

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

TOLERANCIA A LA DEFICIENCIA DE OXIGENO
RESULTANTE DE LA SATURACION HIDRICA
DEL SUELO, EN GERMOPLASMA DE SORGO
(*Sorghum bicolor* (L.) Moench)

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa
Conjunto de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos
Naturales de la Universidad de Costa Rica y el Centro Agronómico
Tropical de Investigación y Enseñanza, para optar al grado de

Magister Scientiae

por

MILTON GERALDO RAMOS

Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
Programa de Cultivos Anuales
Turrialba, Costa Rica

DEDICATORIA

A mi esposa

A mis hijos

A mis padres

A mis hermanos

AGRADECIMIENTO

Este entrenamiento a nivel de posgrado fue posible, inicialmente, por el apoyo de la institución a que pertenece el autor, la Empresa Catarinense de Pesquisa Agropecuaria - EMPASC.

La Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria - EMBRAPA facilitó los recursos financieros necesarios y el Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales UCR-CATIE permitió realizar el entrenamiento en el Departamento de Producción Vegetal. Al desarrollo del mismo contribuyeron los profesores en cursos y seminarios. En el planeamiento y ejecución de la investigación, así como en la redacción de esta tesis contribuyeron el profesor consejero y miembros del comité asesor.

Se debe destacar también en la ejecución de la investigación, la cooperación del personal del Laboratorio de Fisiología Vegetal, del Laboratorio de Suelos, de la Estación Experimental La Montaña, y de la Estación Meteorológica del CATIE, además de la cooperación del Programa Latino-americano de Sorgo ICRISAT-CIMMYT y del FIDA. El personal del Centro de Cómputo colaboró en el procesamiento de datos.

Finalmente se reconoce la atención brindada por el personal de la Oficina de Posgrado del CATIE y de la Biblioteca Conmemorativa Orton.

A todas estas instituciones y personal, el autor desea dejar constancia de su AGRADECIMIENTO.

BIOGRAFIA

El autor nació en la ciudad de Lauro Muller, Estado de Santa Catarina, Brasil. Realizó sus estudios universitarios en la Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, de Pelotas, Estado de Rio Grande do Sul, Brasil, donde se graduó en 1966.

Inicialmente se dedicó a la extensión rural, para luego en el año de 1967, empezar sus actividades en la investigación agrícola.

Trabajó en el Departamento Nacional de Pesquisa e Experimentação Agropecuaria - DNPEA, del Ministerio de Agricultura de Brasil, luego en la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria - EMBRAPA, hasta 1978, cuando se trasladó a la Empresa Catarinense de Pesquisa Agropecuaria - EMPASC, institución a que pertenece actualmente.

En 1982 ingresó en el Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales UCR-CATIE, recibiendo el grado de *Magister Scientiae* en enero de 1984.

CONTENIDO

Página

RESUMEN.....	viii
SUMMARY.....	x
LISTA DE CUADROS.....	xii
LISTA DE FIGURAS.....	xv
1. INTRODUCCION.....	1
2. REVISION DE LITERATURA	
2.1 La deficiencia de oxígeno en el suelo.....	3
2.2 Efectos de la deficiencia de oxígeno sobre el suelo.....	4
2.2.1 Reducción del suelo.....	4
2.2.2 Cambios en el contenido de nutrimentos.....	5
2.2.3 Acumulación de sustancias fitotóxicas.....	7
2.3 Efectos de la deficiencia de oxígeno sobre las plantas.....	8
2.3.1 Cambios morfológicos y anatómicos.....	9
2.3.2 Cambios fisiológicos y bioquímicos.....	10
2.4 Efectos de la inundación del suelo sobre el cultivo de sorgo...	14
2.5 Mecanismos de adaptación de las plantas a condiciones de anoxia	15
2.6 Mejoramiento de las plantas para tolerancia a condiciones de anoxia.....	16
3. MATERIALES Y METODOS	
3.1 Localización y condiciones generales.....	17
3.2 Manejo del cultivo.....	17
3.3 Planeamiento experimental	
3.3.1 Diseño experimental.....	20
3.3.2 Tratamientos.....	21
3.3.2.1 Niveles de humedad.....	21
3.3.2.2 Líneas de sorgo.....	21
3.3.3 Unidad experimental.....	22
3.3.4 Manejo de los tratamientos.....	22

3.4 Métodos empleados para evaluación de variables	
3.4.1 Evaluaciones en el suelo.....	22
3.4.2 Evaluaciones en las plantas.....	24
3.5 Análisis de la información.....	26
4. RESULTADOS Y DISCUSION	
4.1 Condiciones climáticas en el ambiente del invernadero.....	29
4.2 Aspectos generales del cultivo.....	29
4.3 Cambios en propiedades físicas del suelo.....	31
4.3.1 Humedad gravimétricas, humedad volumétrica y espacio aéreo.....	31
4.3.2 Difusión de oxígeno.....	34
4.3.3 Relaciones entre las propiedades físicas evaluadas.....	41
4.4 Cambios en el contenido de nutrimentos.....	43
4.5 Comportamiento de las líneas de sorgo	
4.5.1 Cantidad de raíces superficiales y cantidad de raíces secundarias.....	46
4.5.2 Porosidad de raíces.....	48
4.5.3 Tolerancia de las semillas a la anoxia.....	50
4.5.4 Resistencia estomática a la difusión.....	51
4.5.5 Clorosis.....	53
4.5.6 Concentración de nutrimentos.....	55
4.5.7 Variables de crecimiento y producción.....	62
4.5.8 Relaciones entre las variables.....	70
5. CONCLUSIONES.....	72
6. LITERATURA CITADA.....	74
7. APENDICE.....	82

RESUMEN

Esta investigación fue realizada para evaluar la habilidad de plantas de sorgo para tolerar condiciones de disponibilidad reducida de oxígeno o hipoxia, resultante de la saturación hídrica del suelo.

Fue llevada a cabo bajo condiciones de invernadero, en el CATIE, Turrialba, utilizando cinco niveles de humedad y 10 líneas de sorgo. Además de la producción de granos, biomasa aérea total, biomasa de hojas, área foliar y altura de plantas, fueron evaluados los efectos de los niveles de humedad sobre las características: porosidad de raíces, cantidad de raíces secundarias, cantidad de raíces superficiales, resistencia estomática a la difusión, clorosis y concentración de nutrimentos.

El grado de saturación hídrica lograda en el nivel máximo de humedad resultó en una drástica reducción en la tasa de difusión de oxígeno, que después de 96 horas de la inundación del suelo, bajó de 65,5 a $12,6 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ a la profundidad de 10 cm. La reducción del suelo debida a la limitación del flujo de oxígeno, aumentó considerablemente la concentración de manganeso cambiante y soluble en agua, alcanzando niveles tóxicos. También se aumentó la concentración de hierro disponible.

La producción de granos se redujo por efecto de la saturación hídrica variando la magnitud de esta reducción, con el grado de tolerancia de las líneas. La variación fue de 21 a 71% en comparación al testigo no inundado, mientras que la reducción en biomasa varió de cero a 49% y en el área foliar de cero a 51%.

La línea M 91057 logró la producción de biomasa aérea máxima en el suelo con saturación hídrica, no reduciendo el área foliar en estas condiciones

y presentando la reducción más baja en la producción de granos (21%). Por lo tanto, mostró mayor tolerancia a la deficiencia de oxígeno radical que las demás líneas evaluadas.

No se observó aumento en la resistencia estomática a la difusión debida a la disminución de la tasa de difusión de oxígeno, mientras que la porosidad de las raíces y la cantidad de raíces superficiales se incrementaron significativamente en estas condiciones.

La concentración de N, P, K, S y Zn en las plantas se redujo por efecto de la deficiencia de oxígeno en el suelo, mientras que se incrementó considerablemente la concentración de Mn. Exceptuándose la línea M 91057, una severa clorosis redujo el área foliar efectiva, reflejando las plantas el síntoma típico de la deficiencia del nitrógeno.

La producción de granos bajo condiciones de hipoxia, en el suelo saturado, se relacionó directamente con la concentración de nitrógeno y fósforo en las plantas, e inversamente con la concentración de manganeso e hierro. Teniéndose en cuenta que no hubo relación significativa entre la producción de granos y otras características evaluadas, como la resistencia estomática a la difusión, la tolerancia de las semillas a la anoxia, o deficiencia máxima de oxígeno, la porosidad de las raíces y la cantidad de raíces superficiales, es posible que la habilidad para tolerar condiciones de hipoxia en las líneas estudiadas, se relacione primordialmente a su habilidad para extraer y utilizar nutrimentos, especialmente el nitrógeno, y evitar concentraciones altas de elementos como el manganeso y el hierro.

SUMMARY

Results are reported of a greenhouse experiment in which sorghum plants were evaluated for their ability to adapt to reduced oxygen availability, resulting from different degrees of soil wetness. Five levels of soil water and ten lines of sorghum were used.

Waterlogging caused by the maximum level of soil water applied, resulted in a sharp decrease of the oxygen diffusion rate, dropping in 96 hours of flooding, from 65,5 to $12,6 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$, at 10 cm depth. The soil reduction due to the limitation in the soil oxygen flux, increased sharply the exchangeable manganese. The exchangeable iron concentration also increased.

Growth of sorghum plants was affected by soil water levels and lines, differences in response to waterlogging was evident. Grain yield was reduced by 21 to 71% as compared to non-waterlogged soil. Plant dry matter yields were less severely affected than grain yield, and the reduction was from zero to 49%. Waterlogging also decreased crop height and leaf area.

Line M 91057 had maximum yield of dry matter under waterlogged conditions and grain yield was reduced by only 21%, compared with the control. Leaf area was not reduced.

Leaf diffusive resistance response, due to decreased oxygen diffusion rate, was not observed for the sorghum lines, while the root porosity and surface roots weight had significant increase on these conditions. Concentration of nitrogen, phosphorus, potassium, sulphur and zinc were reduced in waterlogged plants, but manganese concentration were increased. Except for line M 91057 severe chlorosis reduced leaf area by 30 to 50%, at flowering

stage, reflecting the yellowish plants, a clear nitrogen deficiency symptoms.

Significant positive correlations of grain yield with total plant nitrogen and phosphorus, and significant negative correlation with manganese and iron were observed. No significant correlations of grain yield with leaf diffusive resistance, root porosity and weight of surface roots were observed.

The ability of sorghum lines to tolerate waterlogged conditions would appear to be related to the ability of the plants to obtain essential nutrients, mostly nitrogen, while preventing accumulations of high levels of manganese and iron.

LISTA DE CUADROS

En el texto

Cuadro		Página
1	Contenido de materia orgánica (M.O), nutrimentos, pH y capacidad de intercambio catiónico (CIC) en dos capas del suelo empleado en la investigación.....	18
2	Densidad aparente, densidad de partículas, textura y humedad gravimétrica a diferentes tensiones, en dos capas del suelo empleado en la investigación.....	19
3	Contenido de nutrimentos en el suelo al final del período de cosecha.....	44
4	Concentración de nitrógeno (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	57
5	Concentración de manganeso (ppm) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	61
6	Producción de granos (g/planta) en líneas de sorgo sometidas a los diferentes niveles de humedad. Datos promedios de tres repeticiones.....	63
7	Producción de biomasa en la parte aérea de la planta (g/planta), en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	64

En el apéndice

1A	Efecto de niveles de humedad sobre la humedad gravimétrica, humedad volumétrica y espacio aéreo, evaluados en cuatro épocas de muestreo.....	83
2A	Cuadrados medios, niveles de significancia y coeficientes de variabilidad para humedad gravimétrica, humedad volumétrica y espacio aéreo.....	84
3A	Ecuaciones de regresión ajustadas para la variación en la tasa de difusión de oxígeno (TDO) en función del tiempo (T), incluyéndose los coeficientes de determinación (R^2).....	85
4A	Cuadrados medios, niveles de significancia y coeficientes de variabilidad para la tasa de difusión de oxígeno.....	86
5A	Coefficientes de correlación entre humedad gravimétrica, espacio aéreo y tasa de difusión de oxígeno, evaluados durante el estadio de floración de las plantas.....	87

Cuadro		Página
6A	Prueba de F, niveles de significancia y coeficientes de variabilidad para variables evaluadas en plantas de 10 líneas de sorgo.....	88
7A	Coefficientes de correlación entre variables de respuesta, evaluadas en plantas de líneas de sorgo bajo condiciones de saturación hídrica del suelo.....	89
8A	Efecto de la sumersión de semillas de líneas de sorgo durante seis días, sobre la emergencia de plántulas normales.....	90
9A	Concentración de fósforo (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	91
10A	Concentración de potasio (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	92
11A	Concentración de azufre (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	93
12A	Concentración de calcio (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	94
13A	Concentración de magnesio (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	95
14A	Concentración de hierro (ppm) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	96
15A	Concentración de zinc (ppm) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	97
16A	Area foliar (cm ² /planta) en plantas de líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	98
17A	Altura media (cm/planta) en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	99
18A	Biomasa de hojas (g/planta) en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad.....	100
19A	Ecuaciones de regresión entre la humedad gravimétrica (HG) y las producciones de granos y biomasa en cada línea de sorgo, HG en la producción máxima y coeficientes de determinación (R ²).....	101

20A	Ecuaciones de regresión entre la tasa de difusión de oxígeno (TDO) y las producciones de granos y biomasa en cada línea de sorgo, TDO en la producción máxima y coeficientes de determinación (R^2).....	102
-----	--	-----

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Radiación solar fotosintéticamente activa acumulada, humedad relativa mínima y temperaturas máxima y mínima, promedios para períodos de cinco días, dentro del invernadero, durante el período experimental.....	30
2	Porosidad total del suelo, humedad volumétrica y espacio aéreo resultantes de la aplicación de los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), B (0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm), C (0-0,03 bares y nivel de agua ausente), D (0,3-0,5 bares) y E (4,0-6,0 bares). Valores promedios de cuatro muestreos. Las rayas verticales representan la d.m.s. (Tukey, $P < 0,05$) para porosidad (a), humedad volumétrica (b) y espacio aéreo (c).....	33
3	Relación entre el espacio aéreo y la tasa de difusión de oxígeno (TDO). Evaluación en el período correspondiente al estadio de floración de las plantas de sorgo.....	35
4	Variación en la tasa de difusión de oxígeno (TDO), a 5 cm de profundidad, con relación al tiempo después de la inundación, en los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), B (0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm) y C (0-0,03 bares y nivel de agua ausente).....	38
5	Variación en la tasa de difusión de oxígeno (TDO), a 10 cm de profundidad, con relación al tiempo después de la inundación, en los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), B (0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm) y C (0-0,03 bares y nivel de agua ausente).....	39
6	Variación en la tasa de difusión de oxígeno (TDO), a 15 cm de profundidad, con relación al tiempo después de la inundación, en los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), B (0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm) y C (0-0,03 bares y nivel de agua ausente).....	40
7	Relación entre humedad gravimétrica y tasa de difusión de oxígeno (TDO) (A) y entre humedad gravimétrica y espacio aéreo (B). Evaluación en el período correspondiente al estadio de floración de las plantas de sorgo.....	42
8	Peso seco de raíces superficiales por 100 cm^3 de suelo, en líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm) B (0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm) y D (0,3-0,5 bares). La raya vertical representa la d.m.s. (Tukey $P < 0,05$) para líneas en cada nivel de humedad. Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.....	47

9	Porosidad de raíces en líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm) y D (0,3-0,5 bares). La raya vertical representa la d.m.s. (Tukey, $P < 0,05$) para líneas en cada nivel de humedad. Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.....	49
10	Resistencia estomática a la difusión, en líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), D (0,3-0,5 bares) y E (4,0-6,0 bares). Las rayas verticales representan la d.m.s. (Tukey, $P < 0,05$) para líneas en cada nivel de humedad (a) y para niveles de humedad en cada línea (b). Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.....	52
11	Clorosis en líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm) y D (0,3-0,5 bares). La raya vertical representa la d.m.s. (Tukey, $P < 0,05$) para líneas en cada nivel de humedad. Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.....	54
12	Contenido de nitrógeno (I) y concentración de nitrógeno (II), en líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm) y D (0,3-0,5 bares). Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.....	58
13	Relación entre la concentración de Mn en la biomasa total de las partes aéreas y la producción de granos en las líneas de sorgo 1, 4, 5, 7, 9 y 10. Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.....	60
14	Curvas de producción de granos estimadas en función de la humedad gravimétrica, en las líneas de sorgo 1 (CS3541), 5 (M36368), 6 (M66341) y 7 (M91057).....	67
15	Curvas de producción de biomasa total de las partes aéreas, estimadas en función de la humedad gravimétrica, en las líneas de sorgo 1 (CS3541), 5 (M36268), 6 (M66341) y 7 (M91057).	68

1. INTRODUCCION

El contenido de oxígeno en la atmósfera del suelo es de importancia fundamental para el crecimiento y productividad de las plantas.

Los suelos con buen drenaje natural no retienen agua en los poros mayores que 10-60 μm , manteniendo una razonable cantidad de espacios libres llenos de aire. Pero cuando el drenaje es limitado, por baja permeabilidad de las capas inferiores del suelo o por niveles altos de la capa freática, los espacios porosos son ocupados por el agua que desplaza el aire. Se origina entonces el estado de saturación hídrica del suelo, temporal o permanente y en estas condiciones, el oxígeno atrapado en bolsas de aire es rápidamente consumido por la respiración de los microorganismos del suelo y de las raíces. El suministro de oxígeno del aire es drásticamente reducido por la baja difusión del oxígeno a través del agua (10^{-4} veces menos que a través del aire). De esta forma el suelo inundado rápidamente se torna anaeróbico y la tasa de respiración aeróbica decrece a niveles muy bajos (29, 76).

No es necesario que un suelo este sumergido para que ocurran los daños de la anaerobiosis, pudiendo ser observados en suelos con drenaje interno deficiente, superficial o profundo, siempre que suficiente cantidad del espacio poroso del suelo se llene con agua. Esto ocurre frecuentemente en muchas regiones del mundo, donde los suelos reciben una cantidad excesiva de agua a través de la precipitación y también del riego artificial (51). Dependiendo de la época y duración en que ocurran tales condiciones de saturación hídrica en el suelo, el crecimiento y desarrollo de cultivos de secano como el sorgo, pueden ser seriamente afectados.

Las plantas en el suelo con saturación hídrica exponen su sistema radical no solo a un bajo nivel de oxígeno sino también a un amplio rango de

sustancias tóxicas orgánicas e inorgánicas y a niveles altos de dióxido de carbono. Para sobrevivir en estas condiciones desfavorables las plantas deben desarrollar adaptaciones a nivel morfológico, fisiológico o bioquímico (20, 51).

La tolerancia de las plantas a tales condiciones es variable, dependiendo del ambiente y sobre todo de la especie y del genotipo en las especies.

Los mecanismos de adaptación deben ser estudiados teniéndose en cuenta la comprensión de su función, con la posibilidad de facilitar el desarrollo de pruebas prácticas utilizables en programas de mejoramiento que persiguen la adaptación de cultivos a condiciones de saturación hídrica del suelo.

En esta investigación se asume variación en la respuesta de un conjunto de líneas de sorgo cuando se desarrollan en condiciones diversas de humedad del suelo, desde tensiones entre 4 y 6 bares, hasta la saturación hídrica, se considera además que esta variación está asociada a cambios en características físico-químicas del suelo.

Con base en estas suposiciones se definen los objetivos de la investigación en la siguiente forma:

- a) Evaluar cambios de características morfológicas y fisiológicas en líneas de sorgo, bajo condiciones diversas de disponibilidad de oxígeno en el suelo,
- b) Determinar relaciones entre los cambios en características de las plantas y los cambios en propiedades del suelo,
- c) Identificar líneas de sorgo con tolerancia a la deficiencia de oxígeno radical, inducida por la saturación hídrica del suelo.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 La deficiencia de oxígeno en el suelo

La mayoría de las reacciones biológicas que se realizan en un suelo consumen oxígeno y producen dióxido de carbono como desecho. Este proceso general denominado respiración aeróbica, depende del flujo de oxígeno hacia el suelo, por intercambio de gases entre la atmósfera del suelo y la atmósfera aérea (26).

Tal intercambio es efectuado básicamente por procesos de difusión (8), siendo la tasa de difusión de oxígeno, en general, una función de la cantidad de poros libres del suelo (72, 89).

Cuando los poros se llenan de agua en estado de saturación hídrica, el efecto inmediato es limitar la difusión del oxígeno, originando su deficiencia en el suelo (29, 51). Si la disponibilidad de oxígeno molecular baja a un nivel subnormal, la deficiencia se denomina hipoxia y en la ausencia absoluta la condición se denomina anoxia, cambiando la respiración aeróbica a la respiración anaeróbica (60).

Bajo estas condiciones las plantas pueden ser afectadas directamente por la carencia de oxígeno o indirectamente a través de cambios inducidos en características físicas, químicas o biológicas del suelo. Se disminuye el crecimiento radical y de las partes aéreas, la producción de materia seca y el rendimiento total (20, 51).

2.2 Efectos de la deficiencia de oxígeno sobre el suelo

Estando limitado o impedido el suministro de oxígeno al suelo su concentración es reducida a valores cercanos a cero en pocas horas. Evans y Scott (19) encontraron que la concentración de oxígeno en el agua utilizada para saturación del suelo, decreció a un centésimo del valor inicial en apenas 75 minutos.

Jackson (40) constató que la concentración de equilibrio bajó de 20,8%, al inicio del experimento hasta aproximadamente 4% después de cinco horas, menos de 1% en 24 horas y menos de 0,5% en tres días. Resultados similares pueden ser observados en otros estudios (18, 38, 84, 92).

La caracterización cuantitativa del oxígeno en el suelo ha sido efectuada con éxito midiendo la tasa de difusión (TDO) por el método del microelectrodo de platino, según describen Lemon y Erickson (53), Letey y Stolzy (57), McIntire (62) y Poel (75).

Stolzy y otros (86) empleando esta metodología, encontraron que la difusión de oxígeno asociada a la profundidad del suelo, fue proporcionalmente directa a la concentración de oxígeno en la superficie.

2.2.1 Reducción del suelo

En la ausencia o deficiencia de oxígeno los microorganismos anaeróbicos, pasan a descomponer la materia orgánica utilizando componentes oxidados del suelo o productos de la descomposición de la materia orgánica como aceptores de electrones en su respiración (88, 92). Esto conduce a la reducción del suelo en una secuencia termodinámica, en que componentes oxidados tales como nitratos, óxidos férricos y óxidos mangánicos son transformados

en sus formas reducidas (76, 92).

