOS</b>								
'Tift 23DA' x	-	4 <sup>+</sup>	4	2 <sup>+</sup>	4 <sup>+</sup>	-	4	
'Tift 18DA'	-	4 <sup>+</sup>	4	2 <sup>+</sup>	4 <sup>+</sup>	-	4	
'Tift 23DA x	-	4	4	2 <sup>+</sup>	5	-	4	
'Tift 383'	-	4	4	2 <sup>+</sup>	5	-	4	
'AB-5'	-	5	4	2 <sup>+</sup>	5	-	4 <sup>+</sup>	
'K-559'	-	5	4	2 <sup>+</sup>	5	-	4 <sup>+</sup>	

\* 1 = Débil, 2 = Mediano, 3 = Bueno, 4 = Muy bueno, 5 = Excelente, 0 = Incompleto, + = Aditivo, PA/PR = Partes aéreas/Partes subterráneas, PEG = Carbowax 400.

Cuadro 12. Relaciones entre el índice de apreciación\* de 18 cultivares de sorgo y mijo bajo pruebas o tratamientos individuales y el de la apreciación general desde punto de vista de la adaptación a condiciones semiáridas.

---

Propiedades o Respuestas	Porcentaje de casos en que el índice de apreciación para un estudio individual coincide con el índice de la apreciación general
Rehidratación	38.4 (5/13)
Resistencia al calor	72.2 (13/18)
Resistencia al desecamiento	47.0 (8/17)
Germinación bajo PEG-400	77.7 (14/18)
PA/PR	40.0 <sup>†</sup> (2/5)

---

\* Se consideró 2<sup>†</sup> como equivalente a 3 (ver Cuadro 11)

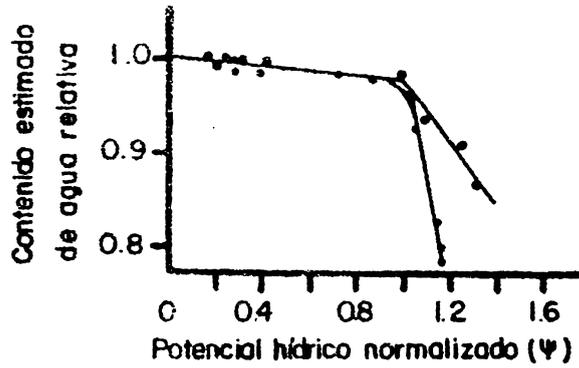


Fig. 1 Relación entre el contenido de agua relativa y el potencial hídrico normalizado del sorgo;  $\bullet$ =planta 1,  $\circ$ =planta 2 (Newman et al. 1974)

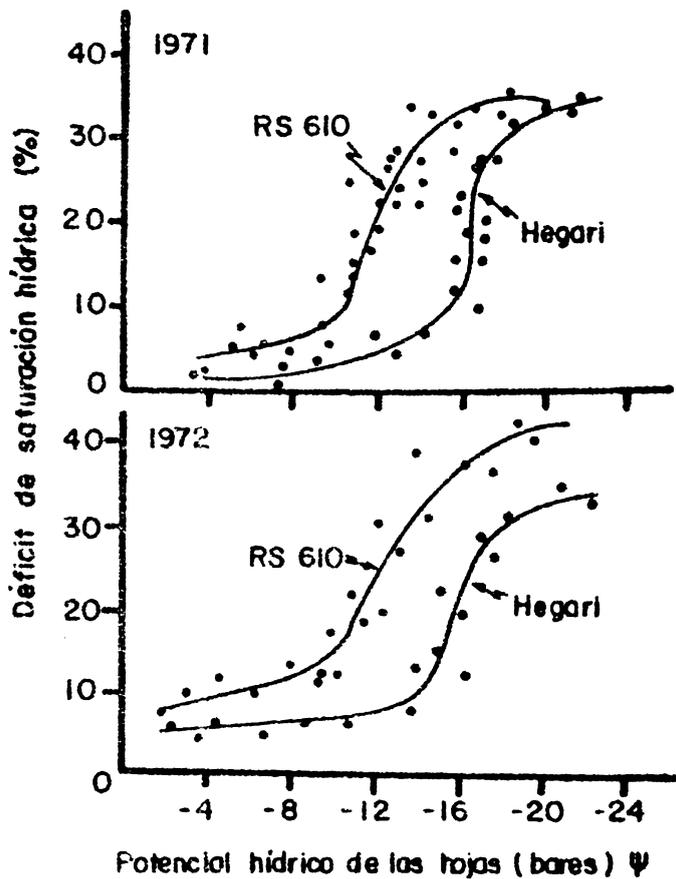


Fig. 2 Relación entre el porcentaje del déficit de saturación hídrica y el potencial hídrico de las hojas de dos genotipos extremos de sorgo 'RS 610' y 'Hegari' en dos años (Blum, 1974)

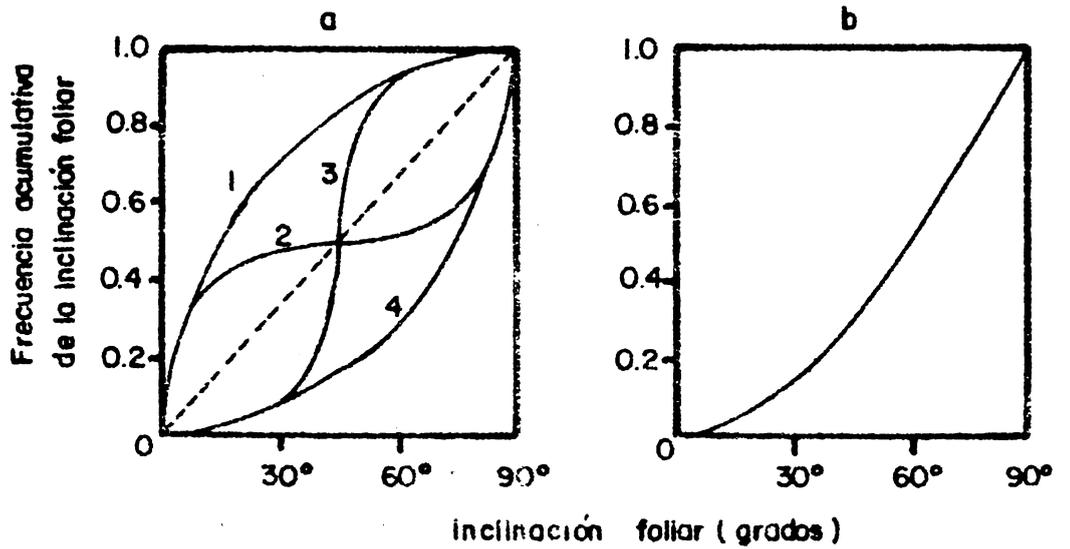


Fig. 3 Tipos de funciones de distribución de las hojas.-a: 1,2,3,4 corresponden a follajes planifilo, extremofilo, plagifilo y erectofilo respectivamente ;-b: corresponde a la función de distribución esférica de las hojas (de Wit, 1965)

