

RESPUESTA DE COMPENSACION FISIOLÓGICA DEL FRIJOL (Phaseolus vulgaris L.)
AL DESBALANCE DE AGUA PROVOCADO POR SALINIDAD

Tesis de Grado de Magister Scientiae

Jorge P. Malagamba S.



INSTITUTO INTERAMERICANO DE CIENCIAS AGRICOLAS DE LA OEA
Centro Tropical de Enseñanza e Investigación
Departamento de Cultivos y Suelos Tropicales
Turrialba, Costa Rica
Junio, 1973

RESPUESTA DE COMPENSACION FISIOLÓGICA DEL FRIJOL
(Phaseolus vulgaris L.) AL DESBALANCE DE AGUA
PROVOCADO POR SALINIDAD

Tesis

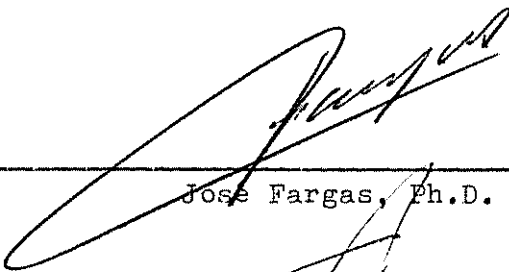
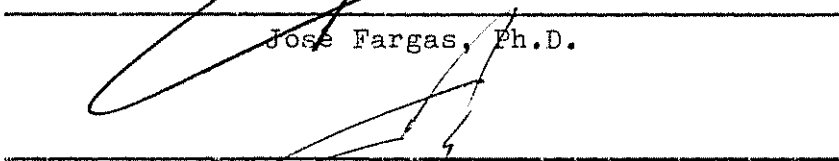
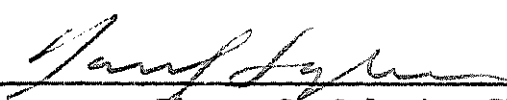
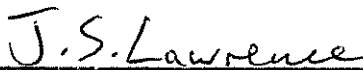
Presentada al Consejo de la Escuela para Graduados
como requisito parcial para optar al grado de

Magister Scientiae

en el

Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA

APROBADA:

	Consejero
José Fargas, Ph.D.	
	Comité
Gilberto Páez, Ph.D.	
	Comité
Pierre G. Sylvain, Ph.D.	
	Comité
Jeremy Lawrence, Ph.D.	

Junio, 1973

A mi esposa

A mis hijos

AGRADECIMIENTO

Mi más sincero reconocimiento a quienes desinteresadamente colaboraron en la ejecución de este trabajo. En especial al Dr. José Fargas y Dr. Gilberto Páez, Consejero Principal y miembro del Comité, respectivamente, por la invalorable ayuda prestada.

Al Dr. Pierre G. Sylvain y Dr. Jeremy Lawrence quienes aportaron su experiencia en la elaboración de la metodología de trabajo.

Al Gobierno de Holanda por la otorgación de la beca y facilidades dispensadas.

En general, a todos aquellos que de una u otra forma hicieron posible la realización de esta tesis.

BIOGRAFIA

Jorge Patricio Malagamba Stiglich nació el 29 de noviembre de 1944, en Valparaíso, Chile.

Realizó sus estudios primarios y secundarios en el Colegio de los Sagrados Corazones de Viña del Mar. Ingresó a la Facultad de Agronomía de la Universidad Católica de Valparaíso en 1962, obteniendo el título de Ingeniero Agrónomo en 1968. Ese mismo año se incorporó al Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Estación Experimental "La Platina", en Santiago de Chile, como miembro del programa de investigación en papa del referido Instituto.

En 1970 fue designado Jefe Interno del Programa, en la zona central del país.

En enero de 1972 ingresó a la Escuela para Graduados del IICA, obteniendo el grado de Magister Scientiae en 1973.

CONTENIDO

	<u>Página</u>
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	3
2.1 Generalidades	3
2.2 Efectos de la deficiencia de agua en algunos procesos de la planta	5
2.2.1 Deficiencia de agua y crecimiento	5
2.2.2 Efecto de incremento de la tensión osmótica del ambiente radical en la absorción y conducción de agua en la planta	6
2.2.3 Deficiencia de agua y absorción de nutrimentos	8
2.2.4 Deficiencia de agua y desarrollo de raíces	10
2.2.5 Efectos de la deficiencia de agua en diferentes estados del desarrollo de la planta	11
3. MATERIALES Y METODOS	13
3.1 Localización del experimento	13
3.2 Características microclimáticas del invernadero	13
3.3 Materiales empleados	13
3.4 Tratamientos	15
3.5 Diseño experimental	17
3.6 Variables físicas y fisiológicas analizadas	18
3.6.1 Producción de biomasa y sus componentes	18
3.6.2 Longitud de las plantas	18
3.6.3 Area foliar media, total y número de hojas trifoliadas	18
3.6.4 Volumen de raíces	19
3.6.5 Absorción de agua	19
3.6.6 Absorción de nutrimentos	19

	<u>Página</u>
3.6.6.1	Determinación de nitrógeno en la solución nutritiva 20
3.6.6.2	Determinación de fósforo en la solución nutritiva 20
3.6.6.3	Determinación de potasio, calcio y magnesio en la solución nutritiva 21
3.6.6.4	Determinación de sodio y azufre de tejidos vegetales ... 21
3.6.7	Componentes del rendimiento 22
3.7	Análisis de la información 22
4.	RESULTADOS 26
4.1	Condiciones climáticas existentes durante el experimento 26
4.2	Efecto de períodos individuales de incremento gradual de la tensión osmótica de la solución nutritiva 26
4.2.1	Estimación de la respuesta como función de los tratamientos y tiempo 26
4.2.1.1	Efecto sobre la producción de biomasa 26
4.2.1.2	Efecto sobre el desarrollo de los componentes de la biomasa: hojas, tallos y raíces 28
4.2.1.2.1	Desarrollo foliar de las plantas 28
4.2.1.2.1.1	Variaciones en peso seco de hojas 29
4.2.1.2.1.2	Variación en área foliar media y total 30
4.2.1.2.1.3	Variaciones en número de hojas 33
4.2.1.2.2	Desarrollo de los tallos ... 34
4.2.1.2.3	Desarrollo de las raíces ... 36

	<u>Página</u>
4.2.1.3 Efecto sobre la longitud de las plantas (altura) ...	38
4.2.1.4 Efecto sobre la absorción de agua	39
4.2.1.5 Efecto sobre la absorción de nutrimentos	41
4.2.2 Estimación de la respuesta como consecuencia de un proceso "Estímulos-Reacción"	46
4.3 Efecto de períodos individuales e intermitentes de incremento gradual de la tensión osmótica de la solución de cultivo sobre los componentes del rendimiento	49
4.4 Contenido de sodio y azufre en tejidos de plantas tratadas con sulfato de sodio entre los 40 y 55 días de edad, en relación al testigo	51
5. DISCUSION	53
6. CONCLUSIONES	61
7. RESUMEN	63
7a. SUMMARY	66
8. LITERATURA CITADA	68
APENDICE	73

LISTA DE CUADROS

<u>TEXTO</u>	<u>Página</u>
Cuadro N ^o	
1 Ecuación de predicción y producción estimada (\hat{Y}) de biomasa (g/planta) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	27
2 Ecuación de predicción y producción estimada (\hat{Y}) de peso seco de hojas (g/planta) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	29
3 Ecuación de predicción y desarrollo estimado (\hat{Y}) de área foliar media (cm ² /planta) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	31
4 Ecuación de predicción y desarrollo estimado (\hat{Y}) de área foliar total (cm ² /planta) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	32
5 Ecuación de predicción y estimación de número de hojas producidas (\hat{Y}) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	33
6 Ecuación de predicción y producción estimada (\hat{Y}) de peso seco de tallos (g/planta) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	35
7 Ecuación de predicción y producción estimada (\hat{Y}) de peso seco de raíces (g/planta) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	36
8 Ecuación de predicción y volumen estimado (\hat{Y}) de raíces de frijol (ml/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	37

9	Ecuación de predicción y longitud (altura) estimada (\hat{Y}) de plantas de frijol (m/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	38
10	Ecuación de predicción y cantidad estimada (\hat{Y}) de agua absorbida (ml/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	40
11	Ecuación de predicción y cantidad estimada (\hat{Y}) de nitrógeno absorbido (mg/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	42
12	Ecuación de predicción y cantidad estimada (\hat{Y}) de fósforo absorbido (mg/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	43
13	Ecuación de predicción y cantidad estimada (\hat{Y}) de potasio absorbido (mg/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	44
14	Ecuación de predicción y cantidad estimada (\hat{Y}) de calcio absorbido (mg/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	45
15	Ecuación de predicción y cantidad estimada (\hat{Y}) de magnesio absorbido (mg/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2)	46
16	Valores promedio de los componentes del rendimiento en plantas de frijol bajo el efecto de períodos individuales e intermitentes de incremento gradual de tensión osmótica en la solución de cultivo (Prueba de Duncan al 5%)	50
17	Cuadrados medios de los resultados obtenidos en los componentes del rendimiento en frijol	51

Cuadro N^oPágina

18	Valores promedio del contenido de sodio y azufre en hojas, tallos, raíces y frutos a los 70 días de edad de plantas testigo y tratadas con inducción de sequía entre los 40 y 55 días de su ciclo de vida	52
----	---	----

APENDICE

19	Correlaciones (r) de absorción de nutrientes y agua con su efecto inmediato en producción de biomasa y sus componentes	88
20	Correlaciones (r) de absorción de nutrientes y agua con la producción de biomasa y sus componentes, a los 10 días	90
21	Correlaciones (r) de absorción de nutrientes y agua con la producción de biomasa y sus componentes, a los 20 días	92
22	Correlaciones (r) de absorción de nutrientes y agua con la producción de biomasa y sus componentes, a los 30 días	94

LISTA DE FIGURAS

APENDICE

Figura Nº

Página

1	Temperaturas máximas y mínimas y radiación solar observados durante el experimento (valores promedio de 5 días)	74
2	Humedad relativa y evaporación observadas durante el experimento (valores promedio de 5 días)	74
3	Isolíneas de producción de biomasa, relativas al valor de producción en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	75
4	Isolíneas de producción de peso seco de hojas, relativas al valor de producción en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	76
5	Isolíneas de producción de área foliar media, relativa al valor de producción en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	77
6	Isolíneas de producción de área foliar total, relativas al valor de producción en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	78
7	Isolíneas de emisión de hojas como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	79
8	Isolíneas de desarrollo de peso seco de tallos, relativas al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	80

9	Isolíneas de desarrollo en longitud de las plantas, relativas al valor en el punto estacionario, como función de las diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	81
10	Isolíneas de absorción de agua por las plantas, relativas al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	82
11	Isolíneas de absorción de nitrógeno por las plantas, relativa al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	83
12	Isolíneas de absorción de fósforo por las plantas, relativas al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	84
13	Isolíneas de absorción de potasio, relativas al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	85
14	Isolíneas de absorción de calcio por las plantas, relativas al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	86
15	Isolíneas de absorción de magnesio por las plantas, relativa al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas	87

1. INTRODUCCION

La disponibilidad de agua en cantidad suficiente, así como su adecuada distribución a lo largo del ciclo de vida de una planta, es uno de los factores que más influye sobre su crecimiento y productividad.

En cultivos hortícolas anuales, cuya capacidad de resistir condiciones de sequía es generalmente inferior a otros cultivos, la escasez de agua se traduce, por lo general, en efectos deletéreos sobre sus procesos fisiológicos, lo cual se refleja en los rendimientos.

En el frijol (Phaseolus vulgaris L.), a pesar de haberse realizado algunos experimentos sobre el efecto de tensiones osmóticas altas en las raíces sobre procesos metabólicos aislados, no existe una noción clara sobre el efecto de la escasez de agua presentada en diferentes etapas de su ciclo de vida. Este efecto está relacionado, en muchas especies vegetales, con su capacidad inherente de recuperar su ritmo de crecimiento y alcanzar los rendimientos normales al retornarlas a un nivel adecuado de humedad. Esto puede considerarse una respuesta de compensación fisiológica.

En muchas regiones del mundo, donde el cultivo del frijol es de importancia económica y uno de los principales recursos proteicos de la dieta de la población, el éxito del cultivo está sujeto a una apropiada distribución de las lluvias que satisfaga las necesidades de agua durante el ciclo de vida de esta especie. Esta condición envuelve una inevitable situación de riesgo agravada en parte por el desconocimiento de las consecuencias que la escasez de agua, en las diferentes

etapas del desarrollo del cultivo, pueda tener sobre su productividad. Además, en los lugares donde existe la posibilidad de riego esta falta de conocimientos puede conducir a un manejo ineficiente del agua y afectar, en consecuencia, la economía del cultivo.

El presente trabajo de investigación tiene como objetivo evaluar la respuesta de compensación fisiológica del frijol, luego de ser sometido a una tensión osmótica alta mediante la adición de sulfato de sodio en el ambiente radical en diferentes etapas del desarrollo de la planta y en forma intermitente.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 Generalidades

Las necesidades de agua en las diferentes especies vegetales varían de acuerdo a una serie de factores, tanto genotípicos como ambientales, los cuales son a la vez determinantes del grado de adaptación de ellas a una determinada región o área geográfica (26).

En los últimos años se han realizado varios trabajos tendientes a establecer las necesidades de agua de distintas especies de importancia económica (6, 13, 40, 47, 51). No obstante, aún se desconoce la capacidad de muchos cultivos de reponerse ante una situación temporal de sequía presentada en un momento específico de su desarrollo (12).

La falta de esos conocimientos así como de otros de igual importancia en relación a los efectos de la deficiencia de agua, es un aspecto limitante en los programas de mejoramiento de los cultivos por cuanto es difícil aumentar la tolerancia a la sequía si no se conoce la forma en que esta condición afecta a la planta y la capacidad que tiene la misma para compensar este efecto (30).

Según Slatyer (49), el efecto de la deficiencia de agua en los cultivos es difícil de evaluar por existir una gran dependencia con ciertos parámetros altamente dinámicos, siendo uno de los principales el estado de hidratación de la planta que está influenciada fuertemente por condiciones microclimáticas. Además, de acuerdo al momento que se presenta la deficiencia de agua y a la especie que

afecta, hay diferentes respuestas fisiológicas.

Cabe destacar, sin embargo, que las plantas poseen cierta habilidad para adaptarse a condiciones de alta tensión hídrica. En la mayoría de los casos, esta adaptación ha sido atribuida a la absorción de iones que efectúa la planta del medio de cultivo (11, 33).

Slatyer (49) ha manifestado que pueden existir diferentes tipos de ajustes en la planta para sobrevivir bajo condiciones de alta tensión osmótica, dependiendo del tipo de agente que la produce.

Janes (26), por otra parte, usando diferentes tipos de solutos inductores de incrementos en la tensión osmótica del sustrato, ha demostrado que el ajuste que efectúa la planta para soportar esa condición adversa es siempre el mismo, observando que al ser un soluto absorbible se produce una acumulación de éste en la planta aumentando la presión osmótica de la savia. Si no es absorbible, hay un ajuste interno mediante un aumento de los sólidos solubles. En consecuencia, en ambos casos existe una respuesta de adaptación de la planta, variando solamente en la substancia utilizada para compensar el efecto.

Esta capacidad de adaptación de la planta a la sequía obviamente no es igual a lo largo de todo su ciclo vegetativo. Hay períodos del crecimiento en que la susceptibilidad de las plantas a la falta de agua es mayor, afectándose más el rendimiento económico del cultivo si se presenta en ellos una sequía prolongada. Sin embargo, los períodos breves de sequía pueden ser a menudo compensados totalmente por el desarrollo posterior del cultivo bajo condiciones

favorables (49).

2.2 Efectos de la deficiencia de agua en algunos procesos de la planta

2.2.1 Deficiencia de agua y crecimiento

El crecimiento y desarrollo de una planta, en su concepto más simple, depende de la multiplicación, expansión y diferenciación de las células que la constituyen hasta que se produce la forma característica de la planta con sus órganos vegetativos y reproductivos.

Tanto el inicio como la diferenciación de los primordios vegetativos y reproductivos en los meristemas apicales, así como el alargamiento de las células diferenciales, son extremadamente sensibles a la deficiencia de agua. Gardner y Nieman (17), han informado que sobre los primordios, la tensión osmótica elevada tiene un efecto similar a la latencia, suspendiéndose la iniciación mientras dura su acción limitante. La división celular, en cambio, puede continuar bajo condiciones de disponibilidad de agua restringida, pero a un ritmo reducido. Esta particularidad permite un rápido reinicio del crecimiento en expansión cuando se proporcionan cantidades de agua adecuadas. Esta renovación del crecimiento a menudo se presenta a una intensidad superior al de las plantas que no fueron sometidas a sequía en ese mismo período (23).

El alargamiento de las células es afectado al haber deficiencia de agua en los tejidos, traduciéndose en un menor crecimiento.

Este síntoma es uno de los más característicos de la falta de agua. Plaut y Ordin (42) han destacado la diferencia existente entre la rata de alargamiento de las células y la rata de división celular al iniciarse el crecimiento de los primordios, determinando que la baja intensidad de alargamiento de las células causado por la sequía, se traduce generalmente en un menor tamaño final de la planta, a pesar que el proceso de división celular puede haberse incrementado.

Slatyer (49, 50) ha atribuido el menor desarrollo de las plantas afectadas por sequía al cierre de estomas producido por la disminución de turgencia, habiendo en consecuencia una menor elabora-ción de carbohidratos por reducirse la actividad fotosintética.

2.2.2 Efecto del incremento de la tensión osmótica del ambiente radical en la absorción y conducción de agua en la planta

A medida que aumenta la tensión osmótica de la solución alrededor de las raíces, se produce un aumento proporcional en la presión osmótica del contenido celular de las hojas. Esta situación, como se mencionó anteriormente, es válida tanto para agentes osmóticos que son absorbible por las raíces (3, 50) como para aquellos no absorbibles (43).

En ambientes con tensión osmótica controlada mediante la adición de sales, Bernstein (3) y Bernstein y Hayward (4) han informado que los incrementos de tensión en la solución de cultivo provocan incrementos equivalentes en la presión osmótica de la savia, mientras

no se sobrepasa un nivel de 12 atmósferas. En tales circunstancias, la "diferencia del déficit de presión de difusión" (DDPD) entre la planta y medio ambiente permanece relativamente constante, permitiendo por tanto una rata también constante de absorción de agua y una turgencia permanente.

Sin embargo, la magnitud de la fuerza que origina el flujo de agua está determinado por la diferencia existente no sólo entre la planta y medio ambiente radical, sino entre la planta y el complejo ambiental, es decir, todos aquellos factores que contribuyen a formar la energía libre del agua. Para una solución salina, a presión y temperatura normales, la gradiente de energía libre puede ser fuertemente determinado por la concentración del soluto (21). En la planta, por otra parte, la DDPD producida en las hojas es el factor predominante en el movimiento ascendente del agua a través de la planta (34, 41). Honert (24) ha demostrado que con niveles de 47 por ciento de humedad relativa, la tensión de humedad en la superficie de la hoja es 10^4 veces superior que la existente en las raíces de plantas cultivadas en un suelo no salino y con humedad adecuada.

Aún cuando las células de las hojas ajustan su propia tensión lo suficiente para mantener la gradiente de potencial de agua necesaria para el movimiento de agua desde las raíces a las hojas, existe otro factor responsable de la pérdida de turgencia en las células foliares. Este factor es el aumento en resistencia al paso del agua manifestado por ciertos tejidos (45). Según Slatyer (48), la sección

que ofrece mayor resistencia al paso del agua, bajo condiciones normales, es aquella comprendida entre la epidermis de la raíz y el xilema. O'Leary (39) ha informado que existe una considerable reducción de la permeabilidad de las raíces del frijol como resultado de cultivarlo bajo el efecto de una elevada tensión osmótica inducida con sales en la solución nutritiva. Ha señalado este autor que el sistema radicular de plantas cultivadas en soluciones de alta tensión hídrica poseen una menor permeabilidad al paso del agua. Esta menor capacidad de absorción se produce por el incremento en la suberización de las paredes celulares, por la mayor acumulación de materiales secundarios de la pared celular y por la menor cantidad de tejido conductor producido por dichas plantas. Se ha informado también que la adición de sales al sustrato, posee un efecto reductor en la actividad del cambio en los tallos y en la inhibición de procesos de diferenciación del tejido conductor en las raíces de ciertas especies (39).

2.2.3 Deficiencia de agua y absorción de nutrimentos

Es un hecho conocido que el flujo de agua por los vasos xilemáticos es el responsable del transporte de sales y que dichas sales se acumulan en los tejidos foliares. A medida que aumenta la transpiración se produce una mayor concentración de sales en los tejidos foliares (53). Sin embargo, no existe una definición clara sobre la existencia de proporcionalidad entre la absorción de agua y nutrimentos.

Varios autores, como Hylmö (25), Wiebe y Kramer (52) y Kylin y Hylmö (31) han informado que la absorción de iones y agua posee una relación cuantitativa. Brouwer (7) y Honert et al (24), en cambio, han señalado que ambos procesos son independientes.