Esta reducción tienen como efecto una serie de cambios químicos en el suelo resultando en pérdidas de elementos esenciales como el nitrógeno, en la acumulación de sustancias tóxicas y en cambios electroquímicos tales como la disminución del potencial redox, el aumento del pH y el aumento en la conductividad específica (76).

El potencial redox es una medida de la tendencia de un sistema, en aceptar o donar electrones y está regulado por la naturaleza y proporciones de las sustancias oxidantes o reductoras del sistema. A pesar de las limitaciones en su evaluación, ha sido empleada para indicar la intensidad de reducción en suelos saturados (51).

Según Ponnampertuma (76) el cambio en el potencial redox por la saturación hídrica del suelo dependerá del potencial de aireación inicial, de la temperatura, del contenido de materia orgánica y de la naturaleza y contenido de los aceptores de electrones presentes en el suelo. Dependiendo de estos factores la disminución del potencial redox puede ocurrir en pocos días después de la inundación (4, 70).

Algunos estudios han relacionado el potencial redox con la concentración de oxígeno, constatando una relación lineal (30), mientras otros han relacionado a formas de manganeso en el suelo (70, 92).

2.2.2 Cambios en el contenido de nutrimentos

La reducción del suelo puede tener efectos importantes en su contenido de nutrimentos. La reducción de los nitratos a nitritos y luego a nitrógeno o sus óxidos, conocida como desnitrificación puede proporcionar

pérdidas considerables de nitrógeno (67). Por otra parte la mineralización del nitrógeno orgánico, debido a la falta de oxígeno, alcanza apenas la fase de amonio, que se acumula en las posiciones de intercambio o en la solución del suelo (18, 76).

El contenido total de manganeso en un suelo es integrado por diferentes formas en equilibrio: soluble en agua, cambiante, fácilmente reducible y residual o manganeso que no forma parte en las anteriores. Mientras las dos primeras formas son básicamente manganosas, las dos últimas están constituidas por óxidos mangánicos no solubles (59, 77).

Casi coincidiendo con la desnitrificación ocurre la reducción de óxidos mangánicos a formas solubles de manganeso, variando la intensidad según las características del suelo (28, 65). Ponnampuruma (76) sugiere que el factor determinante de la reducción del manganeso es su contenido en el suelo en forma de manganeso activo o fácilmente reducible. Para Sherman y otros (80) el manganeso activo en el suelo incluye el manganeso prontamente disponible y el manganeso fácilmente reducible, que en suelos bien aireados debe comprender 90% del manganeso activo.

Según Patrick y Turner (70), el efecto marcado de la reducción del suelo en la transformación del manganeso, es la conversión de la forma fácilmente reducible a manganeso cambiante, encontrando los autores que la conversión empezó a los 10 días después de la saturación, alcanzando un máximo a los 30 días.

Drew y Sisworo (18) encontraron que en un suelo inundado por 15 días, el contenido de oxígeno bajó a menos de 2%, mientras que el contenido de manganeso soluble en agua aumentó de 0,0068 ppm a 0,5 ppm.

La solubilización del hierro por la reducción del suelo ocurre principalmente como consecuencia del metabolismo anaeróbico de las bacterias (9) y se considera el cambio químico más importante debido a la saturación hídrica en la mayoría de los suelos (76).

La reducción y consecuente solubilización del hierro es más lenta que la del manganeso y es acelerada por la ausencia de sustancias en alto nivel de oxidación, como NO_3^- y MnO_2 , por la presencia de materia orgánica rápidamente descomponible y por un adecuado suministro de hierro activo (9, 76).

Según Ponnampertuma (76) los suelos moderadamente ácidos (pH 5,0 - 6,0) acumulan hierro soluble a una tasa más baja que los suelos más ácidos, alcanzando un máximo en cerca de 200 ppm, a los 50 días de la inundación, bajando luego hasta 100 ppm a los 150 días.

2.2.3 Acumulación de sustancias fitotóxicas

Bajo condiciones anaeróbicas se generan sustancias orgánicas fitotóxicas tanto por el suelo cuanto por las plantas, cuya composición, concentración y estabilidad son determinados por la naturaleza y contenido de la materia orgánica y duración de la inundación. Se incluyen entre estas sustancias, ácidos orgánicos y gases hidrocarburos como metano y etileno (46, 61, 84).

Para la generación de etileno el suministro de oxígeno debe estar restringido (menos de 2%) y su evolución total está relacionada al contenido de materia orgánica (84).

Smith y Restall (84) trabajando con varios suelos encontraron después de 10 días de inundación, concentraciones de etileno superiores a 20 ppm, mientras Jackson y Campbell (38) constataron una concentración de 6 ppm

en 72 horas.

Según Smith y Russel (83) una concentración de 1 ppm de etileno en el suelo, es suficiente para causar una reducción de 50% al crecimiento de las raíces.

2.3 Efecto de la deficiencia de oxígeno sobre las plantas

Los síntomas de los daños por la saturación hídrica del suelo a las plantas, son debidos al efecto directo o indirecto de la anaerobiosis del sistema radical, resultado de la limitación en la difusión del oxígeno hacia las raíces (49).

El nivel crítico de oxígeno en el suelo para la respiración aeróbica de las plantas es muy variable, dependiendo de la especie y de las características del suelo. Se ha establecido como valor mínimo, 10% en volumen de poros llenos de aire, encontrándose muchas variaciones en este límite mínimo (97).

Estudios realizados con diferentes especies (7, 54, 56) han demostrado que el crecimiento radical es limitado cuando la tasa de difusión de oxígeno alcanza valores entre 20 y $30 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$, y se detiene cuando la tasa es menor que $20 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$.

La anaerobiosis del sistema radical induce en las plantas cambios de naturaleza morfológica, anatómica, fisiológica o bioquímica, los cuales pueden estar relacionados a mecanismos específicos de adaptación a condiciones de anoxia. Estos mecanismos a su vez pueden ser utilizados como herramientas en el mejoramiento de cultivos para tolerancia a estas condiciones (10, 20, 49, 51).

2.3.1 Cambios morfológicos y anatómicos

Hay evidencia de que en las especies tolerantes a las condiciones de anoxia, el oxígeno es transportado por difusión, de las partes aéreas hacia el sistema radical (49).

El oxígeno penetra en los estomas y se mueve a las raíces a través de las lenticelas del tallo. En las raíces, la difusión es facilitada por la existencia de largos y continuos espacios aéreos denominados aerenquima (17, 48).

En algunas especies el transporte es suficientemente grande para ocurrir la difusión de las raíces hacia la rizosfera, causando la oxidación (74) como demuestran los depósitos de hidróxido férrico comúnmente encontrado en raíces de especies adaptadas a suelos saturados (2).

Estudios recientes han demostrado que la formación de aerenquima en las raíces de plantas bajo condiciones de anoxia, es promovida por el etileno (17, 47, 48), cuya síntesis ocurre en las partes aéreas, estimulada por una sustancia precursora producida en las raíces (10).

El etileno a su vez, actúa sobre la celulosa aumentando su actividad en la desintegración de las paredes celulares lo que conduce a la formación del aerenquima (47).

Varios autores verificaron la formación de aerenquima por la anaerobiosis en especies silvestres y cultivadas (49). Yu, Stolzy y Letey (99) constataron que la porosidad de las raíces de maíz, girasol y trigo (cultivar Pato), aumentó bajo condiciones de inundación completa y sugieren que estas plantas pueden tolerar tales condiciones aumentando el número de raíces adventicias con alto grado de porosidad. Sugieren también que el suministro

de oxígeno puede ser adecuado para una respuesta mínima de las plantas, pero todavía inadecuado para un máximo desarrollo. Das y Jat (13) probando cuatro cultivares de arroz encontraron mayor porosidad en las raíces cuando estuvieron inundadas. Diferencias significativas entre varios cultivares de arroz, en relación a la difusión de oxígeno en las raíces es mencionado por Armstrong (3).

Además de la formación de aerenquima las condiciones de anoxia pueden inducir la producción de raíces adventicias como mecanismos de sobrevivencia en plantas de maíz (17,99), girasol (95), especies hortícolas (46) y especies arbóreas (27). Estudios recientes indican que la producción de raíces adventicias esta relacionada al incremento de la concentración de etileno en las plantas (17, 95).

Jackson (42) y Kramer (50) observaron efectos benéficos de raíces adventicias, formadas durante el período de inundación en la recuperación de plantas de tomate y girasol.

Mientras tanto, Wample y Reid (94) no encontraron eficiencia de raíces adventicias, producidas por plantas anóxicas de girasol para aumentar la sobrevivencia durante períodos largos de anoxia. Según Pereira y Kozłowski (73) la tolerancia a condiciones de anoxia en plantas arbóreas no estuvo bien correlacionado con la capacidad de producir raíces adventicias.

2.3.2 Cambios fisiológicos y bioquímicos.

Los efectos fisiológicos y bioquímicos de la anaerobiosis incluyen cambios en el metabolismo hormonal y respiratorio, así como en la extracción de agua y nutrimentos (10).

El metabolismo hormonal se altera considerablemente por las condiciones de anoxia afectando las principales hormonas entre las cuales se destaca el etileno, con importante actuación en el desarrollo de características inducidas por la saturación hídrica del suelo, tales como la formación de aerenquima y raíces adventicias (17, 48, 95).

Varios mecanismos han sido propuestos para explicar la acumulación de etileno en plantas bajo condiciones de anoxia (10). Recientes estudios sugieren una sustancia precursora acumulada en las raíces y transportada a las partes aéreas, estimula la biosíntesis del etileno (38, 98).

Cuando las plantas en condiciones de anoxia no desarrollan aerenquima, o si el transporte de gases es insuficiente, la deficiencia, de oxígeno cambia el metabolismo respiratorio al proceso aneróbico (20). El metabolismo anaeróbico a su vez resulta en la acumulación de sustancias tóxicas como el etanol (11, 23).

Se ha demostrado que la acumulación del etanol en el sistema radical de especies tolerantes es considerablemente menor que en especies no tolerantes (11, 12). Según Crawford (11) las semillas y las raíces presentan un alto grado de similitud en cuanto al metabolismo respiratorio bajo condiciones de anoxia, y la limitación de la producción de etanol sería el mecanismo para la adaptación a las condiciones de baja disponibilidad de oxígeno.

Sin embargo se pueden presentar otros mecanismos como la excreción del etanol de las raíces hacia la solución del suelo, o al aire a través del aerenquima, y también la conversión de los productos finales del metabolismo anaeróbico, a productos menos tóxicos (20, 64).

Bajos niveles de oxígeno en el suelo durante la saturación hídrica, influyen sobre la extracción de agua y nutrimentos, al cambiar la disponibilidad de los elementos en el suelo y el estado metabólico de las plantas (33, 81). Kramer (50) encontró reducción en la absorción de agua por plantas de varias especies, cuando eran sometidas a condiciones anaeróbicas. Mientras tanto atribuyó los daños a las plantas en tales condiciones, a otras causas, además de la menor absorción de agua. Muchos autores han encontrado que tales condiciones inducen al cierre de los estomas (52, 73, 85), variando la respuesta de acuerdo con la especie (73).

Según Jackson, Gales y Joan (39) el cierre de los estomas resulta en menor transpiración y sugieren que las razones por las cuales se cierran los estomas en respuesta a la inundación del suelo no son conocidas. Por otra parte Sojka y Stolzy (85) concluyen que existe una relación definida entre el estado de oxigenación del suelo (indicado por la tasa de difusión de oxígeno) y el comportamiento de los estomas, no siendo claro su mecanismo. Según estos autores los estudios indican que la eliminación del oxígeno en el suelo puede causar un cierre estomático, aún en óptimo potencial hídrico matricial y cuando la tasa de difusión de oxígeno es menor que $20 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$, la resistencia a la difusión estomática sube en forma exponencial en todas las especies observadas.

La reducción en la extracción y acumulación de nutrimentos ha sido observada en varias especies tales como cebada (18, 58), trigo (91), arveja (40) y pasturas (79), cuando se desarrollan en condiciones de anoxia. Especial referencia ha sido hecha a la deficiencia de nitrógeno, en plantas de trigo (91), arveja (40) y cebada (15), relacionándose la reducción en su absorción y consecuente redistribución en la parte aérea, al desarrollo de

clorosis y envejecimiento prematuro de las hojas inferiores. Una acentuada disminución en la concentración de fósforo y potasio es mencionada por Letey y otros (55) y Leyshon y Sheard (58) en cebada, mientras que Jackson (40) encontró concentraciones de estos nutrimentos ligeramente superiores a lo normal, en las plantas bajo condiciones de anoxia.

Uno de los efectos marcados de la reducción del suelo es el aumento en la disponibilidad de manganeso e hierro (65, 71, 92) induciendo a las plantas a absorber cantidades generalmente a nivel tóxico (31, 44). Jones (44) estudiando la absorción de manganeso e hierro en cuatro especies silvestres constató que la inundación del suelo condujo a un aumento en el contenido de ambos elementos, aumentando según el grado de saturación hídrica del suelo. El mayor incremento ocurrió en el sistema radical y las especies consideradas tolerantes a las condiciones de anoxia mostraron un menor contenido de hierro. El mismo autor (45) observó un incremento en el crecimiento de las especies tolerantes a un mayor contenido de manganeso, indicando posiblemente su necesidad de niveles más altos de manganeso disponible para su óptimo desarrollo.

Según Beauchamp y Rossi (6) concentración de 1,0 ppm de manganeso en la solución nutritiva resultó en una concentración, en el tejido foliar de la cebada, de 140 a 205 ppm, con síntomas de toxicidad. Jackson (40) no encontró cambios significativos en la concentración de manganeso en el tejido de los tallos y hojas de arveja, inducidos por la anaerobiosis. Su concentración varió entre 126 y 131 ppm. Graven, Attoe y Smith (31) observaron un incremento en el contenido de manganeso en plantas de alfalfa, a niveles tóxicos por efecto de la inundación del suelo, tendiendo el exceso de Mn a acumularse en las hojas y puntos de crecimiento.

2.4 Efectos de la inundación del suelo sobre el cultivo de sorgo

Se ha observado que los efectos de la inundación del suelo sobre el cultivo del sorgo depende, como en otras especies, del estadio de desarrollo de las plantas y de la duración del período de inundación (37, 100).

Howell y otros (37) encontraron que la producción de granos se redujo 30% y 26% cuando la inundación empezó en el estadio vegetativo temprano y en el estadio de abultamiento (estadio anterior a la emergencia de la panoja) respectivamente. Cuando se inundó en el estadio de emisión de panoja no hubo diferencia significativa en relación al testigo. Según Zolezzi y otros (100) la inundación en estadio de abultamiento temprano, durante 7, 12 o 17 días redujo la producción de granos en 2, 13 y 22% respectivamente, en comparación con el testigo no inundado. Además de la menor producción de granos se atribuyeron a la saturación hídrica del suelo, la reducción en la altura de plantas y en el índice de área foliar, el aumento de ciclo y el volcamiento (37, 100).

Según Maranville y otros (66) cuando plantas de sorgo estuvieron bajo inundación hasta la fase de abultamiento, la producción de granos fue considerablemente reducida. Informan también que la inundación por un período de 14 días, redujo el área foliar y el peso de la materia seca en 50%. La concentración de N, P y K en los tejidos fue de dos a cuatro veces más baja que en el testigo no inundado, y la de Ca, S, Mg, Cu y Zn se redujo en menor intensidad. La concentración de Fe y Mn fue más alta. Las respuestas a la inundación variaron según la línea de sorgo.

2.5 Mecanismos de adaptación de las plantas a condiciones de anoxia

Los mecanismos de adaptación de las plantas a condiciones de anoxia están relacionados a la habilidad para desarrollar cambios morfológicos, anatómicos, fisiológicos o bioquímicos, que faciliten la sobrevivencia en un ambiente modificado por la deficiencia de oxígeno.

Una de las adaptaciones anatómicas más frecuentemente observadas es la formación de aerenquima, espacios aéreos paralelos al eje radical por los cuales los gases se difunden longitudinalmente (17, 48).

La formación de raíces adventicias cerca de la superficie del suelo, donde la tensión de oxígeno es generalmente mayor o más rápidamente restaurada después de una inundación temporal, es una adaptación morfológica que puede favorecer el suministro de oxígeno al sistema radical (94).

En muchos casos, como en las especies con raíces profundas, la difusión de oxígeno a través de las raíces no es capaz de evitar la anoxia. En este caso la sobrevivencia involucra mecanismos fisiológicos de adaptación que incluyen el desarrollo de procesos alternos de metabolismo respiratorio por lo cual se restringe la producción y acumulación de sustancias tóxicas como el etanol (11).

Existen evidencias que especies tolerantes a la anoxia pueden emplear los nitratos como aceptores alternativos de electrones durante períodos temporales de inundación, mostrando acentuado aumento en la actividad de la enzima nitrato reductasa en las raíces y hojas durante el período de anoxia (24).

Además de desarrollar mecanismos para suministrar oxígeno al sistema radical o adaptarse al metabolismo anaeróbico, puede ser crítico en muchos casos, el desarrollo de mecanismos de exclusión de sustancias fitotóxicas en la rizosfera. Según Bartlett (5) la tolerancia a la anoxia en especies

de pasturas y arroz se relaciona a una gran capacidad de oxidación de hierro en la rizosfera. La relativa habilidad para excluir el hierro de las raíces dependerá del grado de difusión del oxígeno hacia las raíces (32).

2.6 Mejoramiento de las plantas para tolerancia a condiciones de anoxia

Las especies y cultivares varían en cuanto a la adaptabilidad a condiciones de anoxia. Yu y otros (99) encontraron mejor tolerancia a anoxia prolongada, en plantas de maíz y girasol que en plantas de tomate y cebada. La respuesta varió también entre dos cultivares de trigo estudiados. Los autores relacionan las diferentes sensibilidades entre las especies y entre los cultivares de trigo, a una mayor porosidad de las raíces en las especies y cultivares tolerantes. Estudios efectuados con especies arbóreas (35, 73) y pasturas (34, 79) han encontrado respuestas diferenciales entre especies.

Para sobrevivir en condiciones de anaerobiosis, temporal o permanente, cada especie dependerá de uno o más mecanismos, entre los cuales se ha destacado la porosidad de los tejidos radicales y la capacidad de aumentar esta porosidad en condiciones de anoxia (51, 99). El mejoramiento de los cultivos debe tener como base los conocimientos de los mecanismos de adaptación, teniéndose en cuenta que el criterio de selección con base en respuestas generalizadas de las plantas, generalmente es de poco valor (51).

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Localización y condiciones generales

La investigación fue desarrollada en condiciones de invernadero, en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica, a 602 m s.n.m., 9° 53' de latitud norte y 83° 39' de longitud occidental.

Las condiciones de radiación solar fotosintéticamente activa, de temperatura y de humedad relativa, fueron observadas durante el período de crecimiento de las plantas dentro del invernadero. La radiación solar se evaluó con un radiómetro lineal ^{1/}, la temperatura y humedad relativa fueron registrados en un higo-termógrafo.

El suelo utilizado está clasificado en el orden Inceptisol y subgrupo Typic Distrocept (1), cuyas características químicas y físicas son mostradas en los Cuadros 1 y 2. Se colectó en dos capas y se colocó en cajas de modo similar a las condiciones naturales. Se emplearon cajas de madera revestidas con láminas de policloruro de vinilo, con las dimensiones de 1,60 m de largo, 0,60 m de ancho y 0,30 m de altura.

3.2 Manejo de cultivo

El abonamiento y encalado basales se efectuaron con base en el análisis de suelo, empleándose cantidades equivalentes a 1,0 t/ha de cal, 6 kg/ha de N, 90 kg/ha de P_2O_5 y 38 kg/ha de K_2O . Como fuente de nutrimentos se

^{1/} Line quantum sensor LI-191SB
LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA

Cuadro 1. Contenido de materia orgánica (M.O.), nutrientes, pH y capacidad de intercambio catiónico (CIC) en dos capas del suelo empleado en la investigación

Capas de suelo (cm)	M.O. (%)	pH	CIC meq/100 g	Nutrimentos							
				P	K	Ca	Mg	Cu	Zn	Fe	Mn
0-15	3,89	5,0	26,06	10,5	0,35	4,9	2,00	21,9	4,0	357	45,0
15-30	3,62	5,0	25,65	7,5	0,20	4,7	1,94	19,4	3,0	289	22,1

Cuadro 2. Densidad aparente, densidad de partículas, textura y humedad gravimétrica a diferentes tensiones, en dos capas del suelo empleado en la investigación.

Capas del suelo (cm)	Densidad aparente (g/cm ³)	Densidad de partículas (g/cm ³)	Textura (%)			Humedad gravimétrica (%) a diferentes tensiones ^{1/}				
			Arena	Limo	Arcilla	0,33 b	1,0 b	2,0 b	5,0 b	15,0 b
0-15	0,905	2,35	30	32	38	31,7	28,0	27,5	26,0	24,3
15-30	0,905	2,58	28	32	40	31,8	28,9	27,6	26,0	24,5

^{1/} Equivalente a la curva de retención de humedad; b= bar.

utilizaron el fosfato de potasio (52,2% de P_2O_5 y 34,6% de K_2O), el fosfato de amonio (53,8% de P_2O_5 y 10,6 de N) y el carbonato de calcio y magnesio (53,6% de CaO y 1,7% de MgO). Los abonos y la cal fueron aplicados uniformemente sobre el suelo en las cajas y mezclados hasta una profundidad de 15 cm.

Se sembró en surco y a una profundidad de 2 a 3 cm, empleándose una cantidad de semillas suficiente para lograr a los 20 días de la siembra, una densidad equivalente a 100 plantas por m^2 .

El abonamiento de cobertura de N y K, se efectuó a los 20 días de la emergencia de las plantas con cantidades equivalentes a 30 kg/ha de N y a 22 kg/ha de K_2O y a los 50 días con 24 kg/ha de N. Las fuentes fueron el nitrato de potasio (14,2% de N y 47,4% de K_2O) y la de urea (45% de N).

Para reducir ataque de plagas del suelo se aplicó insecticida a base de carbofuran, en la dosis de 20 kg/ha de producto comercial, mezclado en la capa superficial del suelo. Para prevenir la infección por patógeno de suelo se hicieron aplicaciones de fungicida a base captafol, en la dosis de 5 kg/ha de producto comercial, alrededor de las plantas en el suelo.

3.3 Planeamiento experimental

3.3.1 Diseño experimental

Se empleó el diseño de bloques al azar con los tratamientos arreglados en un factorial de parcela dividida, con tres repeticiones.