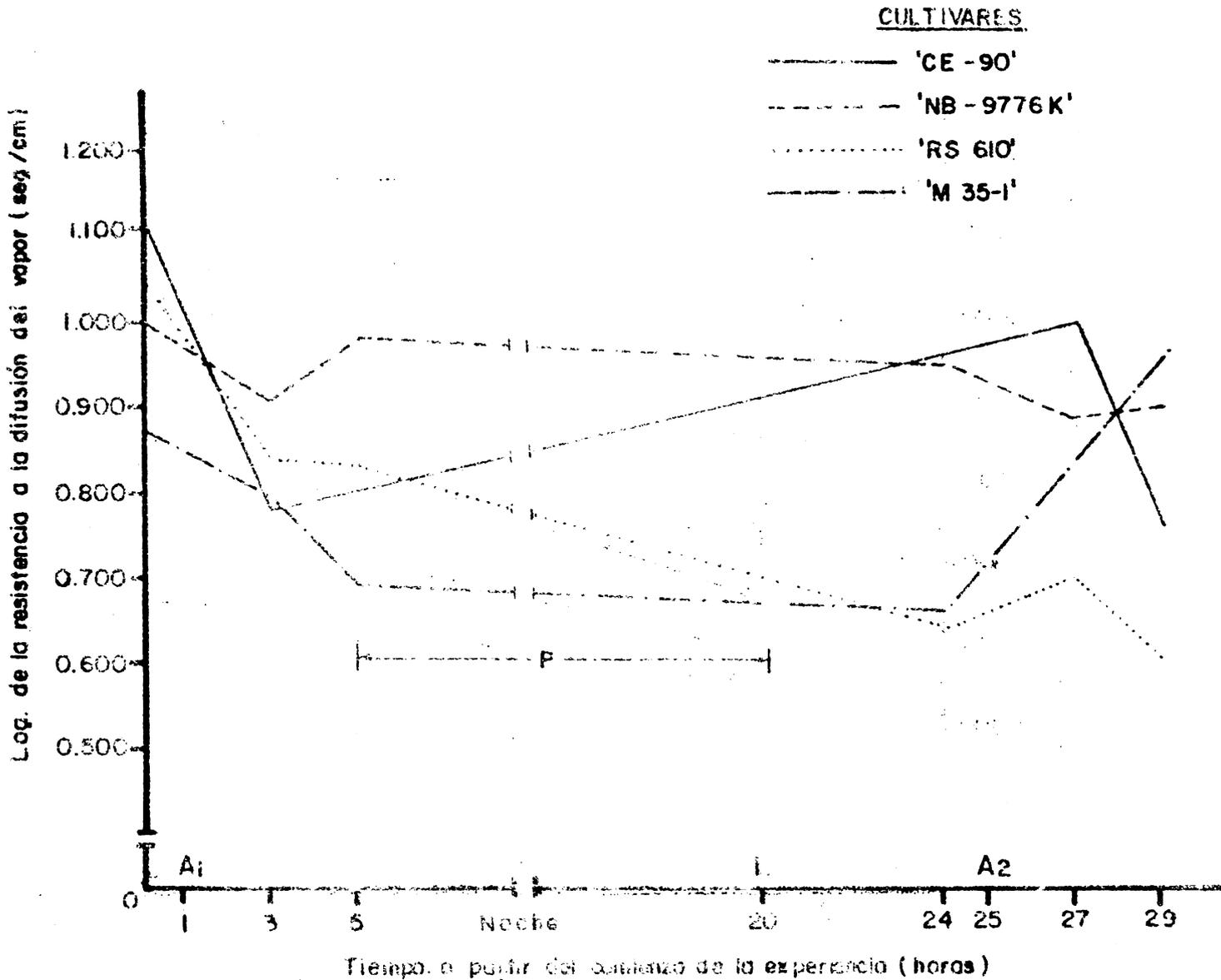


Fig. 4 Fluctuaciones de la resistencia a la difusión del vapor de agua en hojas de cultivares de sorgo en relación al riego (A<sub>1</sub> y A<sub>2</sub>) y a la iluminación (L) 0 = 3 horas después del inicio del primer período luminoso. P = período en que no se conoce la tendencia de las líneas.