Algunos estudios realizados con plantas de alto contenido de sales, cultivadas bajo condiciones inductoras de una elevada rata de transpiración, han sugerido que la absorción de iones puede seguir una sucesión de procesos, algunos de carácter pasivo, vale decir, relacionado directamente con la cantidad de agua absorbida y otros de tipo activo bajo influencia selectiva de la planta (8, 19, 25).

Según Russell y Barber (44) y Lagerwerff y Eagle (32), los factores que favorecen una relación cuantitativa entre la absorción de agua y nutrimentos corresponden a la presencia de un contenido alto de sales en la solución de cultivo, condiciones ambientales que conduzcan a una rata alta de transpiración y que las plantas posean un contenido elevado de sales en sus tejidos.

La sequía, de acuerdo a Greenway, Hughes y Klepper (20) y Fawcett y Quirk (14), provoca una disminución en la absorción de nutrimentos, sin existir relación con la absorción de agua ni con la disponibilidad de nutrimentos del suelo.

En tomate, sometido a una sequía severa por un período reducido, Gates (18) comprobó que la rata de absorción de algunos nutrimentos, como nitrógeno y fósforo, es marcadamente inferior en las plantas tratadas con alta tensión osmótica. Al analizar hojas

individuales, este mismo autor observó que en las plantas testigo sin tensión hídrica, el contenido de nitrógeno y fósforo disminuye a medida que aumenta la edad de la hoja. En cambio, en las plantas sometidas a sequía, en las que el contenido de nitrógeno y fósforo fue menor, las hojas jóvenes mostraron la menor concentración. Ambos elementos presentaron la tendencia a traslocarse desde las hojas al tallo en las plantas expuestas a sequía.

2.2.4 Deficiencia de agua y desarrollo de raíces

No es muy conocido el efecto de la deficiencia de agua en el desarrollo de raíces.

En forma general, pueden esperarse dos tipos de efectos asociados con el nivel de deficiencia hídrica: el primero consistente en una reducción en la intensidad de la actividad merismática y alargamiento de raíces, y el segundo, como una suberización de ciertas zonas radicales de absorción de agua y nutrimentos (49).

Trabajos de Newman (37) en Linum usitatissimum, han indicado que existe relación entre la intensidad de alargamiento de las raíces con el potencial hídrico del suelo, pudiendo continuar su alargamiento hacia lugares más húmedos hasta alcanzar un mismo nivel general de potencial hídrico. Pasando de dicho nivel, el alargamiento de raíces es seriamente limitado.

En plantas de maíz y tomate, Eaton (12) estableció que a tensiones osmóticas elevadas se producía inhibición de la actividad meristemática, resultando una menor longitud total del sistema radical.

En las raíces que están en crecimiento activo, en algunas especies, pueden presentarse zonas no suberizadas de 10 a 20 cm, constituyendo una superficie de gran absorción. Al haber condiciones de sequía, la rata de suberización de esos tejidos es superior a la rata de crecimiento en longitud, reduciéndose notablemente la superficie radical destinada a la absorción de agua y nutrimentos. Este fenómeno ha sido comprobado por Hayward y Spurr (22) y Janes (26), quienes observaron la existencia de una relación inversa entre el grado de absorción de agua por las raíces y la tensión osmótica del substrato.

2.2.5 Efectos de la deficiencia de agua en diferentes estados del desarrollo de la planta

El efecto de la deficiencia de agua en diferentes estados del ciclo de vida de la planta, ha sido objeto de variados estudios en un buen número de especies. En frijol, los resultados obtenidos han sido generalmente contradictorios.

Kattan y Fleming (29), trabajando con frijoles bajo condiciones de campo, efectuaron un estudio detallado sobre el efecto del riego en tres estados diferentes de desarrollo, desde la siembra hasta la primera antesis, durante la floración y durante el desarrollo de las vainas. Los resultados indicaron que mientras mayor era la humedad del suelo al momento de la siembra, menor fue el efecto del riego antes de la primera antesis, aún cuando se presentaron condiciones de sequía durante el período de prefloración. Proporcionando

agua en cantidad abundante antes de la floración se aumentó el crecimiento vegetativo, pero no así los rendimientos. El riego, efectuado durante la floración y desarrollo de vainas, logró producir los mayores rendimientos y la mejor calidad de frijoles.

En contradicción a lo obtenido por Kattan y Fleming (29), Gabelman y Williams' (15) obtuvieron una reducción de rendimientos cuando no se proporcionaba una humedad adecuada entre el momento de la siembra y el comienzo de la floración, atribuible a la menor área foliar desarrollada por estas plantas, lo cual produjo además, una mayor abscisión de flores.

Bowers et al, citados por Salter y Goode (46), han informado que no existe un beneficio apreciable al proporcionar agua de riego durante la floración.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Localización del experimento

El trabajo experimental fue realizado bajo condiciones controladas de invernadero y laboratorio en el Departamento de Cultivos y Suelos Tropicales del Centro Tropical de Enseñanza e Investigación del IICA, situado en Turrialba, Costa Rica, a una altitud de 602 msnm.

3.2 Características microclimáticas del invernadero

El microclima imperante en el interior del invernadero durante la época en que se realizó el experimento fue precisado de acuerdo a observaciones continuas de los factores ambientales que tienen mayor relación con la actividad metabólica de la planta. Dichos factores fueron:

- Temperatura y humedad relativa, mediante los registros de un termógrafo e higrógrafo respectivamente.
- Radiación solar, por medio de un actinómetro de alcohol de lectura directa, cuyos valores fueron referidos a $\text{cal/cm}^2/\text{día}$.
- Evaporación, utilizando un evaporímetro Piche, refiriendo los valores obtenidos a milímetros de evaporación diaria.

3.3 Materiales empleados

Se utilizaron semillas de la línea pura Nº 51052 de frijol de la variedad "Turrialba-4", las que previamente desinfectadas y lavadas, fueron puestas individualmente a germinar en rectángulos de

papel absorbente de 18 x 18 cm cubiertos por polietileno de color negro. Luego se procedió a humedecer y enrollar los rectángulos, colocándolos en posición vertical en recipientes con solución Hoagland N^o 2 modificada.

Cuando las plántulas tenían ocho días desde la fecha de siembra, fueron seleccionadas en base a su uniformidad, desechando aquellas en que el ancho de sus cotiledones fuera inferior o superior a un rango entre 7 y 9 cm o que presentaran alguna distorsión en el crecimiento del hipocotilo. En esta misma fecha se realizó el trasplante a los recipientes definitivos, los que fueron llenados con ocho litros del mismo tipo de solución.

Los recipientes, cubiertos exteriormente con pintura de aluminio, fueron ubicados sobre mesones de madera, a una distancia entre plantas de 32 x 63 cm, ocupando cada planta un área de 0,20 m².

La aireación de la solución se hizo a través de tuberías y capilares conectados a un compresor, haciendo pasar previamente el aire por trampas de agua para su depuración.

Para la preparación de la solución nutritiva y la reposición diaria del agua gastada por la absorción de las plantas se utilizó agua de lluvia.

La composición de la solución nutritiva usada fue la siguiente:

Elementos	ppm	mg/8 litros
Nitrógeno (nitratos)	196,0	1568.00
Nitrógeno (amoniacal)	14,0	112.00
Fósforo	31,0	248.00
Potasio	245,0	1960.00
Calcio	160,0	1280.00
Magnesio	48,0	384.00
Azufre	64,0	512.00
Hierro	5,0	40.00
Boro	0,5	4.00
Manganeso	0,5	4.00
Zinc	0,05	0.40
Cobre	0,02	0.16
Molibdeno	0,01	0.08
Cloro	3,33	26.64
Sodio	1,95	15.60
Cobalto	0,005	0.04

Bajo estas condiciones la tensión osmótica de la solución fue de 0,7 bares.

La renovación de la solución de todos los tratamientos se realizó cada 15 días.

3.4 Tratamientos

Los tratamientos consistieron en someter a las plantas de frijol,

en épocas específicas de su ciclo vegetativo, a una tensión osmótica creciente, de 0,7 a 5,5 bares ($\pm 0,5$), por un período de 15 días.

El incremento gradual de tensión en cada tratamiento se logró mediante la adición diaria de 6,4 g de sulfato de sodio a la solución, en cantidades que fueron establecidas previamente. (ver 96)

Después del período de incremento de tensión, las plantas fueron retornadas a la tensión original de 0,7 bares renovando la solución nutritiva.

De acuerdo con la edad de las plantas en el período de inducción de sequía, los tratamientos fueron los siguientes:

Tratamientos	Período de incremento de tensión (Edad de las plantas)	Estado vegetativo correspondiente
1	10 a 25 días	Inicio del desarrollo
2	25 a 40 días	Acelerado crecimiento e inicio de floración
3	40 a 55 días	Máxima formación y desarrollo de frutos
4	55 a 70 días	Desarrollo de frutos e inicio de madurez
5	70 a 85 días	Próximo a madurez fisiológica
Testigo	Sin incremento de tensión	

En forma complementaria, se incluyeron cuatro tratamientos adicionales, con inducción de sequía en forma intermitente, para evaluar el efecto de dos, tres, cuatro y cinco períodos de aumentos graduales de tensión hídrica sobre el rendimiento, siendo ellos de igual longitud

e intensidad que los tratamientos anteriores. Dichos tratamientos fueron:

Tratamientos	Periodos de incremento de tensión (Edad de las plantas)
6	10 a 25 días
	25 a 40 días
7	10 a 25 días
	25 a 40 días
	40 a 55 días
8	10 a 25 días
	25 a 40 días
	40 a 55 días
	55 a 70 días
9	10 a 25 días
	25 a 40 días
	40 a 55 días
	55 a 70 días
	70 a 85 días

3.5 Diseño experimental

El diseño experimental usado fue el irrestrictamente al azar, con cuatro repeticiones por tratamiento. Las unidades experimentales, constituidas por una planta cada una, fueron noventa y seis, de las cuales ochenta correspondieron a tratamientos con períodos individuales de inducción de sequía y dieciséis a tratamientos intermitentes. Cuatro unidades experimentales de cada tratamiento fueron utilizadas, al finalizar el ciclo de vida, para analizar los componentes del rendimiento y en observaciones finales sobre crecimiento y actividad fisiológica realizada durante el desarrollo.

En los tratamientos de períodos individuales de sequía, cuatro

plantas de cada tratamiento se cosecharon cada 15 días después de los períodos de incremento de tensión hídrica, para estimar su comportamiento frente a esta condición limitante.

3.6 Variables físicas y fisiológicas analizadas

Las variables analizadas en cada fecha de observación fueron:

3.6.1 Producción de biomasa y sus componentes

La biomasa producida o peso seco de la planta en conjunto, se obtuvo de la suma de sus componentes, hojas, tallos, frutos y raíces, que individualmente fueron puestos a secar en estufa a 70°C hasta peso constante. El desarrollo de los componentes de la biomasa producida por el frijol bajo el efecto de los diferentes períodos de sequía fueron analizados en forma independiente.

3.6.2 Longitud de las plantas

Para este efecto se consideró la distancia entre el punto de nacimiento de las primeras raíces principales y el extremo superior del tallo.

3.6.3 Area foliar media, total y número de hojas trifoliadas

Para la determinación de área foliar de cada planta, se utilizó la función logarítmica obtenida por Ascencio (1) para la misma variedad de frijol, "Turrialba-4", y bajo condiciones ambientales similares. Dicha función es: $y = 2,19 X^{1,956}$, donde y es el área foliar en cm^2 y X es el ancho en cm del folíolo central de la hoja trifoliada correspondiente. Para esta función, obtuvo esta

autora, un $R^2 = 0,98$, que garantiza una excelente confiabilidad del ajuste. A partir del número de hojas de cada planta y su área foliar total, se obtuvo el área foliar media.

3.6.4 Volumen de raíces

El volumen de raíces de cada planta en las fechas de observación fue obtenido mediante la aplicación del método descrito por Jiménez, Salazar y Picado (28), adaptado para raíces de frijol.

3.6.5 Absorción de agua

El volumen de agua absorbida por las plantas fue medido y repuesto diariamente a una misma hora, para evitar aumentos importantes en la concentración osmótica de la solución. Se pudo constatar que el mayor aumento de tensión motivado por la pérdida de agua de los recipientes alcanzó a 0,5 bares, cuando el período de incremento de tensión había llegado a su máximo.

Para evitar la influencia de las condiciones ambientales sobre el proceso de absorción de agua por la planta, se decidió posteriormente totalizar las cifras diarias en valores de absorción en cinco días, a partir de los 20 días de edad, fecha en que este proceso empieza a adquirir mayor importancia. Los valores obtenidos fueron corregidos por la cantidad correspondiente a la evaporación, que fue medida en dos recipientes de condiciones idénticas a los demás, pero sin plantas.

3.6.6 Absorción de nutrimentos

Los cambios de solución nutritiva se efectuaron cada

15 días, coincidiendo con la finalización de un período de incremento de tensión y con una fecha de observación. En cada una de estas oportunidades se tomaron muestras de aproximadamente 50 ml de la solución usada y fresca, de los recipientes de cada planta. La muestra fue posteriormente analizada en contenido de N, P, K, Ca y Mg, calculándose por diferencia la cantidad consumida quincenalmente de estos elementos.

Por el interés en conocer el grado de absorción de los dos elementos incorporados en exceso a la solución de las plantas tratadas con incremento de tensión, Na y S, así como la forma en que la planta los distribuye en sus diferentes estructuras, se analizó muestras de tejidos de hojas, tallos, frutos y raíces de cuatro plantas tratadas entre los 40 a 55 días de edad, en comparación con cuatro plantas testigos. Las muestras correspondieron a plantas cosechadas 15 días después de efectuado el tratamiento.

Los métodos utilizados para la determinación de los nutrimentos fueron:

3.6.6.1 Determinación de nitrógeno en la solución nutritiva

El nitrógeno total se determinó por el método micro-Kjeldhal, usando destiladores del tipo propuesto por Muller (36).

3.6.6.2 Determinación de fósforo en la solución nutritiva

Para la determinación de fósforo se usó el

método colorimétrico de Fiske y Subarrow, citado por Chapman y Pratt (9), usando HCl como agente acidificante.

3.6.6.3 Determinación de potasio, calcio y magnesio en la solución nutritiva

Su determinación fue realizada en base a las lecturas de un espectrofotómetro de absorción atómica, Perkin Elmer 303, realizadas sobre diluciones de las muestras de solución nutritiva y confrontadas contra una curva patrón de cada elemento.

3.6.6.4 Determinación de sodio y azufre de tejidos vegetales

Como se mencionó anteriormente, se analizó el contenido de sodio y azufre en hojas, tallos, frutos y raíces de plantas tratadas y testigos. Para ésto el material vegetal previamente secado en estufa, fue molido en un molino Willey con malla de 40 mesh. El polvo resultante fue conservado en frascos individuales hasta el momento de efectuar la digestión previa al análisis.

La determinación de sodio se llevó a cabo utilizando diluciones apropiadas de las muestras digeridas con ácido nítrico y perclórico. Posteriormente se leyó en espectrofotómetro en la misma forma indicada para potasio, calcio y magnesio.

Para el análisis de azufre, se utilizó la misma digestión efectuada para el sodio, pero la determinación fue hecha por turbimetría, de acuerdo al método de la AOAC (2), basado en la precipitación de sulfato de bario estabilizado en goma arábica.

3.6.7 Componentes del rendimiento

Noventa días después de la siembra, las plantas fueron cortadas a nivel del cuello, evitando así la posible ocurrencia de rebrotación, fenómeno usual bajo condiciones hidropónicas. A los 100 días se procedió a la cosecha de los frutos y a efectuar las observaciones finales sobre producción y crecimiento.

Los componentes del rendimiento analizados en cada tratamiento fueron:

- Número de frutos por planta
- Número de semillas por planta
- Número de semillas por fruto
- Peso total de semillas por planta
- Peso de 100 semillas

El peso de las semillas fue corregido a un 12 por ciento de humedad, para lo cual se secó una muestra de semillas obtenida al azar de cada planta, hasta peso constante.

3.7 Análisis de la información

El análisis de la información obtenida a través del ciclo de vida de las plantas se realizó de acuerdo a dos formas de interpretar la respuesta:

- Estimando la respuesta como una función de tratamientos y tiempo.
- Estimando la respuesta como una consecuencia de un proceso "estímulos-reacción".

Para la primera, se utilizó el método de superficie de respuesta, cuyo modelo estadístico fue ajustado a la ecuación cuadrática:

$$Y = b_0 + b_1 X_{1i} + b_2 X_{2i} + b_{11} X_{1i}^2 + b_{22} X_{2i}^2 + b_{12} X_{1i} X_{2i}$$

donde:

Y = estimación de producción, de acuerdo a la variable en estudio

X_{1i} = época en que se indujo sequía

X_{2i} = edad de la planta

b_0 = intersección en Y

b_1 = coeficiente de regresión lineal para época de sequía

b_2 = coeficiente de regresión lineal para edad de las plantas

b_{11} = coeficiente de regresión cuadrática para época de sequía

b_{22} = coeficiente de regresión cuadrática para edad de las plantas

b_{12} = coeficiente de regresión cuadrática mixta (época y edad)

El punto estacionario del efecto de las épocas de sequía y edad de la planta sobre las diferentes variables analizadas se obtuvo de la resolución simultánea de las ecuaciones:

$$\frac{dY}{dX_1} = 0 \quad \text{y} \quad \frac{dY}{dX_2} = 0$$

Las transformaciones canónicas de las ecuaciones ajustadas corresponden a la expresión: $\hat{Y}_i - \hat{Y}_0 = \lambda_1 Z_{1i}^2 + \lambda_2 Z_{2i}^2$

Para la estimación de la respuesta como una consecuencia de un proceso estímulos-reacción, se correlacionó, para cada tratamiento, la producción de biomasa y sus componentes como reacción al estímulo provocado por la cantidad de agua y nutrientes absorbidos en diferentes períodos. Este tipo de análisis se realizó con el objeto de determinar la velocidad de utilización del agua y nutrientes para la formación de los diferentes componentes anatómicos de la planta, bajo el posible efecto detrimental que puede provocar la deficiencia de agua en esos procesos. En estas correlaciones se consideraron cuatro condiciones de tiempo:

- Correlacionando el estímulo y reacción en fechas coincidentes, pretendiendo establecer una posible respuesta inmediata.
- Correlacionando el estímulo con la reacción producida 10 días después.
- Correlacionando el estímulo con la reacción producida 20 días después.
- Correlacionando el estímulo con la reacción producida 30 días después.

En las dos formas de interpretación se usó predicciones de respuesta cada 10 días para permitir un rango de análisis de mayor amplitud.

Los resultados obtenidos sobre rendimiento y la información al

terminar el ciclo de vida fueron analizados también estadísticamente, empleándose el análisis de la variancia, interpretándose los datos por diferencia mínima significativa al nivel de cinco por ciento de probabilidad.

4. RESULTADOS

4.1 Condiciones climáticas existentes durante el experimento

Las condiciones de temperatura, radiación solar, humedad relativa y evaporación existentes en el interior del invernadero durante el período de realización del experimento pueden observarse en las Figuras 1 y 2 del Apéndice. Los valores registrados se presentan como promedios de intervalos de cinco días. Los promedios para cada factor ambiental durante el ciclo de vida de las plantas fueron los siguientes: temperatura máxima 32.4°C; temperatura mínima 18.8°C; radiación 158 cal/cm²; humedad relativa 83,7% y evaporación 1,5 mm.

4.2 Efecto de períodos individuales de incremento gradual de la tensión osmótica de la solución nutritiva

4.2.1 Estimación de la respuesta como función de los tratamientos y tiempo

4.2.1.1 Efecto sobre la producción de biomasa

Las variaciones en producción de biomasa, de acuerdo al efecto de 5,5 bares de tensión osmótica de la solución de cultivo inducida en diferentes períodos de la vida de las plantas, pueden observarse en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Ecuación de predicción* y producción estimada (\hat{Y}) de biomasa (g/planta) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Epoca de inducción de sequía	E d a d d e l a s p l a n t a s (días)					
	40	50	60	70	80	90
Testigo	43,8	105,3	150,7	180,0	193,4	190,7
0 - 10 días	30,2	90,9	135,5	164,1	176,6	173,1
10 - 20 días	21,2	81,1	124,9	152,7	164,4	160,1
20 - 30 días	16,8	75,8	118,8	145,8	156,8	151,7
30 - 40 días		75,1	117,4	143,6	153,8	147,9
40 - 50 días			120,5	145,9	155,3	148,7
50 - 60 días				152,8	161,4	154,0
60 - 70 días					172,0	163,8
70 - 80 días						178,3

$$* \hat{Y} = - 362.10015 - 1.273248X_1 + 13.356046X_2 - 0.022848X_1^2 - 0.080152X_2^2 - 0.007882X_1X_2 \quad (R^2 = 0.90)$$

De acuerdo a los coeficientes de la función cuadrática, los valores críticos obtenidos a partir de ella y las predicciones de producción de biomasa, puede deducirse que la inducción de sequía en diferentes épocas afectó directamente la rata de producción de biomasa del frijol causando una disminución diaria de 1,27 g. Esta pérdida

en producción de materia seca se produjo hasta aquella época en que el efecto de la sequía fue más crítico, iniciándose después un incremento en peso.