3.3.2 Tratamientos

Los tratamientos consistieron en cinco niveles de humedad y 10 líneas de sorgo. Cada línea se constituyó por un conjunto de individuos con el mismo origen genético y diferente grado de isogamia. El germoplasma provino del ICRISAT ^{1/}, a través del Programa Latino-Americano de Sorgo.

3.3.2.1 Niveles de humedad

	Tensión hídrica a 15 cm de profundidad (bares)	Nivel de agua en el suelo (cm de la superficie)
A-	0	10 - 15
B-	0 - 0,03	20 - 25
C-	0 - 0,03	ausente
D-	0,3 - 0,5	ausente
E-	4,0 - 6,0	ausente

3.3.2.2 Líneas se sorgo

1. CS 3541
2. G3 B601 - 605 - 11
3. M 90362
4. M 90360
5. M 36368
6. M 66341 (GPR 148 x E 35-1)
7. M 91057
8. M 90411
9. (SC 108-3 x E 35-1)-5-1 x (CS 3541)-3-4
10. (GPR 148 x E 35-1)-4-1 x (CS 3541)-5-1-3

^{1/} International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics

3.3.3 Unidad experimental

Los niveles de humedad fueron ubicados en las parcelas grandes, ocupando cada parcela una caja. Las parcelas grandes fueron divididas en 10 parcelas pequeñas, en que se ubicaron las 10 líneas de sorgo.

Cada línea de sorgo constituyó una unidad experimental con nueve plantas en hilera de 30 cm de largo, distantes 30 cm entre sí y a 15 cm del borde de la caja.

3.3.4 Manejo de los tratamientos

Para el control de la tensión hídrica se emplearon tensiómetros en los tratamientos C y D, y bloques de Bouyoucos, previamente calibrados en E. En los tratamientos A y B se controló la altura del nivel de agua y en C, los excesos de agua eran recogidos y reaplicados. Se utilizó agua de lluvia filtrada. La aplicación de los niveles de humedad empezó cuando las plantas alcanzaron el estadio de tres hojas.

3.4 Métodos empleados para evaluación de variables

3.4.1 Evaluaciones en el suelo

a) Humedad gravimétrica, humedad volumétrica y espacio aéreo: determinación según la metodología descrita por Forsythe (22); muestreo en cuatro estadios del desarrollo del sorgo y a una profundidad de 5 cm.

b) Tasa de difusión de oxígeno: se empleó la técnica del microelectrodo de platino descrita por Letey y Stolzy (57). El aparato posee un circuito eléctrico simple, con una fuente de potencial aplicado continuo en el rango de 0 a 1,5 V y un indicador de corriente en un microamperímetro. Al circuito está conectado un electrodo de platino y otro de referencia

(colomel saturado). Cuando un determinado potencial eléctrico es aplicado entre los electrodos insertados en el suelo, el oxígeno es reducido en la superficie de platino, siendo la tasa de reducción proporcional al flujo de corriente. Esto está relacionado a la tasa de difusión de oxígeno al electrodo, simulando así, la tasa de difusión de oxígeno hacia las raíces.

Los microelectrodos de platino están constituidos por un alambre de cobre N° 8, revestido y con 20 cm de largo, en cuya extremidad se une un alambre de platino con 0,6 mm de diámetro y 8 a 10 mm de largo. La unión es aislada con resina plástica de tal modo que se quedan libres, 4 a 6 mm.

El electrodo de referencia fue insertado a una profundidad de 1 cm en el suelo y el microelectrodo de platino en la profundidad deseada. Una vez iniciado el paso de corriente por los electrodos se esperó 2 minutos hasta que se estabilizó la aguja del microamperímetro. El potencial eléctrico aplicado fue de 0,65 V.

La tasa de difusión de oxígeno (TDO) hacia la superficie de las raíces, en $g \times 10^{-8}$ por cm^2 y por minuto, es dada por la ecuación:

$$TDO = \frac{i \times 32 \times 60 \times 100}{4 \times 96,500 A}$$

en que:

i = corriente eléctrica en microamperios;

32 = peso atómico del oxígeno;

4 = número de electrones requerido para reducción de una molécula de oxígeno;

96.500 = constante de Faraday;

A = área superficial del electrodo de platino en cm^2 ;

60 = factor para expresar la TDO en minutos.

c) Macro y micronutrientes, pH: determinación según la metodología descrita por Díaz-Romeu y Hunter (14), en muestras colectadas a una profundidad de 5 cm, al final de la cosecha de granos y corte de las plantas.

d) Fraccionamiento de Mn: procedimiento descrito por Jackson (40).

3.4.2 Evaluaciones en las plantas

a) Cantidad de raíces secundarias: conteo de raíces secundarias y expresada en número raíces por planta.

b) Cantidad de raíces superficiales: se tomó una muestra de suelo con dimensiones de 15 x 5 x 5 cm (375 cm³) separándose las raíces y secándolas en horno para obtención de peso seco. La profundidad del muestreo fue de 0 a 5 cm.

c) Porosidad de las raíces: procedimiento según Jensen y otros (43) y modificado por Troughton (90). Las muestras de raíces tomadas 5 a 10 mm abajo de la inserción al tallo fueron cortadas en pequeños trozos y pesadas en agua. Luego fueron trituradas en un mortero y pesadas en agua, utilizándose un picnómetro de 50 ml.

La porosidad expresada en porcentaje, es dada por la ecuación:

$$\% \text{ porosidad} = \frac{(P_{rt} - P_{r+a}) 100}{P_a + P_r - P_{r+a}}$$

donde:

P_{rt} = peso de las raíces trituradas, más el agua;

P_{r+a} = peso de las raíces más el agua;

P_a = peso del agua;

P_r = peso de las raíces.

d) Prueba de anoxia en las semillas: procedimiento básico descrito por Crawford (11); las semillas esterilizadas superficialmente con una solución de hipoclorito de calcio a 0,5%, fueron sumergidas en agua esterilizada, durante seis días, a una temperatura ambiente cercana a 22°C. Luego se hizo la prueba de germinación en arena lavada.

e) Resistencia estomática a la difusión: en esta evaluación se utilizó un porómetro de difusión ^{1/}, siendo las lecturas tomadas entre 13:00 y 15:00 horas.

f) Clorosis: estimación visual del área foliar clorótica y expresada en porcentaje del área foliar total.

g) Concentración de nutrimentos en la biomasa aérea: las muestras de plantas para los análisis químicos se efectuaron al inicio de la floración; fueron lavadas en agua destilada, secadas y molidas en molino de acero, malla 40. En la determinación de nitrógeno se empleó el método micro Kjeldahl descrito por Muller (68). Para la determinación de los demás nutrimentos (P, K, Ca, Mg, Mn, Fe y Zn) se realizó la digestión con la mezcla de ácidos nítrico-perclórico descrito por Jackson (41). El fósforo y el manganeso se determinaron colorimétricamente (41), los demás, en un espectrofotómetro de absorción atómica Perkin -Elmer 370 A.

h) Altura de plantas: medida desde la base de la planta hasta la punta de la última hoja desarrollada.

^{1/} Automatic Porometer Mk II
Delta-T Devices
Cambridge, England

i) Area foliar: método no destructivo, con base en las dimensiones de las hojas, largo (L) y ancho (A), según describe McKee (63). El área de cada hoja se obtuvo del producto $L \times A \times f$, siendo $f = 0,7745$, obtenido en un trabajo previo.

j) Biomasa total de las partes aéreas: peso seco total, incluyendo la panoja completa.

l) Producción de granos: peso seco de los granos, más 14% de humedad.

3.5 Análisis de la información

Para analizar los efectos de los niveles de humedad, de las líneas de sorgo y de la interacción, en las variables de respuesta, los datos de producción de granos, producción de biomasa aérea, biomasa de hojas, área foliar, altura de plantas, resistencia estomática a la difusión, clorosis, porosidad de raíces, cantidad de raíces superficiales, cantidad de raíces secundarias y contenido de nutrimentos fueron procesados según el modelo de análisis de variancia:

$$Y_{ijk} = U + H_i + B_j + E_{ij} + P_k + (NP)_{ik} + F_{ijk}$$

donde:

Y_{ijk} = respuesta de la variable a los tratamientos ik ;

U = media general de ajuste;

H_i = efecto de los niveles de humedad;

B_j = efecto de los bloques;

E_{ij} = error experimental en las parcelas principales;

P_k = efecto de las líneas de sorgo;

$(HP)_{ik}$ = efecto de la interacción;

F_{ijk} = error experimental en las subparcelas.

En el análisis de los efectos de los niveles de humedad en las características de suelo estudiadas, se empleó el modelo:

$$Y_{ij} = U + H_i + B_j + E_{ij}$$

donde:

Y_{ij} = respuesta de la característica a los tratamientos i ;

E_{ij} = error experimental.

La comparación de medias de tratamientos se hizo mediante la prueba de rango múltiple de Tukey ($P < 0,05$).

Considerando el coeficiente de correlación como un estimador de la asociación entre dos variables, se realizó el análisis de correlación entre las variables, en el nivel de humedad A, según el modelo general:

$$R = D_{Sii}^{-\frac{1}{2}} (X'X) D_{Sii}^{-\frac{1}{2}}$$

donde:

R = matriz de correlación;

$X'X$ = matriz de la suma de productos y cuadrados corregidos;

$D_{Sii}^{-\frac{1}{2}}$ = matriz diagonal, cuyos elementos son inversos de la raíz cuadrada de la diagonal $X'X$.

Se hicieron análisis de regresión utilizando los modelos:

$$Y = a + bX$$

$$Y = a + b_1X + b_2X^2$$

$$Y = a + be^{-cX}$$

$$Y = aX^{-b}$$

donde:

Y = variable dependiente;

X = variable independiente;

a, b, c = coeficientes de regresión;

e = 2,71828.

Los datos fueron procesados a través de los programas SAS y PSP-INTNLIN, en el equipo de computación IBM 4331, del CATIE.

4. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 Condiciones climáticas en el ambiente del invernadero

En la Figura 1 se muestran las condiciones de radiación solar fotosintéticamente activa acumulada y los promedios de humedad relativa y de temperatura máxima y mínima, por períodos de cinco días.

La radiación solar fotosintéticamente activa, varió entre 25 y 53 E/m^2 (E/m^2), manteniéndose por encima de 45 E/m^2 durante el período que correspondió a los estadios anteriores a la floración de las plantas de sorgo.

La humedad relativa mínima se mantuvo cercana a 60%, hasta el estadio de floración, a partir del cual mostró mayor variación.

La temperatura máxima y la mínima fueron relativamente uniformes a lo largo del período experimental, variando alrededor de 30°C y 18°C, respectivamente. Tales condiciones de temperatura pueden ser consideradas adecuadas al crecimiento y desarrollo de las plantas de sorgo (36).

4.2 Aspectos generales del cultivo

El crecimiento y desarrollo de las plantas de sorgo fueron normales, teniendo en cuenta la densidad empleada de 100 plantas/ m^2 . No hubo incidencia de enfermedades o plagas en las partes aéreas. Debido posiblemente a la alta densidad de siembra, hubo incidencia de hongos de suelo durante el período de una a tres hojas, que fue controlado oportuna y eficazmente.

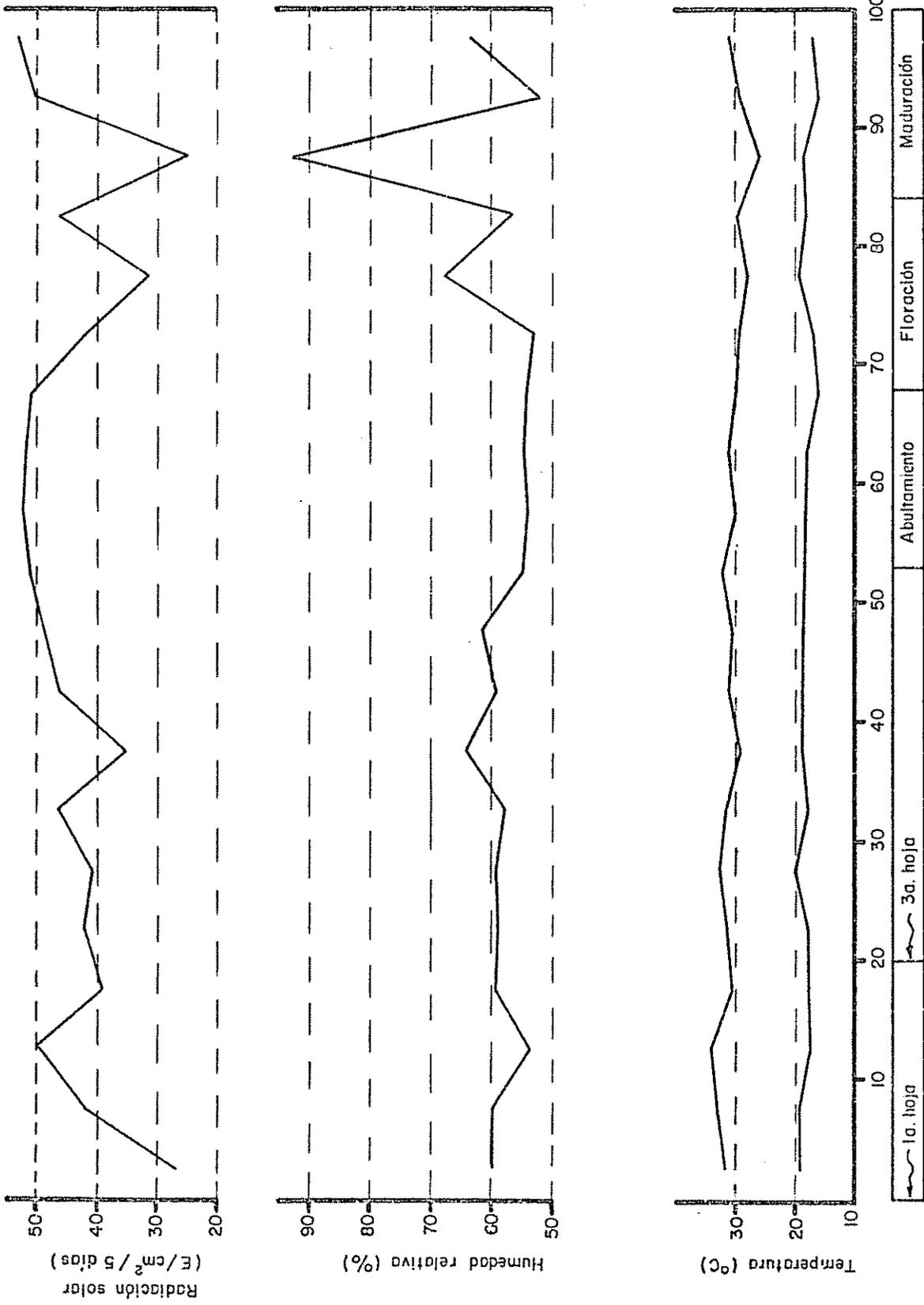


Fig. 1. Radiación solar fotosintéticamente activa acumulada, humedad relativa mínima y máxima, y temperaturas máxima y mínima, promedios para periodos de cinco días, dentro del invernadero, durante el período experimental.

4.3 Cambios en propiedades físicas del suelo

Se estudiaron los efectos de los niveles de humedad sobre propiedades físicas relacionadas con el contenido de humedad y a la aireación del suelo. Las propiedades evaluadas fueron: humedad gravimétrica, humedad volumétrica, espacio aéreo y difusión de oxígeno.

4.3.1 Humedad gravimétrica, humedad volumétrica y espacio aéreo

En el Cuadro 1A ^{1/} se presentan los efectos de los niveles de humedad sobre la humedad gravimétrica, humedad volumétrica y espacio aéreo evaluados en cuatro épocas de muestreo. Los cuadrados medios, niveles de significancia y coeficientes de variabilidad, resultantes del análisis de variancia están en el Cuadro 2A.

La variación debido a los muestreos no fue significativa, indicando que las condiciones de humedad, mantenidas en cada tratamiento fueron razonablemente uniformes durante el período del muestreo, que correspondió a la fase reproductiva de las plantas, desde el inicio del estadio de abultamiento hasta la cosecha.

Los niveles de humedad aplicados resultaron en una variación altamente significativa en la humedad gravimétrica, humedad volumétrica y espacio aéreo. Observándose en el Cuadro 1A los promedios de los cuatro muestreos la humedad gravimétrica varió entre 52,6% en el tratamiento A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm) y 25,7% en el tratamiento E (4-6 bares).

^{1/} Los cuadros cuya numeración se identifica con la letra A, se encuentran en el Apéndice.

La humedad volumétrica mostró valores cercanos a los de la humedad gravimétrica, debiéndose las diferencias a la variación en la densidad aparente del suelo. El rango estuvo entre 54,2% en el tratamiento A y 23,8% en el tratamiento D.

A medida que el agua ocupa el espacio poroso del suelo, aumenta el contenido de humedad volumétrica y disminuye la cantidad de espacio aéreo. En la Figura 2 se puede apreciar la relación entre la humedad volumétrica y el espacio aéreo, en comparación a la porosidad total en función de los niveles de humedad aplicados. El espacio aéreo de 2,7% en el tratamiento A representa apenas 4,7% de la porosidad total e indica un estado de saturación hídrica casi total.

En el tratamiento D (0,3-0,5 bares) se logró un equilibrio entre la humedad volumétrica y el espacio aéreo, con valores cercanos al 30% del volumen total del suelo, sin embargo la mayoría de las poblaciones de sorgo tuvieron la producción máxima en el tratamiento C (0-0,03 bares y nivel de agua ausente) en el cual el espacio aéreo promedio fue de 15% y la humedad volumétrica cerca de 40% del volumen total del suelo.

Si el efecto del espacio aéreo sobre el crecimiento de las plantas está relacionado a la difusión del oxígeno en el suelo (29, 72, 97), es probable que en este experimento el espacio aéreo del 15%, haya proporcionado una tasa de difusión de oxígeno adecuada al desarrollo y actividades normales del sistema radical, lográndose el máximo desarrollo y producción, en la mayoría de las líneas en sorgo estudiadas.

Wesseling y Van Wijk (97), proponen que un volumen de poros llenos de aire correspondiente al 10% del volumen total del suelo, es el límite para el intercambio gaseoso en el suelo, afectando el crecimiento de las plantas.

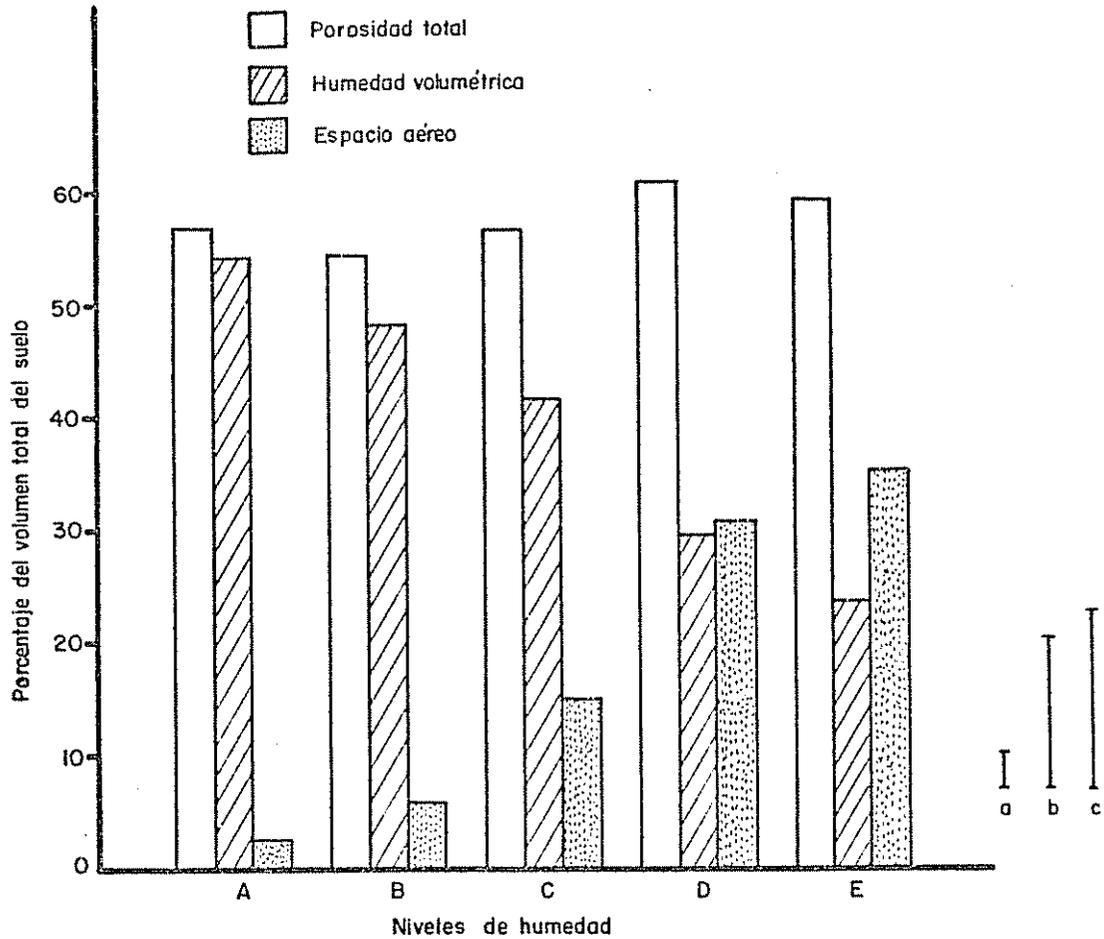


Fig. 2. Porosidad total del suelo, humedad volumétrica y espacio aéreo resultantes de la aplicación de los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), B (0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm), C (0-0,03 bares y nivel de agua ausente), D (0,3-0,5 bares) y E (4,0-6,0 bares). Valores promedio de cuatro muestreos. Las rayas verticales representan la d.m.s. (Tukey, $P < 0,05$) para porosidad (a), humedad volumétrica (b) y espacio aéreo (c).

Grable y Siemer (30) sugieren el rango de 12 a 15% como límite más seguro. Las respuestas de las plantas a las variaciones en el volumen de espacio aéreo han sido muy diversas dependiendo de la especie y de las condiciones del suelo (29). Robinson (78) encontró que el 11% de porosidad fue adecuado para caña de azúcar, en suelo con capa freática estática. Forsythe y Legarda (21) en el mismo suelo empleado en esta investigación, concluyen que cuando el espacio aéreo fue menor a 25% el cultivar 27-R de frijol común, ya redujo su rendimiento.