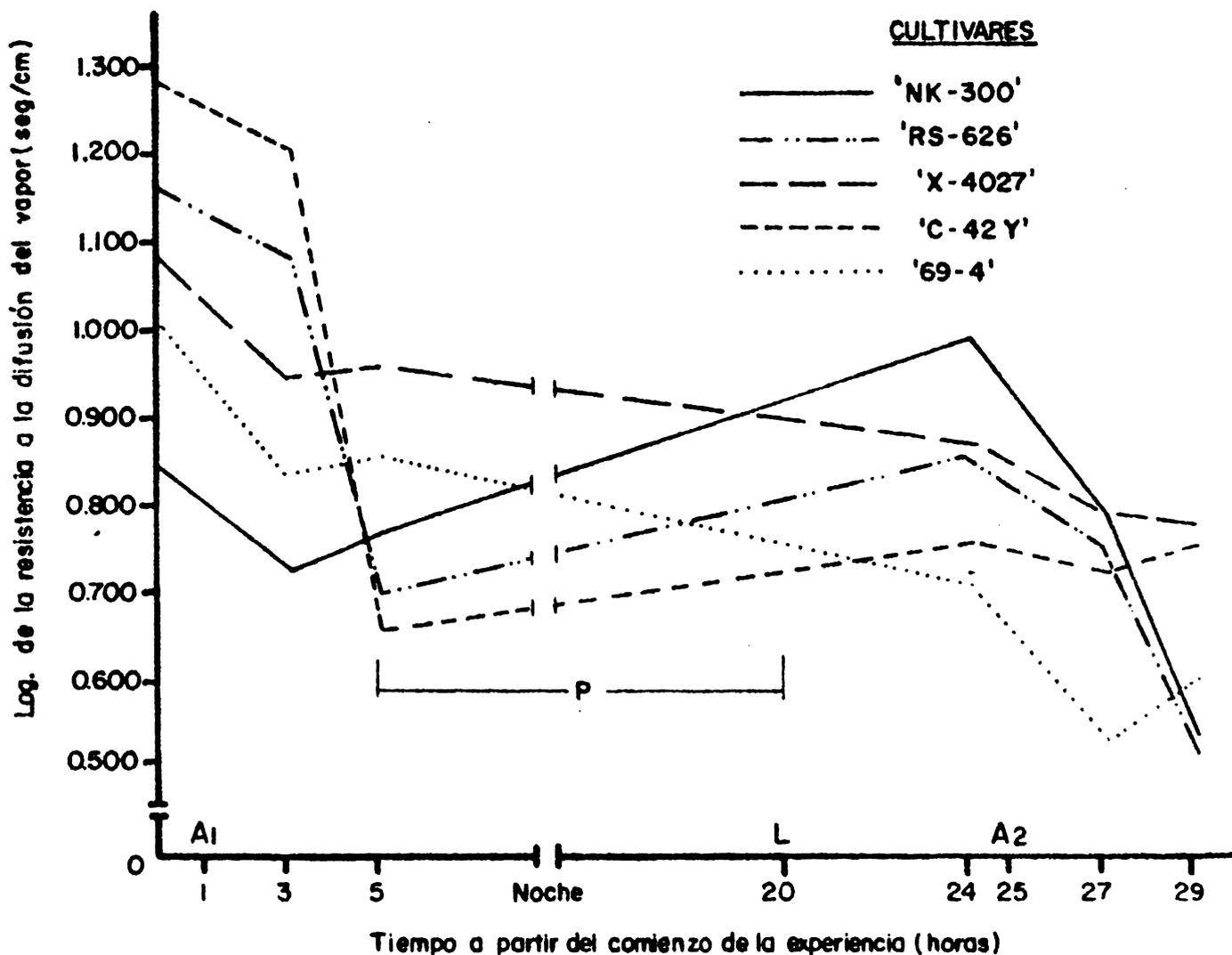


Fig. 5 Fluctuaciones de la resistencia a la difusión del vapor de agua en hojas de cultivares de sorgo en relación al riego (A1 y A2) y a la iluminación (L). 0=3 horas después del inicio del primer período luminoso. P= período en que no se conoce la tendencia de las líneas

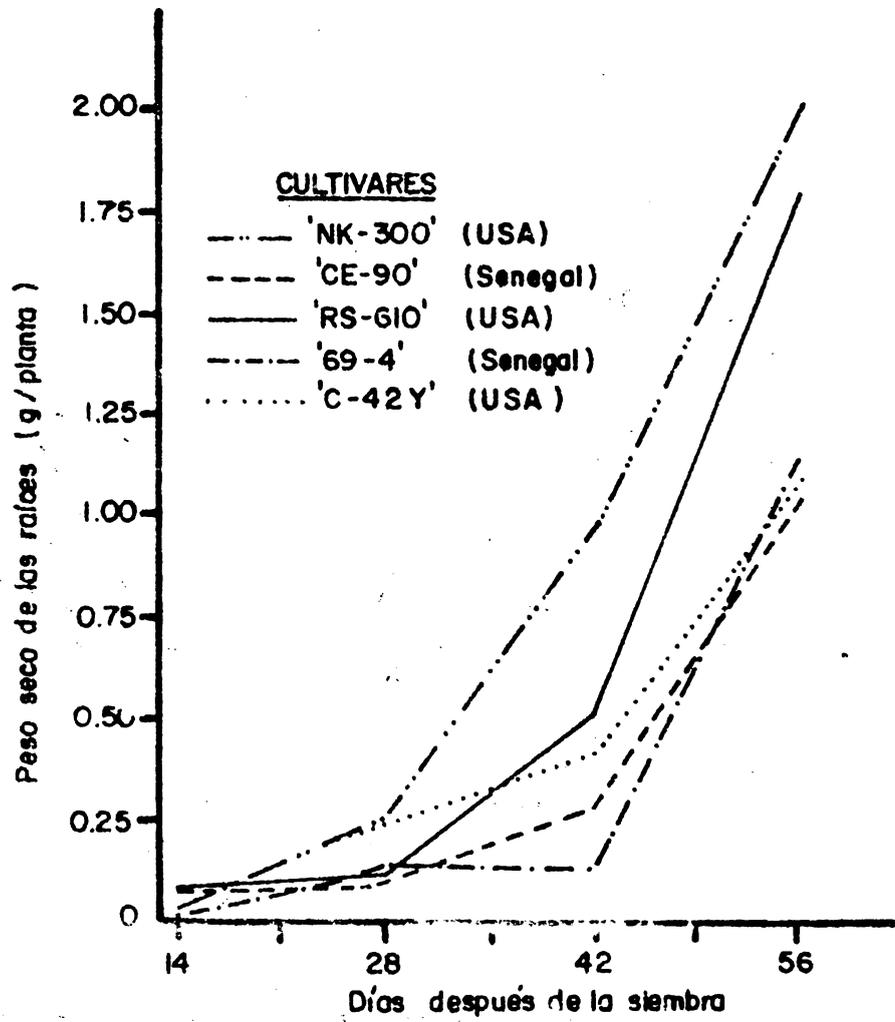


Fig. 6. Crecimiento radical en función de la edad de cultivares de sorgo (Saint-Clair, 1977)