A medida que la sequía se indujo más cerca del inicio o del final del ciclo de vida fue menor su efecto reductor en la producción de biomasa, alcanzando gran similitud con los valores obtenidos por el testigo del experimento.

El aumento en edad, o segunda variable considerada, tuvo un efecto paralelo y contrario a las épocas de sequía originando una tendencia compensatoria traducida en una ganancia de peso de 13,35 g diarios. Este incremento se mantuvo constante hasta los 81 días de edad, momento en que se produce la inflexión de la curva e inicia su declinación. Esta etapa corresponde a la madurez de las plantas, con la consiguiente pérdida por caída de hojas. En la Figura 3 del Apéndice puede observarse el efecto de ensilladura en la respuesta a las dos variables.

La máxima producción estimada de biomasa se alcanzó a los 80 días, con un valor de 193,41 g, cuando la tensión osmótica de la solución nutritiva fue mantenida en el nivel considerado óptimo, 0,7 bares, durante toda la vida de las plantas.

4.2.1.2 Efecto sobre el desarrollo de los componentes de la biomasa: hojas, tallos y raíces

4.2.1.2.1 Desarrollo foliar de las plantas

La actividad realizada por las

plantas en lo referente a emisión y desarrollo de hojas bajo el efecto de los tratamientos fue determinada en base a las variaciones en su peso seco, área foliar media y total y número de hojas.

4.2.1.2.1.1 Variaciones en peso seco de hojas

El efecto de los tratamientos sobre la producción de hojas, expresada en términos de peso seco, de acuerdo al modelo cuadrático, se presenta en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Ecuación de predicción* y producción estimada (\hat{Y}) de peso seco de hojas (g/planta) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Epoca de inducción de sequía	E d a d d e l a s p l a n t a s (días)					
	40	50	60	70	80	90
Testigo	20,8	27,2	30,5	31,0	28,5	23,1
0 - 10 días	20,5	26,5	29,5	29,6	26,8	21,0
10 - 20 días	20,5	26,1	28,8	28,5	25,4	19,3
20 - 30 días	20,8	26,0	28,4	27,8	24,2	17,8
30 - 40 días		26,3	28,3	27,3	23,5	16,6
40 - 50 días			28,5	27,2	23,0	15,8
50 - 60 días				27,4	22,8	15,3
60 - 70 días					23,0	15,1
70 - 80 días						15,3

$$\begin{aligned}
 * \hat{Y} = & - 33.74024 + 0.090543X_1 + 1.951997X_2 + 0.001602X_1^2 \\
 & - 0.014661X_2^2 - 0.003520X_1X_2 \quad (R^2 = 0.74)
 \end{aligned}$$

Los coeficientes indican que las épocas de sequía provocaron una paralización del desarrollo del peso seco de hojas, pues la rata de incremento de este parámetro fue prácticamente nula y esta situación permaneció estable para todos los tratamientos. El aumento en edad, por otra parte, produjo un incremento diario de peso seco de hojas de 1,95 g hasta aproximadamente 60 días, donde la curva empieza a declinar.

Las raíces características de la ecuación canónica presentada en la Figura 4 del Apéndice, indican el claro efecto de ensilladura establecido por la función cuadrática.

4.2.1.2.1.2 Variación en área foliar

media y total

El área foliar media y total desarrollada por las plantas bajo el efecto de los tratamientos tuvo un comportamiento establecido por las ecuaciones de predicción y por las estimaciones de producción presentadas en los Cuadros 3 y 4.

Los coeficientes de las funciones ajustadas indican que mientras el área foliar media, bajo el efecto de las diferentes épocas de sequía, presenta una rata de aumento de $0,33 \text{ cm}^2$ diarios, el área foliar total es afectada reduciéndose a un ritmo de $21,03 \text{ cm}^2$ diarios hasta aproximadamente 40 días de edad.

El aumento en edad, en cambio, posee un efecto similar tanto en área foliar media como total, provocando incrementos diarios de $23,22 \text{ cm}^2$ y $1831,82 \text{ cm}^2$ en área foliar media y total, respectivamente, hasta los 57 días de edad aproximadamente, en que se detiene el desarrollo

Cuadro 3. Ecuación de predicción* y desarrollo estimado (\hat{Y}) de área foliar media ($\text{cm}^2/\text{planta}$) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Epoca de inducción de sequía	E d a d d e l a s p l a n t a s (días)					
	40	50	60	70	80	90
Testigo	165	222	240	220	160	62
0 - 10 días	160	215	231	208	146	45
10 - 20 días	157	209	223	197	133	30
20 - 30 días	156	206	217	189	123	17
30 - 40 días		205	213	183	114	6
40 - 50 días			212	179	108	--
50 - 60 días				178	104	--
60 - 70 días					102	--
70 - 80 días						--

$$* \hat{Y} = - 452.09918 + 0.332945X_1 + 23.219478X_2 + 0.010668X_1^2 - 0.194466X_2^2 - 0.023943X_1X_2 \quad (R^2 = 0.86)$$

Cuadro 4. Ecuación de predicción* y desarrollo estimado (\hat{Y}) de área foliar total ($\text{cm}^2/\text{planta}$) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Epoca de inducción de sequía	E d a d d e l a s p l a n t a s (días)					
	40	50	60	70	80	90
Testigo	9779	14613	16451	15291	11136	3984
0 - 10 días	9007	13662	15320	13982	9647	2316
10 - 20 días	8544	13020	14499	12981	8468	957
20 - 30 días	8390	12687	13987	12290	7597	----
30 - 40 días		12662	13783	11908	7036	----
40 - 50 días			13889	11835	6783	----
50 - 60 días				12070	6840	----
60 - 70 días					7206	----
70 - 80 días						----

$$\begin{aligned}
 * \hat{Y} = & - 39520.97666 - 21.025009X_1 + 1831.822268X_2 + 1.545427X_1^2 \\
 & - 14.982584X_2^2 - 1.791189X_1X_2 \quad (R^2 = 0.62)
 \end{aligned}$$

foliar de las plantas.

La expresión canónica del efecto sobre el área foliar media y total determina un efecto de ensilladura (Figuras 5 y 6 del Apéndice).

4.2.1.2.1.3 Variaciones en número de hojas

El número de hojas emitido por las plantas a través de su ciclo de vida bajo el efecto de los tratamientos, así como la ecuación que describe el efecto, pueden observarse en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Ecuación de predicción* y estimación de número de hojas producidas (\hat{Y}) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Épocas de inducción de sequía (días)	E d a d d e l a s p l a n t a s (días)					
	40	50	60	70	80	90
Testigo	46	58	65	68	66	61
0 - 10	51	61	67	69	67	60
10 - 20	55	63	69	70	66	59
20 - 30	58	66	70	70	65	56
30 - 40		67	70	69	63	53
40 - 50			69	66	60	49
50 - 60				63	55	43
60 - 70					50	37
70 - 80						30

$$* \hat{Y} = -0.40535 + 0.9884X_1 + 3.0224X_2 - 0.0047X_1^2 - 0.0210X_2^2 - 0.0111X_1X_2 \quad (R^2 = 0.98)$$

En este caso, a diferencia de los anteriores, los coeficientes de la ecuación de predicción, indican la existencia de un punto de máxima respuesta, vale decir, el efecto de ciertas épocas de sequía posee un efecto estimulante sobre la emisión de hojas al igual que el aumento en edad de las plantas, en este caso, a una rata de 0,99 y 3,02 hojas emitidas por día respectivamente, hasta alrededor de los 65 días de edad, en que la emisión de hojas se paraliza y empieza a declinar.

El número máximo de hojas bajo el efecto de las dos variables, ubicado en el punto estacionario, fue de 71 hojas aproximadamente. Para facilitar la interpretación de la respuesta se calculó la ecuación canónica, cuya representación gráfica se presenta en la Figura 7 del Apéndice.

4.2.1.2.2 Desarrollo de los tallos

El efecto de los tratamientos sobre el desarrollo de los tallos, en términos de su peso seco, se presenta en el Cuadro 6.

Las épocas de sequía, de acuerdo a la ecuación ajustada y los valores que de ella se derivaron, motivaron una rata de disminución en la producción de peso seco de tallos de 0,99 g diarios. Esta pérdida es más marcada al acercarse a la época donde la inducción de sequía tuvo un efecto más perjudicial, es decir, alrededor de los 40 días. En períodos posteriores a aquél donde se alcanzó el mayor efecto minimizante, la producción tiene una recuperación hasta hacerse semejante a la obtenida por el testigo cuando la sequía fue inducida

Cuadro 6. Ecuación de predicción* y producción estimada (\hat{Y}) de peso seco de tallos (g/planta) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Epocas de inducción de sequía (días)	E d a d d e l a s p l a n t a s (días)					
	40	50	60	70	80	90
Testigo	6,5	76,5	122,4	144,0	141,4	114,6
0 - 10		66,5	112,1	133,4	130,4	103,3
10 - 20		59,7	104,9	125,9	122,7	95,2
20 - 30		56,1	100,9	121,6	118,0	90,3
30 - 40		55,6	100,1	120,5	116,6	88,5
40 - 50			102,5	122,5	118,3	89,9
50 - 60				127,7	123,2	94,4
60 - 70					131,2	102,1
70 - 80						113,0

$$\begin{aligned}
 * \hat{Y} = & - 515.74145 - 0.994356X_1 + 17.898803X_2 + 0.015838X_1^2 \\
 & - 0.121048X_2^2 - 0.003252X_1X_2 \quad (R^2 = 0.79)
 \end{aligned}$$

al final del ciclo vegetativo.

El aumento en edad de las plantas tuvo un efecto contrario a la primera variable produciendo incrementos en peso seco de tallos hasta los 70 días aproximadamente, fecha en que empezó a declinar.

La representación gráfica del efecto de las dos variables, por

medio de la transformación canónica de la ecuación de predicción puede observarse en la Figura 8 del Apéndice.

4.2.1.2.3 Desarrollo de las raíces

Las variaciones en desarrollo de la parte radical de las plantas bajo el efecto de los tratamientos fue analizada por medio de dos parámetros físicos: peso seco y volumen de raíces.

Las superficies ajustadas para ambos parámetros y las estimaciones de peso seco y volumen desarrollados por las plantas bajo el efecto de los tratamientos en distintas edades, se presentan en los Cuadros 7 y 8.

Cuadro 7. Ecuación de predicción * y producción estimada (\hat{Y}) de peso seco de raíces (g/planta) en frijol, bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Epocas de inducción de sequía (días)	E d a d d e l a s p l a n t a s (días)					
	40	50	60	70	80	90
Testigo	3,4	4,8	6,3	7,8	9,5	11,3
0 - 10	3,2	4,4	5,7	7,1	8,7	10,3
10 - 20	3,1	4,1	5,3	6,6	7,9	9,4
20 - 30	3,1	4,0	5,0	6,1	7,3	8,7
30 - 40		4,0	4,9	5,8	6,9	8,1
40 - 50			4,9	5,7	6,6	7,6
50 - 60				5,7	6,4	7,3
60 - 70					6,4	7,1
70 - 80						7,0

$$* \hat{Y} = -0.0938186 + 0.029096X_1 + 0.090594X_2 + 0.000683X_1^2 + 0.000509X_2^2 - 0.001524X_1X_2 \quad (R^2 = 0.81)$$

Cuadro 8. Ecuación de predicción* y volumen estimado (\hat{Y}) de raíces de frijol (ml/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Épocas de inducción de sequía (días)	E d a d d e l a s p l a n t a s (días)						
	40	50	60	70	80	90	
Testigo	109	126	152	186	229	280	
0 - 10	111	125	147	179	218	266	
10 - 20	113	124	143	172	208	253	
20 - 30	115	123	140	165	199	241	
30 - 40		124	137	160	190	230	
40 - 50			135	155	182	219	
50 - 60				150	175	208	
60 - 70					168	199	
70 - 80						190	

$$* \hat{Y} = 1.26293 + 0.012731X_1 - 0.021068X_2 + 0.000031X_1^2 + 0.000424X_2^2 - 0.000294X_1X_2 \quad (R^2 = 0.84)$$

De acuerdo a las predicciones de peso seco y volumen de raíces en distintas edades, hubo un aumento constante en todos los tratamientos incluyendo al testigo, por acción del aumento en edad de las plantas. La sequía, en cambio, provocó una reducción gradual a medida que el período de inducción se acercó al final del ciclo de vida.

4.2.1.3 Efecto sobre la longitud de las plantas (altura)

Las variaciones en longitud durante la vida de las plantas por acción de los tratamientos se ajustaron al modelo cuadrático de respuesta usado en las predicciones del Cuadro 9 y que, representado en la forma canónica, manifiesta un efecto típico de ensilladura (Figura 9 del Apéndice).

Cuadro 9. Ecuación de predicción* y longitud (altura) estimada (\hat{Y}) de plantas de frijol (m/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Epocas de inducción de sequía (días)	E d a d d e l a s p l a n t a s (días)					
	40	50	60	70	80	90
Testigo	1,67	2,01	2,27	2,46	2,58	2,62
0 - 10	1,46	1,79	2,04	2,22	2,34	2,38
10 - 20	1,31	1,63	1,88	2,06	2,17	2,20
20 - 30	1,23	1,54	1,79	1,96	2,06	2,09
30 - 40	1,22	1,53	1,76	1,93	2,03	2,05
40 - 50			1,81	1,97	2,06	2,08
50 - 60				2,08	2,16	2,17
60 - 70					2,33	2,34
70 - 80						2,57

$$* \hat{Y} = - 0.36393 - 0.022784X_1 + 0.065371X_2 + 0.000339X_1^2 - 0.000357X_2^2 - 0.000056X_1X_2 \quad (R^2 = 0.83)$$

El modelo cuadrático de respuesta y los valores de longitud estimados a partir de éste, establecieron claramente el efecto minimizante de la sequía inducida en diferentes épocas, efecto que fue mayor en épocas cercanas a los 40 días. En las sequías en épocas anteriores o posteriores a la mencionada, el efecto sobre la longitud fue menos marcado, acercándose a los valores alcanzados por el testigo.

El aumento en edad, en todos los tratamientos, produjo incrementos continuos en longitud de las plantas.

4.2.1.4 Efecto sobre la absorción de agua

El proceso de absorción de agua a través de la vida de las plantas, bajo el efecto de las diferentes épocas de incremento de tensión osmótica en la solución nutritiva, siguió al modelo de respuesta presentado en el Cuadro 10.

De acuerdo a la ecuación ajustada y a los valores deducidos de ella, el efecto de las épocas de sequía se tradujo en una reducción de la capacidad de absorción de agua en las plantas, efecto que se hizo más manifiesto a medida que la época de inducción de sequía se acercó al final del ciclo de vida.

En todos los tratamientos, el aumento en edad de las plantas provocó incrementos continuos en la capacidad de absorción de agua, hasta llegar a los 60 días aproximadamente, en que el inicio de la maduración produjo un decaimiento natural de la cantidad de agua absorbida.

Las raíces características de la ecuación canónica (Figura 10

Cuadro 10. Ecuación de predicción* y cantidad estimada (\hat{Y}) de agua absorbida (ml/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1), y a distintas edades (X_2).

Epoca de inducción de sequía (días)	E d a d d e l a s p l a n t a s (días)					
	30 - 40	40 - 50	50 - 60	60 - 70	70 - 80	80 - 90
Testigo	7029	9361	10665	10941	10190	8412
0 - 10	6341	8522	9876	9802	8900	6971
10 - 20	5860	7891	8894	8870	7818	5739
20 - 30	5588	7468	8321	8146	6944	4714
30 - 40		7253	7955	7630	6277	3897
40 - 50			7798	7322	5818	3288
50 - 60				7222	5568	2886
60 - 70					5525	2693
70 - 80						2707

$$* \hat{Y} = - 6282.63065 - 0.506492X_1 + 347.788452X_2 + 0.519605X_1^2 - 2.568903X_2^2 - 0.752403X_1X_2 \quad (R^2 = 0.64)$$

del Apéndice), determinan el efecto de ensilladura causado por las dos variables y que se refleja claramente en las predicciones de absorción de agua presentadas en el Cuadro 10.

4.2.1.5 Efecto sobre la absorción de nutrimentos

Los modelos de superficie de segundo orden que ajustaron los procesos de absorción de los cinco elementos analizados indicaron el efecto antagónico de las dos variables, época de inducción de sequía y edad, a excepción de la absorción de fósforo, como es posible apreciar en los Cuadros 11, 12, 13, 14 y 15.

El nitrógeno, potasio, calcio y magnesio, presentaron una tasa decreciente de absorción, por efecto de las épocas de sequía, de 0,68 - 9,36 - 0,30 y 0,30 mg por planta en 15 días, respectivamente. Después de cierta época en que la inducción de sequía tuvo su mayor efecto, el consumo de los elementos empezó a aumentar. El aumento en edad de las plantas, en cambio, produjo un estímulo hasta un punto en que la declinación de la actividad fisiológica influyó en reducir naturalmente la tasa de absorción.

En fósforo, tanto las épocas de inducción de sequía como el aumento en edad de las plantas causaron una intensidad creciente de absorción que alcanzó un máximo, descendiendo posteriormente.

Las representaciones canónicas del efecto obtenido sobre la absorción de los elementos (Figuras 11, 12, 13, 14 y 15 del Apéndice) y las predicciones de respuesta presentados en los Cuadros 11, 12, 13, 14 y 15, señalan un efecto de ensilladura para la absorción de nitrógeno, potasio, calcio y magnesio. La absorción de fósforo, como se expresó anteriormente, tuvo una respuesta máxima a las dos variables.

Cuadro 11. Ecuación de predicción* y cantidad estimada (\hat{Y}) de nitrógeno absorbido (mg/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Épocas de inducción de sequía (días)	Edad de las plantas (días)					
	30 - 40	40 - 50	50 - 60	60 - 70	70 - 80	80 - 90
Pestigo	1005	1331	1496	1500	1342	1023
0 - 10	989	1312	1474	1474	1313	991
10 - 20	980	1300	1459	1456	1292	967
20 - 30	980	1297	1452	1446	1279	950
30 - 40		1300	1453	1443	1273	941
40 - 50			1461	1448	1275	940
50 - 60				1461	1284	946
60 - 70					1301	960
70 - 80						981

$$* \hat{Y} = - 1914.09350 - 0.681997X_1 + 105.250335X_2 + 0.03828X_2^2 - 0.806761X_2^2 - 0.03226X_1X_2 \quad (R^2 = 0.87)$$

Cuadro 12. Ecuación de predicción* y cantidad estimada (\hat{Y}) de fósforo absorbido (mg/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Epoca de inducción de sequía (días)	E d a d d e l a s p l a n t a s (días)					
	30 - 40	40 - 50	50 - 60	60 - 70	70 - 80	80 - 90
Testigo	162	211	234	233	206	155
0 - 10	164	212	235	233	205	153
10 - 20	166	213	235	232	204	151
20 - 30	167	214	235	231	202	149
30 - 40		214	235	230	201	146
40 - 50			234	229	199	143
50 - 60				228	196	140
60 - 70					194	137
70 - 80						134

$$* \hat{Y} = - 281.00231 + 0.507867X_1 + 16.123584X_2 - 0.00123X_1^2 - 0.125183X_2^2 - 0.007452X_1X_2 \quad (R^2 = 0.89)$$

Cuadro 13. Ecuación de predicción* y cantidad estimada (\hat{Y}) de potasio absorbido (mg/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Épocas de inducción de sequía (días)	Edad de las plantas (días)					
	30 - 40	40 - 50	50 - 60	60 - 70	70 - 80	80 - 90
Testigo	1303	1676	1854	1836	1624	1216
0 - 10	1192	1557	1727	1701	1480	1063
10 - 20	1115	1472	1633	1598	1369	944
20 - 30	1072	1420	1572	1530	1292	858
30 - 40		1401	1545	1494	1248	806
40 - 50			1552	1492	1237	787
50 - 60				1523	1260	802
60 - 70					1317	850
70 - 80						931

$$\begin{aligned}
 * \hat{Y} = & - 2141.42461 - 9.365064X_1 + 125.179138X_2 + 0.167157X_1^2 \\
 & - 0.976362X_2^2 - 0.083989X_1X_2 \quad (R^2 = 0.83)
 \end{aligned}$$

Cuadro 14. Ecuación de predicción* y cantidad estimada (\hat{Y}) de calcio absorbido (mg/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Épocas de inducción de sequía (días)	Edad de las plantas (días)					
	30 - 40	40 - 50	50 - 60	60 - 70	70 - 80	80 - 90
Testigo	605	838	965	988	905	717
0 - 10	573	797	916	930	838	642
10 - 20	550	766	876	881	782	577
20 - 30	537	744	846	843	734	521
30 - 40		732	825	813	696	474
40 - 50			814	793	668	437
50 - 60				783	649	410
60 - 70					640	392
70 - 80						384

$$\begin{aligned}
 * \hat{Y} = & - 1375.4624 - 0.301034X_1 - 70.557968X_2 + 0.047632X_1^2 \\
 & - 0.525582X_2^2 - 0.085272X_1X_2 \quad (R^2 = 0.79)
 \end{aligned}$$

Cuadro 15. Ecuación de predicción* y cantidad estimada (\hat{Y}) de magnesio absorbido (mg/planta), bajo el efecto de épocas de inducción gradual de sequía (X_1) y a distintas edades (X_2).