Los datos obtenidos muestran que a un espacio aéreo medio de 6,2%, resultante del nivel de humedad B (0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm), la producción media de las líneas de sorgo se redujo solamente en 11%, en relación a la producción máxima promedio de 6,35 g/planta. Como se puede observar en la Figura 3 a un espacio aéreo de 6%, evaluado en la época de floración de las plantas, correspondió una tasa de difusión superior al valor crítico (87). Por lo tanto, los resultados sugieren el volumen de espacio aéreo de 6 a 10% como valor crítico para las líneas de sorgo estudiadas y en las condiciones en que se desarrolló esta investigación.

4.3.2 Difusión de oxígeno

En las Figuras 4, 5 y 6 se presenta la variación en la tasa de difusión de oxígeno (TDO) a tres profundidades según los niveles de humedad aplicados, A, B y C. En el Cuadro 3A se presentan las ecuaciones de regresión ajustadas a estos datos. En estos niveles de humedad la tensión hídrica fue mantenida cerca de cero, consistiendo la diferencia en la altura del nivel del agua que fue de 10-15 cm en A, 20-25 en B y ausencia en C. Las evaluaciones fueron efectuadas a diferentes intervalos de tiempo,

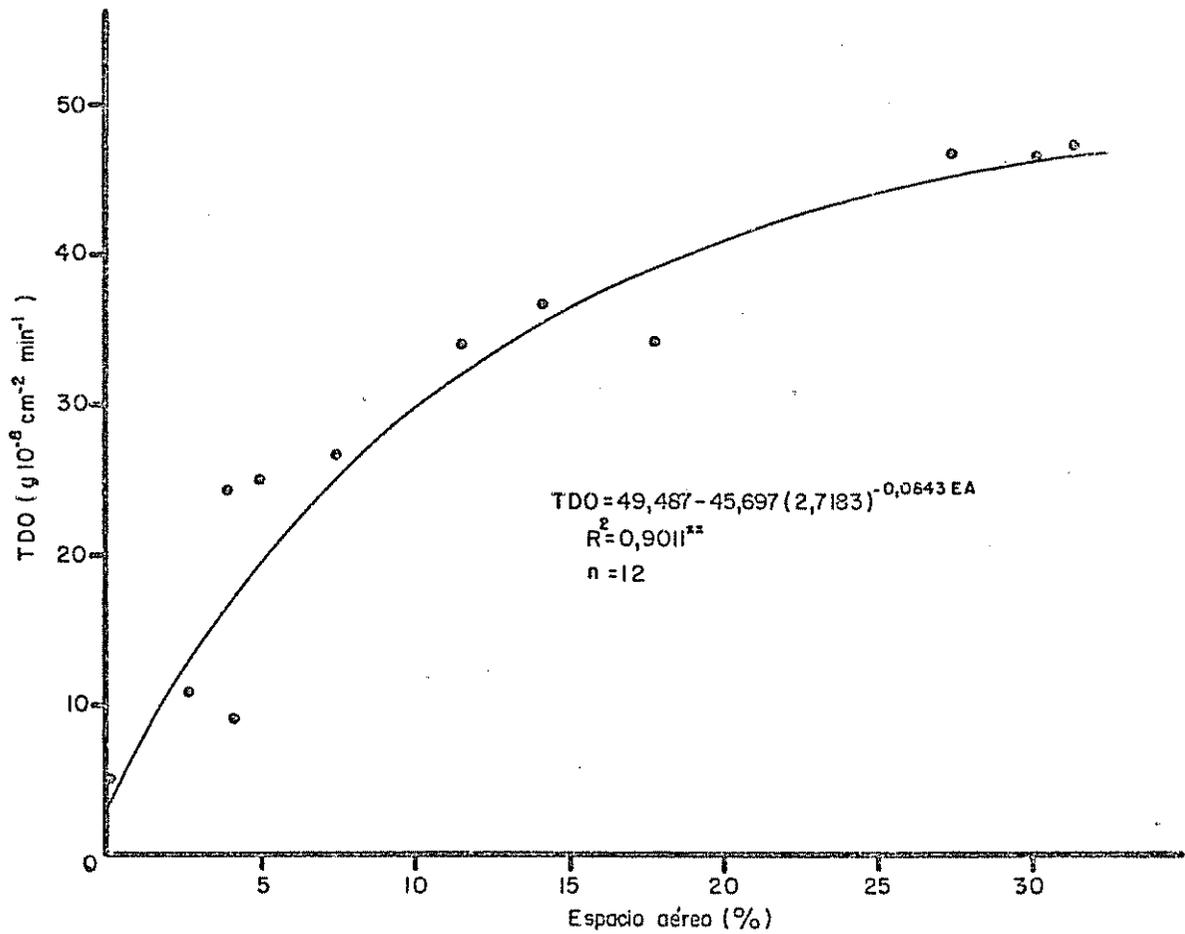


Fig. 3. Relación entre el espacio aéreo y la tasa de difusión de oxígeno (TDO). Evaluación en el período correspondiente al estadio de floración de las plantas de sorgo.

a partir del inicio de la aplicación de los niveles de humedad.

En el Cuadro 4A están los componentes del análisis de variancia. Las variaciones en la tasa de difusión de oxígeno, debidas a los niveles de humedad aplicados, a la profundidad y al tiempo, fueron altamente significativas. Todas las interacciones fueron también altamente significativas, indicando que los efectos de cada variable se interrelacionan, así las variaciones debidas al tiempo ocurrieron de modo diferente en cada nivel de humedad o en cada profundidad.

Stolzy y otros (86) encontraron que la reducción en la tasa de difusión de oxígeno, en función de la profundidad fue lineal, cuando la concentración de oxígeno en la superficie varió entre 21 y 8,2%. Bajo concentraciones de oxígeno menores, la TDO decreció drásticamente en los primeros dos centímetros de profundidad, para luego seguir disminuyendo suavemente en función de la profundidad. El efecto de la profundidad en la tasa de difusión de oxígeno también está influenciada por el tamaño de agregados y tanto más drásticamente se reduce la TDO por efecto de la profundidad, cuanto menores sean los agregados (53).

Se puede observar en la Figura 4 que a 5 cm de profundidad en el tratamiento A, la TDO bajó abruptamente de $66,8$ a $16,5 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ en los primeros cuatro días, para luego seguir decreciendo hasta alcanzar el valor mínimo de $6,2$ a los 64 días.

En los niveles de humedad B y C la tasa de difusión disminuyó menos intensamente, y a esta profundidad no llegó a valores menores que $20 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$. Obsérvese que en el nivel de humedad C, después de los 16 días, la TDO tendió a mantenerse entre 30 y $40 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$.

En la Figura 5 se muestran las variaciones en la TDO, a 10 cm de profundidad. En este caso la disminución en la tasa de difusión para el nivel de humedad A, fue más intensa, bajando de 65,5 a $12,6 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ en 4 días y luego siguió bajando hasta el valor mínimo de 5,7 a los 48 días, tendiendo después a subir. En los niveles B y C la TDO decreció a valores más bajos que a 5 cm. Obsérvese que en el nivel de humedad B, después de los 32 días la tasa de difusión se mantuvo entre 15 y $20 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ mientras que en C disminuyó hasta valores cercanos a 26, para luego subir a $30 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ a los 64 días.

La Figura 6 muestra las variaciones en la tasa de difusión a los 15 cm de profundidad, notándose una menor diferencia entre los tres niveles de humedad. La tasa de difusión para el nivel de humedad A, se comportó a esta profundidad de modo semejante que a la profundidad de 10 cm. Para los niveles de humedad B y C la disminución fue mayor que en las profundidades anteriores mientras tanto en C, no se alcanzó el valor crítico de $20 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$.

Según Stolzy y Letey (87) el valor crítico para el desarrollo normal de las raíces en varias especies, es $20 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ y con valores entre 30 y $40 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$, se reduce la concentración de nutrimentos en las plantas.

Obsérvese en las Figuras 4, 5 y 6 que el nivel de agua a 10-15 cm mantuvo la TDO por debajo de $20 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$, independientemente de la profundidad, a partir del cuarto día del inicio de la inundación. La saturación hídrica de la capa de suelo superior al nivel del agua, se debe al ascenso capilar del agua y el grado de saturación disminuye a medida que se aleja del nivel del agua (26).

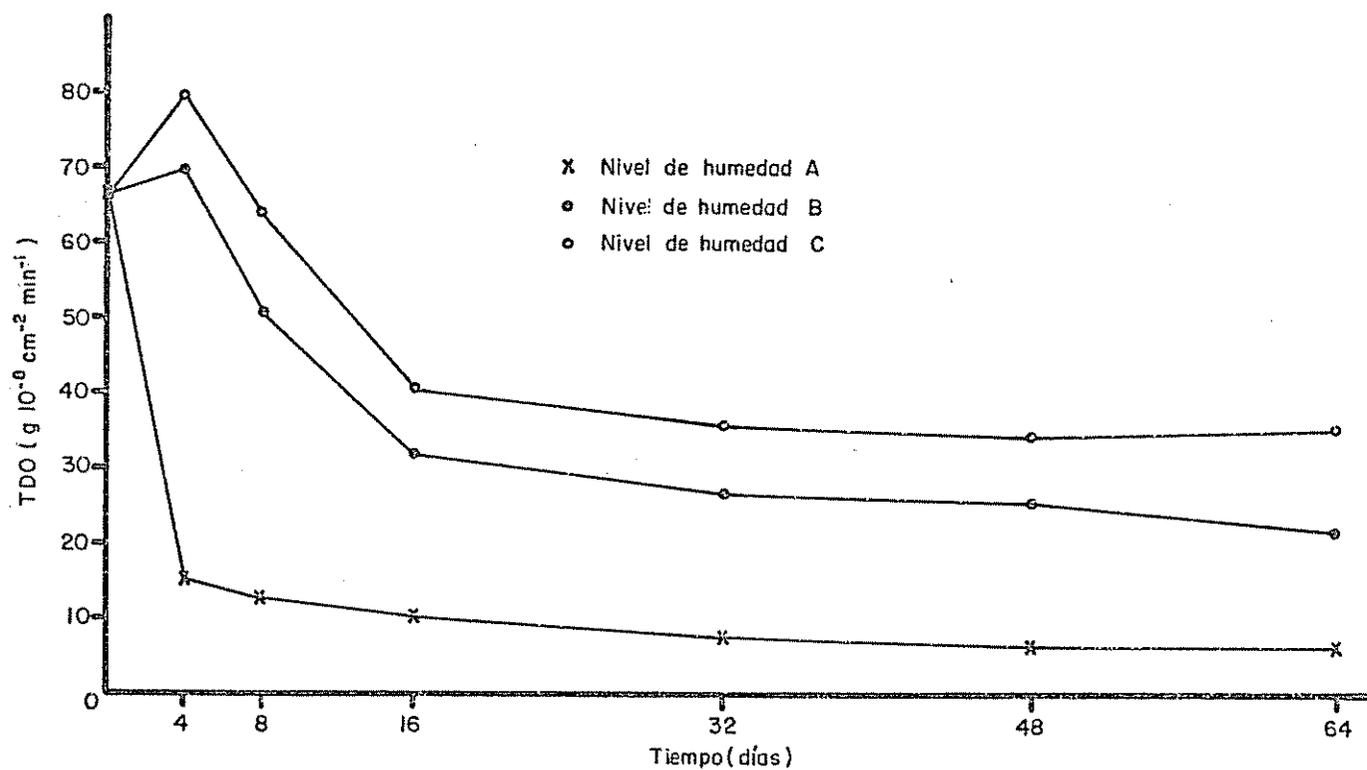


Fig.4. Variación en la tasa de difusión de oxígeno (TDO), a 5 cm de profundidad, con relación al tiempo después de la inundación, en los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), B (0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25cm) y C (0-0,03 bares y nivel de agua ausente).

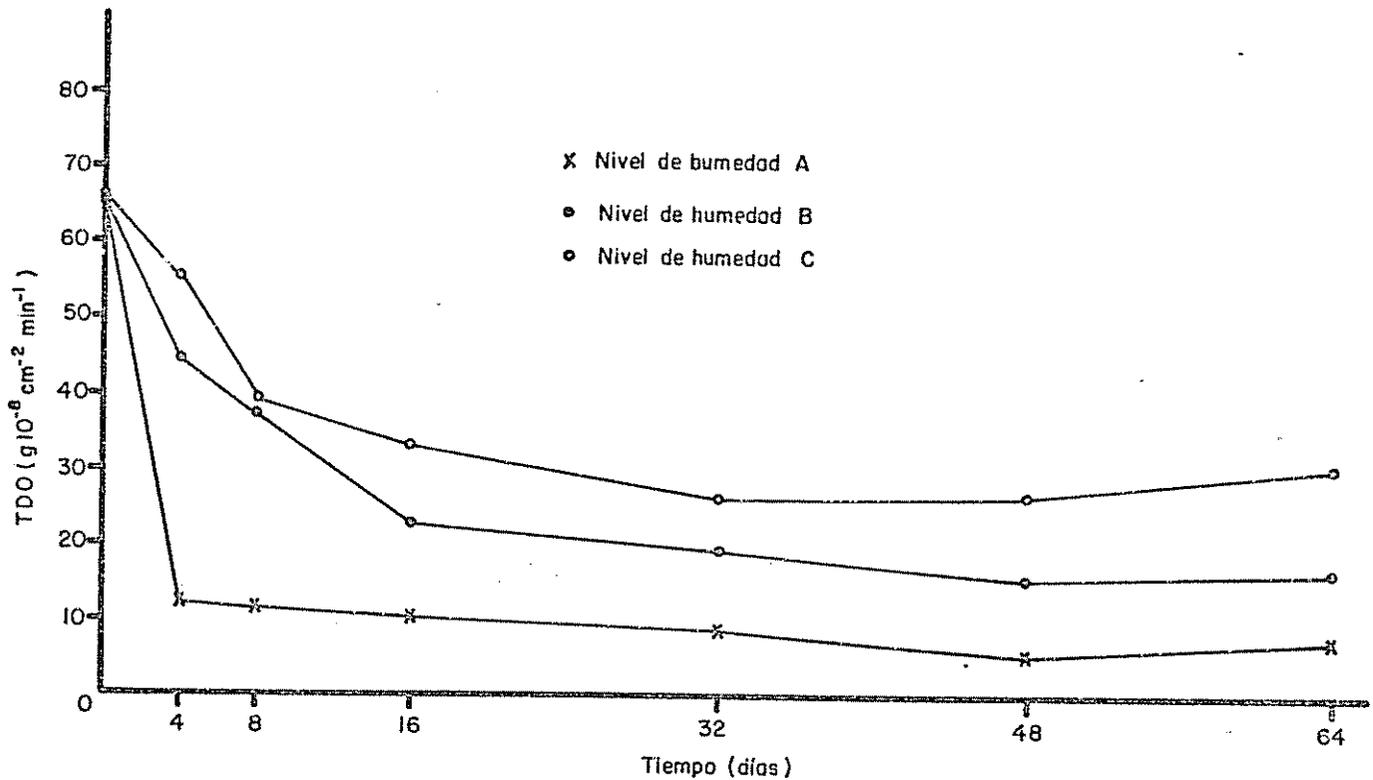


Fig.5. Variación en la tasa de difusión de oxígeno (TDO), a 10 cm de profundidad, con relación al tiempo después de la inundación, en los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), B (0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm) y C (0-0,03 bares y nivel de agua ausente).

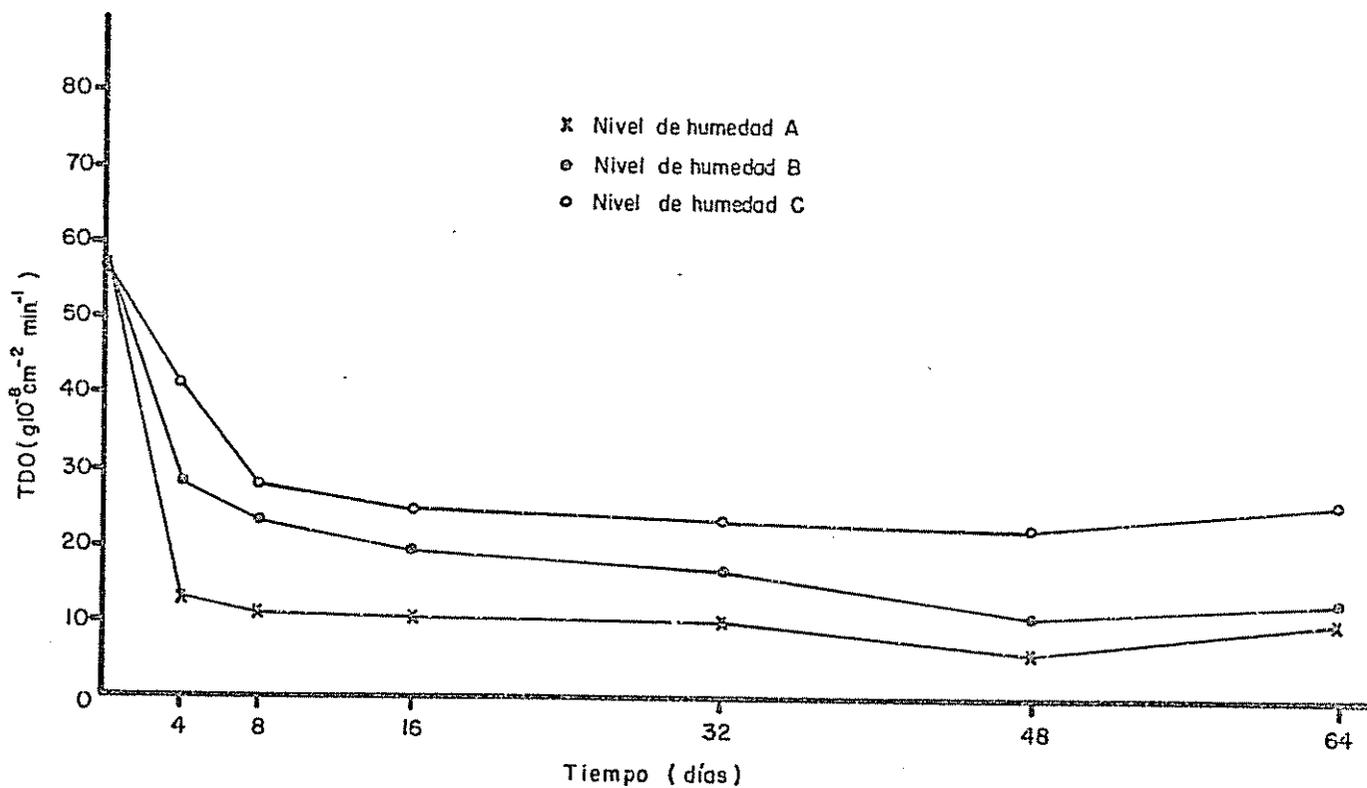


Fig. 6. Variación en la tasa de difusión de oxígeno (TDO), a 15 cm de profundidad, con relación al tiempo después de la inundación, en los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), B (0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm) y C (0-0,03 bares y nivel de agua ausente).

Cuando el nivel de agua estuvo a mayor profundidad, o sea a 20-25 cm, en el nivel de humedad B, el grado de saturación hídrica a 5 cm, no fue suficiente para reducir la tasa de difusión a valores críticos. El espacio aéreo promedio en este caso (6,2%), menor que el valor crítico de 10% (97), permitió una tasa de difusión de oxígeno superior a $25 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ (Figura 3). Así la difusión gaseosa en esta capa posiblemente fue suficiente para garantizar un suministro adecuado de oxígeno a las plantas, aunque a 15 cm la TDO haya sido más baja que el valor crítico.

Los resultados obtenidos indican que el mantenimiento del nivel de agua entre 10 y 15 cm de profundidad, produjo tal grado de saturación de la capa superficial (0 a 10 cm), que ocurrieron cambios importantes en algunas propiedades físicas como el espacio aéreo y la tasa de difusión de oxígeno, estando esto de acuerdo con lo observado por Krizek (51).

4.3.3 Relaciones entre las propiedades físicas evaluadas

En el Cuadro 5A se presentan los coeficientes de correlación entre humedad gravimétrica, humedad volumétrica, espacio aéreo y tasa de difusión de oxígeno, evaluados durante el período correspondiente al estadio de floración de las plantas de sorgo. Los coeficientes, altamente significativos, indican que hubo una estrecha relación entre los cambios en las propiedades físicas del suelo, debidas a los niveles de humedad aplicados.