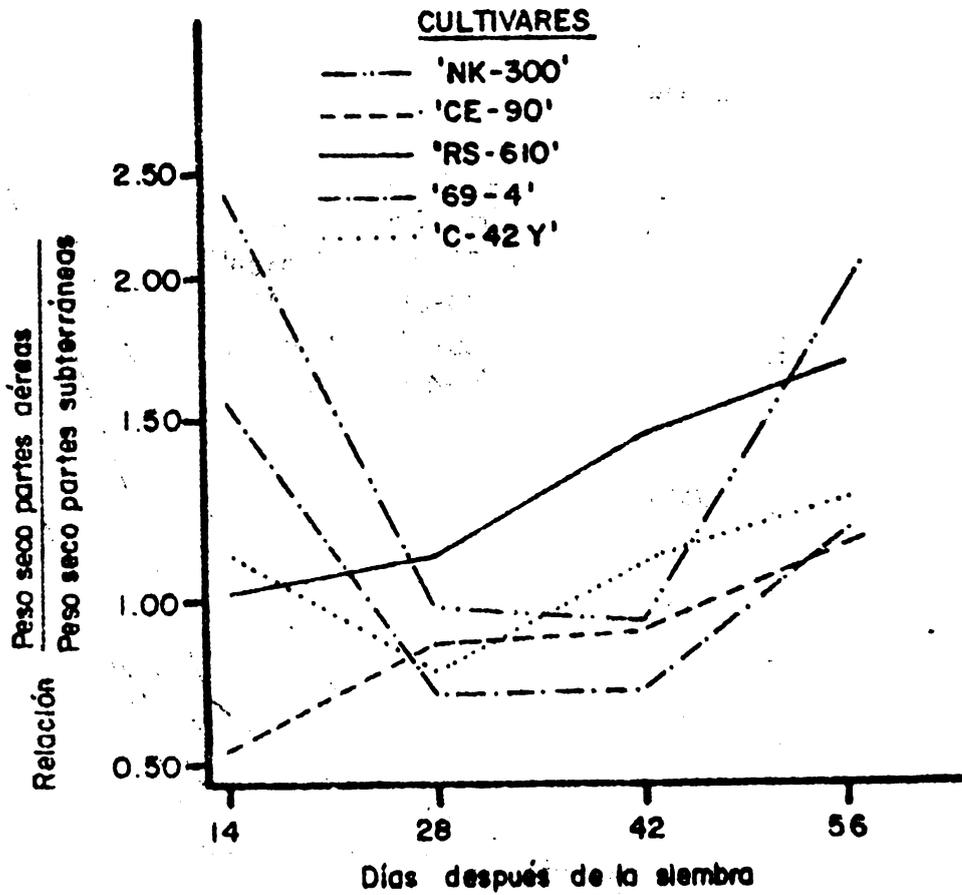


Fig. 7 Variaciones en la relación:  $\frac{\text{Peso seco partes aéreas}}{\text{Peso seco partes subterráneas}}$  con la edad de plantas de sorgo

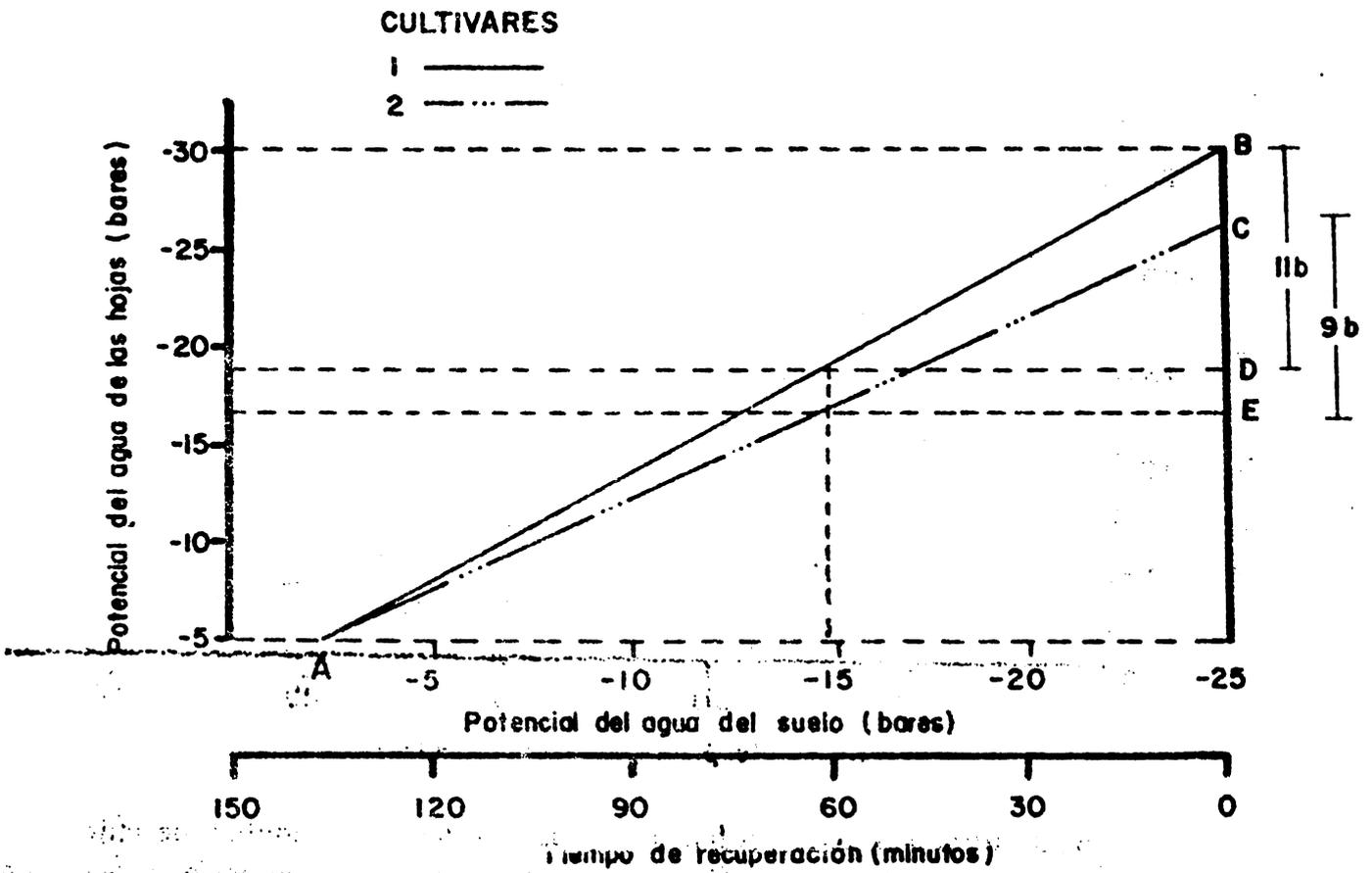


Fig. 8 Modelo de relación entre el potencial hídrico del suelo y de las hojas (segundas desde el ápice) en dos cultivares de sorgo.