Épocas de inducción de sequía (días)	Edad de las plantas (días)					
	30 - 40	40 - 50	50 - 60	60 - 70	70 - 80	80 - 90
Testigo	177	240	274	281	258	207
0 - 10	164	224	256	259	234	180
10 - 20	155	213	241	242	213	157
20 - 30		204	230	228	197	137
30 - 40		200	223	217	183	121
40 - 50			219	211	174	109
50 - 60				208	168	100
60 - 70					166	95
70 - 80						94

$$\begin{aligned}
 * \hat{Y} = & - 358.64587 - 0.303240X_1 + 19.093055X_2 + 0.018374X_1^2 \\
 & - 0.142213X_2^2 - 0.028749X_1X_2 \quad (R^2 = 0.79)
 \end{aligned}$$

4.2.2 Estimación de la respuesta como consecuencia de un proceso "Estímulos-Reacción"

Como se expresó en el capítulo anterior, la influencia de la sequía inducida en diferentes períodos de la vida del frijol

se analizó también en cuanto a su efecto sobre la velocidad de aprovechamiento del agua y cinco nutrimentos en la formación de la estructura vegetal. Este efecto fue determinado en base a correlaciones efectuadas con las predicciones de producción bajo ciertas situaciones de tiempo, entre los estímulos (absorción de agua y nutrimentos) y la reacción (cantidad de biomasa y componentes producidos como respuesta). Los resultados de dichas correlaciones se presentan en los Cuadros 19, 20, 21 y 22 del Apéndice.

Los coeficientes de correlación indican que existió una correspondencia notable entre ambas partes del proceso y entre ciertos desbalances provocados por la sequía.

El desarrollo de biomasa tanto en el testigo como en los tratamientos demostró una estricta dependencia con la absorción de nutrimentos y agua bajo las cuatro situaciones de tiempo analizadas. En todos los tratamientos, la condición de máxima correlación se presentó entre la producción de biomasa como respuesta a la absorción de elementos y agua realizado 20 días antes. Hacia ambos lados de este climax la correspondencia va disminuyendo, tornándose más marcada en los tratamientos.

Esta situación de tiempo de correspondencia óptima entre las dos partes del proceso, es en realidad una resultante del comportamiento de los componentes de la biomasa.

Las hojas tuvieron su máxima respuesta a los estímulos en fechas coincidentes, es decir, la utilización del agua y nutrimentos para la formación de tejido foliar fue inmediata, siendo muy poco

afectada en esta condición de tiempo por la sequía, a excepción de los últimos períodos del ciclo de vida, en que la defoliación causada por la sequía originó un desbalance.

Las correlaciones entre absorción de agua y nutrimentos con producción de peso seco de hoja en fechas posteriores a 10 días del efecto inmediato, indicó que la producción de hojas es muy sensible a esta fecha óptima de utilización de los estímulos, especialmente cuando la planta es afectada por períodos de sequía, en que la cantidad absorbida pierde rápidamente su participación en la formación y desarrollo de las hojas.

El peso seco de tallos, en los testigos y tratamientos, presentó una correlación similar en las cuatro situaciones de tiempo consideradas, obteniéndose su máxima respuesta con la absorción de nutrimentos y agua efectuada 10 días antes, pero en su formación influyó también la cantidad absorbida en fechas anteriores.

El peso seco de raíces tuvo una mayor correlación con la absorción de nutrimentos y agua efectuada 30 días antes. Este proceso de utilización de los elementos en la formación de raíces fue afectado por la sequía especialmente en los períodos finales. Con posterioridad a la situación de tiempo de mayor correlación, la correspondencia va perdiendo confiabilidad siendo relativamente baja cuando ambas partes del proceso se correlacionan en fechas coincidentes.

4.3 Efecto de períodos individuales e intermitentes de incremento gradual de la tensión osmótica de la solución de cultivo sobre los componentes del rendimiento

En los Cuadros 16 y 17 se presentan los resultados obtenidos en los componentes del rendimiento del frijol bajo el efecto de los tratamientos. En éstos se incluye el efecto de períodos intermitentes de sequía. En general, los períodos intermitentes provocaron el efecto más marcado en reducir el rendimiento. A excepción del número de semillas por fruto, todos los componentes del rendimiento sufrieron una seria disminución a medida que aumentaban los períodos consecutivos de sequía. En peso, número de semillas por planta y número de frutos por planta, esta reducción fue aproximadamente de 75 por ciento respecto al testigo al inducir sequía por cuatro y cinco períodos, siendo también significativamente diferentes a los tratamientos con períodos individuales de sequía.

La inducción gradual de sequía en períodos individuales tuvo un efecto crítico sobre todos los componentes del rendimiento cuando se produjo entre los 40 y 55 días de edad de las plantas, afectándose significativamente en aproximadamente 50 por ciento el peso de semillas. A medida que el período de inducción de sequía se acercó al inicio o al final del ciclo vegetativo del frijol, el comportamiento de las plantas tratadas tuvo más semejanza con el testigo.

Cuadro 16. Valores promedio de los componentes del rendimiento en plantas de frijol bajo el efecto de períodos individuales e intermitentes de incremento gradual de tensión osmótica en la solución de cultivo (Prueba de Duncan al 5%).

	Período de incremento de tensión (Días de edad)	Número de frutos por planta	Número de semillas por planta	Número de semillas por fruto	Peso de semillas por planta (gramos)	Peso de 100 semillas (gramos)
PERIODOS INDIVIDUALES	1. Testigo	82.50 a	567.50 a	6.89 a	112.25 a	19.78 ab
	2. 10 - 25	69.50 b	508.00 a	7.32 a	103.83 a	20.45 a
	3. 25 - 40	56.75 c	393.00 b	6.93 a	80.88 b	20.58 a
	4. 40 - 55	60.50 bc	338.00 b	5.46 b	56.80 c	16.35 d
	5. 55 - 70	80.50 a	556.50 a	6.79 a	103.45 a	18.63 bc
	6. 70 - 85	84.25 a	536.25 a	6.41 a	108.40 a	20.21 a
PERIODOS INTERMITENTES	7. 10 - 25 25 - 40	53.75 c	385.50 b	7.17 a	79.03 b	20.48 a
	8. 10 - 25 25 - 40 40 - 55	36.75 d	256.00 c	6.97 a	49.50 c	19.32 ab
	9. 10 - 25 25 - 40 40 - 55 55 - 70	27.25 de	182.50 d	6.68 a	29.43 d	16.21 d
	10. 10 - 25 25 - 40 40 - 55 55 - 70 70 - 85	23.50 e	162.75 e	6.95 a	28.28 d	17.40 cd

Cuadro 17. Cuadrados medios de los resultados obtenidos en los componentes del rendimiento en frijol.

Fuente de variación G. L.	Tratamientos 9	Error Exp. 30
Número de frutos por planta	2017.247234	44.558333
Número de semillas por planta	93293.344635	2.139183335
Número de semillas por fruto	1.083702	0.322026
Peso de semillas por planta (g)	4193.593618	76.522566
Peso de 100 semillas (g)	11.729532	0.743641

4.4 Contenido de sodio y azufre en tejidos de plantas tratadas con sulfato de sodio entre los 40 y 55 días de edad, en relación al testigo

El contenido de sodio y azufre en hojas, tallos, raíces y frutos cuando las plantas tenían 70 días de edad y habían sido tratadas con sulfato de sodio para aumentar gradualmente la tensión osmótica de la solución entre los 40 y 55 días, sufrió una marcada variación en relación al contenido de las plantas testigo (Cuadro 18).

Ambos elementos y en especial el sodio, fueron acumulados en alta concentración por los diferentes tejidos, a excepción del contenido de azufre en las raíces, el que las plantas tratadas aparentemente liberan a la solución renovada o lo movilizan hacia la parte área en mayor intensidad. El análisis de sodio en las plantas testigo demostró que este elemento se distribuye en cantidad similar en hojas,

tallos y frutos. En las plantas tratadas, en cambio, se produce una notable tendencia a acumular mayor cantidad de este elemento en los tallos.

El azufre, por otra parte, a pesar de haberse acumulado en los tejidos en cantidades elevadas cuando las plantas fueron tratadas con sulfato de sodio, las raíces presentaron una mayor concentración de este elemento aún bajo condiciones normales.

Cuadro 18. Valores promedio del contenido de sodio y azufre en hojas, tallos, raíces y frutos a los 70 días de edad de plantas testigo y tratadas con inducción de sequía entre los 40 y 55 días de su ciclo de vida

	S o d i o %				A z u f r e %			
	Hojas	Tallos	Raíces	Frutos	Hojas	Tallos	Raíces	Frutos
Testigos	0.0008	0.0008	0.0025	0.0007	0.11	0.21	1.31	0.15
Tratadas	0.0110	0.0280	0.0250	0.0030	0.30	0.50	0.82	0.21

5. DISCUSION

Las dos formas de interpretación de la respuesta del frijol a diferentes épocas de sequía, estimandola como función de los tratamientos y tiempo, y como consecuencia de un proceso "estímulos-reacción", concuerdan en la existencia de una época crítica, entre los 40 y 55 días de edad, donde el efecto de la sequía se tradujo en un marcado detrimento de la actividad fisiológica de las plantas.

Esta época de efecto crítico desde luego posee ciertas variaciones en cuanto a la forma que afecta las diferentes partes de la planta, en la edad a que se manifiesta y la velocidad que pueda imprimirle a una actividad fisiológica determinada.

En general, el efecto de la sequía en la época crítica fue irreversible, quedando la planta incapacitada para compensarlo y recuperar su potencialidad original. De esta manera, la eficiencia que naturalmente posee la planta de frijol para utilizar y transformar los recursos de que dispone para su propio desarrollo vegetativo y productivo, sufre una declinación irrecuperable por la limitación en la disponibilidad de agua que en esa época es esencial.

Sin embargo, la tolerancia a la escasez de agua va aumentando a medida que ésta se presenta más cerca del inicio o al final del ciclo vegetativo, pudiéndose suponer que a estas edades la planta posee una mayor capacidad para compensar sus efectos sin producirse alteraciones notables en su metabolismo normal.

El efecto de la sequía, de disminuir el crecimiento y desarrollo vegetativo de las plantas, ha sido informado por numerosos autores,

entre ellos Janes (27), Brouwer (8), Lagerwerff y Eagle (32) y Denmead y Shaw (10).

El desarrollo foliar sufrió una reducción cuando la sequía se indujo en épocas en que las plantas estaban en períodos de activo crecimiento y una paralización de su actividad y caída de hojas cuando éstas habían alcanzado su pleno desarrollo. Al transferir las plantas, después de los 15 días de incremento gradual de tensión, a la tensión normal provocó un inmediato incremento de la rata de crecimiento foliar cuando el tratamiento correspondió a épocas anteriores al pleno desarrollo. Esto concuerda con lo observado por Meiri y Poljakoff-Mayber (35) quienes determinaron la paralización total del crecimiento foliar al transferir las plantas abruptamente de un medio normal a un medio de alta concentración salina y una reducción parcial al incrementar gradualmente la tensión. Esta condición es atribuida por estos autores a la incapacidad de las plantas de adaptarse en forma inmediata. A excepción de la sequía inducida entre los 0 y 10 días de edad, las plantas fueron más afectadas en cuanto al área foliar desarrollada a medida que la sequía se presentó más cerca del final del período vegetativo, observándose que estos valores guardan relación con el consumo de agua mostrado por los tratamientos en las diferentes épocas. Es posible asumir que existe un balance entre la actividad foliar que está realizando la planta en determinado momento, tanto en desarrollo como en metabolismo, con la cantidad de agua que puede absorber según la tensión osmótica del sustrato, y con la capacidad de aumentar su propia tensión para

evitar la pérdida de agua hacia el ambiente. Esta apreciación confirma lo observado por Lagerwerff y Eagle (32), Janes (27), Black (5) y Brouwer (8), quienes demostraron que diferentes niveles de tensión osmótica del substrato producen reducciones proporcionales del área foliar, de la rata de transpiración y de la cantidad de agua absorbida, siendo independiente del tipo de agente usado para inducirla.

Cuando uno de los factores que intervienen para mantener este balance es limitante, la planta reacciona modificando los otros factores para poder soportar la condición adversa. De acuerdo a los resultados obtenidos existen ciertos límites para esta capacidad de modificación, dependiendo mucho del estado vegetativo, llegando a perder esta capacidad cuando la planta de frijol adquiere mayor desarrollo. Bajo dichas circunstancias, se produce la paralización, marchitamiento y defoliación de las plantas. La reducción en área foliar media y total por efecto de la sequía ha sido también reportada por Meiri y Poljakoff-Mayber (35), Lagerwerff y Eagle (32) y Gale, Kohl y Hagan (16).

Otra forma de compensar el efecto a la sequía es a plazo más prolongado y cuya manifestación consistió en una mayor cantidad de hojas emitidas por las plantas, especialmente aquellas en que el efecto fue más crítico. Sin embargo, la defoliación en estas plantas fue anticipada a la de los testigos. Estos resultados no concuerdan con los obtenidos por Meiri y Poljakoff-Mayber (35).

El efecto de la sequía sobre el desarrollo y crecimiento de

tallos, puede ser evaluado en función del peso seco y altura alcanzada por las plantas en las diferentes edades. El efecto reductor de la sequía en el desarrollo de tallos es atribuible, según Plaut y Ordin (42), a una reducción de la capacidad de multiplicación y expansión en longitud de las células a pesar de no detenerse la división celular. Los resultados obtenidos confirman lo expresado por este autor, en el sentido de que el efecto de la sequía se reflejó en un menor tamaño final de las plantas. Obviamente, hay épocas en que la planta realiza mayor actividad metabólica y si en éstas hay insuficiencia de agua, el efecto perjudicial es mayor. En producción de peso seco de tallos, los resultados ubican a esta época crítica entre los 30 y 40 días de edad. La sequía inducida cerca del inicio de la vida produjo reducciones menores, debido a que las plantas posiblemente tienen mayor tolerancia en esa época. En fechas posteriores a las críticas, en que la planta ya ha completado su desarrollo la sequía prácticamente no tiene efecto.

Los valores obtenidos en peso seco y volumen de raíces demostraron que el desarrollo radical tiene un comportamiento independiente del resto de la planta, al ser cultivada en solución nutritiva, pues mantiene un ritmo de crecimiento constante a través de toda la vida. La continuidad del desarrollo radical, después que la planta ha llegado a la madurez fisiológica puede explicarse por el traslado de carbohidratos que efectúa la planta cuando las hojas y tallos entran en senescencia.

En los tratamientos, a pesar de tener la raíz un crecimiento

continuo, el peso seco y volumen registrados en las diferentes fechas de análisis, indicaron una disminución de la rata de crecimiento al momento de inducir la sequía, para después seguir creciendo en forma continua, pero con menor intensidad. Es decir, la sequía produjo una reducción del crecimiento mientras estuvo actuante y recuperación parcial del ritmo de crecimiento al retornar las plantas a la tensión original.

El menor peso y volumen de raíces alcanzado por las plantas tratadas presentó gran relación con la cantidad de agua absorbida la mayor parte de la vida del frijol, pudiéndose aseverar que junto a la reducción causada en la actividad foliar, fueron los responsables del menor consumo de agua de las plantas afectadas por sequía.

Este efecto de la tensión osmótica ha sido relacionado por Zhdanova, citado por Lagerwerff y Eagle (32), con ciertos cambios causados por la tensión osmótica de la solución nutritiva en la estructura de los extremos radicales y que influyen en la necesidad de la planta de reemplazar esos tejidos mediante la emisión de nuevas raíces.

La absorción de agua y nutrimentos alcanzó niveles bastante elevados, demostrando una cercana relación cuantitativa. Esto comprueba lo establecido por Russell y Barber (44), quienes dan como condiciones para la existencia de esta relación, la presencia de sales en la solución y condiciones de microclima conducentes a una rata elevada de transpiración, condiciones todas presentes en la época de realización del experimento (Figuras 1 y 2 del Apéndice).

Considerando los valores obtenidos en absorción de agua y nutrientes, puede deducirse que los tratamientos redujeron el proceso general de absorción, estando éste relacionado con la producción de material vegetal.

La menor cantidad de agua y nutrientes absorbidos por las plantas tratadas puede ser explicada en función de tres factores: por la reducción en la actividad fotosintética al producirse el cierre de los estomas al haber escasez de agua, por el menor desarrollo foliar de las plantas afectadas y por la pérdida de permeabilidad del sistema radical por efecto de la sequía. Las dos primeras respuestas de la planta a la sequía han sido ampliamente estudiadas (3, 29, 50), pero criticadas recientemente por Oertli (38) y O'Leary (39), quienes han demostrado que la pérdida de permeabilidad de las raíces es el factor responsable de las otras dos condiciones. Señalan estos autores que la menor cantidad de agua conducida hacia las secciones superiores de la planta puede causar un cierre parcial de estomas, reduciéndose la absorción de CO_2 y fotosíntesis, resultando una menor cantidad de elementos de reserva que pueden ser traslocados a la raíz para su crecimiento. El crecimiento de la raíz, en consecuencia, es superado por el proceso de suberización, reduciéndose la superficie radical de absorción.

Los resultados obtenidos coinciden exactamente con los conceptos mencionados, señalando además las épocas en que ese efecto es más evidente y la incapacidad de la planta de frijol para compensarlo.

La necesidad de la planta de elaborar los carbohidratos en la parte aérea para el crecimiento de la raíz es la causa de la diferencia en velocidad de utilización del agua y nutrimentos con respecto a la formación de las otras partes del vegetal y de ahí los resultados obtenidos en las correlaciones de velocidad de utilización de estos elementos en el desarrollo de raíces de las plantas testigo. Cuando las plantas fueron sometidas a sequía este retraso fue mayor, siendo más marcado en las épocas de sequía más tardías. Este efecto es una consecuencia de la pérdida de permeabilidad de las raíces al ser las plantas sometidas a sequía y que se acentúa al acercarse la época de maduración.

Las hojas y tallos, en cambio, demostraron un aprovechamiento más rápido del agua y nutrimentos para su desarrollo, en especial las hojas en que la respuesta al estímulo fue prácticamente inmediata. Es decir, el agua y los macroelementos considerados fueron rápidamente usados en el desarrollo de estas estructuras.

El efecto de los tratamientos sobre el rendimiento es un reflejo de su acción reductora y retardante de procesos fisiológicos, especialmente cuando la sequía se indujo en la época crítica correspondiente a la floración. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Kattan y Fleming (29).

La menor intensidad del efecto de la sequía inducida al inicio y al final del ciclo de vida sobre el rendimiento, expresable como una clara manifestación de acción compensatoria, concuerda con lo reportado por Kriegbaum, citado por Salter y Goode (46).

En general, los tratamientos de períodos intermitentes de inducción gradual de tensión osmótica produjeron efectos más marcados que los períodos individuales, siendo más perjudicial al aumentar en número las épocas de sequía.

En cuanto a la acumulación de sodio y azufre en las plantas tratadas, las cifras obtenidas demuestran claramente la modificación de su propia tensión que efectuaron las plantas para soportar los incrementos de tensión del medio radical, acción que ha sido descrita por Bernstein (3) y Slatyer (50).

Aunque aparentemente el sulfato de sodio es bien tolerado por las plantas de frijol (11), se considera que los resultados obtenidos, atribuidos en este trabajo a escasez de agua, están en cierto grado afectados por la alta concentración de sodio y azufre en las plantas.

6. CONCLUSIONES

1. Existe un período dentro del ciclo de vida del frijol donde el efecto de la deficiencia de agua es crítica, correspondiendo a la época de máxima formación y desarrollo de frutos. En esta época la tensión osmótica de 5,5 bares en la solución nutritiva produjo, en general, una notable reducción de la actividad de formación de las diferentes partes de la planta.
2. Los efectos de la sequía en este período definido como crítico fueron irreversibles, sin existir una acción compensatoria posterior por parte de la planta. Cuando la sequía se presentó en épocas anteriores a la crítica las plantas mostraron mayor capacidad para recuperar su actividad y alcanzar un mayor desarrollo. En épocas cercanas a la senescencia el efecto fue de menor significado por cuanto la planta había completado su crecimiento, causando únicamente una defoliación anticipada.
3. La producción de biomasa y sus componentes, tanto en las plantas tratadas como en los testigos, evidenció una clara relación con la absorción de agua y de los cinco nutrimentos analizados a través de la vida de las plantas. Esta relación permitió comprobar que la absorción de agua y de estos nutrimentos poseen una respuesta inmediata en desarrollo foliar.

En los tallos y raíces, en cambio, la respuesta a la absorción fue más retardada, produciéndose a los 10 y 30 días después, respectivamente.