La tasa de difusión de oxígeno y el espacio aéreo disminuyeron en forma lineal con el aumento en la humedad gravimétrica, tendiendo a cero, con valores estimados de humedad gravimétrica de 56,6% para la tasa de difusión de oxígeno y 53,0% para el espacio aéreo (Figura 7). Según se

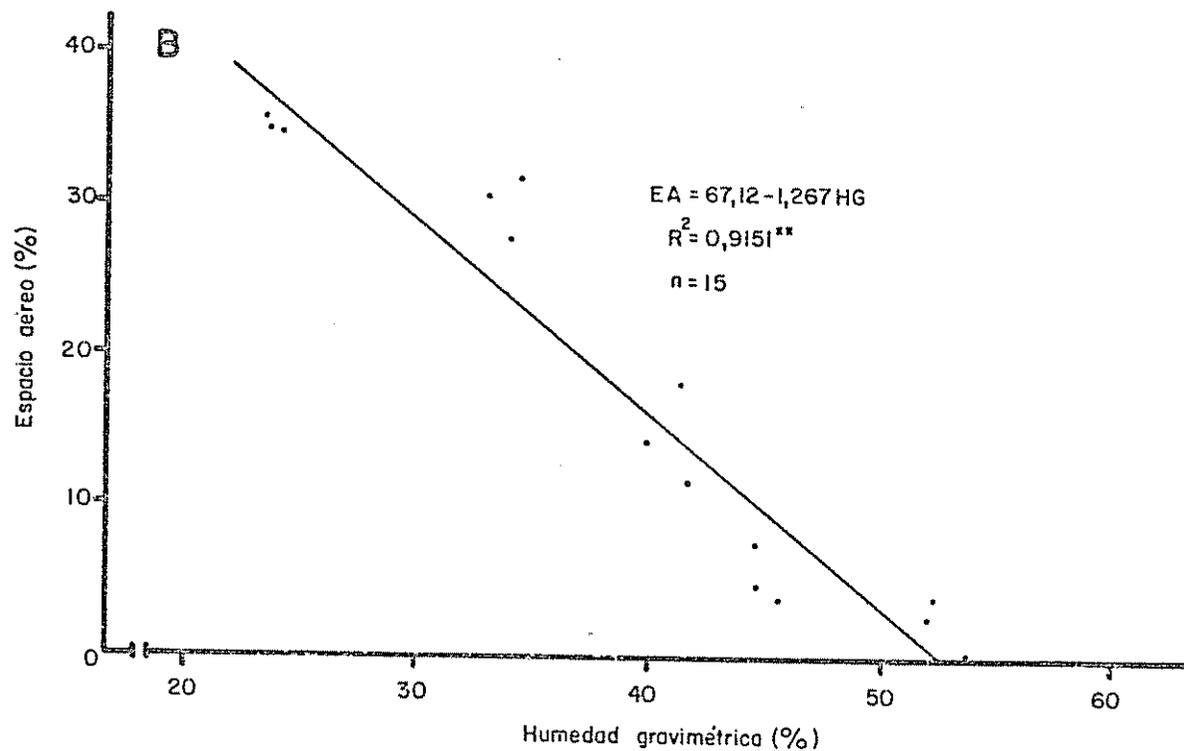
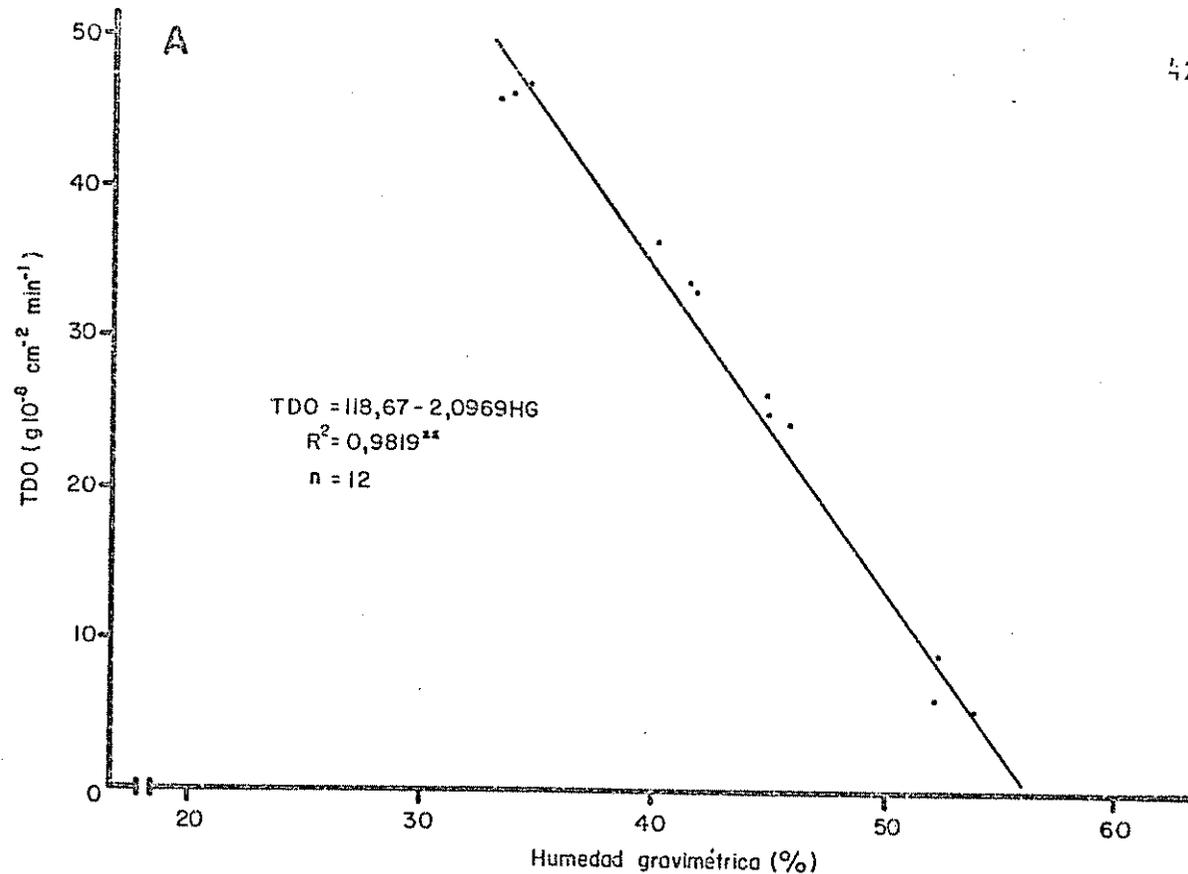


Fig. 7. Relación entre humedad gravimétrica y tasa de difusión de oxígeno (TDO) (A) y espacio aéreo (B). Evaluación en el período correspondiente al estadio de floración de las plantas de sorgo.

observa entonces, a medida que se saturó el suelo, la tasa de difusión de oxígeno estimada, se redujo a cero a un contenido más elevado de humedad gravimétrica, o sea cuando todo el espacio aéreo se saturó por el agua todavía se mantuvo, teóricamente, una pequeña difusión de oxígeno.

Pennan (72) ha demostrado que, para el rango de espacio aéreo normalmente encontrado en los suelos, la difusión del oxígeno es función lineal de la cantidad de poros libres. Mientras tanto se ha encontrado que cuando el volumen de espacio aéreo, alcanza valores cercanos a 10% la difusión de oxígeno se reduce drásticamente, en una relación curvilínea (53, 89).

Como se puede observar en la Figura 3, aunque los datos se ajustaron significativamente a una ecuación exponencial, la relación entre la tasa de difusión de oxígeno y el volumen de espacio aéreo mostró una tendencia lineal, cuando el espacio aéreo sobrepasó valores cercanos a 10%, en acuerdo con los resultados obtenidos por Gavande (25) en el mismo tipo de suelo.

4.4 Cambios en el contenido de nutrimentos

El contenido de nutrimentos del suelo en cada nivel de humedad, evaluados al final del período de cosecha, se muestra en el Cuadro 3.

La variación en el contenido de nutrimentos debida a los niveles de humedad fue significativa apenas para los micronutrimentos Cu, Zn, Fe y Mn.

Aunque los cambios en los contenidos de Zn y Cu fueron significativos, las diferencias observadas parecen no ser suficientemente grandes para producir daños a las plantas de sorgo, mereciendo mayor atención los cambios ocurridos en las concentraciones de Mn y Fe.

Cuadro 3. Contenido de nutrimentos en el suelo al final del período de cosecha ^{1/}.

Nivel de humedad ^{2/}	P ppm	K	Ca meq/100 g	Mg	Cu	Zn ppm	Mn	Fe	Fraccionamiento del manganeso		
									Soluble (ppm)	Cambiable (ppm)	Reducible (ppm)
A	16 a	0,32 a	6,6 a	1,74 a	23,4 a	4,90 a	30,6 a	376 a	1,17 a	147,0 a	124,4 b
B	13 a	0,25 a	6,2 a	1,69 a	22,1 ab	4,90 a	8,3 b	311 ab	0,67 ab	0,72 b	148,3 ab
C	13 a	0,27 a	6,2 a	1,54 a	21,1 b	4,33 a	8,2 b	300 b	0,42 b	0,27 b	156,0 a
D	14 a	0,40 a	5,8 a	1,49 a	21,4 b	3,67 b	17,1 b	323 ab	0,60 ab	0,43 b	151,7 a
CV (%)	13,3	18,7	5,4	7,8	3,2	8,2	29,9	7,8	28,7	61,4	6,6

^{1/} Las medias en cada nutrimento, indicadas por la misma letra son estadísticamente iguales, según la prueba de Tukey (P < 0,05).

^{2/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm; C=0-00,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares.

El estudio del contenido de manganeso en las diferentes formas en equilibrio, indicó un fuerte aumento en el manganeso cambiante cuando el suelo fue sometido a la saturación hídrica, en el nivel de humedad A. El contenido de manganeso soluble en agua, del mismo modo fue significativamente superior al contenido en los demás niveles de humedad, casi tres veces en relación a C y dos veces en relación a B y D.

Los contenidos de manganeso en las diferentes formas dependen básicamente de la composición del suelo y del período y grado de saturación hídrica a que se somete el suelo. Drew y Sisworo (18) encontraron un contenido de 0,5 ppm de manganeso en la solución del suelo, 15 días después de la inundación con el nivel de agua a 5 cm de la superficie. El contenido inicial fue de 0,0086 ppm.

Estudiando la transformación del hierro y del manganeso en un suelo sumergido Mandal (59), constató que el contenido de manganeso en solución aumentó de cero a 1,6 ppm, en 21 días, alcanzando 16 ppm en 78 días. El aumento en el contenido de manganeso cambiante, de 4 a 24 ppm fue proporcionalmente menor. El manganeso fácilmente reducible, mostró a principio una reducción a partir de 55 ppm inicial, para luego aumentar gradualmente hasta 98 ppm. La transformación del hierro ocurrió más tardíamente que la del manganeso, constatándose a los 78 días, contenidos de 4 ppm de hierro en la solución y 50 ppm de hierro cambiante. El contenido de hierro insoluble inorgánico, aumentó de 6,7 a 440 ppm.

4.5 Comportamiento de las líneas de sorgo

4.5.1 Cantidad de raíces superficiales y cantidad de raíces secundarias

El efecto de los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), B(0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm), y D (0,3-0,5 bares), sobre el peso seco de raíces superficiales en plantas de las líneas de sorgo evaluadas, son presentados en la Figura 8.

Las variaciones en el peso seco de raíces superficiales debidas a los niveles de humedad y a las líneas fueron altamente significativas. Las líneas se comportaron diferentemente en los niveles de humedad, en cuanto al peso seco de raíces superficiales, como indica la interacción significativa (Cuadro 6A).

Sobre la cantidad de raíces secundarias, hubo efecto significativo solamente de líneas de sorgo, sugiriendo tal hecho que las variaciones en esta característica independen de las condiciones de humedad logradas en esta investigación (Cuadro 6A).

Por otra parte el aumento en la cantidad de raíces superficiales debido a la saturación hídrica del suelo, puede ser considerado como una respuesta de las plantas para el desarrollo de mecanismos de adaptación. Se ha observado que las condiciones de anoxia inducen la producción de raíces adventicias como mecanismos de sobrevivencia de las plantas en tales condiciones (17, 27, 46, 99).

Sin embargo, Wample y Reid (94) encontraron que las raíces adventicias producidas por plantas de girasol no fueron eficientes en aumentar la sobrevivencia por períodos largos de anoxia. En esta investigación, el incremento en la cantidad de raíces superficiales, no estuvo relacionado con la tolerancia de las líneas de sorgo a las condiciones de hipoxia, logradas

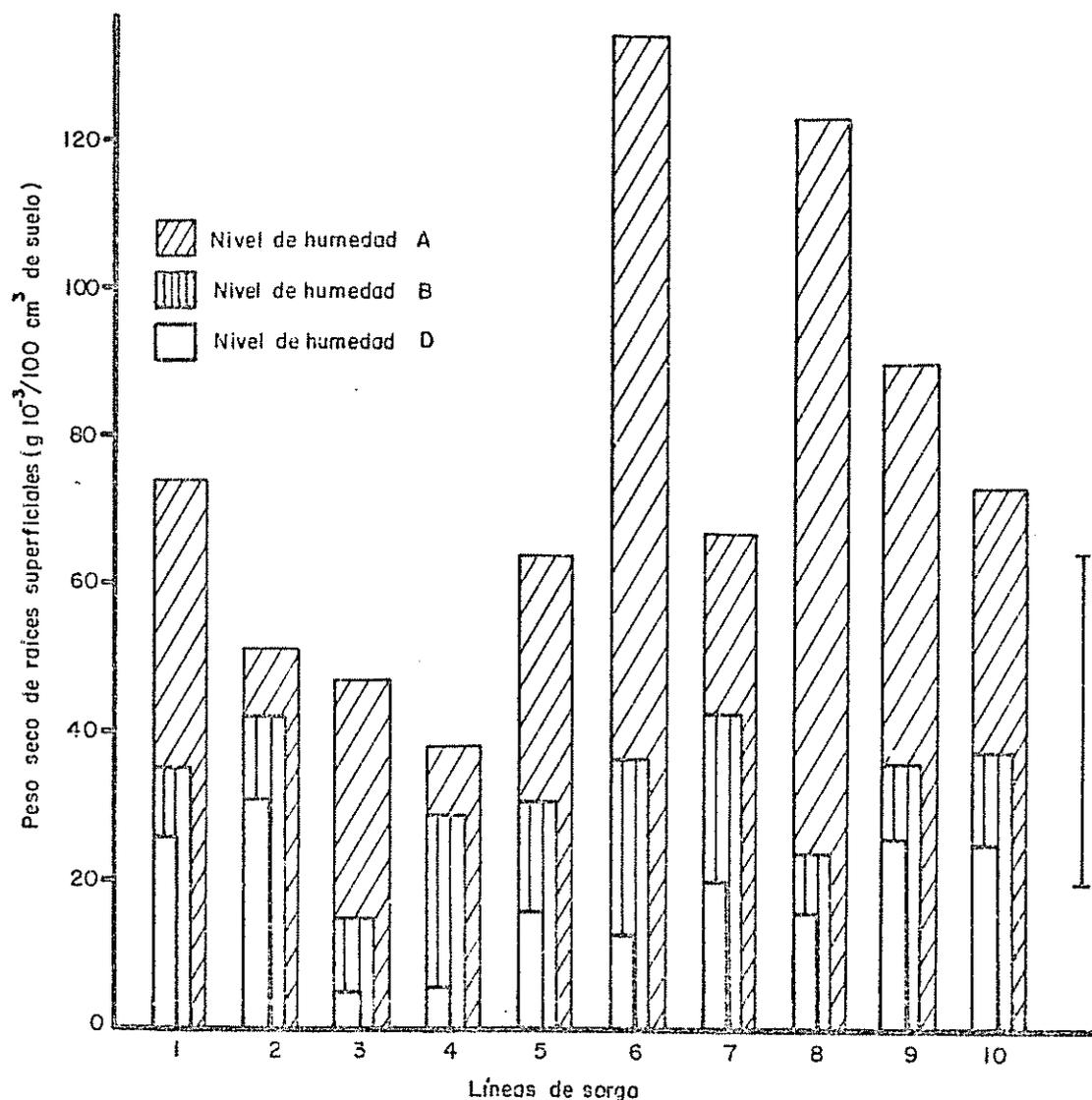


Fig. 8. Peso seco de raíces superficiales por 100cm^3 de suelo, en líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), B (0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm) y D (0,3-0,5 bares). La raya vertical representa la d.m.s. (Tukey, $P < 0,05$) para líneas en cada nivel de humedad. Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

en el nivel de humedad A (Cuadro 7A).

4.5.2 Porosidad de raíces

La porosidad de raíces de las plantas, en las líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm) y D (0,3-0,5) se presenta en la Figura 9. En el Cuadro 6A se puede observar que las variaciones debidas a los niveles de humedad y a las líneas de sorgo fueron altamente significativas. La interacción también altamente significativa indica que las líneas de sorgo se comportaron diferentemente en los niveles de humedad.

La mayoría de las líneas presentaron un considerable aumento en la porosidad de raíces por efecto de la deficiencia de oxígeno radical, observándose una coloración rojiza debida posiblemente a depósitos de hidróxido férrico, como suelen encontrarse en raíces de especies adaptadas a suelos inundados (33, 74). La intensidad de la coloración fue variable con la línea, habiendo sido menor en las líneas 3 (M90362) y 4 (M90360).

La mayoría de las líneas alcanzaron una porosidad cercana a 10%, bajo condiciones de hipoxia, valor razonable cuando se compara a la porosidad promedio de 13 a 24%, desarrollada por cuatro cultivares de arroz en condiciones de inundación (13).

Yu, Stolzy y Letey (99) mencionan que la porosidad desarrollada en raíces de maíz, girasol y trigo fue suficiente para una respuesta mínima de las plantas, pero inadecuada para un máximo desarrollo. Armstrong (13) encontró diferencias significativas entre cultivares de arroz en cuanto a la difusión de oxígeno en las raíces.

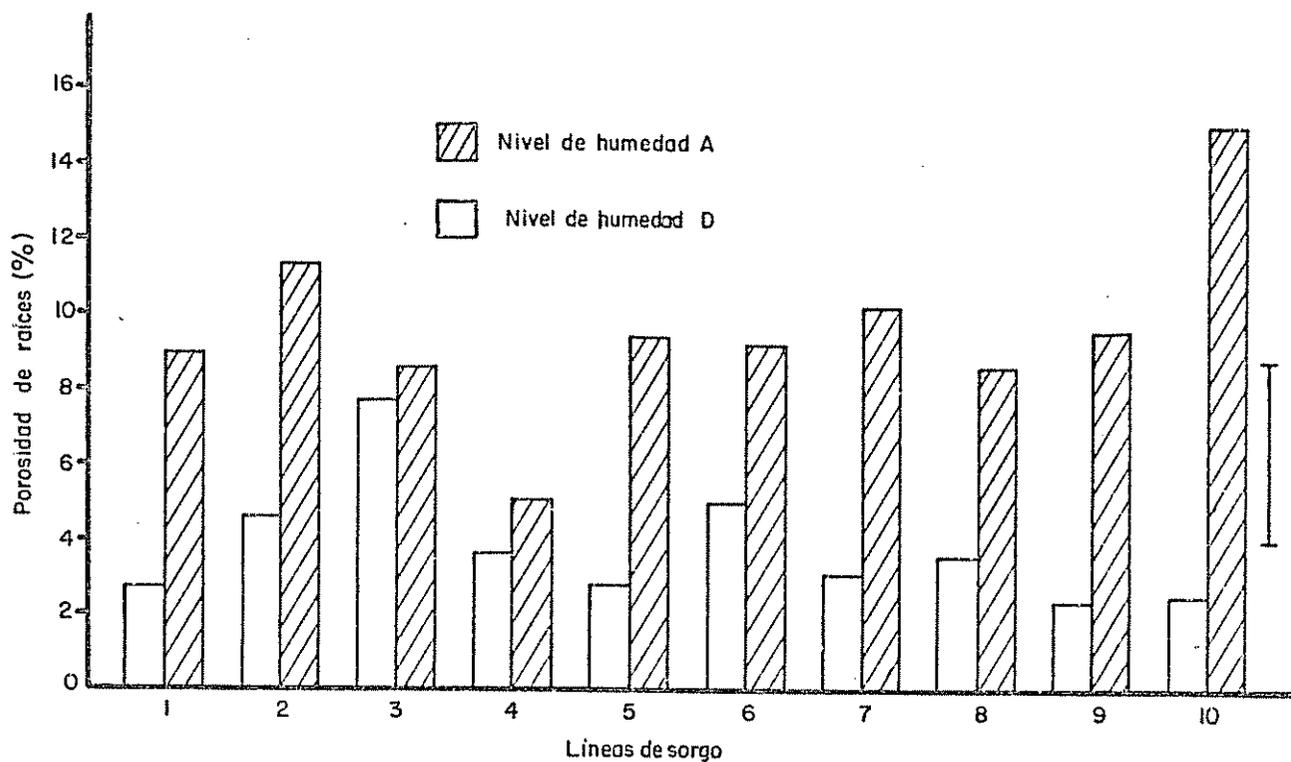


Fig. 9. Porosidad de raíces en líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm) y D (0,3-0,5 bares). La raya vertical representa la d.m.s. (Tukey, $P < 0,05$) para líneas en cada nivel de humedad. Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

El incremento en la porosidad de las raíces varió significativamente entre las líneas de sorgo, sin embargo el aumento de porosidad parece no estar relacionado a una mayor o menor tolerancia de estas líneas a la saturación hídrica del suelo (Cuadro 7A). Tal hecho sugiere posiblemente que además de la porosidad de raíces, la tolerancia a las condiciones de hipoxia en las líneas de sorgo evaluadas, se relacione también a otros mecanismos. Por otra parte, es posible que la porosidad desarrollada por las líneas de sorgo varíe en cuanto a la eficiencia para el transporte de oxígeno.

4.5.3 Tolerancia de las semillas a la anoxia

La prueba de anoxia en las semillas indicó diferencias entre las líneas para tolerar condiciones anaeróbicas. Como tolerancia a estas condiciones se consideró la habilidad de las semillas, previamente sumergidas en agua esterilizada por seis días, para producir plántulas normales en la prueba de germinación.

La reducción del porcentaje de plántulas normales varió de 0,5 a 83,5%, respecto a la cantidad de plántulas normales resultantes de semillas sin sumersión previa (Cuadro 8A).

Según Crawford (11) las semillas de especies tolerantes a la anoxia, presentan un metabolismo respiratorio semejante al metabolismo de las raíces en estas condiciones, consistiendo el mecanismo de tolerancia en la eliminación del etanol producido en el proceso de respiración anaeróbica.

Mientras tanto no hubo relación entre los resultados de la prueba de anoxia de las semillas y el comportamiento de las líneas de sorgo en cuanto a producción de granos, indicando que en este caso los daños por la

anaerobiosis radical son resultantes de otros factores además del metabolismo respiratorio.

4.5.4 Resistencia estomática a la difusión

La apertura estomática medida por medio de la velocidad de difusión del vapor de agua a través de los estomas fue evaluada en los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), D (0,3-0,5 bares) y E (4-6 bares). Los resultados son presentados en la Figura 10 y en el Cuadro 6A. Las variaciones en la resistencia estomática debidas a los niveles de humedad fueron altamente significativas mientras que la variación entre poblaciones fue solamente significativa. La interacción no fue significativa indicando que hubo igual comportamiento de las líneas en los tres niveles de humedad.

La resistencia estomática más alta en el tratamiento E, indicó un mayor cierre de estomas en las hojas, debido al mayor potencial matricial, en el suelo.

La disminución en la tasa de oxígeno a valores menores de $20 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ no resultó en cierre estomático como sugieren Sojka y Stolzy (85). Muchos autores han encontrado que la anaerobiosis del sistema radical induce el cierre de estomas en plantas de tomate (97) y también en especies arbóreas (58, 96). Mientras tanto los resultados obtenidos parecen no evidenciar este efecto en las líneas de sorgo estudiadas (Figura 10).