Tiempo 0 = inicio de la recuperación hídrica por efecto del riego

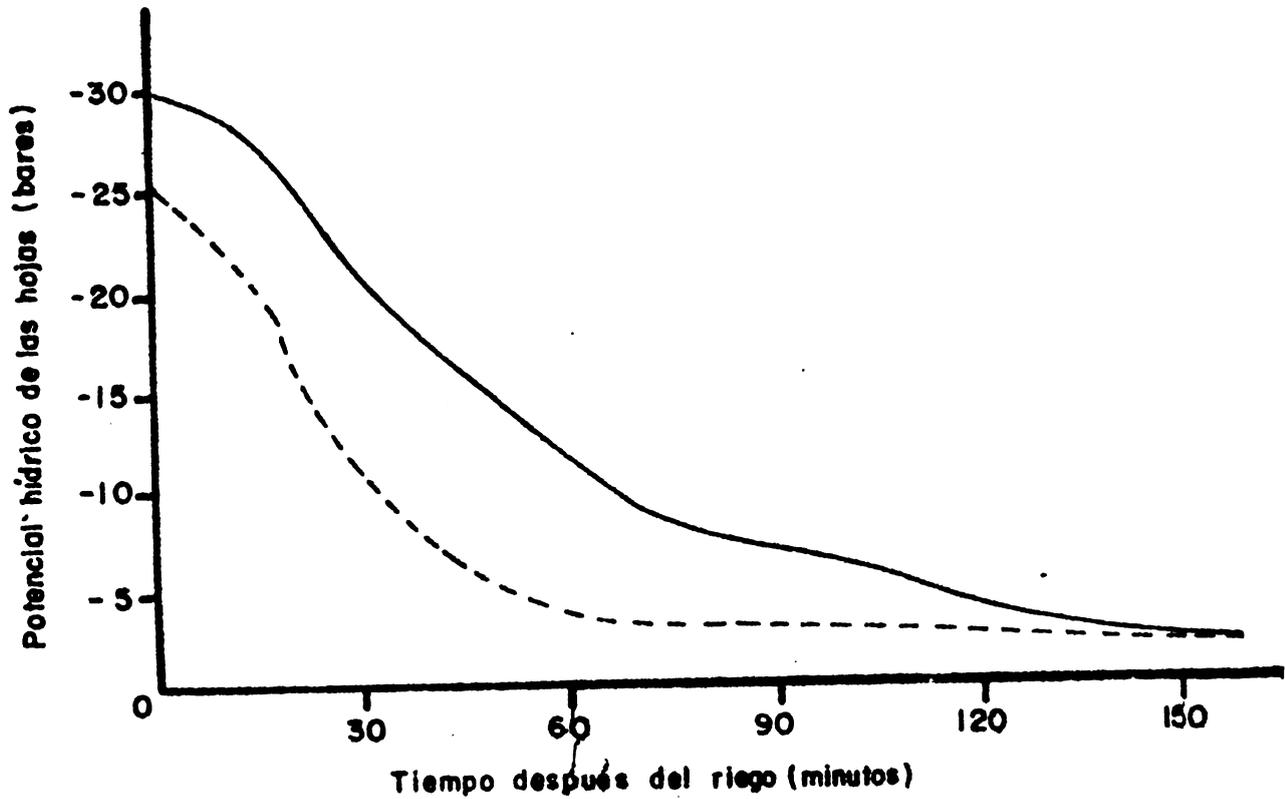


Fig. 9 Cambios en el potencial hídrico de hojas de plantas de ríjido 'Tift 23DA x Tift 8DB' regadas después de un período de sequía. Edad 40 días. Cada línea corresponde a una segunda hoja desde el ápice.

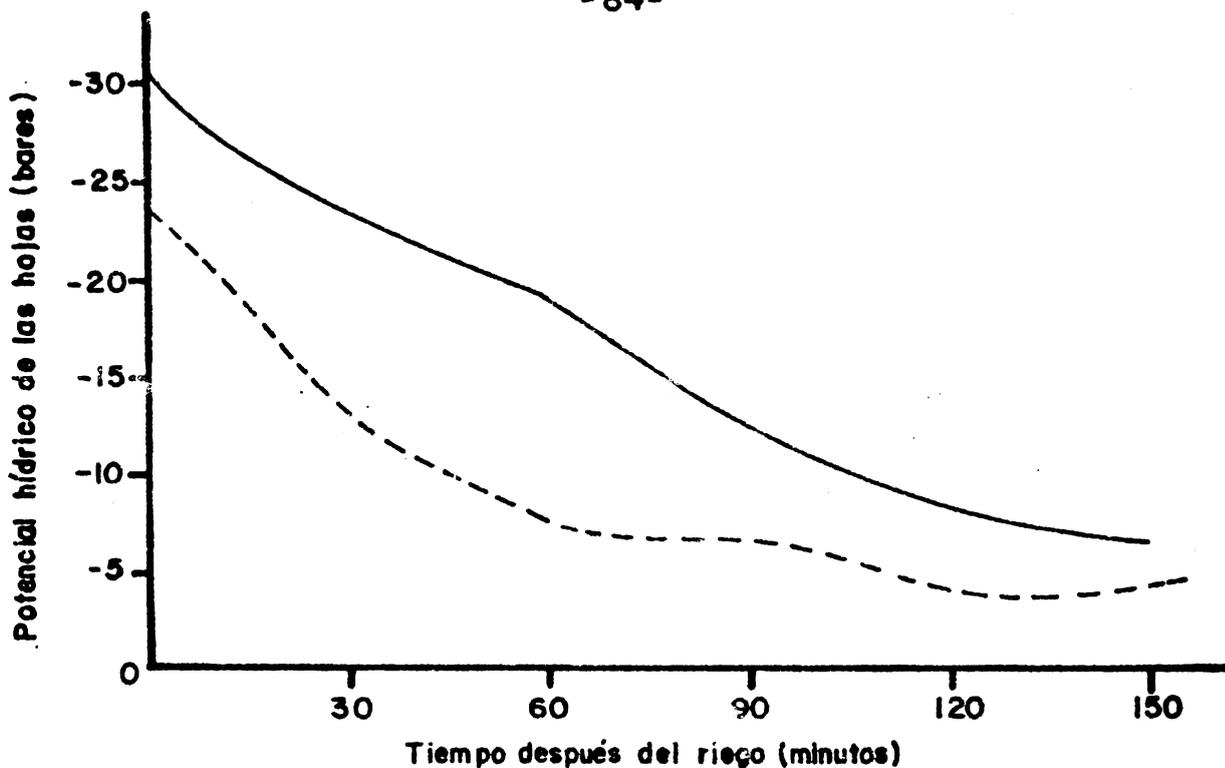


Fig. 10 Cambios en el potencial hídrico de hojas de plantas de mijo 'HB-5' regadas después de un período de sequía. Edad 40 días. Cada línea corresponde a una segunda hoja desde el ápice