4. La inducción gradual de sequía en épocas individuales causó reducción significativa del peso de semillas por planta, principal componente del rendimiento, cuando se presentó entre los 25 y 40 días y entre los 40 y 55 días del ciclo de vida, reflejando el mayor efecto de estas épocas sobre el desarrollo vegetativo de las plantas. Los tratamientos de inducción de sequía en forma intermitente tuvieron un efecto aún más detrimental, especialmente al sufrir las plantas cuatro y cinco períodos consecutivos de incremento de tensión osmótica.
5. Las plantas de frijol poseen capacidad para tolerar ciertos niveles de sequía mediante el incremento de su propia tensión, al incorporar sales en sus tejidos, siendo altamente probable que dicha capacidad fue la responsable de la mayor recuperación presentada por las plantas sometidas a sequía al inicio del ciclo de vida.

7. RESUMEN

Debido a la ocurrencia normal de períodos de sequía durante la época de cultivo del frijol en numerosas regiones y a la falta de conocimiento sobre sus efectos en el desarrollo y actividad de esta especie, se elaboró el presente trabajo que pretende evaluar el efecto de la sequía inducida en diferentes épocas del ciclo de vida sobre el desarrollo de las plantas y algunos aspectos de su actividad fisiológica.

Plantas de la variedad "Turrialba-4" fueron cultivadas en solución Hoagland Nº 2 y sometidas, en cinco períodos individuales, a incremento gradual de la tensión osmótica hasta alcanzar 5,5 bares ($\pm 0,5$), en 15 días. El agente osmótico utilizado fue sulfato de sodio.

Durante el ciclo de vida de las plantas se procedió a analizar, cada 15 días, las variaciones causadas por las épocas de sequía en la producción de biomasa y sus componentes: hojas, tallos y raíces, longitud de las plantas, absorción de agua y de cinco macroelementos.

Al llegar las plantas a la madurez, se determinó la producción de acuerdo a los cinco componentes del rendimiento: número de frutos por planta, número de semillas por planta, número de semillas por fruto, peso de semillas por planta y peso de 100 semillas. En este análisis, al finalizar la vida de las plantas, se consideró además cuatro tratamientos adicionales, consistentes en dos, tres, cuatro y cinco períodos consecutivos de incremento gradual de tensión osmótica.

Mediante la estimación de la respuesta como función de las épocas de sequía y diferentes edades de las plantas, se determinó una época en que el efecto de la sequía es crítico sobre el desarrollo y actividad fisiológica general de la planta, correspondiendo con el período comprendido entre los 40 y 50 días de edad. Al inducir sequía en períodos cercanos al inicio del ciclo de vida, las plantas mostraron una mayor tolerancia.

Haciendo uso de correlaciones bajo cuatro situaciones de tiempo, se estableció la velocidad de aprovechamiento del agua y los cinco nutrimentos en la formación de las diferentes partes de la planta, bajo el efecto de los tratamientos. Se pudo comprobar que la absorción de agua y de los nutrimentos tuvo una respuesta inmediata en producir incrementos de tejido foliar. En la formación de tallos, la mayor respuesta se produjo al considerar la absorción efectuada 10 días antes. En el desarrollo de raíces, se produjo una respuesta mayor a la absorción después de 30 días. Considerando el total de material vegetal producido, o biomasa, la respuesta se produjo después de 20 días de ocurrida la absorción. Los tratamientos provocaron, en general, un retardo en la velocidad de utilización del agua y nutrimentos por la planta. Los rendimientos obtenidos por las plantas sometidas a períodos individuales de sequía, confirman los resultados obtenidos en los análisis a través del ciclo de vida, reduciéndose significativamente cuando la sequía fue inducida entre los 25 y 40 días, y entre los 40 y 55 días. En esta última época, el rendimiento fue 50 por ciento inferior al obtenido por las plantas

mantenidas a un nivel constante de 0,7 bares.

Los períodos intermitentes de inducción de sequía causaron un efecto aún más detrimental en el rendimiento, especialmente al sufrir las plantas cuatro y cinco períodos consecutivos de sequía.

7a. SUMMARY

Due to the normal occurrence of drought periods during the bean crop season in various regions, and to the lack of knowledge on its effects on the development and activity of this species, the present work was planned to try to evaluate the effect of induced drought at different stages in the life cycle of the plants over their development and some aspects of their physiological activities.

Plants of the variety "Turrialba-4" were grown in Hoagland N^o 2 solution and submitted, during five individual periods, to a gradual increase in water stress up to 5.5 bars (\pm 0.5) in 15 days. The osmotic agent used was sodium sulphate.

The variations caused by the drought periods on the biomass production, and its components: leaves, stalks and roots, plant length, water and five macroelement absorption, were analyzed every 15 days throughout the plant's life cycle. When the plant reached maturity, the production was measured according to the five yield components: number of fruits per plant, number of seeds per plant, number of seeds per fruit, weight of seeds per plant and weight of 100 seeds. Four additional treatments were considered at the end of the plant's life, consisting in two, three, four and five consecutive periods of gradual increase in water stress.

A period was determined when the drought effect is critical to the development and general physiological activity of the plant, by estimating the response as a function of the drought periods and the

different plant ages. This period is between the 40th and 50th day of age.

The rate of profit of water and five nutrients in the formation of the different parts of the plant under the effect of the treatments, was derived by use of correlations under four time situations. It was proven that water and nutrient absorption had an immediate response in producing increments in foliar tissue. In stalk formation, the greater response was produced on considering the absorption carried out 10 days before. In root development, a greater response was produced to the absorption after 30 days. Considering the total vegetal material, or biomass produced, the response was produced 20 days after the absorption took place. In general, the treatments caused a delay in the rate of water and nutrient use by the plant.

Yields obtained by the plants submitted to individual drought periods confirm the results obtained in the analyses throughout the life cycle which significantly shrank when drought was induced between the 25th and 40th day and between the 40th and 55th day. In this last period, the yield was 50 percent less than that obtained by the plants maintained at a constant level of 0.7 bars.

The intermittent drought induction periods caused an even more detrimental effect in yield, especially when the plants underwent four and five consecutive drought periods.

8. LITERATURA CITADA

1. ASCENCIO, M. J. Análisis del crecimiento y eficiencia fotosintética del frijol (Phaseolus vulgaris L. var. "Turrialba-4") cultivado en solución nutritiva. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, 1972. 98 p.
2. ASSOCIATION OF OFFICIAL AGRICULTURAL CHEMISTS. Official methods of analysis. 9th ed. Washington, D. C., 1960. 1,008 p.
3. BERNSTEIN, L. Osmotic adjustment of plants to saline media. I Steady state. *American Journal of Botany* 48:909-914. 1961.
4. _____ y HAYWARD, H. E. Physiology of salt tolerance. *Annual Review of Plant Physiology* 9:25-46. 1958.
5. BLACK, R. F. Effects of NaCl on the ion uptake and growth of Atriplex vesicaria Heward. *Australian Journal of Biological Science* 13:249-266. 1960.
6. BOYER, J. S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiology* 46:223-235. 1970.
7. BROUWER, R. Investigations into the occurrence of active and passive components in the ion uptake by Vicia faba. *Acta Botánica Neerlandica* 5:287-314. 1956.
8. _____. The influence of the suction tension of the nutrient solutions on growth, transpiration and D.P.D. of bean leaves. *Acta Botánica Neerlandica* 12:248-260. 1963.
9. CHAPMAN, H. D. y PRATT, P. F. Methods of analysis for soils, plants and waters. California, University of California, 1961. 309 p.
10. DENMEAD, O. T. y SHAW, R. H. The effects of soil moisture stress at different stages of growth on the yield of corn. *Agronomy Journal* 52:272-274. 1960.
11. EATON, F. M. Toxicity and accumulation of Cl^- and SO_4^- salts in plants. *Journal of Agricultural Research* 64:357-399. 1942.

12. EATON, F. M. Water uptake and root growth as influenced by in-equalities in the concentration of the substrate. *Plant Physiology* 16:545-564. 1941.
13. EL-SHARKAWY, M. A. y HASKETH, J. D. Effects of temperature and water deficits on leaf photosynthetic rates of different species. *Crop Science* 4:514-518. 1964.
14. FANCETT, R. G. y QUIRK, J. P. The effect of soil water stress on the absorption of soil phosphorous by wheat plant. *Australian Journal of Agricultural Research* 13:194-205. 1962.
15. GABELMAN, #. y WILLIAMS, D. D. Development with irrigated snap beans. *Wisconsin Agricultural Experiment Station Research Bulletin no. 221*. 1960. 57 p.
16. GALE, J., KOHL, H. C. y HAGAN, R. M. Changes in the water balance and photosynthesis of onion, bean and cotton plants under saline conditions. *Physiologia Plantarum* 20:408-420. 1967.
17. GARDNER, W. R. y NIEMAN, R. H. Lower limit of water availability to plants. *Science* 143:1460-1462. 1964.
18. GATES, C. T. The response of the young tomato plant to a brief period of water shortage. III. Drifts in nitrogen and phosphorus. *Australian Journal of Biological Sciences* 10:125-146. 1957.
19. GREENWAY, H., KLEPPER, B. y HUGHES, P. G. Effect of low water potential on ion uptake and loss for excised roots. *Planta* 80:129-141.
20. _____, HUGHES, P. G. y KLEPPER, B. Effects of water deficit on phosphorus nutrition of tomato plants. *Physiologia Plantarum* 22:199-207. 1969.
21. HAYWARD, H. E. y LONG, E. M. Anatomical and physiological response of the tomato to varying concentration of sodium chloride, sodium sulphate and nutrient solution. *Botanical Gazette* 102:437-462. 1941.
22. _____ y SPURR, W. B. Effects of iso-osmotic concentration of substrate on the entry of water into corn roots. *Botanical Gazette* 105:152-164. 1943.

23. HILER, E. A. et al. Sensitivity of southern peas to plant water deficit at three growth stages. *Agronomy Journal* 64:60-64. 1972.
24. HONERT, T. H. van den et al. Experiments on the relation between water absorption and mineral uptake by plant roots. *Acta Botánica Neerlandica* 4:139-155. 1955.
25. HYLMO, B. Transpiration and ion absorption. *Physiologia Plantarum* 6:333-405. 1953.
26. JANES, B. E. Adjustment mechanism of plants subjected to varied osmotic pressures of nutrient solution. *Soil Science* 101:180-188. 1966.
27. _____. Effects of extended periods of osmotic stress on water relationships of pepper. *Physiologia Plantarum* 21:334-345. 1968.
28. JIMENEZ, E., SALAZAR, J. J. y PICADO, V. Un método para medir volumen radical de plantas de cacao (*Theobroma cacao* L.) cultivadas en hidroponía. *Turrialba* 17(1):98-101. 1967.
29. KATTAN, A. A. y FLEMING, J. W. Effect of irrigation at specific stage of development on yield, quality growth and composition of snap beans. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 68:329-342. 1956.
30. KRAMER, P. J. Discussion. In Eastin, J. D. *Physiological aspects of crop yield*. Wisconsin, American Society of Agronomy, 1969. pp. 84-85.
31. HYLIN, A. y HYLMO, B. Uptake and transport of sulphate in wheat. Active and passive components. *Physiologia Plantarum* 10:467-484. 1957.
32. LAGERVERFF, J. V. y EAGLE, H. E. Transpiration related to ion uptake by beans from saline substrates. *Soil Science* 93:420-430. 1962.
33. MEIRI, A. y KAMBUROFF, J. Response of bean plants to sodium chloride and sodium sulphate salinization. *Annals of Botany* 35:837-847. 1971.
34. _____ y MOR, E. Effect of time of exposure to salinity on growth, water status and salt accumulation in bean plants. *Annals of Botany* 34:383-391. 1970.

35. MEIRI, A. y POLJAKOFF-MAYBER, A. Effect of various salinity regimes on growth, leaf expansion and transpiration rate of bean plants. *Soil Science* 109:26-33. 1970.
36. MULLER, L. Un aparato Micro-Kjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. *Turrialba* 11(1):17-25. 1961.
37. NEWMAN, E. L. Relationship between root growth of flax (*Linum usitatissimum*) and soil water potential. *New Phytologist* 65:273-287. 1966.
38. OERTLI, J. J. Effect of external salt concentrations on water relation in plants. *Soil Science* 102:258-263. 1966.
39. O'LEARY, J. W. The effect of salinity on permeability of roots to water. *Israel Journal of Botany* 18:1-9. 1969.
40. PALLAS, J. E., MICHEL, B. E. y HARRIS, D. G. Photosynthesis, transpiration, leaf temperature, and stomatal activity of cotton plants under varying water potentials. *Plant Physiology* 42:76-88. 1967.
41. PETERSON, S. Ion absorption in young sunflower plants. *Physiologia Plantarum* 13:133-147. 1960.
42. PLAUT, Z. y ORDIN, L. The effect of moisture tension and nitrogen supply on cell wall metabolism of sunflower leaves. *Physiologia Plantarum* 17:279-286. 1964.
43. RUF, R. H., ECKERT, R. E. y GIFFORD, R. O. Osmotic adjustment of cell sap to increase in root medium osmotic stress. *Soil Science* 96:326-330. 1963.
44. RUSSELL, R. S. y BARBER, D. A. The relationship between salt uptake and the absorption of water by intact plants. *Annual Review of Plant Physiology* 11:127-140. 1960.
45. _____ y SHORROCKS, V. M. The relationship between transpiration and the absorption of inorganic ions by intact plants. *Journal of Experimental Botany* 10:301-316. 1959.
46. SALTER, P. J. y GOODE, J. E. Crop responses to water at different stages of development. *Research Review* Nº 2 of the Commonwealth Bureau of Horticulture and Plantation Crops. East Malling, Maidstone, 1967. 247 p.

47. SANCHEZ-DIAZ, M. F. y KRAMER, P. J. Behavior of corn and sorghum under water stress and during recovery. *Plant Physiology* 48:613. 1971.
48. SLATYER, R. O. Effects of several osmotic substrates on the water relationship of tomato. *Australian Journal of Biological Sciences* 14:510-540. 1961.
49. _____. Physiological significance of internal water relations to crop yield. In Eastin, J. D. *Physiological aspect of crop yield*. Wisconsin, American Society of Agronomy, 1969. pp. 53-83.
50. _____. *Plant-water relationships*. Academic Press. New York. 1967. 366 pp.
51. WEATHERLEY, P. E. Studies in the water relations of the cotton plant. I. The field measurement of water deficits in leaves. *New Phytologist* 49:81-97. 1950.
52. WIEBE, H. H. y KRAMER, P. J. Translocation of radioactive isotopes from various regions of roots of barley seedlings. *Plant Physiology* 29:342-348. 1954.
53. WRIGHT, K. E. Transpiration and the absorption of mineral salts. *Plant Physiology* 14:171-174. 1939.

A P E N D I C E

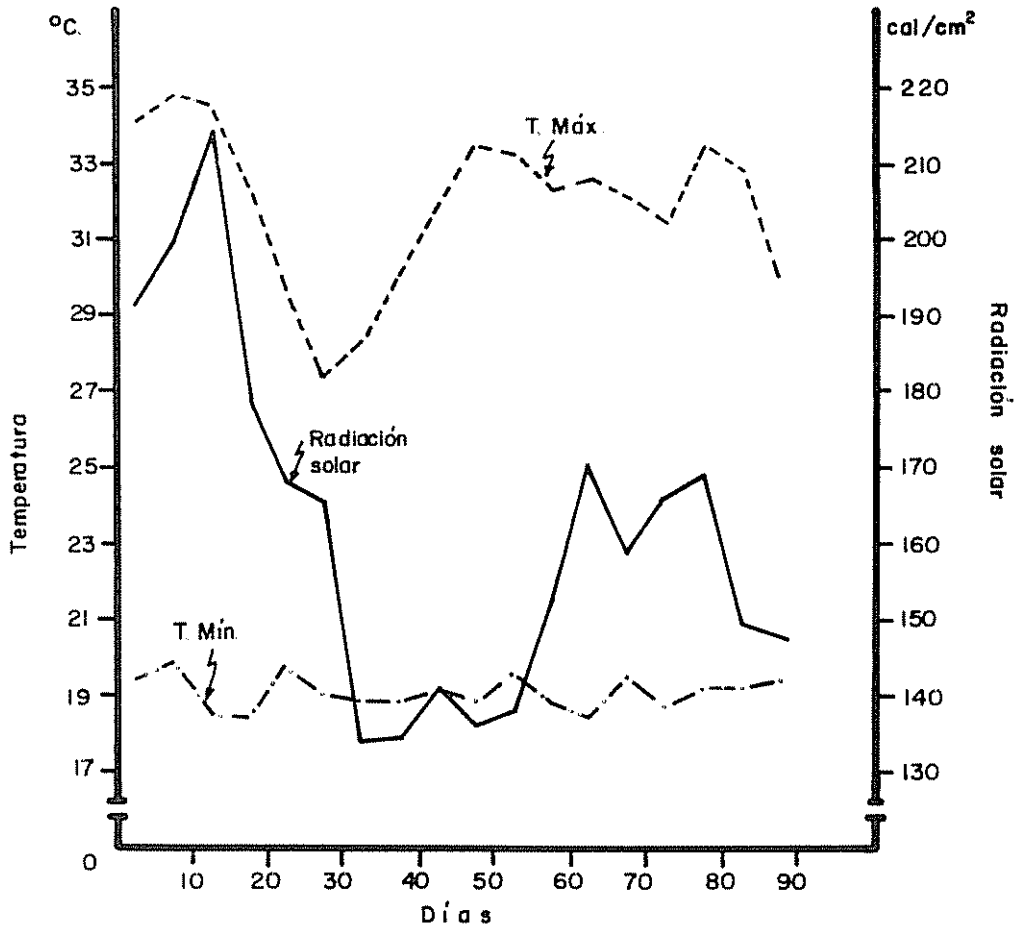


Fig. 1 Temperaturas máximas y mínimas y radiación solar observadas durante el experimento (valores promedio de 5 días)

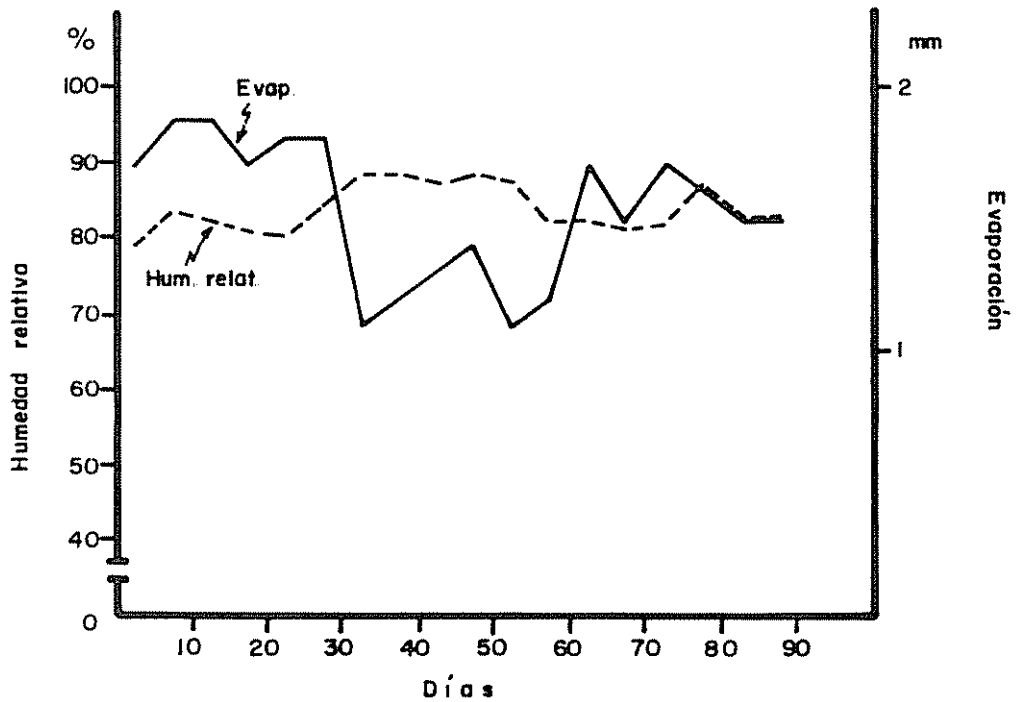


Fig. 2 Humedad relativa y evaporación observadas durante el experimento (valores promedio de 5 días)