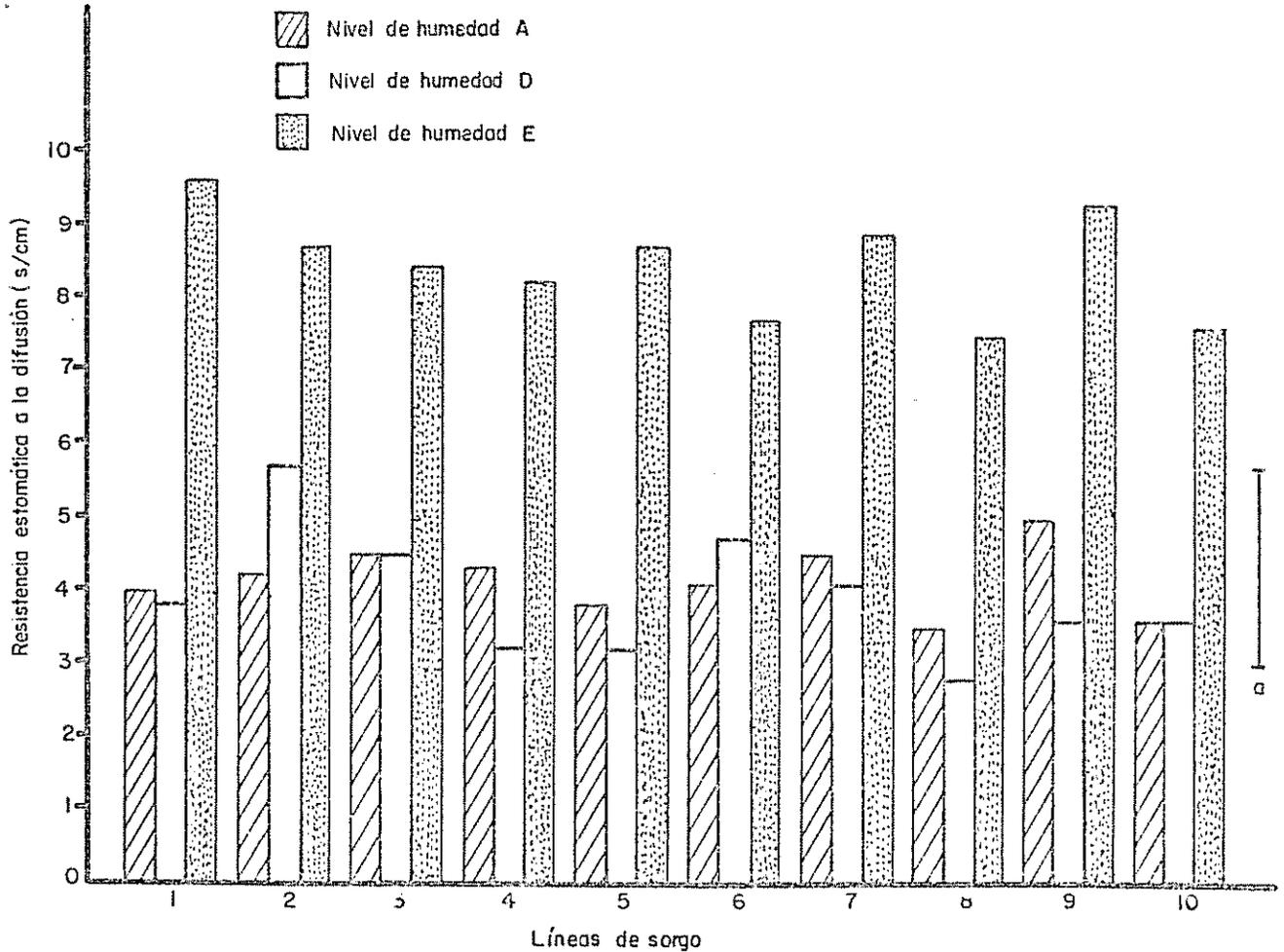


Fig. 10. Resistencia estomática a la difusión, en líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm), D (0,3-0,5 bares) y E (4,0-6,0 bares). Las rayas verticales representan la d.m.s. (Tukey, $P < 0,05$) para líneas en cada nivel de humedad (a) y para niveles de humedad en cada línea (b). Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

4.5.5 Clorosis

La evaluación de la clorosis en las plantas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm) y D (0,3-0,5 bares) son mostrados en la Figura 11. Como se puede observar en el Cuadro 6A la variación en la clorosis debida a los niveles de humedad, así como a las líneas fueron altamente significativas. El comportamiento diferencial de las líneas en los niveles de humedad, del mismo modo fue altamente significativo.

La clorosis es la pérdida de color verde de las hojas, generalmente debida a la deficiencia de nutrimentos. Varios estudios han relacionado la inhibición en la absorción de nitrógeno y consecuente redistribución en la parte aérea, al desarrollo de la clorosis y senescencia prematura de las hojas inferiores en las plantas anoxicas (15, 40, 91). Según Maranville y otros (66) plantas de sorgo bajo condiciones de anoxia, con apariencia amarillenta típica de la deficiencia de nitrógeno, recuperaron el color verde con elevadas aplicaciones de fertilizantes. Esto ha sido logrado también en otras especies como avena (96), trigo (91, 96) y cebada (16, 96), aunque no siempre con efectos en la producción (66, 91).

En las plantas cloróticas de sorgo se pudo identificar el síntoma típico de la deficiencia de nitrógeno, como han mencionado Maranville y otros (66).

La línea 7 (H 91057) tuvo un porcentaje de área foliar clorótica apreciablemente más bajo que las demás líneas. En algunas el porcentaje de área foliar afectado por la clorosis alcanzó el 50% del área foliar total por planta.

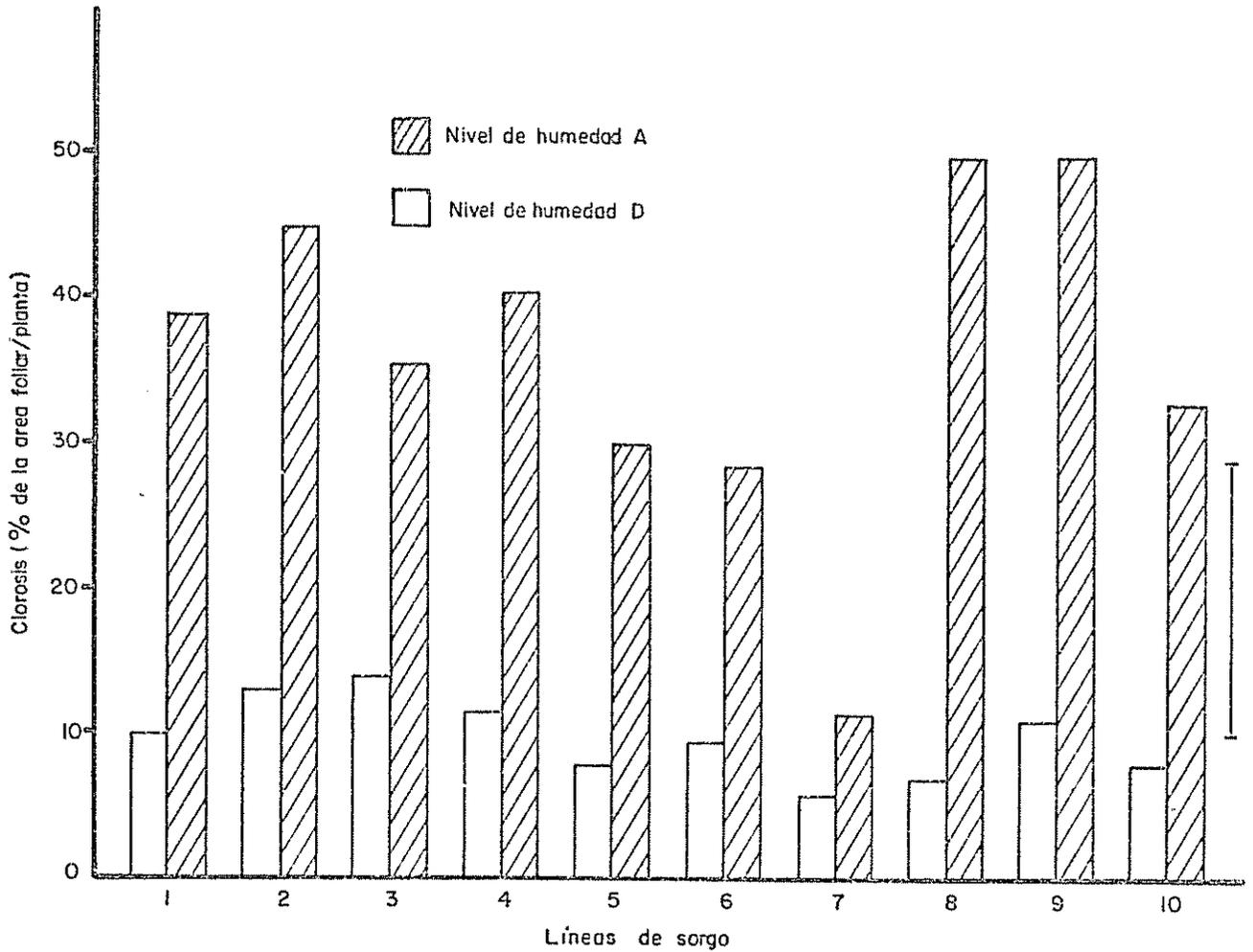


Fig. II. Clorosis en líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm) y D (0,3-0,5 bares). La raya vertical representa la d.m.s. (Tukey, $P < 0,05$) para líneas en cada nivel de humedad. Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

4.5.6 Concentración de nutrimentos

La concentración de nutrimentos en la biomasa de las partes aéreas de las plantas sometidas a los niveles de humedad, están en los Cuadros 4, 9A, 10A, 11A, 12A, 13A, 5, 14A y 15A, respectivamente para N, P, K, S, Ca, Mg, Mn, Fe y Zn. En el Cuadro 6A están, la prueba de F y los niveles de significancia. Los niveles de humedad influenciaron significativamente las concentraciones de N, P, K, S, Mn y Zn, mientras que las variaciones debidas a las líneas de sorgo fueron significativas en todos los nutrimentos, excluyéndose el hierro.

La interacción fue significativa en el caso del manganeso, indicando que la concentración de este nutrimento en las plantas, varió de modo diferente en los niveles de humedad.

La saturación hídrica del suelo en el nivel de humedad A, redujo significativamente la concentración media de nitrógeno, fósforo, potasio, azufre y zinc, pero la concentración de manganeso fue significativamente superior. La reducción en la concentración de nitrógeno varió de 31 a 47%, mientras que en fósforo varió de 47 a 61%, en comparación a la concentración de estos nutrimentos en el nivel de humedad D (0,3-0,5 bares).

Maranville y otros (66) encontraron reducciones superiores a 50% en la concentración de nitrógeno, fósforo y potasio en ocho líneas de sorgo, por efecto de la inundación del suelo. Se han mencionado efectos semejantes en cebada (55, 58).

Según Drew y Sisworo (18) el metabolismo del nitrógeno en las plantas puede tornarse particularmente crítico cuando el suelo es inundado. En estas condiciones el nitrógeno es rápidamente redistribuido desde las primeras hojas, que prematuramente se tornan senescentes, hacia las hojas más jóvenes. Drew, Sisworo y Saker (16) estudiando los daños por inundación

en plantas jóvenes de cebada, encontraron que algunos síntomas de los daños de la saturación hídrica del suelo, se pudieron reproducir suprimiendo los nitratos de la solución nutritiva o por la remoción parcial del sistema radical. La adición de nitrógeno en la superficie del suelo previno la manifestación de los síntomas. Watson, Lapins y Barrow (96) lograron evitar parcial o totalmente la reducción de la producción de granos, en trigo, avena y cebada, con el suministro de nitrógeno.

Las líneas 7 (M 91057) y 1 (CS3541) presentaron concentraciones medias de nitrógeno estadísticamente iguales, superando ambas significativamente las concentraciones de la mayoría de las líneas. Obsérvese además que tendieron a presentar mayores concentraciones en todos los niveles de humedad (Cuadro 14). Mientras tanto tomándose en cuenta la cantidad total de nitrógeno absorbido, la línea 7 se destacó sobre las demás líneas (Figura 12). Se han constatado diferencias entre especies y entre genotipos de especies en cuanto a la habilidad para extraer y utilizar el nitrógeno disponible en el suelo, o en otros medios (69).

La producción de granos y biomasa logrados en la línea 7 (M91057), bajo condiciones de saturación hídrica del suelo, estuvo posiblemente relacionada a una mayor capacidad de absorción de nitrógeno, aunque en estas condiciones la concentración de este nutrimento no haya sido considerablemente superior que en las líneas con producciones más bajas. Estudiando la respuesta de líneas de maíz a diferentes niveles de fósforo y nitrógeno, Smith (82) no encontró correlación entre la concentración interna y la eficiencia en la absorción de fósforo.

Cuadro 4. Concentración de nitrógeno (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	1,39	1,83	2,17	2,10	2,19	1,94
2	1,26	1,59	1,97	2,06	2,20	1,82
3	1,29	1,81	1,70	2,00	1,89	1,74
4	1,08	1,31	1,66	1,93	1,85	1,57
5	1,08	1,49	1,89	2,03	2,11	1,72
6	1,28	1,49	1,90	2,04	2,22	1,79
7	1,38	1,76	2,13	2,24	2,48	2,00
8	1,10	1,45	1,74	1,85	2,05	1,64
9	1,32	1,50	1,85	1,92	2,13	1,74
10	1,26	1,71	1,77	1,91	2,05	1,74
Media	1,24	1,59	1,88	2,01	2,12	-

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey, $P < 0,05$): medias de líneas= 0,18; medias de niveles de humedad= 0,10; líneas en cada nivel de humedad= 0,41; niveles de humedad en cada línea= 0,34.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la Sección 3.3.

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm; C= 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

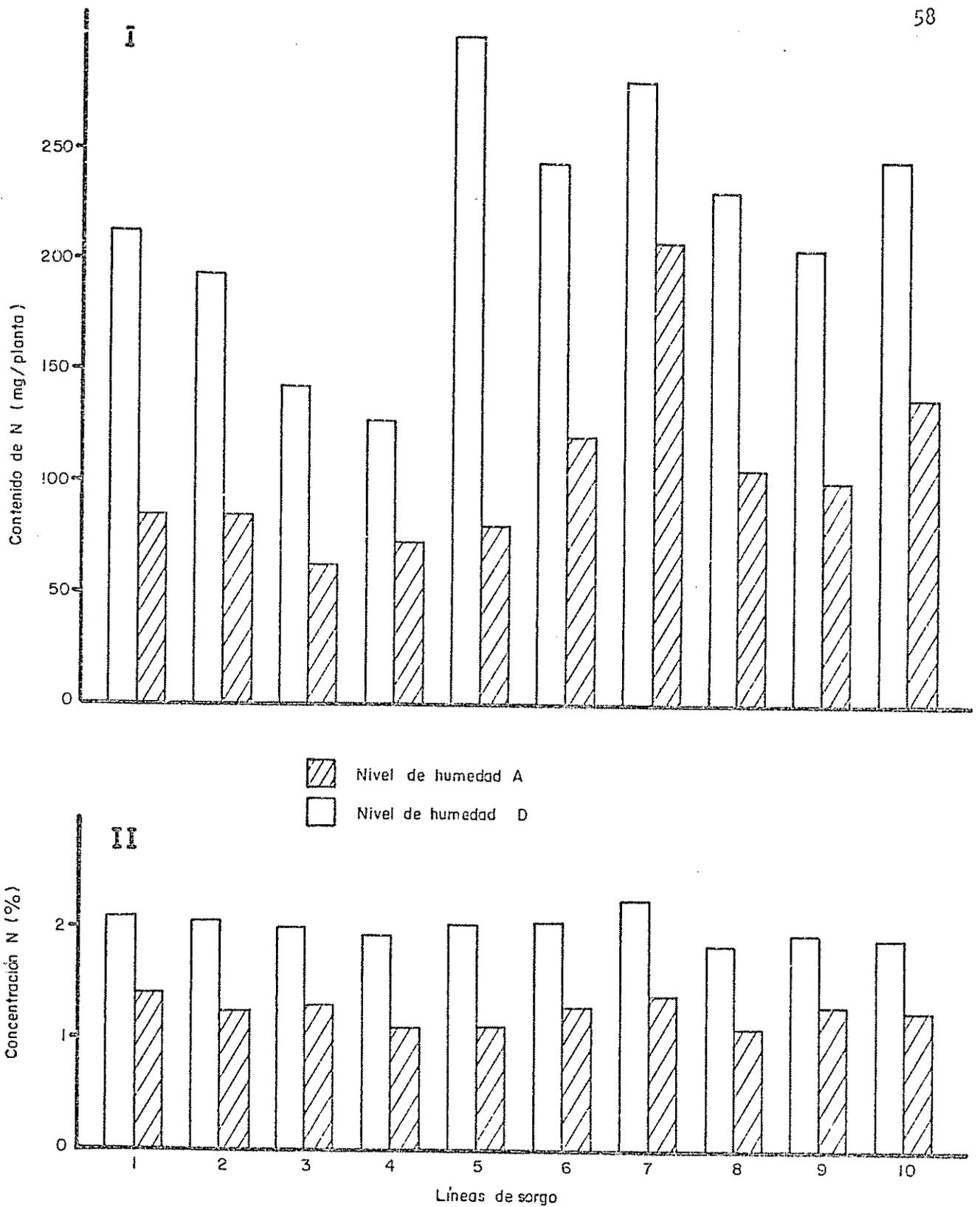


Fig. 12. Contenido de nitrógeno (I) y concentración de nitrógeno (II), en líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad A (cero bares y nivel de agua a 10-15 cm) y D (0,3-0,5 bares). Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

Posiblemente los sistemas enzimáticos relacionados con la asimilación del nitrógeno en las plantas (69) sean afectados por los cambios en el metabolismo radical bajo condiciones de anaerobiosis lo cual podría estar relacionado con el comportamiento de la línea 7(M 91057).

La variación en la concentración de manganeso en las plantas, debida a los niveles de humedad, fue altamente significativa e inversamente proporcional a la producción de granos, como se observa en la Figura 13.

El considerable aumento en el contenido de manganeso cambiante y soluble en agua (Cuadro 3), debido a la saturación hídrica del suelo, resultó en un significativo aumento de la concentración de manganeso en las plantas (Cuadro 5). Jones (40) constató que la inundación del suelo resultó en el aumento de la concentración de manganeso e hierro en las plantas, proporcionalmente al grado de saturación del suelo. Graven y otros (31) encontraron una estrecha correlación entre la inundación del suelo y la toxicidad por el manganeso en plantas de alfalfa.

Las concentraciones medias de manganeso de las plantas, en esta investigación, variaron entre 120 y 225 ppm, pero no mostraron éstas los síntomas típicos de la intoxicación por manganeso.

Beauchamp y Rossi (6) mencionan que los síntomas de toxicidad del manganeso se manifestaron en plantas de cebada, cuando la concentración en las cuatro hojas superiores más el tallo, fue de 140 a 190 ppm. Concentraciones tóxicas más elevadas son mencionadas por Graven y otros (31) en alfalfa.

Las concentraciones de manganeso más bajas en el nivel de humedad C (0-0,03 bares y nivel de agua ausente) podrían ser atribuidas a menor variabilidad en el contenido de humedad a través del tiempo.

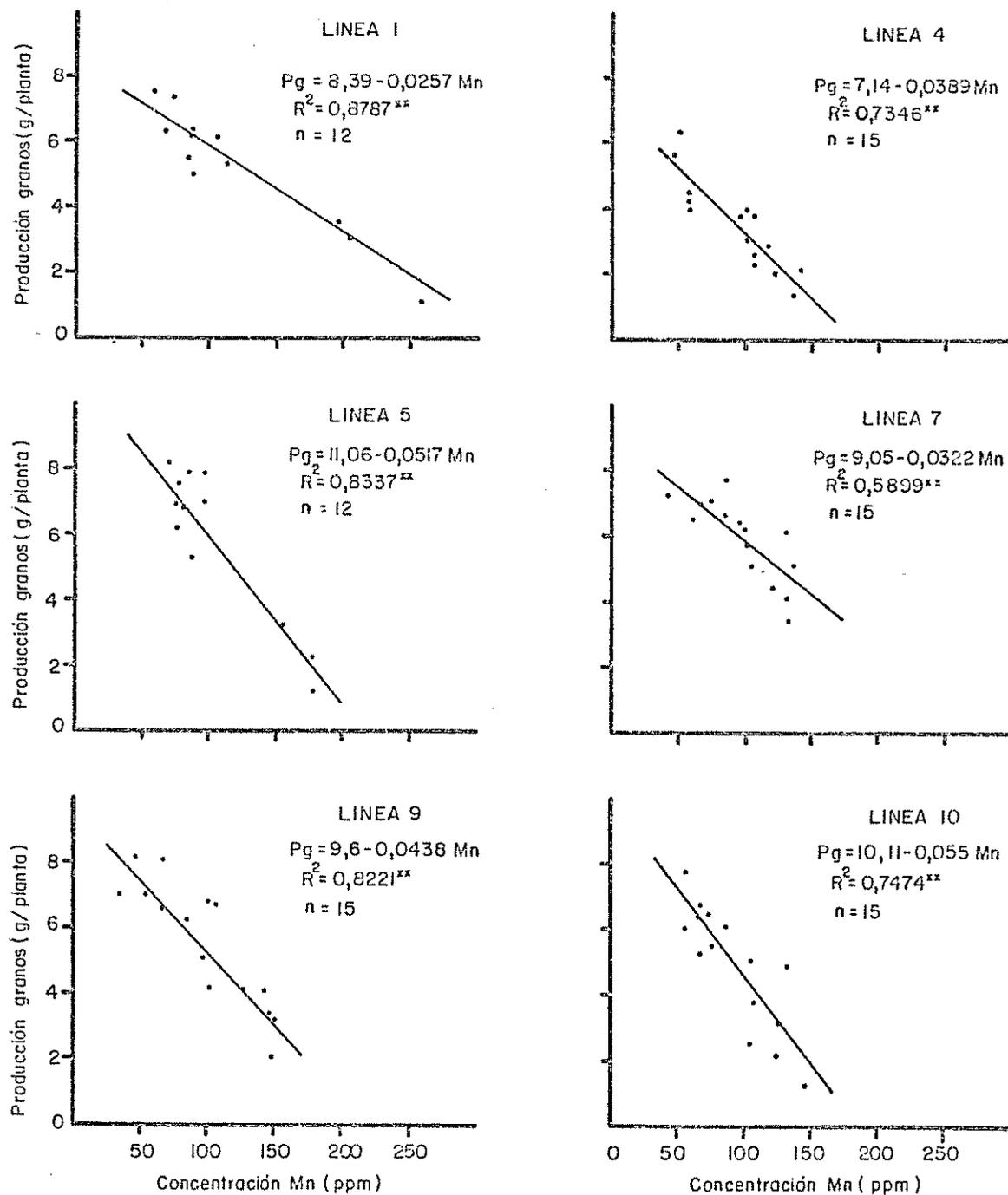


Fig. 13. Relación entre la concentración de Mn en la biomasa total de las partes aéreas y la producción de granos en las líneas de sorgo 1,4,5,7,9 y 10. Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

Cuadro 5. Concentración de manganeso (ppm) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	225	86	74	103	125	123
2	212	99	30	117	142	128
3	145	95	50	106	125	104
4	120	64	57	98	110	90
5	169	80	71	84	110	103
6	150	81	49	98	113	98
7	128	81	41	93	124	93
8	131	93	72	129	127	110
9	145	84	45	91	122	97
10	133	83	57	75	114	92
Media	156	85	59	99	121	-

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey $P < 0,05$): medias de líneas= 19; medias de niveles de humedad= 18; líneas en cada nivel de humedad= 44; niveles de humedad en cada línea= 39.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la Sección 3.3.