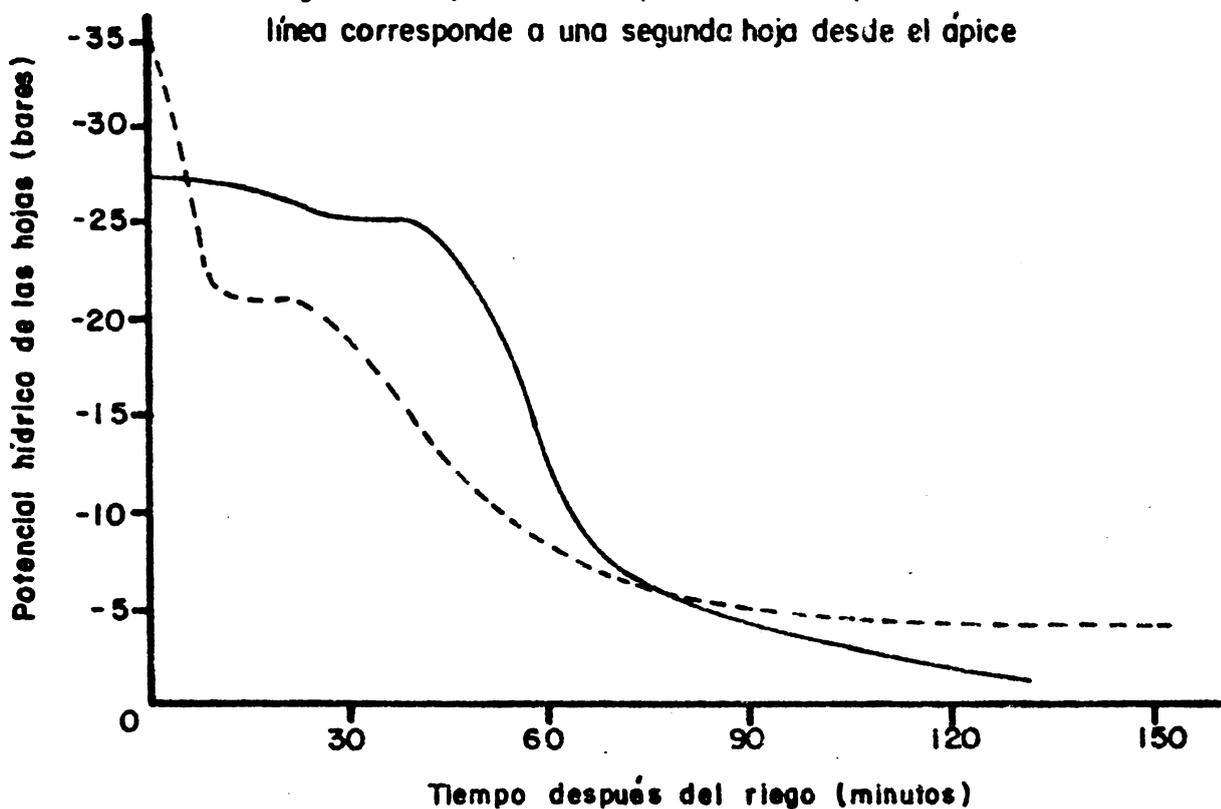


Fig. 11 Cambios en el potencial hídrico de hojas de plantas de mijo 'K-559' regadas después de un período de sequía. Edad 40 días. Cada línea corresponde a una segunda hoja desde el ápice

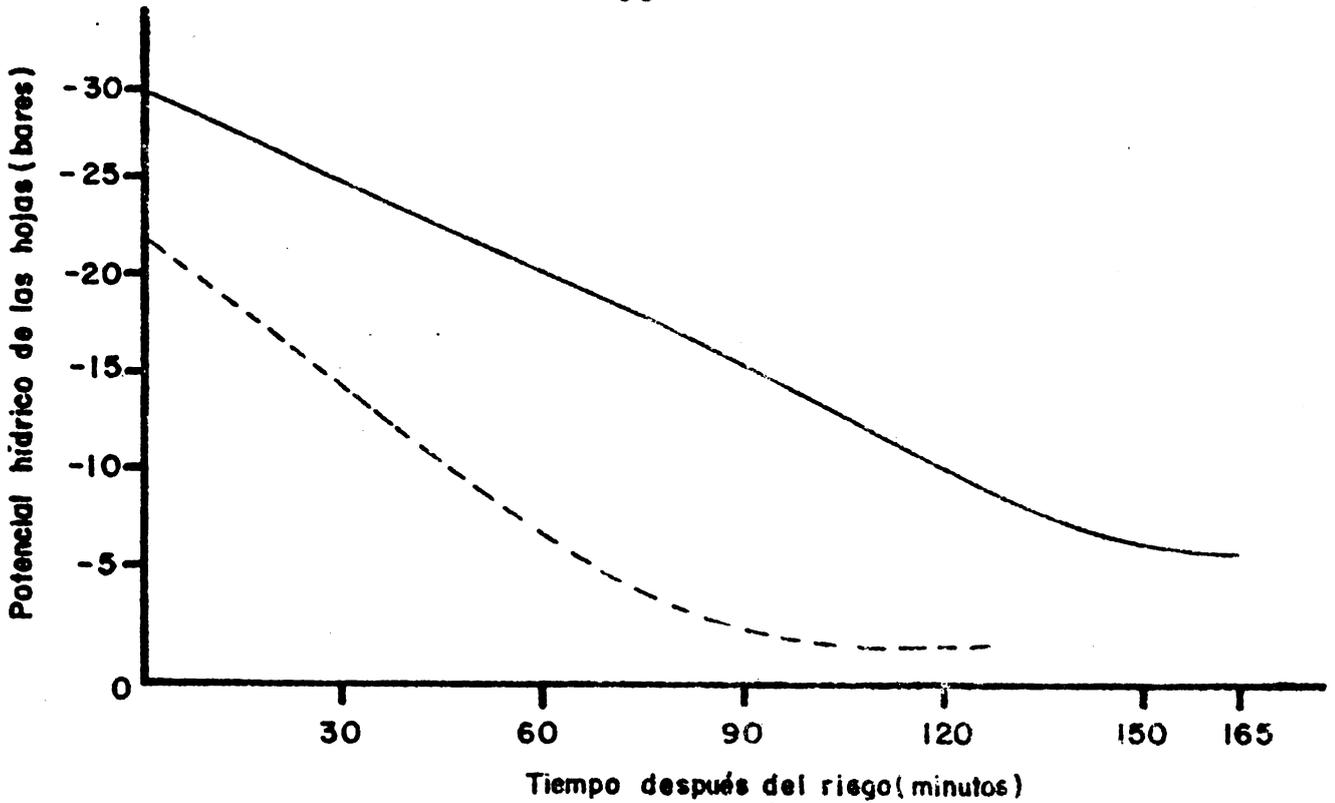


Fig. 12 Cambios en el potencial hídrico de hojas de plantas del sorgo 'MN 1056' regadas después de un período de sequía. Edad 40 días. Cada línea representa una segunda hoja desde el ápice