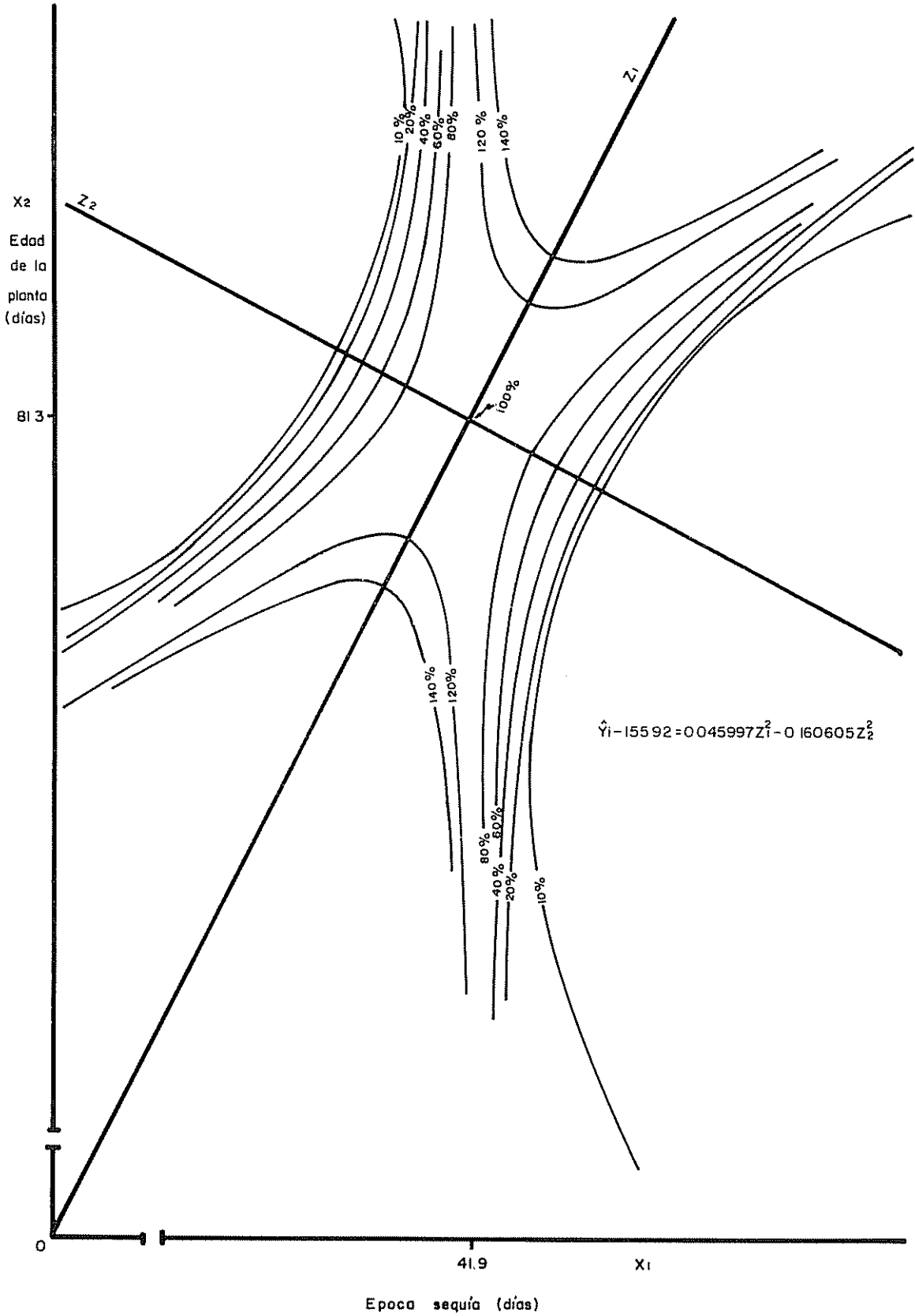


Fig. 3 Isolíneas de producción de biomasa, relativas al valor de producción en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

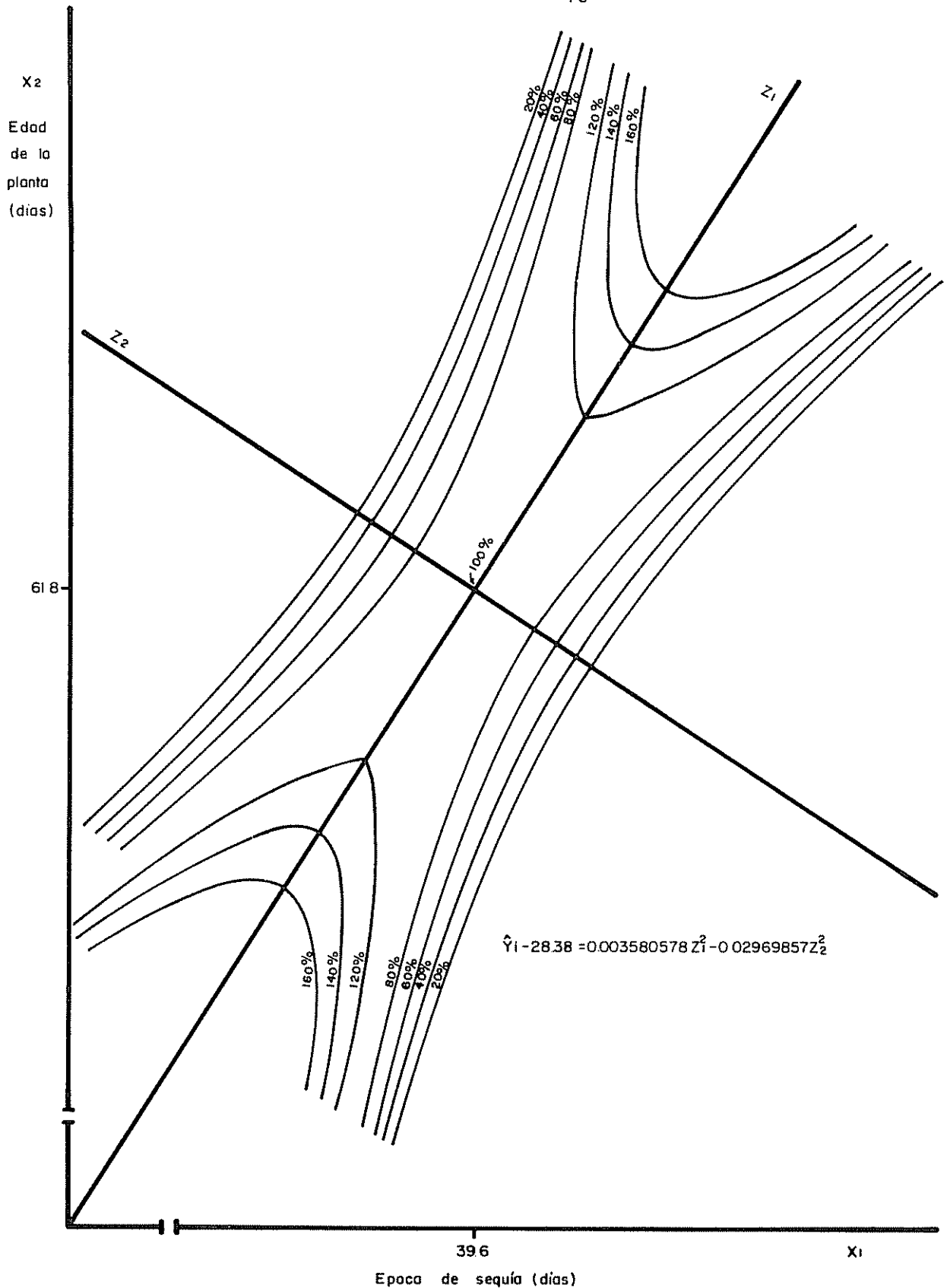


Fig 4 Isolíneas de producción de peso seco de hojas, relativas al valor de producción en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

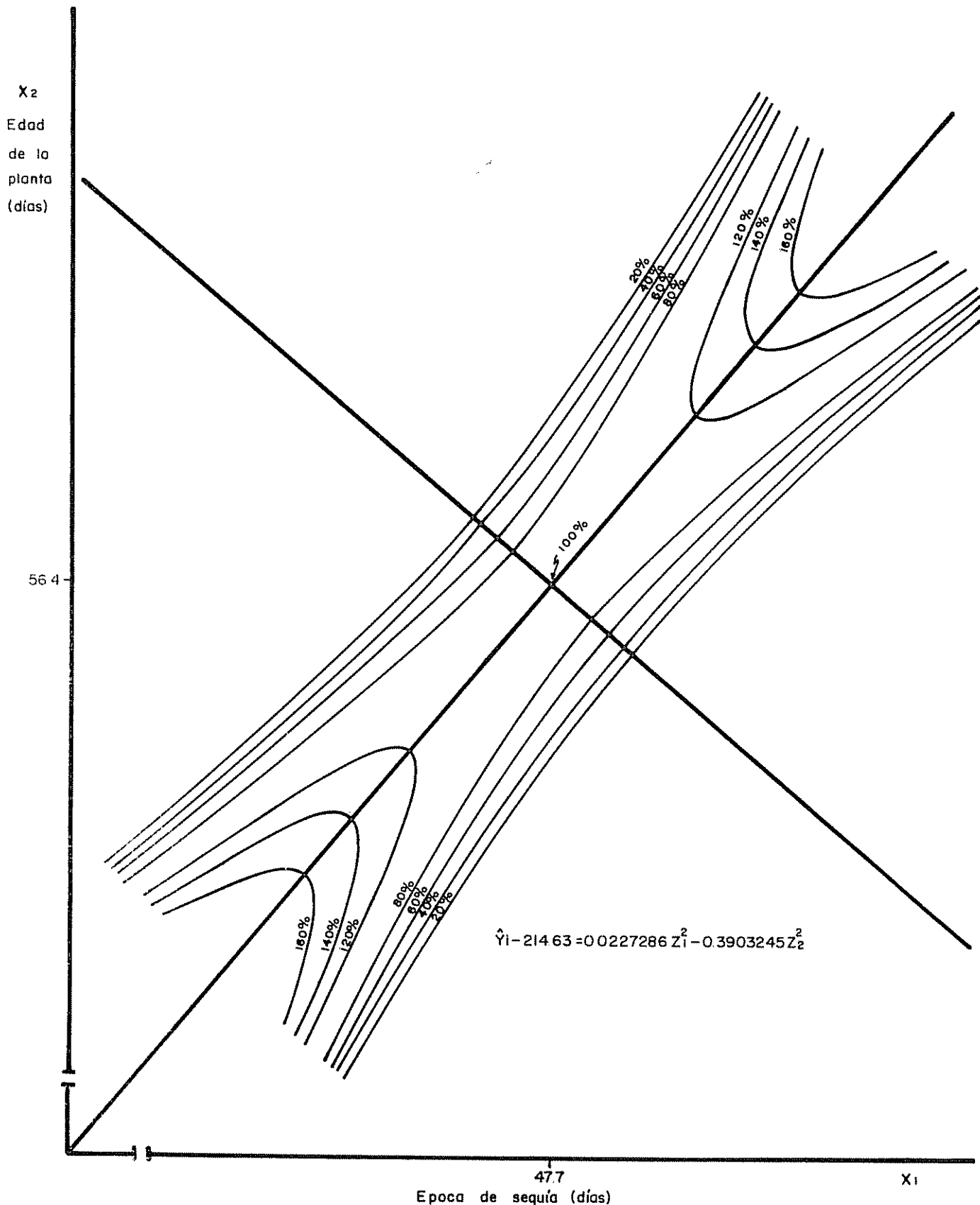


Fig. 5 Isolíneas de producción de área foliar media, relativa al valor de producción en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

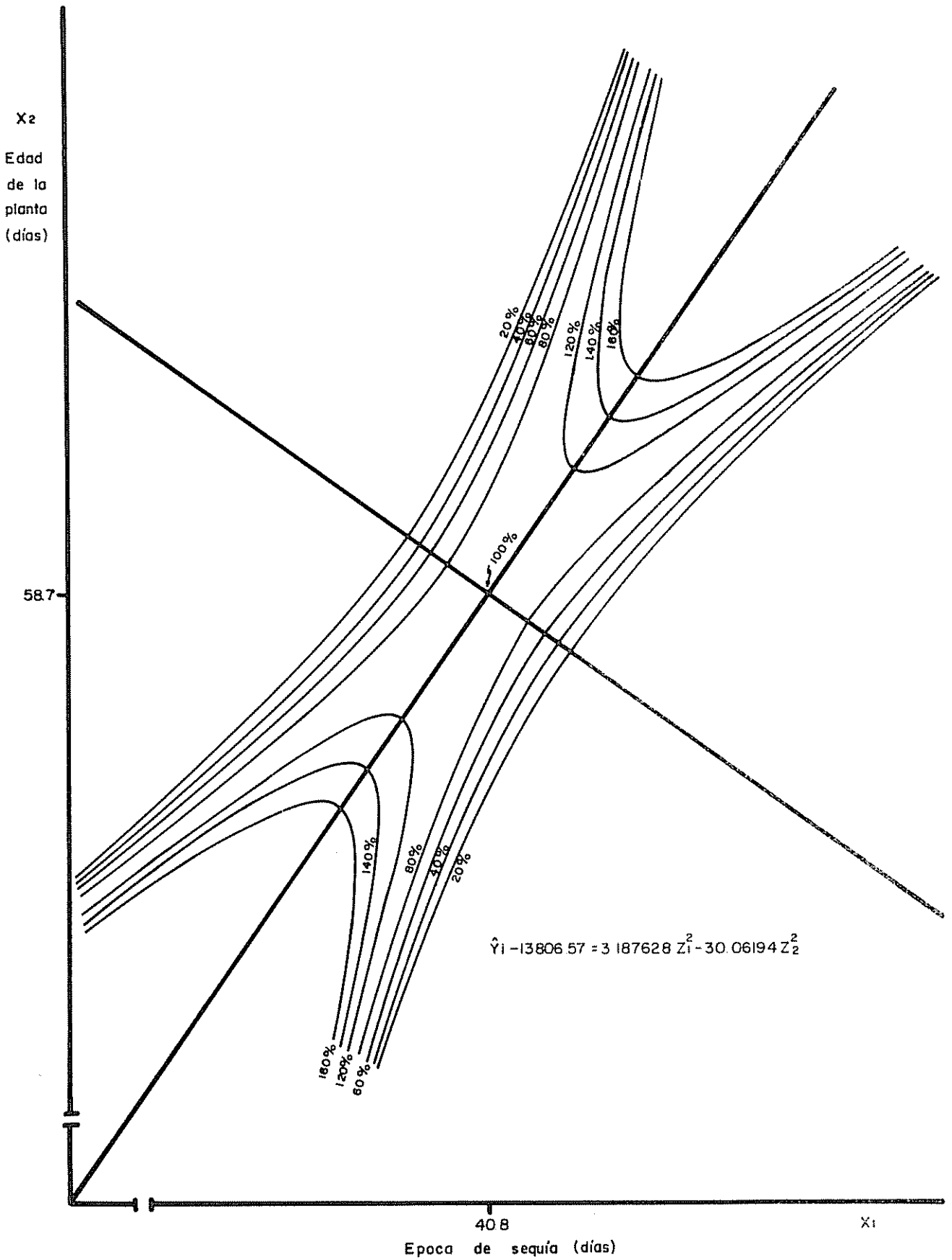


Fig. 6 Isolíneas de producción de área foliar total, relativas al valor de producción en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

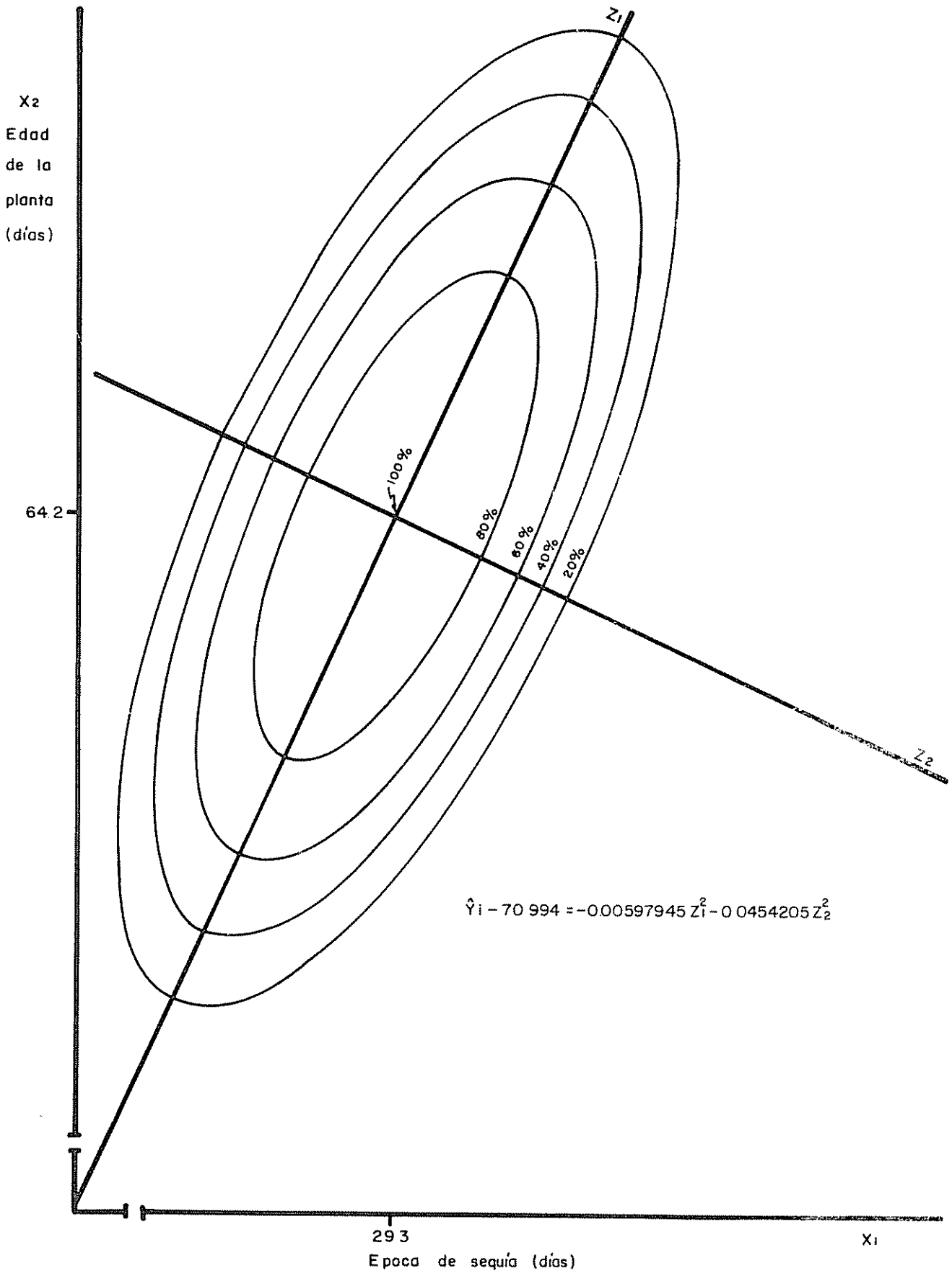


Fig. 7 Isolíneas de emisión de hojas como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

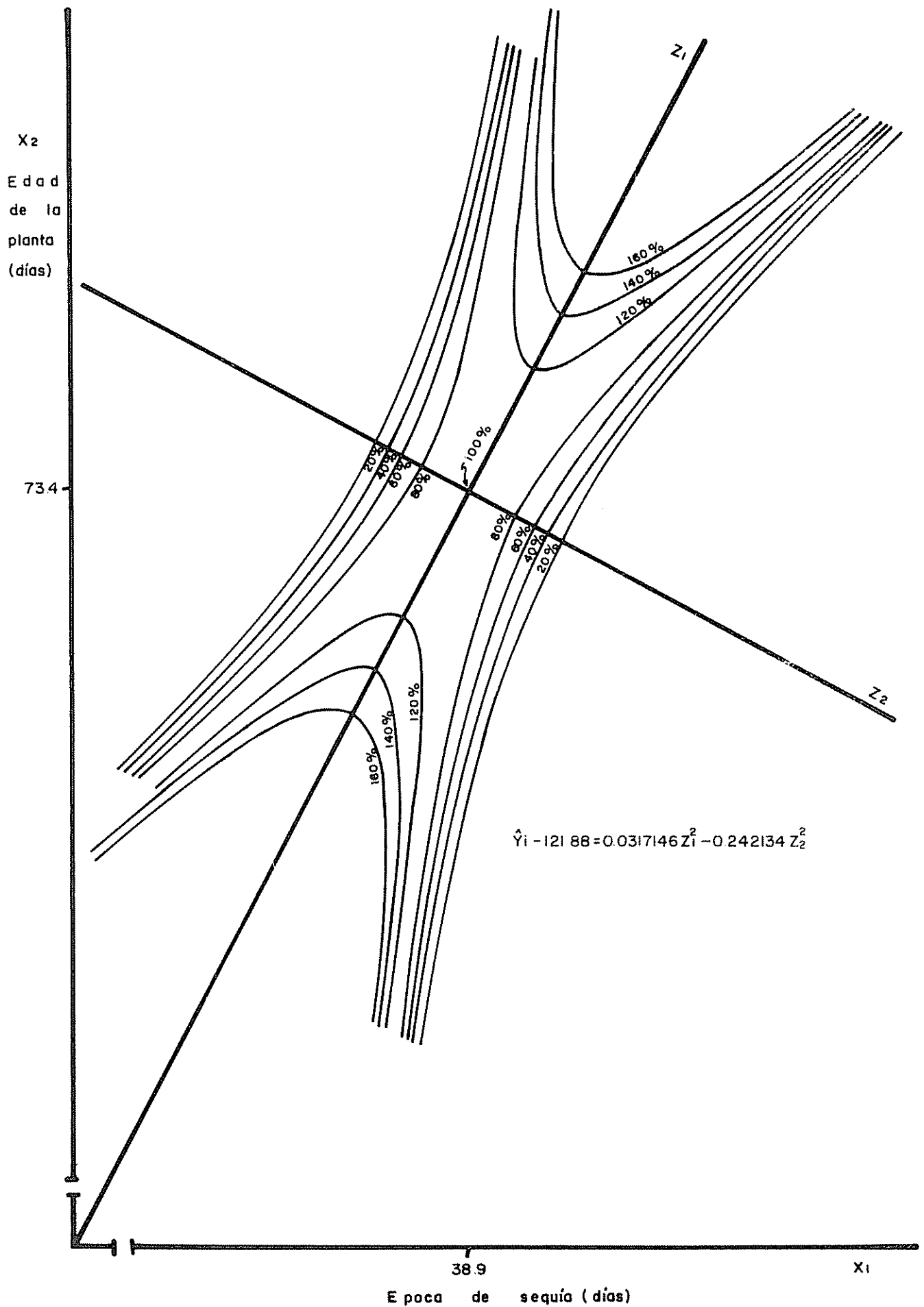


Fig 8 Isolíneas de desarrollo de peso seco de tallos, relativas al valor en el punto estacionario como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