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares y nivel de agua 20-25 cm; C=0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

Las concentraciones de manganeso variaron también significativamente por efecto de las líneas, estando la línea (M91057) entre las que presentaron concentraciones más bajas. Según Vose (93) se han encontrado variaciones entre especies y entre genotipos dentro de especies, en cuanto a la tolerancia a niveles tóxicos de manganeso, estando las diferencias relacionadas a actividades enzimáticas específicas.

4.5.7 Variables de crecimiento y producción

En los Cuadros 16A y 17A se presentan las evaluaciones de área foliar y altura de plantas, en las líneas de sorgo sometidas a los niveles de humedad.

Las variaciones en área foliar y en la altura de plantas debidas a los niveles de humedad y a las líneas de sorgo, fueron altamente significativas para ambas variables. La interacción significativa indica que las líneas se comportaron de modo diferente en cada nivel de humedad (Cuadro 6A).

La saturación hídrica del suelo en el nivel de humedad A, redujo el área foliar en el promedio de las líneas, en 29% y la altura media de plantas, en promedio de 12%, comparados a los valores promedios en el nivel de humedad D.

La línea 7 (M91057) no disminuyó el área foliar mientras que la línea 5 (M36368), con una reducción de 51% presentó la máxima disminución en área foliar.

La producción de granos, producción de biomasa aérea total y biomasa de hojas, obtenidos en las líneas de sorgo que se sometieron a los diferentes niveles de humedad, son presentados en los Cuadros 6, 7 y 18A, respectivamente. El Cuadro 6A muestra la prueba de F, niveles de significancia

Cuadro 6. Producción de granos (g/planta) en líneas de sorgo sometidas a los diferentes niveles de humedad. Datos promedios de tres repeticiones ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	2,67	5,84	7,11	5,67	2,45	4,75
2	3,07	5,36	6,77	5,25	2,74	4,64
3	1,92	3,32	4,16	3,94	1,99	3,07
4	2,62	4,17	5,40	3,69	1,95	3,57
5	2,21	7,09	6,13	7,63	3,10	5,23
6	3,62	7,10	6,10	6,63	3,95	5,48
7	5,34	6,48	6,90	6,80	4,24	5,95
8	3,13	5,06	6,90	6,76	3,12	4,99
9	3,10	6,45	7,29	6,02	3,85	5,34
10	2,83	5,68	6,75	6,47	3,14	4,97
Media	3,05	5,65	6,35	5,89	3,05	

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey, $P < 0,05$): medias de líneas = 0,87; medias de niveles de humedad = 1,08; líneas en cada nivel de humedad = 1,93; niveles de humedad en cada línea = 1,80.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares y nivel de agua 20-25 cm; C=0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

Cuadro 7. Producción de biomasa en la parte aérea de la planta (g/planta), en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	6,09	11,58	13,33	10,12	4,68	9,16
2	6,72	10,89	12,47	9,31	5,01	8,88
3	4,84	6,70	8,24	7,10	3,46	6,07
4	6,70	8,34	10,22	6,56	3,49	7,06
5	7,52	18,00	15,37	14,81	7,15	12,57
6	9,29	13,53	12,06	11,93	7,02	10,76
7	15,10	14,13	13,35	12,48	7,67	12,55
8	9,48	11,78	14,09	12,38	5,76	10,70
9	7,64	13,31	14,02	10,65	6,32	10,39
10	10,41	15,99	16,78	12,81	6,02	12,40
Media	8,38	11,01	12,99	10,82	5,66	-

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey, $P < 0,05$): medias de líneas= 1,72; medias de niveles de humedad= 2,03; líneas en cada nivel de humedad= 3,83; niveles de-humedad en cada línea= 3,54.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la Sección 3.3

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm; C= 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

y coeficientes de variabilidad.

Los efectos de los niveles de humedad aplicados así como las diferencias entre las líneas fueron altamente significativos en las tres variables. La interacción significativa en los tres casos indica que hubo comportamiento diferencial de las líneas respecto a los niveles de humedad aplicados.

Como se observa en el Cuadro 6 la mayoría de las líneas tuvieron su máxima producción de granos en el suelo con tensión hídrica de 0-0,03 bares y con ausencia del nivel de agua (nivel de humedad C). Es probable que el estado hídrico constante en este tratamiento haya proporcionado condiciones más adecuadas al sistema radical de las plantas que en los demás niveles de humedad aplicados, aunque las producciones logradas en los niveles B, C y D no hayan sido significativamente diferentes.

La tasa de difusión de oxígeno en el nivel de humedad C, hasta 15 cm de profundidad, estuvo siempre por encima del nivel crítico de $20 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ (Figuras 4, 5, 6). Por otra parte las concentraciones de manganeso e hierro disponibles fueron menores en este nivel de humedad, aunque no significativamente diferente de las concentraciones en los niveles de humedad B y D (Cuadro 3).

La reducción en la producción de granos, debida a la saturación hídrica del suelo en el nivel de humedad A, varió según la tolerancia de las líneas de sorgo a tales condiciones (Cuadro 6). La línea 7 (M 91057) fue la más tolerante y tuvo una reducción de 21%, mientras que la más susceptible, la línea 5 (M36368) disminuyó la producción de granos en 71%, con relación al nivel de humedad D. La mayoría de las líneas redujeron sus producciones de 41 a 56% con un promedio de 48%.

La intensidad de reducción en la producción de granos fue mayor que la encontrada por Howell y otros (37) quienes utilizando solamente una línea de sorgo obtuvieron una reducción de 30%, cuando la inundación se inició igualmente en el estadio vegetativo temprano.

Las variaciones en la producción de biomasa aérea fueron similares a las que ocurrieron en la producción de granos (Cuadro 7). La mayoría de las líneas tuvieron las producciones máximas de biomasa también en el nivel de humedad C.

La saturación hídrica del suelo debida al nivel de humedad A, produjo reducciones de biomasa que variaron entre cero y 49% respecto al nivel de humedad D.

La línea 7 (M 91057) presentó la máxima producción de biomasa en el suelo con saturación hídrica, aumentando las producciones a medida que se aumentó el contenido de humedad en el suelo. Estos datos de biomasa ratifican los datos de área foliar y producción de granos, sugiriendo en esta línea un razonable grado de tolerancia a las condiciones de deficiencia de oxígeno, debido a la saturación hídrica del suelo.

En el Cuadro 19A están las ecuaciones de regresión de la producción de granos y producción de biomasa, con la humedad gravimétrica, ajustadas para cada una de las líneas empleadas. En la Figura 14 se presentan las curvas de producción de granos y en la Figura 15 las curvas de producción de biomasa, estimadas para las líneas 1 (CS3541), 5 (M 36368), 6 (M 66341) y 7 (M 91057). Los datos se ajustaron significativamente al modelo cuadrático en todos los casos. Las curvas de producción de granos ajustadas alcanzaron los máximos en el intervalo de 38,4 a 40,5% de humedad gravimétrica. Relacionando la inflexión de las curvas con la tolerancia de las

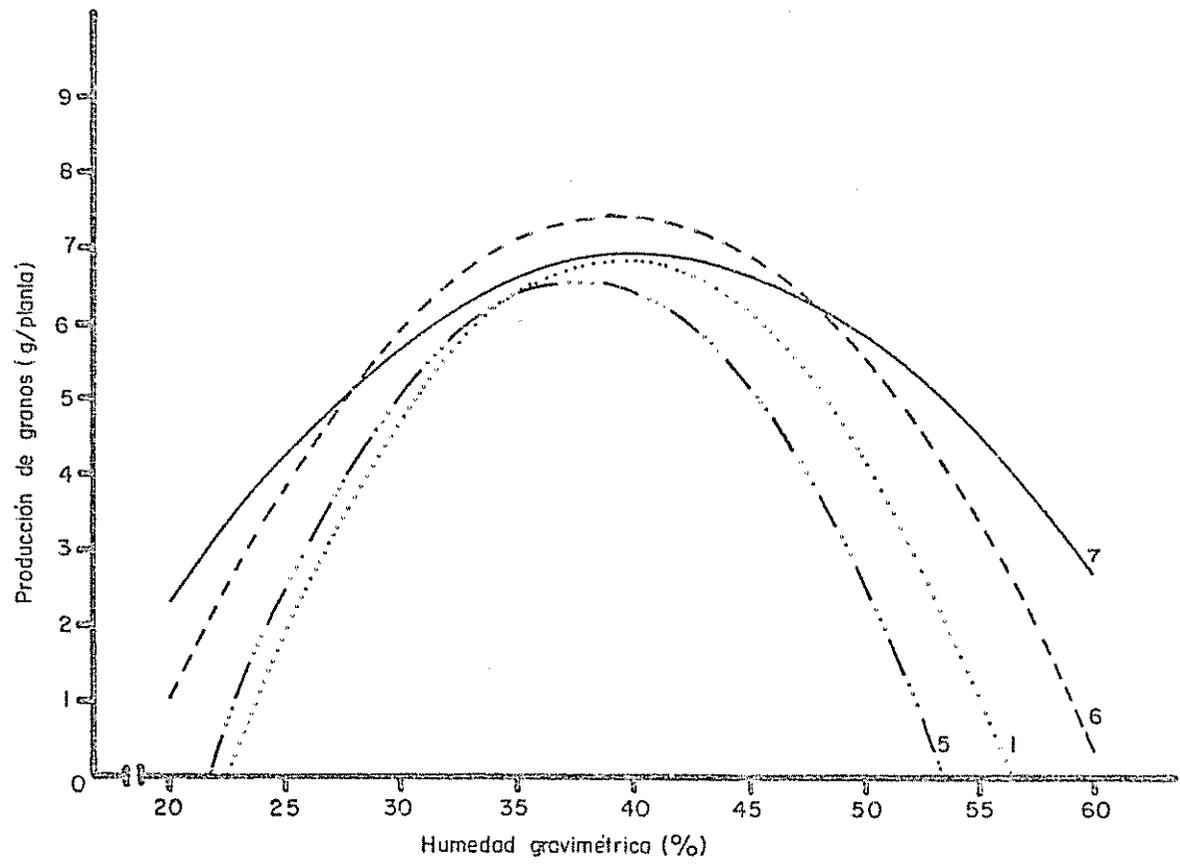


Fig. 14. Curvas de producción de granos estimadas en función de la humedad gravimétrica, en las líneas de sorgo 1 (CS3541), 5 (M36368), 6 (M66341) y 7 (M91057).

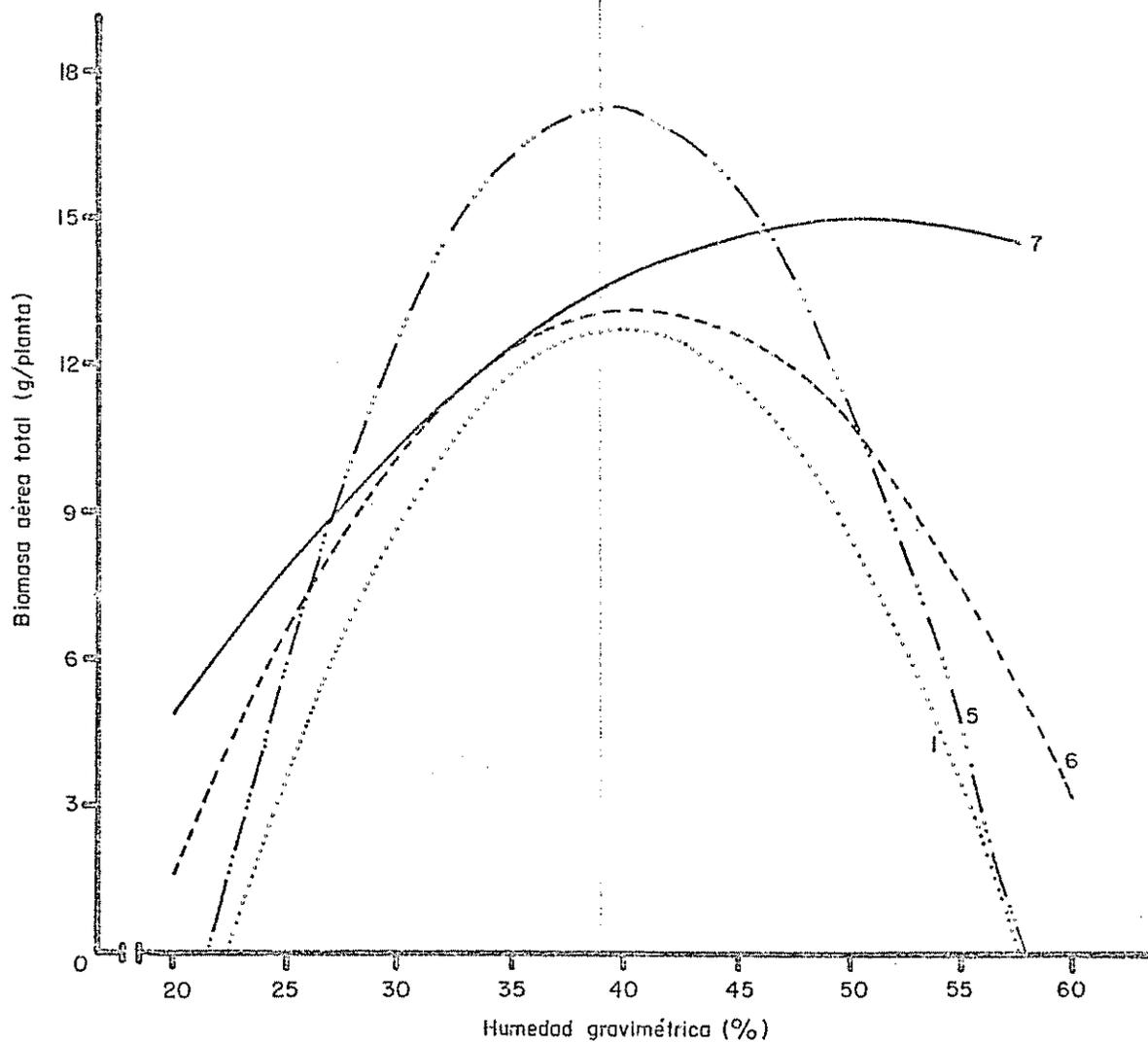


Fig. 15. Curvas de producción de biomasa total de las partes aéreas, estimadas en función de la humedad gravimétrica, en las líneas de sorgo 1 (CS3541), 5 (M36368), 6 (M66341) y 7 (M91057).

líneas, se puede notar que la línea 7 (M 91057) presentó menor inflexión tanto del lado de la saturación hídrica como del lado de la deficiencia de humedad del suelo.

Excluyéndose la línea 7 (M 91057), las curvas de producción de biomasa tuvieron los puntos máximos entre 39,9 y 41,8% de humedad gravimétrica, similar a las curvas de producción de granos. La línea 7 presentó su máxima producción de biomasa a un contenido de 51,1% de humedad gravimétrica. La curva presenta una inflexión suave del lado de la saturación hídrica y mas acentuada del lado de la deficiencia hídrica.

Por otra parte la línea 5 (M 36368) presentó inflexiones más drásticas revelando su menor tolerancia a las condiciones extremas de humedad del suelo.

En el Cuadro 20A están las ecuaciones de regresión de la producción de granos y producción de biomasa, con la tasa de difusión de oxígeno. Los datos de producción de granos se ajustaron significativamente al modelo cuadrático. En cuanto a los datos de producción de biomasa, no se ajustaron al modelo cuadrático en el caso de las líneas 6 (M 66341) y 7 (M91057). Los datos en la línea 7 se ajustaron significativamente al modelo lineal, con el coeficiente de regresión negativo, indicando que en esta línea la producción de biomasa disminuye con el aumento en la tasa de difusión de oxígeno.

Las producciones máximas estimadas de granos, ocurrieron en un rango de tasa de difusión de oxígeno de 31,1 a 38,8 x 10⁻⁸ g cm⁻² min⁻¹, mientras que las producciones máximas de biomasa ocurrieron en valores más bajos de TDO o sea, entre 28,39 a 35,69 x 10⁻⁸ g cm⁻² min⁻¹.

4.5.8 Relaciones entre las variables

Con el propósito de establecer relaciones de causa y efecto entre las variables estudiadas se procedió al análisis de correlación múltiple entre las variables estudiadas para la evaluación de la tolerancia de las líneas de sorgo a la deficiencia de oxígeno, debida a la saturación hídrica del suelo (resistencia estomática a la difusión, clorosis, porosidad de raíces, cantidad de raíces secundarias, cantidad de raíces superficiales, concentración de nutrimentos) y las variables de crecimiento y producción (producción de granos, biomasa aérea total, biomasa de hojas, área foliar, altura de plantas).

Los coeficientes de correlación se presentan parcialmente en el Cuadro 7A. No hubo relación significativa entre las variables resistencia estomática a la difusión, porosidad de raíces, cantidad de raíces superficiales, cantidad de raíces secundarias y las variables de crecimiento y producción, mientras tanto las correlaciones entre estas variables y los datos de clorosis fueron significativas. La relación fue negativa indicando que las producciones de grano y biomasa más elevadas, así como la mayor área foliar y altura de planta estuvieron asociados a un menor índice de clorosis.

Atribuyéndose la clorosis en estas condiciones, al desbalance nutricional, posiblemente las causas de este desbalance estarían relacionadas al comportamiento de las líneas, en cuanto a su respuesta a través de las variables de crecimiento y producción. La producción de granos tuvo mayor número de correlaciones significativas, respecto a las concentraciones de nutrimentos. Se correlacionó positivamente con las concentraciones de nitrógeno y fósforo, y negativamente con las concentraciones de manganeso e

hierro indicando que, bajo condiciones de deficiencia de oxígeno radical debida a la saturación hídrica del suelo, la producción de granos estuvo asociada a la eficiencia en la extracción y utilización de nitrógeno y fósforo, pero también a la habilidad para evitar concentraciones altas de manganeso y de hierro.

5. CONCLUSIONES

Los niveles de humedad aplicados resultaron en cambios de propiedades físicas y químicas del suelo, que condicionaron el comportamiento de las líneas de sorgo empleadas, afectando características morfológicas y fisiológicas de las plantas. Con base en los datos presentados y en las condiciones en que desarrolló la investigación se concluye:

1. En las condiciones físicas del suelo empleado, el nivel de agua constante, entre 10 y 15 cm de superficie, produce la deficiencia de oxígeno en la capa de suelo por encima del nivel freático, reduciendo drásticamente la tasa de difusión de oxígeno en menos de 96 horas a valores críticos, menores que $20 \times 10^{-8} \text{ g cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$.
2. La reducción del suelo resultante de la limitación del flujo de oxígeno, produce en este suelo un considerable aumento de la disponibilidad de manganeso.
3. La saturación hídrica constante del suelo, a partir del estadio de tres hojas, afecta el comportamiento de las líneas de sorgo que se utilizaron, reduciendo la producción de granos, la biomasa aérea, el área foliar y la altura de plantas. La intensidad de reducción varía de acuerdo con la línea de sorgo.
4. Según los datos de producción de granos, biomasa aérea y área foliar la línea M 91057 es más tolerante a la deficiencia de oxígeno resultante de la saturación hídrica del suelo, que las demás líneas evaluadas.
5. Las líneas de sorgo evaluadas no muestran aumento en la resistencia estomática a la difusión por efecto de la disminución en la tasa de

difusión de oxígeno

6. La disminución en la tasa de difusión de oxígeno por la saturación hídrica del suelo conduce a un aumento en la porosidad de raíces y en la cantidad de raíces superficiales, pero este efecto no se relaciona a la tolerancia de las líneas de sorgo a estas condiciones.
7. Las condiciones de saturación hídrica de suelo producen intensa clorosis en las líneas de sorgo, a excepción de la línea M 91057, mostrando las plantas los síntomas típicos de la deficiencia de nitrógeno.
8. Las líneas de sorgo evaluadas reducen la concentración de nitrógeno, fósforo, potasio, azufre y zinc por efecto de la deficiencia de oxígeno, mientras que aumentan considerablemente la concentración de manganeso.
9. La producción de granos de las líneas de sorgo evaluadas, bajo condiciones de deficiencia de oxígeno está posiblemente relacionada a la habilidad para extraer nitrógeno y fósforo, además de evitar altas concentraciones de manganeso e hierro.

6. LITERATURA CITADA

1. AGUIRRE, V. Estudio de los suelos del área del Centro Tropical de Enseñanza e Investigación. Tesis Mag. Sc. Turrialba, Costa Rica, IICA, 1971. 138 p.
2. ARMSTRONG, W. The oxidising activity of roots in waterlogged soils. *Physiologia Plantarum* 20(4):920-925. 1967.
3. _____. Rhizosphere oxidation in rice: an analysis of intervarietal differences in oxygen flux from roots. *Physiologia Plantarum* 22(2): 296-303. 1969.
4. BAILEY, L. D. y BEAUCHAMP, E. G. Nitrate reduction and redox potentials measured with permanently and temporarily placed platinum electrodes in saturated soils. *Canadian Journal of Soil Science* 51(1):51-58. 1971.
5. BARTLETT, R. J. Iron oxidation proximate to plant roots. *Soil Science* 92(6):372-379. 1961.
6. BEAUCHAMP, E. G. y ROSSI, N. Effects of Mn and Fe supply on the growth of barley in nutrient solution. *Canadian Journal of Plant Science* 52(4):575-581. 1972.
7. BERTRAND, A. R. y KOHNKE, H. Subsoil conditions and their effect on oxygen supply and the growth of corn roots. *Soil Science Society of America Proceedings* 21(2):135-140. 1957.
8. BLAKE, G. R. y PAGE, J. B. Direct measurements of gaseous diffusion in soils. *Soil Science Society of America Proceedings* 13(1):37-42. 1949.
9. BLOOMFIELD, C. Experiments on the mechanism of gley formation. *Journal of Soil Science* 2(2):196-211. 1951.
10. BRADFORD, K. J. y YANG SHANG, FA. Physiological responses of plants to waterlogging. *HortScience* 16(1):25-30. 1981.
11. CRAWFORD, R. M. M. Tolerance of anoxia and ethanol metabolism in germinating seeds. *New Phytologist* 79(3):511-517. 1977.
12. _____. y BAYNES, M. A. Tolerance of anoxia and the metabolism of ethanol in tree roots. *New Phytologist* 79(3):519-526. 1977.