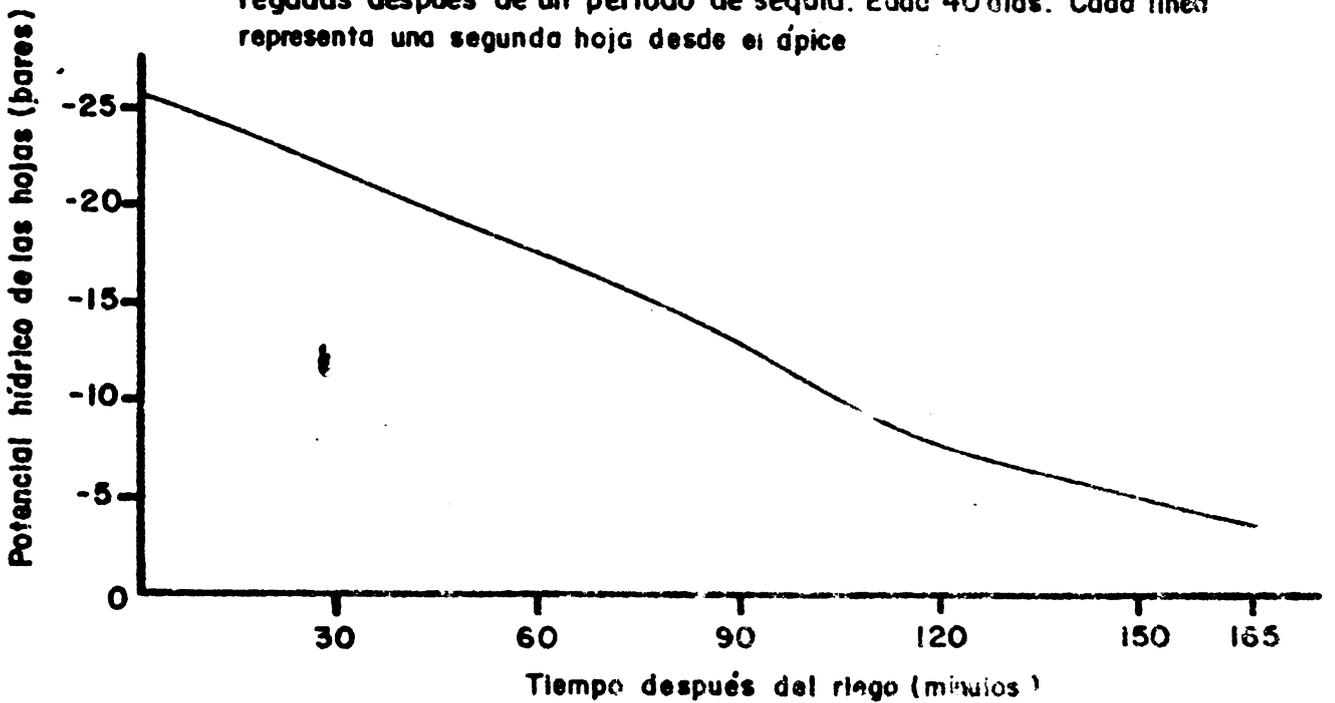
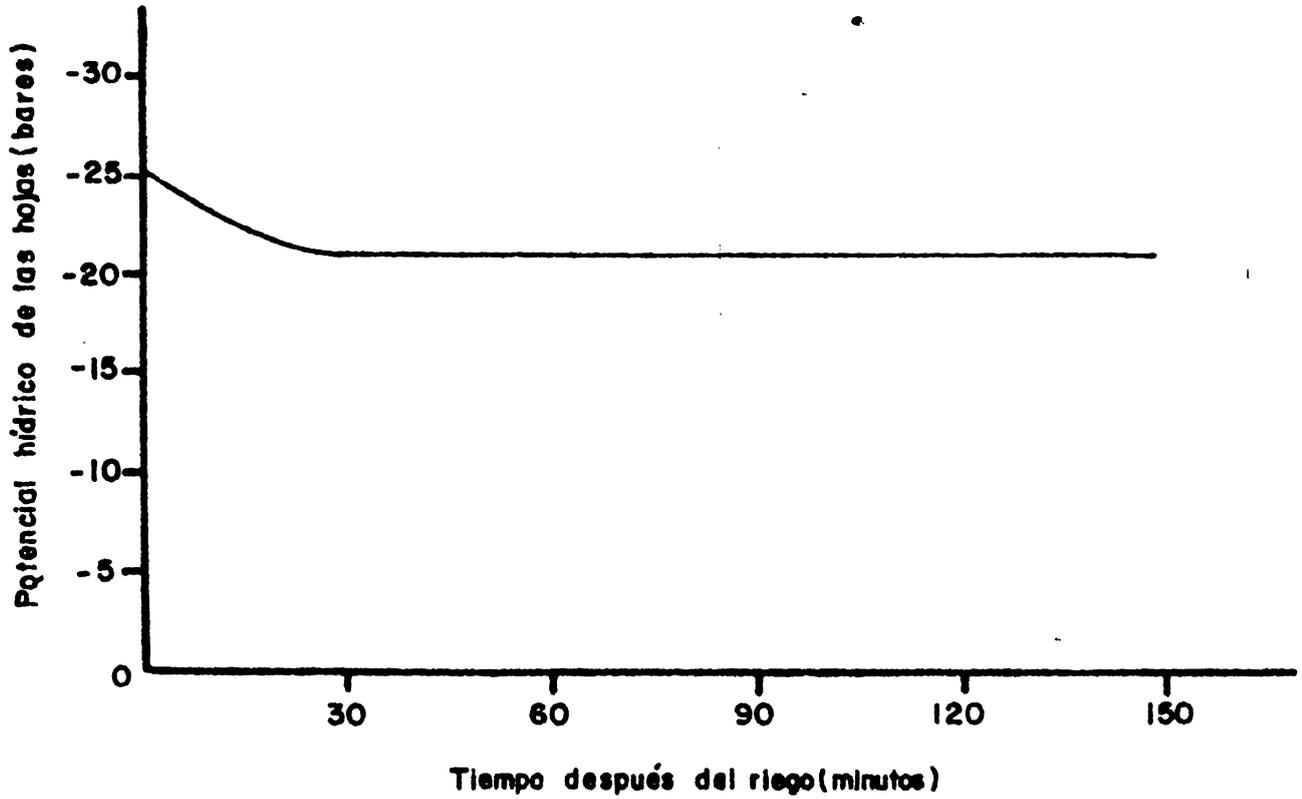


Fig. 13 Cambios en el potencial hídrico de una hoja de planta de sorgo '7531 - V15' regada después de un período de sequía. Edad 40 días (Observaciones = promedios de valores de 2 hojas, las segundas desde el ápice)



**Fig. 14** Cambios en el potencial hídrico de una segunda hoja desde el ápice de planta del sorgo 'NB 9776 K' regada después de un período de sequía. Edad 40 días. Se nota una recuperación deficiente