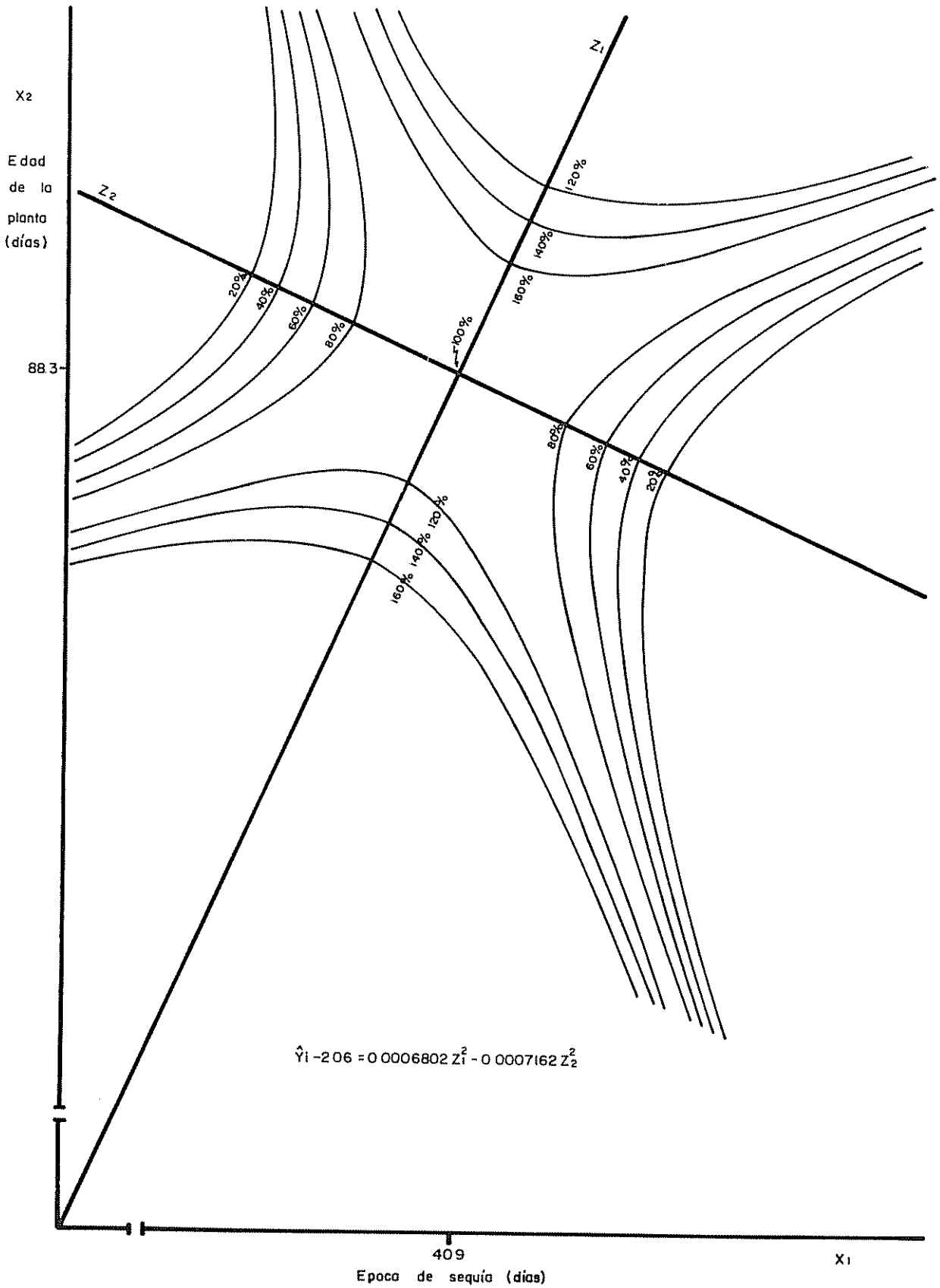


Fig. 9 Isolíneas de desarrollo en longitud de las plantas, relativas al valor en el punto estacionario, como función de las diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

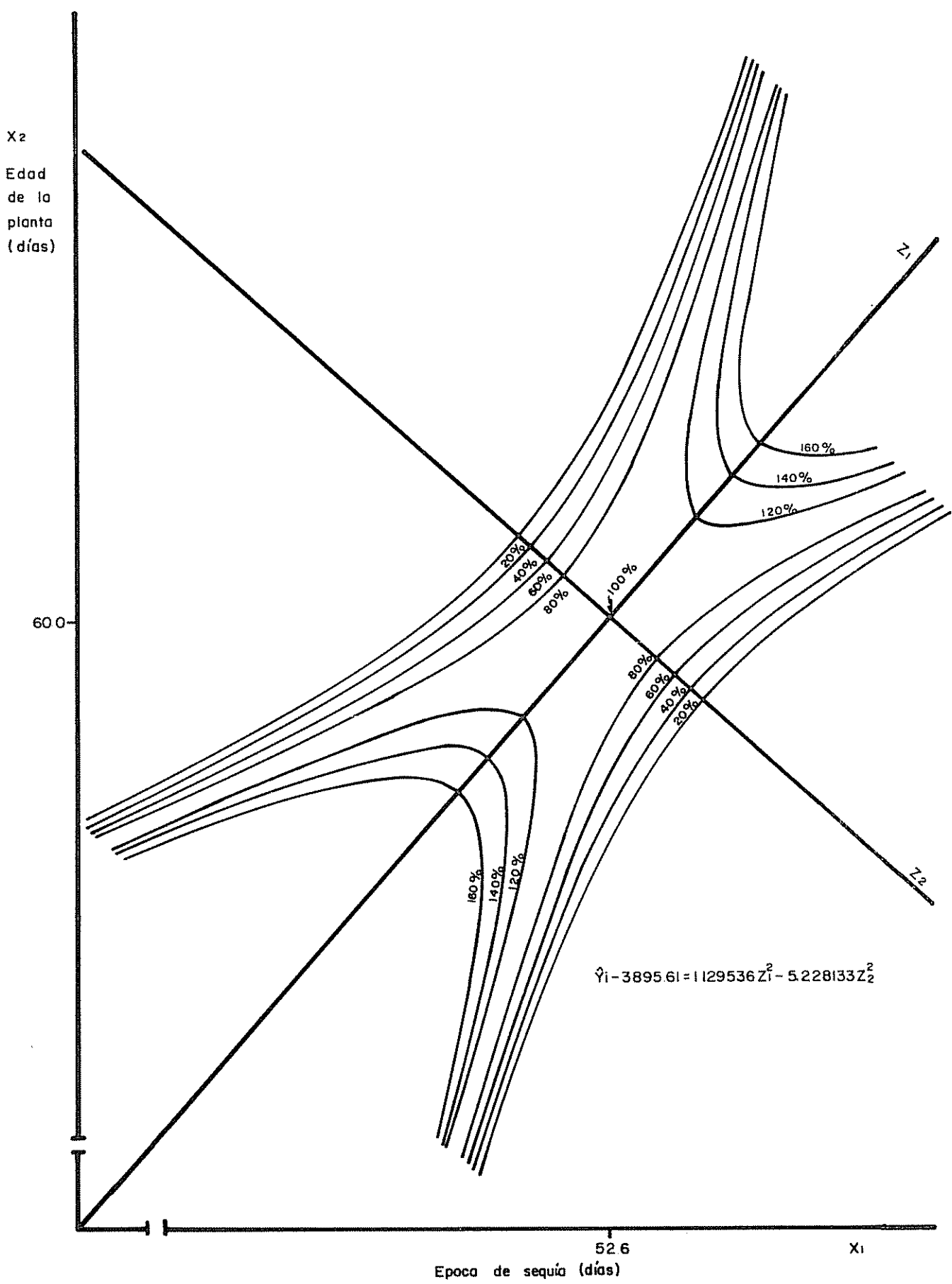


Fig. 10 Isolíneas de absorción de agua por las plantas, relativas al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

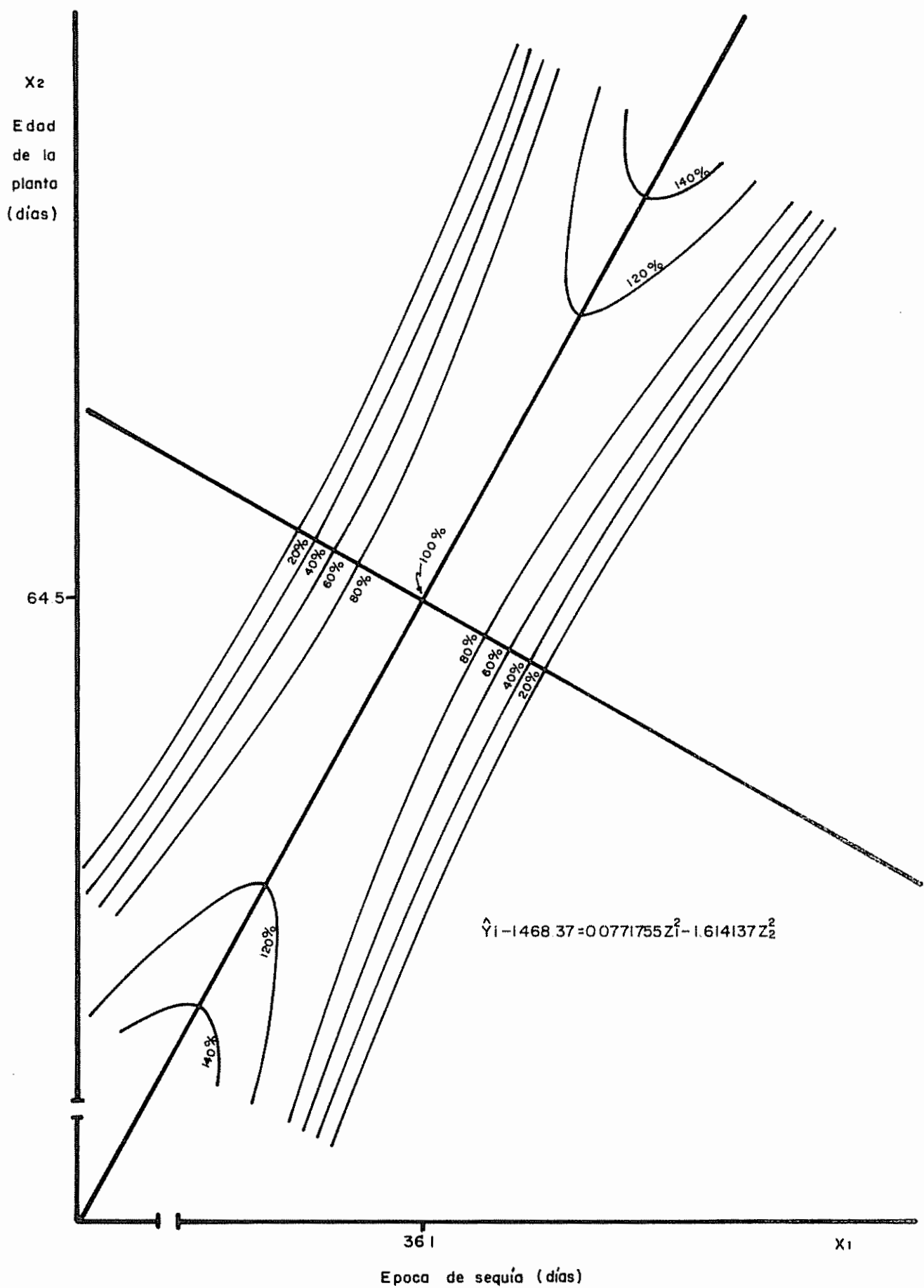


Fig. II Isolíneas de absorción de nitrógeno por las plantas, relativa al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

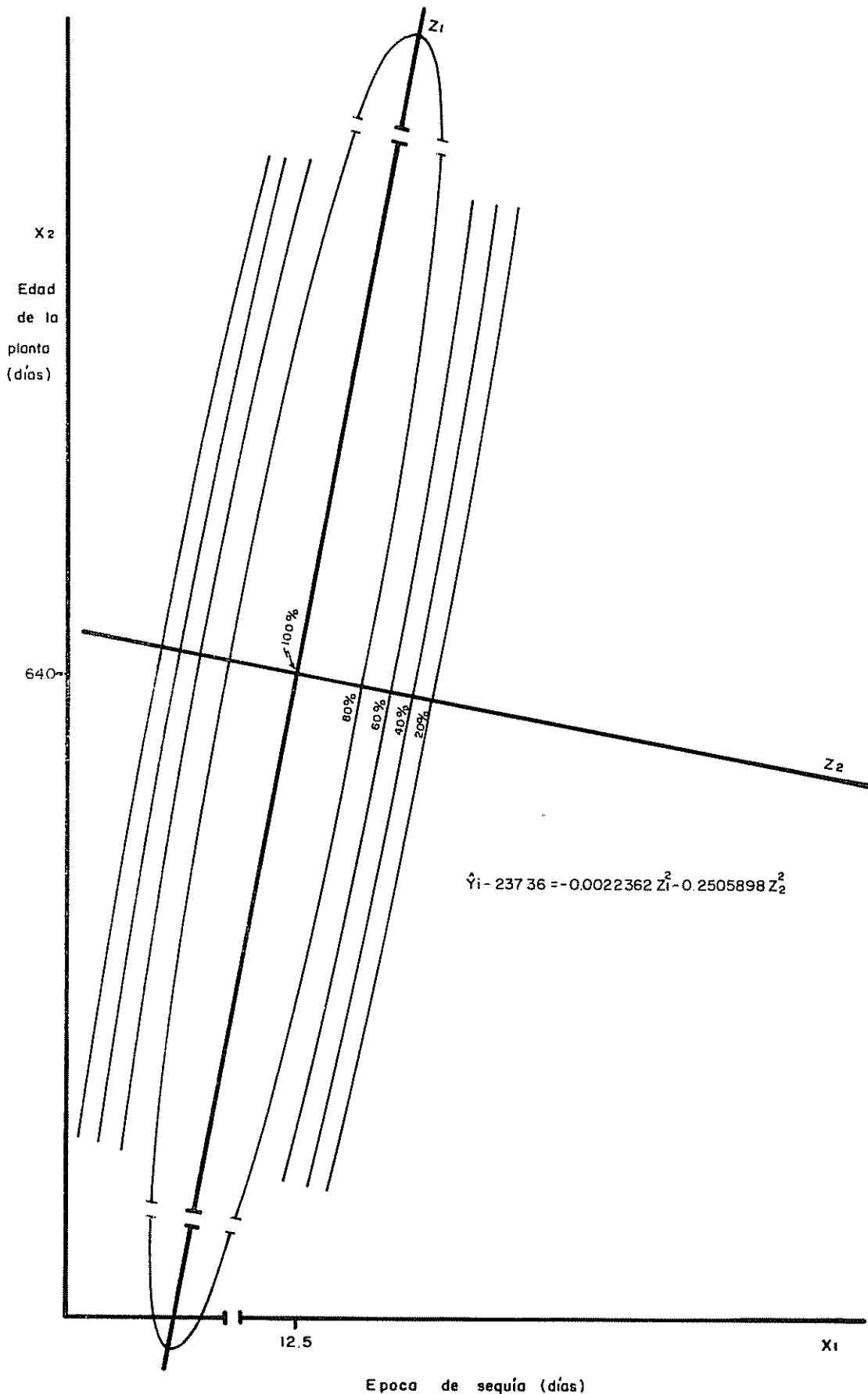


Fig. 12 Isolíneas de absorción de fósforo por las plantas, relativas al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

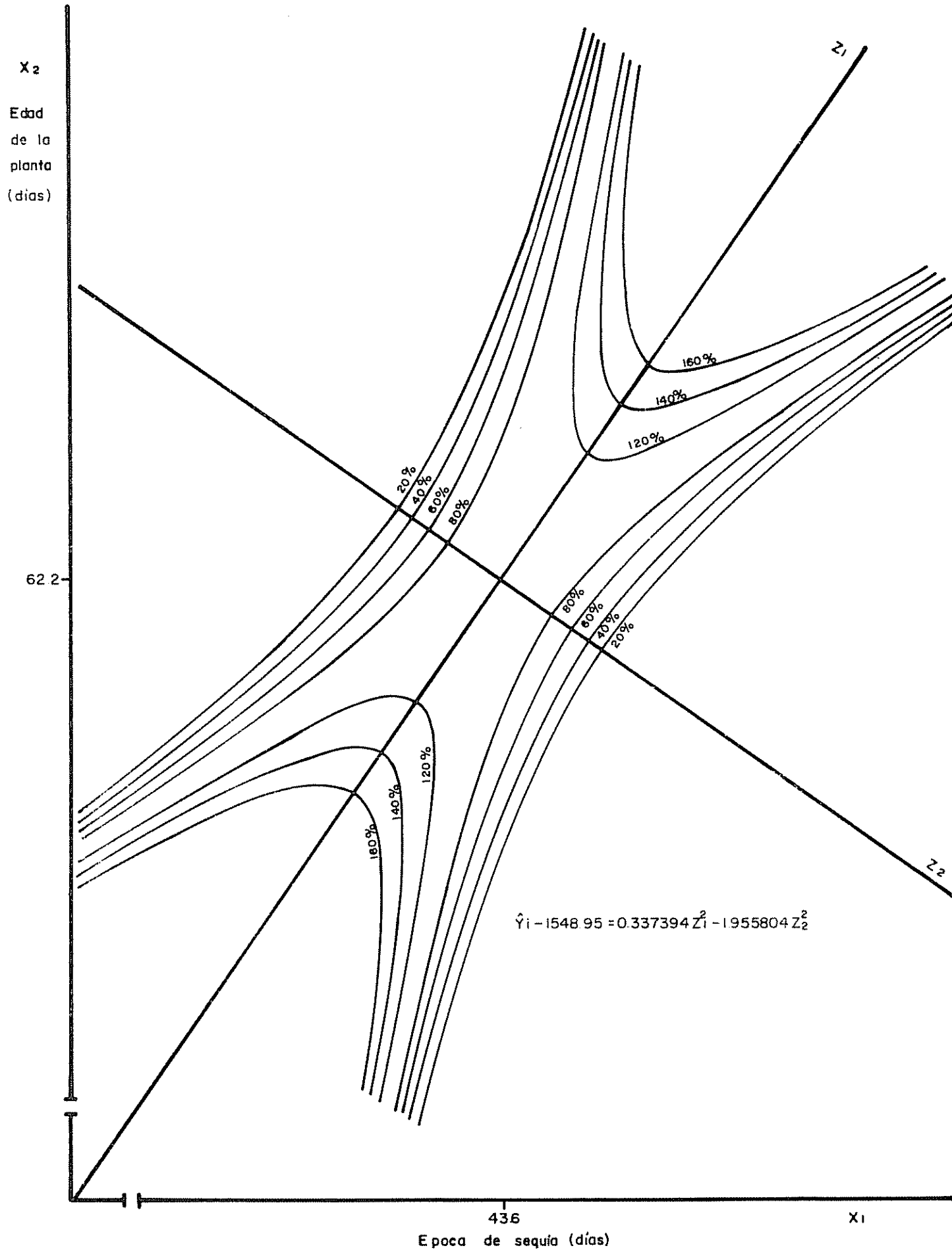


Fig. 13 Isolíneas de absorción de potasio, relativas al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