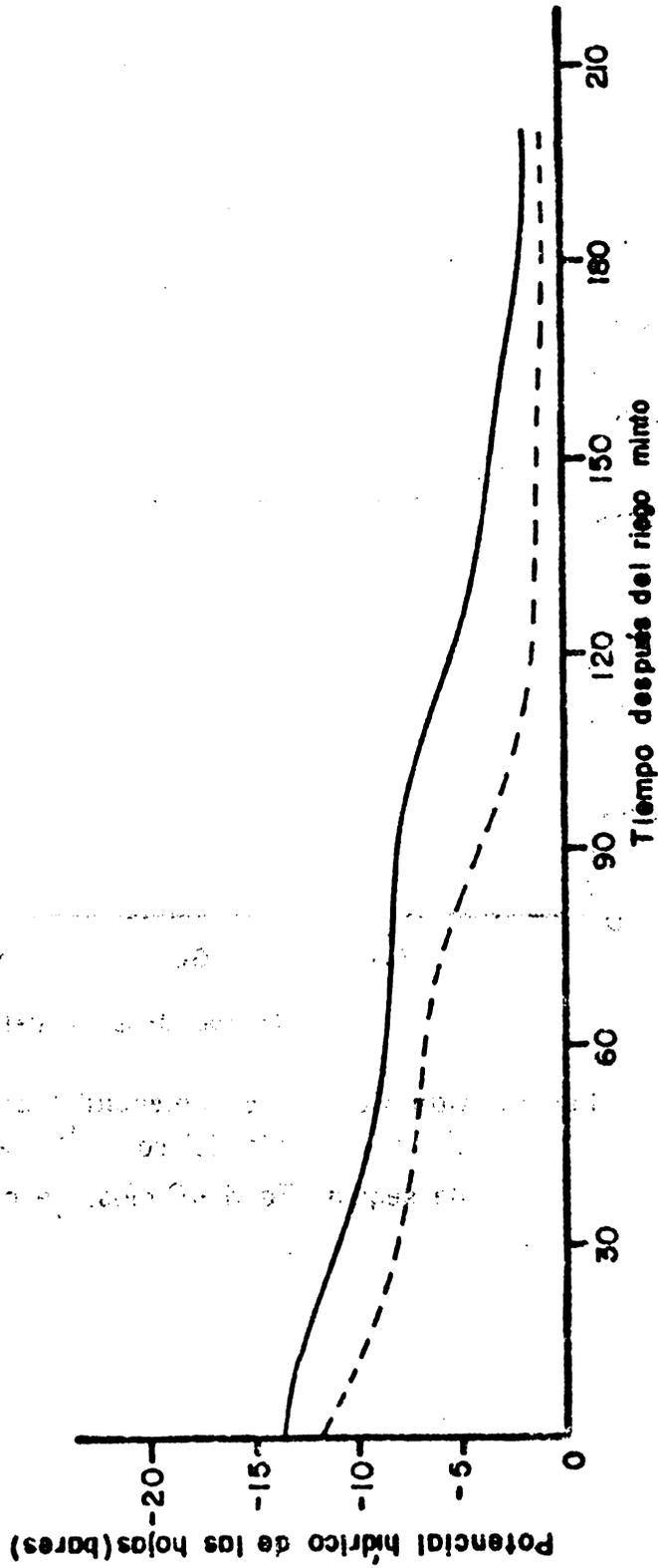


Fig. 15 Curvas de rehidratación del maíz regado después de un período de sequía. Edad 35 a 42 días. Cada línea representa el potencial hídrico de una 3a. a 4a. hoja desde el ápice. (Nulsen y Thurtell, 1978)

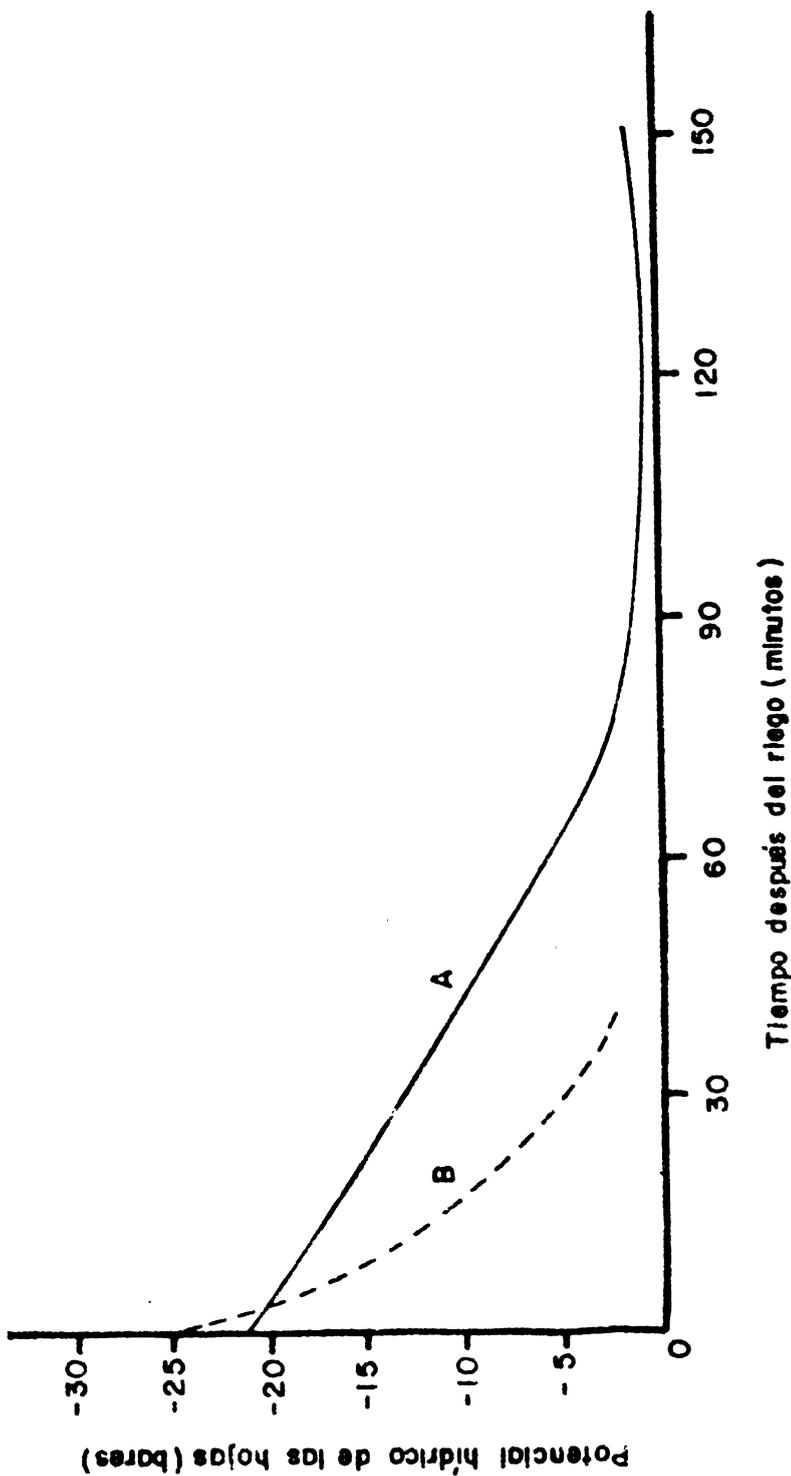


Fig. 16 Cambios en el potencial hídrico de hojas del sorgo 'NK-300' expuesto a condiciones de sequía y regado después; A = planta intacta, B = planta cortada bajo el agua. Edad 40 días. Cada línea corresponde a una segunda hoja desde el ápice