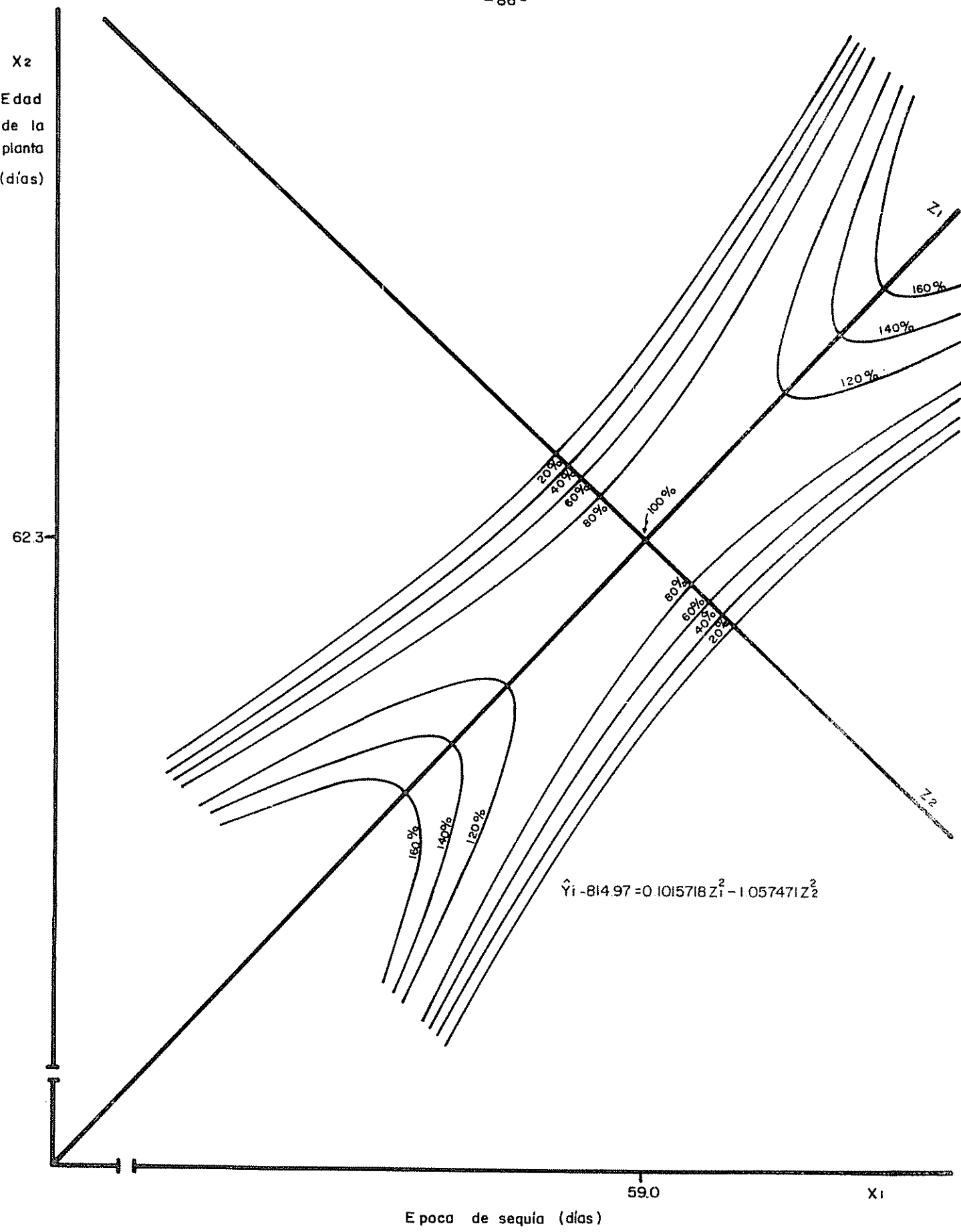


Fig. 14 Isolíneas de absorción de calcio por las plantas, relativas al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

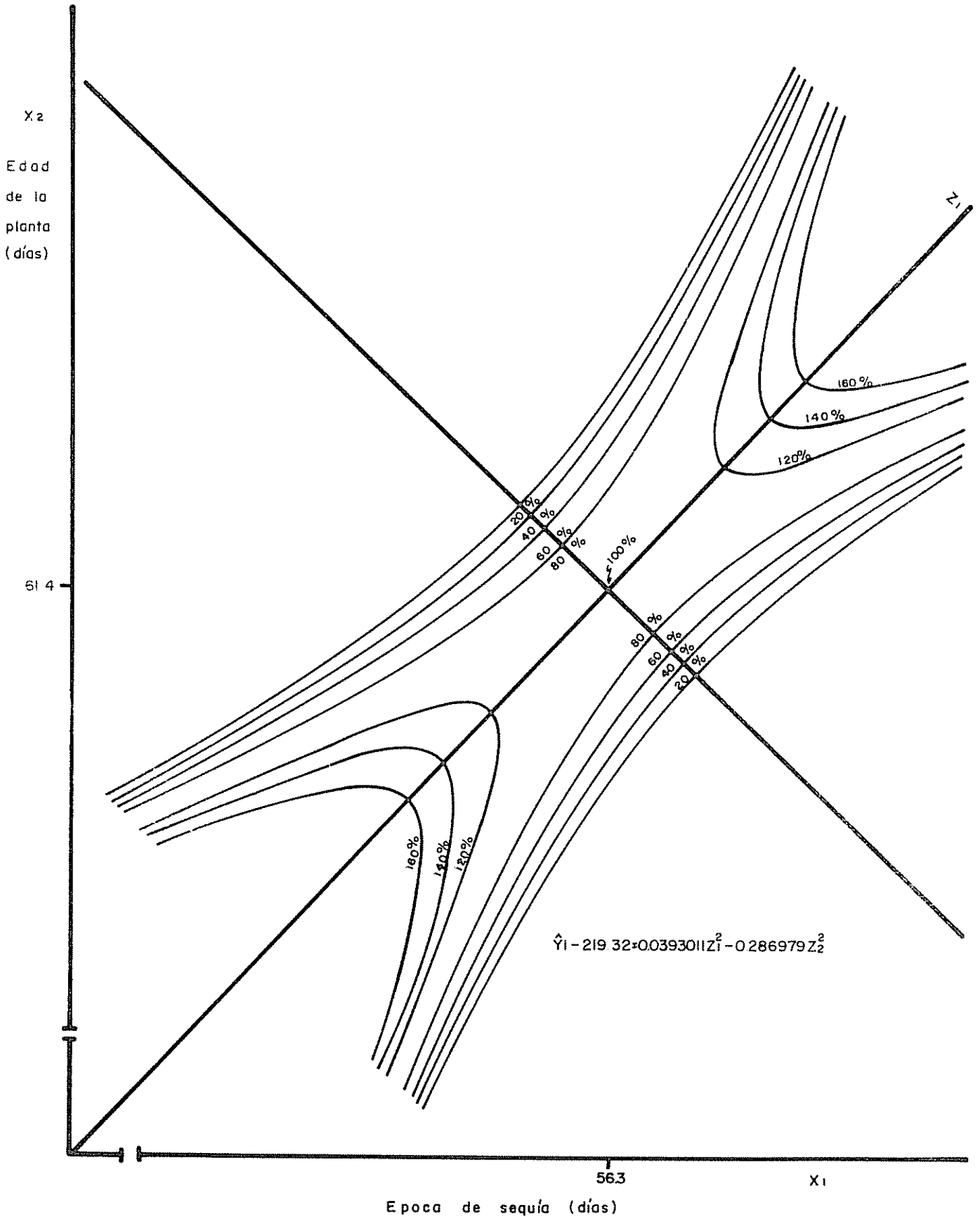


Fig 15 Isolíneas de absorción de magnesio por las plantas, relativa al valor en el punto estacionario, como función de diferentes épocas de sequía y distintas edades de las plantas

Cuadro 19. Correlaciones (r) de absorción de nutrimentos y agua con su efecto inmediato en producción de biomasa y sus componentes.

Epocas de sequía (días)	Nitrógeno	Fósforo	Potasio	Calcio	Magnesio	Agua
TESTIGO						
Biomasa	0,89	0,87	0,86	0,92	0,92	0,93
Peso seco-hojas	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-tallos	0,95	0,94	0,93	0,97	0,97	0,98
Peso seco-raíces	0,55	0,52	0,51	0,62	0,62	0,64
0 - 10						
Biomasa	0,88	0,86	0,85	0,91	0,91	0,91
Peso seco-hojas	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-tallos	0,95	0,93	0,92	0,96	0,96	0,96
Peso seco-raíces	0,54	0,50	0,48	0,59	0,58	0,58
10 - 20						
Biomasa	0,88	0,86	0,84	0,90	0,89	0,88
Peso seco-hojas	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-tallos	0,95	0,93	0,92	0,96	0,95	0,94
Peso seco-raíces	0,52	0,47	0,45	0,55	0,53	0,52
20 - 30						
Biomasa	0,88	0,85	0,83	0,88	0,87	0,85
Peso seco-hojas	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-tallos	0,94	0,92	0,91	0,94	0,93	0,92
Peso seco-raíces	0,50	0,44	0,41	0,50	0,47	0,43
30 - 40						
Biomasa	0,88	0,85	0,82	0,87	0,85	0,87
Peso seco-hojas	0,98	0,99	0,99	0,99	0,99	0,97
Peso seco-tallos	0,94	0,92	0,90	0,93	0,92	0,87
Peso seco-raíces	0,47	0,41	0,37	0,44	0,40	0,09

Continúa

Cuadro 19 (Continuación)

Epocas de sequía (días)	Nitrógeno	Fósforo	Potasio	Calcio	Magnesio	Agua
40 - 50						
Biomasa	0,88	0,84	0,81	0,85	0,82	0,75
Peso seco-hojas	0,97	0,98	0,99	0,98	0,99	0,99
Peso seco-tallos	0,94	0,91	0,89	0,92	0,89	0,84
Peso seco-raíces	0,43	0,36	0,31	0,37	0,32	0,21
50 - 60						
Biomasa	0,88	0,84	0,80	0,83	0,78	0,69
Peso seco-hojas	0,95	0,97	0,98	0,98	0,99	0,99
Peso seco-tallos	0,94	0,91	0,88	0,90	0,87	0,78
Peso seco-raíces	0,38	0,30	0,24	0,28	0,21	0,07
60 - 70						
Biomasa	0,88	0,83	0,79	0,80	0,75	0,61
Peso seco-hojas	0,93	0,96	0,97	0,97	0,99	0,99
Peso seco-tallos	0,93	0,90	0,87	0,88	0,83	0,71
Peso seco-raíces	0,29	0,21	0,13	0,15	0,06	- 0,12
70 - 80						
Biomasa	0,88	0,83	0,78	0,78	0,70	0,52
Peso seco-hojas	0,90	0,93	0,96	0,96	0,98	0,99
Peso seco-tallos	0,93	0,90	0,86	0,86	0,79	0,63
Peso seco-raíces	0,11	0,02	- 0,06	- 0,06	- 0,17	- 0,39
80 - 90						
Biomasa	0,87	0,82	0,77	0,75	0,66	0,43
Peso seco-hojas	0,86	0,90	0,94	0,95	0,98	0,99
Peso seco-tallos	0,93	0,89	0,84	0,83	0,75	0,54
Peso seco-raíces	- 0,34	- 0,43	- 0,51	- 0,54	- 0,64	- 0,82

Cuadro 20. Correlaciones (r) de absorción de nutrimentos y agua con la producción de biomasa y sus componentes, a los 10 días.

Epocas de sequía (días)	Nitrógeno	Fósforo	Potasio	Calcio	Magnesio	Agua
TESTIGO						
Biomasa	0,98	0,97	0,97	0,99	0,99	0,99
Peso seco-hojas	0,91	0,92	0,93	0,89	0,89	0,88
Peso seco-tallos	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-raíces	0,75	0,73	0,72	0,78	0,78	0,79
0 - 10						
Biomasa	0,98	0,97	0,97	0,98	0,98	0,98
Peso seco-hojas	0,88	0,89	0,90	0,86	0,87	0,87
Peso seco-tallos	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-raíces	0,74	0,72	0,71	0,77	0,76	0,76
10 - 20						
Biomasa	0,98	0,97	0,97	0,98	0,98	0,98
Peso seco-hojas	0,84	0,86	0,87	0,83	0,83	0,84
Peso seco-tallos	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-raíces	0,73	0,70	0,69	0,74	0,73	0,73
20 - 30						
Biomasa	0,98	0,97	0,97	0,98	0,98	0,97
Peso seco-hojas	0,79	0,81	0,83	0,79	0,80	0,82
Peso seco-tallos	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-raíces	0,71	0,69	0,67	0,72	0,70	0,68
30 - 40						
Biomasa	0,98	0,97	0,96	0,98	0,97	0,73
Peso seco-hojas	0,73	0,76	0,78	0,74	0,76	0,92
Peso seco-tallos	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,84
Peso seco-raíces	0,70	0,67	0,64	0,68	0,66	0,24

Continúa

Cuadro 20 (Continuación)

Epocas de sequía (días)	Nitrógeno	Fósforo	Potasio	Calcio	Magnesio	Agua
40 - 50						
Biomasa	0,98	0,97	0,96	0,97	0,96	0,94
Peso seco-hojas	0,66	0,69	0,72	0,69	0,71	0,77
Peso seco-tallos	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-raíces	0,67	0,64	0,61	0,64	0,61	0,55
50 - 60						
Biomasa	0,98	0,97	0,96	0,97	0,95	0,92
Peso seco-hojas	0,58	0,62	0,66	0,63	0,67	0,75
Peso seco-tallos	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,98
Peso seco-raíces	0,64	0,60	0,56	0,59	0,55	0,45
60 - 70						
Biomasa	0,98	0,97	0,96	0,96	0,94	0,89
Peso seco-hojas	0,50	0,55	0,59	0,58	0,63	0,73
Peso seco-tallos	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,96
Peso seco-raíces	0,59	0,54	0,50	0,51	0,45	0,32
70 - 80						
Biomasa	0,98	0,97	0,95	0,95	0,93	0,84
Peso seco-hojas	0,41	0,47	0,52	0,52	0,59	0,73
Peso seco-tallos	0,99	0,99	0,99	0,98	0,93	
Peso seco-raíces	0,48	0,43	0,37	0,37	0,29	0,11
80 - 90						
Biomasa	0,98	0,97	0,95	0,95	0,91	0,79
Peso seco-hojas	0,33	0,39	0,46	0,47	0,56	0,74
Peso seco-tallos	0,99	0,99	0,99	0,99	0,97	0,89
Peso seco-raíces	0,19	0,13	0,06	0,04	- 0,05	- 0,28

Cuadro 21. Correlaciones (r) de absorción de nutrimentos y agua con la producción de biomasa y sus componentes, a los 20 días.

Epocas de sequía (días)	Nitrógeno	Fósforo	Potasio	Calcio	Magnesio	Agua
TESTIGO						
Biomasa	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-hojas	0,57	0,59	0,59	0,54	0,54	0,54
Peso seco-tallos	0,92	0,93	0,93	0,91	0,91	0,91
Peso seco-raíces	0,85	0,85	0,85	0,88	0,88	0,88
0 - 10						
Biomasa	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-hojas	0,47	0,49	0,50	0,45	0,46	0,45
Peso seco-tallos	0,92	0,93	0,93	0,91	0,91	0,91
Peso seco-raíces	0,86	0,85	0,84	0,87	0,87	0,87
10 - 20						
Biomasa	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-hojas	0,37	0,39	0,40	0,36	0,36	0,37
Peso seco-tallos	0,92	0,93	0,93	0,91	0,92	0,92
Peso seco-raíces	0,85	0,84	0,83	0,86	0,85	0,85
20 - 30						
Biomasa	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-hojas	0,26	0,29	0,30	0,26	0,27	0,29
Peso seco-tallos	0,92	0,93	0,93	0,92	0,92	0,92
Peso seco-raíces	0,84	0,83	0,82	0,84	0,83	0,83
30 - 40						
Biomasa	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-hojas	0,16	0,18	0,20	0,17	0,19	0,22
Peso seco-tallos	0,92	0,93	0,93	0,92	0,93	0,94
Peso seco-raíces	0,83	0,82	0,80	0,82	0,81	0,80

Continúa

Cuadro 21 (Continuación)

Epocas de sequía (días)	Nitrógeno	Fósforo	Potasio	Calcio	Magnesio	Agua
40 - 50						
Biomasa	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-hojas	0,06	0,09	0,11	0,08	0,11	0,15
Peso seco-tallos	0,92	0,93	0,94	0,93	0,93	0,95
Peso seco-raíces	0,82	0,80	0,79	0,80	0,79	0,76
50 - 60						
Biomasa	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-hojas	- 0,02	0,00	0,03	0,01	0,04	0,11
Peso seco-tallos	0,91	0,93	0,94	0,93	0,94	0,96
Peso seco-raíces	0,80	0,78	0,76	0,77	0,75	0,71
60 - 70						
Biomasa	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-hojas	- 0,11	- 0,07	- 0,04	- 0,05	- 0,01	0,07
Peso seco-tallos	0,91	0,93	0,94	0,93	0,95	0,97
Peso seco-raíces	0,77	0,74	0,72	0,73	0,70	0,63
70 - 80						
Biomasa	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99
Peso seco-hojas	- 0,18	- 0,14	- 0,10	- 0,10	- 0,05	0,06
Peso seco-tallos	0,91	0,93	0,94	0,94	0,95	0,98
Peso seco-raíces	0,71	0,68	0,65	0,65	0,61	0,52
80 - 90						
Biomasa	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99	0,98
Peso seco-hojas	- 0,24	- 0,20	- 0,16	- 0,15	- 0,09	0,06
Peso seco-tallos	0,91	0,93	0,94	0,94	0,96	0,99
Peso seco-raíces	0,56	0,52	0,48	0,47	0,42	0,27

Cuadro 22. Correlaciones (r) de absorción de nutrimentos y agua con la producción de biomasa y sus componentes, a los 30 días.

Epocas de sequía (días)	Nitrógeno	Fósforo	Potasio	Calcio	Magnesio	Agua
TESTIGO						
Biomasa	0,96	0,97	0,97	0,96	0,96	0,96
Peso seco-hojas	- 0,04	- 0,03	- 0,03	- 0,06	- 0,06	- 0,07
Peso seco-tallos	0,68	0,69	0,69	0,67	0,67	0,66
Peso seco-raíces	0,92	0,92	0,92	0,93	0,93	0,93
0 - 10						
Biomasa	0,96	0,96	0,97	0,96	0,96	0,96
Peso seco-hojas	- 0,15	- 0,14	- 0,13	- 0,17	- 0,16	- 0,17
Peso seco-tallos	0,67	0,68	0,69	0,66	0,66	0,66
Peso seco-raíces	0,92	0,91	0,91	0,92	0,92	0,92
10 - 20						
Biomasa	0,96	0,96	0,96	0,95	0,96	0,96
Peso seco-hojas	- 0,25	- 0,24	- 0,23	- 0,26	- 0,25	- 0,25
Peso seco-tallos	0,67	0,68	0,68	0,66	0,66	0,67
Peso seco-raíces	0,92	0,91	0,91	0,92	0,92	0,91
20 - 30						
Biomasa	0,05	0,96	0,96	0,95	0,95	0,96
Peso seco-hojas	- 0,33	- 0,32	- 0,31	- 0,33	- 0,33	- 0,32
Peso seco-tallos	0,66	0,67	0,68	0,66	0,66	0,67
Peso seco-raíces	0,91	0,90	0,90	0,91	0,91	0,90
30 - 40						
Biomasa	0,95	0,95	0,96	0,95	0,95	0,96
Peso seco-hojas	- 0,40	- 0,39	- 0,38	- 0,40	- 0,39	- 0,37
Peso seco-tallos	0,65	0,66	0,67	0,66	0,66	0,68
Peso seco-raíces	0,90	0,90	0,89	0,90	0,90	0,89

Continúa

Cuadro 22 (Continuación)

Epocas de sequía (días)	Nitrógeno	Fósforo	Potasio	Calcio	Magnesio	Agua
40 - 50						
Biomasa	0,94	0,95	0,95	0,95	0,95	0,96
Peso seco-hojas	- 0,46	- 0,44	- 0,43	- 0,45	- 0,43	- 0,41
Peso seco-tallos	0,64	0,66	0,67	0,65	0,66	0,69
Peso seco-raíces	0,90	0,89	0,88	0,89	0,88	0,87
50 - 60						
Biomasa	0,93	0,93	0,94	0,94	0,95	0,96
Peso seco-hojas	- 0,51	- 0,49	- 0,48	- 0,49	- 0,47	- 0,44
Peso seco-tallos	0,63	0,65	0,66	0,65	0,67	0,70
Peso seco-raíces	0,89	0,88	0,87	0,87	0,87	0,85
60 - 70						
Biomasa	0,93	0,93	0,94	0,94	0,95	0,96
Peso seco-hojas	- 0,55	- 0,53	- 0,52	- 0,52	- 0,50	- 0,46
Peso seco-tallos	0,62	0,64	0,66	0,65	0,67	0,71
Peso seco-raíces	0,87	0,86	0,85	0,85	0,84	0,81
70 - 80						
Biomasa	0,92	0,93	0,93	0,94	0,94	0,96
Peso seco-hojas	- 0,59	- 0,57	- 0,55	- 0,55	- 0,52	- 0,46
Peso seco-tallos	0,62	0,63	0,65	0,65	0,67	0,72
Peso seco-raíces	0,84	0,82	0,81	0,81	0,79	0,75
80 - 90						
Biomasa	0,91	0,92	0,93	0,93	0,94	0,97
Peso seco-hojas	- 0,62	- 0,60	- 0,58	- 0,57	- 0,54	- 0,46
Peso seco-tallos	0,61	0,63	0,65	0,65	0,68	0,74
Peso seco-raíces	0,76	0,75	0,73	0,72	0,70	0,63