13. DAS, D. K. y JAT, R. L. Influence of three soil-water regimes on root porosity and growth in four rice varieties. *Agronomy Journal* 69(2): 197-200. 1977.
14. DIAZ-ROMEY, R. y HUNTER, A. Metodología de muestreo de suelos, análisis químico de suelos y tejido vegetal e investigación en invernadero. Turrialba, Costa Rica, CATIE, 1978. 62 p.
15. DREW, M. C. y SISWORD, E. J. Early effects of flooding on nitrogen deficiency on leaf chlorosis in barley. *New Phytologist* 79(3):567-571. 1977.
16. _____ y SAKER, L. R. Alleviation of waterlogging damage to young barley plants by application of nitrate and synthetic cytokinin, and comparison between the effects of waterlogging, nitrogen deficiency and root excision. *New Phytologist* 82(2):315-329. 1979.
17. _____, JACKSON, M. B. y GIFFARD, S. Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptative responses to flooding in *Zea mays* L. *Planta* 147(1):83-88. 1979.
18. _____ y SISWORD, E. J. The development of waterlogging damage in young barley plants in relation to plant nutrient status and changes in soil properties. *New Phytologist* 82(2):301-314. 1979.
19. EVANS, D. D. y SCOTT, D. D. A polarographic method of measuring dissolved oxygen in saturated soil. *Soil Science Society of America Proceedings* 19(1):12-16. 1955.
20. FITTER, A. H. y HAY, R. K. M. Gaseous toxicity. In _____. *Environmental physiology of plants*. London, Academic Press, 1981. pp. 232-247.
21. FORSYTHE, W. M. y LEGARDA, L. Criterios de agua y de espacio aéreo del suelo para la producción máxima de frijol 27-R. In Reunión Anual del Programa Cooperativo Centroamericano para el Mejoramiento de Cultivos Alimenticios, 19a, San José, Costa Rica, 1973. Memoria. Guatemala, IICA, 1973. p. 30.
22. _____. Manual de laboratorio de física de suelos. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, San José, Costa Rica, 1975. pp. 17-68, 97-116.
23. FULTON, J. M. y ERICKSON, A. E. Relation between soil aeration and ethyl alcohol accumulation in xylem exudate of tomatoes. *Soil Science Society of America Journal* 28(5):610-614. 1964.
24. GARCIA-NOVO, F. y CRAWFORD, R. M. M. Soil aeration, nitrate reduction and flooding tolerance in higher plants. *New Phytologist* 72(5): 1031-1039. 1973.

25. GAVANDE, S. A. Influencia de succión de suelo en la porosidad de aireación y en la difusión de oxígeno en el café cultivado en seis suelos de Costa Rica. *Turrialba (Costa Rica)* 19(1):39-48. 1969.
26. _____. Física de suelos. Principios y aplicaciones. México, Limusa, 1982. pp. 107-129, 220-221.
27. GILL, C. J. The flooding tolerance of woody species—a review. *Forest Abstracts* 31:671-688. 1970.
28. GOTAH, S. y PATRICK, JUNIOR, W. H. Transformations of manganese in waterlogged soil as affected by redox potential and pH. *Soil Science Society of America Proceedings* 36(5):738-741. 1972.
29. GRABLE, A. R. Soil aeration and plant growth. *Advances in Agronomy* 18:57-106. 1966.
30. _____. y SIEMER, E. G. Effects of bulk density, aggregate size, and soil water suction on oxygen diffusion, redox potentials and elongation of corn roots. *Soil Science Society of America Journal* 32(2):180-186. 1968.
31. GRAVEN, E. H., ATTOE, O. J. y SMITH, D. Effect of liming and flooding on manganese toxicity in alfalfa. *Soil Science Society of America Journal* 29(6):702-706. 1965.
32. GREEN, M. S. y ETHERINGTON, J. R. Oxidation of ferrous iron by rice (*Oryza sativa* L.) roots: a mechanism for waterlogging tolerance? *Journal of Experimental Botany* 28(104):678-690. 1977.
33. HAMMOND, L. C., ALLAWAY, W. H. y LOOMIS, W. E. Effects of O₂ y CO₂ levels upon K absorption by plants. *Plant Physiology* 30(2):155-161. 1955.
34. HEINRICH, D. H. Flooding tolerance of legumes. *Canadian Journal of Plant Science* 50(4):435-438. 1970.
35. HOOK, D. D. y BROWN, C. L. Root adaptations and relative flood tolerance of five hardwood species. *Forest Science* 19(3):225-229. 1973.
36. HOUSE, L. R. The sorghum plant, its basic uses, characteristics and distributions. In _____. A guide to sorghum breeding. Andhra Pradesh, India, ICRISAT, s. f. pp. 1-13.
37. HOWELL, T. A. *et al.* Grain sorghum response to inundation at three growth stages. *Transactions of the ASAE* 19(5):876-880. 1976.

38. JACKSON, M. B. y CAMPBELL, D. J. Waterlogging and petiole epinasty in tomato: the role of ethylene and low oxygen. *New Phytologist* 76(1):21-29. 1976.
39. _____., GALES, K. y JOAN, D. Effect of waterlogged soil conditions on the production of ethylene and on water relationships in tomato plants. *Journal of Experimental Botany* 29(108):183-193. 1978.
40. _____. Rapid injury to peas by soil waterlogging. *Journal of Science of Food Agriculture* 30(2):143-152. 1979.
41. JACKSON, M. L. Soil chemical analysis. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, 1958. pp. 393-396.
42. JACKSON, W. T. The role of adventitious roots in recovery of shoots following flooding of the original root systems. *American Journal of Botany* 42(9):816-819. 1955.
43. JENSEN, C. R. *et al.* Root air space measurements by a pycnometer method. *Agronomy Journal* 61(3):474-475. 1969.
44. JONES, R. Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging. V. The uptake of iron and manganese by dune and dune slack plants. *Journal of Ecology* 60(1):131-139. 1972.
45. _____. Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging. VI. The effect of manganese on the growth of dune and dune slack plants. *Journal of Ecology* 60(1):141-146. 1972.
46. KAWASE, M. Effect of flooding on ethylene concentration in horticultural plants. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 97(5):584-588. 1972.
47. _____. Role of cellulase in aerenchyma development in sunflower. *American Journal of Botany* 66(2):183-190. 1979.
48. _____. y WHITMOYER, R. E. Aerenchyma development in waterlogged plants. *American Journal of Botany* 67(1):18-22. 1980.
49. _____. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *HortScience* 16(1):30-34. 1981.
50. KRAMER, P. J. Causes of injury to plants resulting from flooding of the soil. *Plant Physiology* 26(4):722-736. 1951.
51. KRIZEK, D. T. Plant responses to atmospheric stress caused by waterlogging. In Christiansen, M. N. y Lewis, C. eds. *Breeding plants for less favorable environments*. New York, Wiley, 1981. pp. 293-334.

52. KOZLOWSKI, T. T. y PALLARDY, S. G. Stomatal responses of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings during and after flooding. *Physiologia Plantarum* 46(2):155-158. 1979.
53. LEMON, E. R. y ERICKSON, A. E. The measurement of oxygen diffusion in the soil with a platinum microelectrode. *Soil Science Society of America Journal* 16(2):160-163. 1952.
54. LÉTEY, J. *et al.* Effect of temperature on oxygen diffusion rates and subsequent shoot growth, root growth and mineral content of two plant species. *Soil Science* 92(5):314-321. 1961.
55. _____. *et al.* Influence of soil oxygen on growth and mineral concentration of barley. *Agronomy Journal* 54(6):538-540. 1962.
56. _____. *et al.* Growth and mineral uptake of Newport bluegrass as affected by soil-oxygen. *Plant and Soil* 20(2):143-148. 1964.
57. _____. y STOLZY, L. H. Measurements of oxygen diffusion rates with the platinum microelectrodes. 1. Theory and equipment. *Hilgardia* 35(20):545-554. 1964.
58. LEYSHON, A. J. y SHEARD, R. W. Influence of short-term flooding on the growth and plant nutrient composition of barley. *Canadian Journal of Soil Science* 54(4):463-473. 1974.
59. LEEPER, G. W. Manganese deficiency of cereals, plot experiments and a new hypothesis. *Proceedings of the Royal Society* 47(2):225-228. 1935.
60. LEVITT, J. Excess water or flooding stress. In _____. *Responses of plants to environmental stresses*. 2 ed. New York, Academic Press, 1980. v. 2, pp. 213-280.
61. LYNCH, J. M. Ethylene in soil. *Nature* 256(5518):576-577. 1975.
62. McINTYRE, D. S. Characterizing soil aeration with a platinum microelectrode. 1. Response in relation to field moisture conditions and electrode diameter. *Australian Journal of Soil Research* 4(1):95-102. 1966.
63. McKEE, G. W. A coefficient for computing leaf area in hybrid corn. *Agronomy Journal* 56(2):240-241. 1964.
64. McMANNON, M. y CRAWFORD, R. M. M. A metabolic theory of flooding tolerance: the significance of enzyme distribution and behavior. *New Phytologist* 70(2):299-306. 1971.

65. MANDAL, L. N. Transformation of iron and manganese in waterlogged rice soils. *Soil Science* 91(2):121-126. 1961.
66. MARANVILLE, J. W. *et al.* Nutrient uptake in sorghum (*Sorghum bicolor* L. (Moench) grown under waterlogged conditions. In Annual Meeting of American Society of Agronomy, 75a, Washington, 1983. Abstracts. Madison, American Society of Agronomy, 1983. p. 46.
67. MEEK, B. D., GRASS, L. B. y MCKENZIE, A. J. Applied nitrogen losses in relation to oxygen status of soils. *Soil Science Society of America Journal* 33(4):575-578. 1969.
68. MULLER, L. Un aparato micro Kjeldhal simple para análisis rutinarias rápidas de materiales vegetales. *Turrialba (Costa Rica)* 11(1):17-25. 1961.
69. OLSON, R. A. y KURTZ, L. T. Crop nitrogen requirements, utilization and fertilization. In Stevenson, F. J. ed. Nitrogen in agriculture soils. Madison, American Society of Agronomy, 1932. pp. 567-604. (Agronomy Series no. 22).
70. PATRICK, H. y TURNER, F. T. Effect of redox potential on manganese transformation in waterlogged soil. *Nature* 220(5166):476-478. 1968.
71. PEARSALL, W. H. The investigations of wet soils and its agricultural implications. *Empire Journal of Experimental Agriculture* 18(72): 289-298. 1950.
72. PENNAN, H. L. Gas and vapour movement in the soil. II. The diffusion of vapours through porous solids. *Journal of Agricultural Sciences* 30(3):438-462. 1940.
73. PEREIRA, J. S. y KOZLOWSKI, T. T. Variations among woody angiosperms in response to flooding. *Physiologia Plantarum* 41(3):184-192. 1977.
74. PHILIPSON, J. J. y COUTTS, M. P. The tolerance of tree roots to waterlogging. III. Oxygen transport in lodgepole pine and Sitka spruce of primary structure. *New Phytologist* 80(2):341-349. 1978.
75. POEL, L. W. The estimation of oxygen diffusion rates in soils. *Journal of Ecology* 48(1):165-173. 1960.
76. PONNAMPERUMA, F. N. The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy* 24:29-96. 1972.
77. REID, A. S. J. y MILLER, M. H. The manganese cycle in soils. II. Forms of soil manganese in equilibrium with solution manganese. *Canadian Journal of Soil Science* 43(2):250-259. 1963.

78. ROBINSON, F. E. Required per cent air space for normal growth of sugar cane. *Soil Science* 98(3):206-207. 1964.
79. ROGERS, J. A. y DAVIES, G. E. The growth and chemical composition of four grass species in relation to soil moisture and aeration factors. *Journal of Ecology* 61:455-472. 1973.
80. SHERMAN, K. *et al.* Determination of active manganese in soils. *Soil Science* 54:253-257. 1942.
81. SLOVIK, K. *et al.* Influence of rootstocks, soil oxygen and moisture on the uptake and translocation of nutrients in young avocado plants. *Journal of American Society of Horticultural Science* 104(2):172-175. 1979.
82. SMITH, S. N. Response of imbred lines and crosses in maize to variations of nitrogen and phosphorus supplied as nutrients. *Journal of the American Society of Agronomy* 26(9):785-804. 1934.
83. SMITH, K. A. y RUSSEL, R. S. Ocurrence of ethylene and its significance in anaerobic soil. *Nature* 222(5195):769-771. 1969.
84. _____. y RESTALL, S. W. F. The ocurrence of ethylene in anaerobic soil. *Journal of Soil Science* 22(4):430-443. 1971.
85. SOJKA, R. E. y STOLZY, L. H. Soil-oxygen effects on stomatal response. *Soil Science* 130(6):350-358. 1980.
86. STOLZY, L. H. *et al.* Root growth and diffusion rates as functions of oxygen concentration. *Soil Science Society of America Proceedings* 25(6):463-467. 1961.
87. _____. y LETEY, J. Measurements of oxygen diffusion rates with the platinum microelectrodes. III. Correlation of plant response to soil oxygen diffusion rates. *Hilgardia* 35(20):567-576. 1964.
88. TAKAI, Y., KOYAMA, T. y JUMURA, T. Microbial metabolism in reduction process of paddy soils. I. *Soil and Plant Food* 2:63-66. 1956.
89. TAYLOR, S. A. Oxygen diffusion in porous media as a measure of soil aeration. *Soil Science Society of America Journal* 14:55-61. 1949.
90. TROUGHTON, A. The effect of aeration of the nutrient solution on the growth of *Lolium perenne*. *Plant and Soil* 36(1):93-108. 1972.

91. TROUGHT, M. C. T. y DREV, M. C. The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). II. Accumulation and redistribution of nutrients by the shoot. *Plant and Soil* 54(1): 77-94. 1980.
92. TURNER, F. T. y PATRICK JR. W. H. Chemical changes in waterlogged soils as a result of oxygen depletion. In *International Congress of Soil Science*, 90, Adelaide, 1968. Transactions. Sidney, International Society of Soil Science, 1968. pp. 53-65.
93. VOSE, P. B. Varietal differences in plant nutrition. *Herbage Abstracts* 33(1):1-13. 1963.
94. WAMPLE, R. L. y REID, D. M. Control of adventitious root production and hypocotyl hypertrophy of sunflower in response to flooding. *Physiologia Plantarum* 44(4):351-358. 1978.
95. _____, y REID, D. M. The role of endogenous auxins and ethylene in the formation of adventitious roots and hypocotyl hypertrophy in flooded sunflower plants. *Physiologia Plantarum* 45(2):219-226. 1979.
96. WATSON, E. R., LAPINS, P. y BARRON, R. J. W. Effects of waterlogging on the growth, grain and straw yield of wheat, barley and oats. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 16(78):114-122. 1976.
97. WESSELING, J. y VAN WIJK, W. R. Soil physical conditions in relation to drain depth. In Luthin, J. N. ed. *Drainage of agricultural lands*. Madison, American Society of Agronomy, 1957. pp. 461-472. (Agronomy Series no. 7).
98. YANG, SHANG FA. Regulation of ethylene biosynthesis. *HortScience* 15(3):238-243. 1980.
99. YU, P. T., STOLZY, L. H. y LETEY, J. Survival of plants under prolonged flooded conditions. *Agronomy Journal* 61(6):844-847. 1969.
100. ZOLEZZI, O. *et al.* Grain sorghum response to inundation duration at early reproductive growth stage. *Transactions of the ASAE* 21(4):687-690, 695. 1978.

7. A P E N D I C E

Cuadro 1A. Efecto de niveles de humedad sobre la humedad gravimétrica, humedad volumétrica y espacio aéreo, evaluados en cuatro épocas de muestreo.

Propiedades	Muestreo ^{1/}	Niveles de humedad ^{2/}				
		A	B	C	D	E
Humedad gravimétrica (%)	1	53,7	42,2	39,7	33,0	25,9
	2	50,8	43,8	40,3	32,4	25,6
	3	54,5	46,2	41,7	35,0	25,7
	4	51,6	45,7	40,7	29,0	25,8
	\bar{x}	52,6	44,5	40,6	32,3	25,7
Humedad volumétrica (%)	1	55,3	45,6	40,6	30,3	23,9
	2	52,4	47,3	41,2	29,8	23,7
	3	56,2	49,9	42,6	32,2	23,8
	4	52,9	49,3	41,6	26,6	23,8
	\bar{x}	54,2	48,0	41,5	29,7	23,8
Espacio aéreo (%)	1	2,9	8,5	15,9	30,5	36,8
	2	4,0	6,7	15,2	31,0	35,1
	3	0,5	4,1	13,9	28,6	35,0
	4	3,6	5,4	14,9	34,2	34,9
	\bar{x}	2,7	6,2	15,0	31,1	35,4

^{1/} Época de muestreo: 1 = inicio estadio de abultamiento, 2 = inicio floración, 3 = final floración, 4 = final cosecha.

^{2/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B = 0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm; C=0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D = 0,3-0,5 bares; E = 4,0-6,0 bares.

Cuadro 2A. Cuadrados medios, niveles de significancia y coeficientes de variabilidad para humedad gravimétrica, humedad volumétrica y espacio aéreo.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios ^{1/}		
		Humedad gravimétrica	Humedad volumétrica	Espacio aéreo
Repetición	2	0,72 ns	0,45 ns	4,66 ns
Muestreo (M)	3	14,56 ns	14,88 ns	19,69 ns
Error a	6	3,96	4,07	4,58
Nivel humedad (H)	4	1315,38 **	1907,15 **	2572,98 **
M x H	12	6,39 ns	6,31 ns	4,66 ns
Error b	32	1,94	3,28	5,60
Coefficientes de variabilidad (%)		3,6	4,6	13,07

^{1/} Nivel de significancia: ns = no significativo
 ** = altamente significativo (P < 0,01)

Cuadro 3A. Ecuaciones de regresión ajustadas para la variación en la tasa de difusión de oxígeno (TD0) en función del tiempo (T), incluyéndose los coeficientes de determinación (R^2).

Profundidad de evaluación (cm)	Nivel de humedad $\frac{1}{}$	Ecuaciones	Coefficientes de determinación $\frac{2}{}$
5	A	TD0= 20,40(T) ^{-0,2727}	0,9607**
	B	TD0= 68,05-2,016(T)+0,020(T) ²	0,8738**
	C	TD0= 74,90-1,891(T)+0,020(T) ²	0,8112**
10	A	TD0= 19,82(T) ^{-0,2556}	0,9401**
	B	TD0= 56,52-2,033(T)+0,023(T) ²	0,7880**
	C	TD0= 58,58-1,862(T)+0,023(T) ²	0,8026**
15	A	TD0= 19,53(T) ^{-0,2267}	0,8525**
	B	TD0= 28,93(T) ^{-0,1723}	0,8177**
	C	TD0= 36,95(T) ^{-0,1073}	0,7393**

$\frac{1}{}$ A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm; C= 0±0,3 bares y nivel de agua ausente.

$\frac{2}{}$ Niveles de significancia: **= altamente significativo (P< 0,01).

Cuadro 4A. Cuadrados medios, niveles de significancia y coeficientes de variabilidad para la tasa de difusión de oxígeno.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios ^{1/}	Coefficientes de variabilidad (%)
Repetición	2	76,27 ns	
Humedad (H)	2	8525,53 **	24,54
Error a	4	55,08	
Profundidad (P)	2	2436,24 **	21,85
H x P	4	533,09 **	
Error b	12	43,67	
Tiempo (T)	6	7546,13 **	11,09
P x T	12	484,36 **	
H x T	12	184,41 **	
H x P x T	24	45,39 **	
Error c	108	11,26	

^{1/} Niveles de significancia: ns = no significativo
 ** = altamente significativo (P < 0,01)

Cuadro 5A. Coeficientes de correlación entre humedad gravimétrica, espacio aéreo y tasa de difusión de oxígeno, evaluados durante el estadio de floración de las plantas ^{1/}.

Propiedades	Humedad volumétrica	Espacio aéreo	Tasa de difusión de oxígeno
Humedad gravimétrica	0,9779 **	-0,9345 **	-0,9909 **
Tasa de difusión	-0,9545 **	0,9038 **	
Espacio aéreo	-0,9877 **		

^{1/} Nivel de significancia: ** = altamente significativo (P < 0,01)

Cuadro 6A. Prueba de F, niveles de significancia y coeficientes de variabilidad para variables evaluadas en plantas de 10 líneas de sorgo.

Variables	Prueba de F ^{1/}			Coeficientes de variabilidad (%)
	Humedad (H)	Líneas (L)	H x L	
Producción de granos	53,30**	18,22**	2,06**	16,5
Biomasa aérea total	53,16**	36,84**	3,27**	14,4
Biomasa hojas	107,21**	76,62**	4,91**	11,1
Area foliar (90 días)	48,46**	23,12**	1,94**	16,0
Altura de plantas (90 días)	35,08**	21,27**	3,39**	6,5
Resistencia estomática ^{2/}	83,47**	2,32*	1,90ns	17,9
Clorosis ^{3/}	1424,18**	5,46**	3,77**	29,6
Porosidad raíces ^{3/}	129,38**	3,22**	5,12**	26,4
Raíces superficiales (peso) ^{4/}	166,60**	4,90**	3,86**	38,8
Raíces secundarias (N°) ^{5/}	4,45ns	30,24**	2,31**	7,7
Concentración: -nitrógeno	297,70**	10,10**	1,21ns	8,6
-fósforo	91,11**	2,71**	0,98ns	16,6
-potasio	14,55**	24,82**	1,16ns	9,7
-calcio	1,00ns	4,75**	0,87ns	12,6
-magnesio	3,07ns	2,85**	0,90ns	18,2
-azufre	5,95*	8,01**	1,16ns	8,6
-manganeso	101,95**	8,15**	2,86**	16,0
-hierro	0,38ns	0,87ns	0,99ns	23,9
-zinc	16,73**	2,07*	1,44ns	19,0

^{1/} Niveles de significancia: ns= no significativo; **P< 0,05; ***= P< 0,01.

^{2/} Variable evaluada en los tratamientos A, D y E.

^{3/} Variables evaluadas en los tratamientos A y D.

^{4/} Variable evaluada en los tratamientos A, B y D.

^{5/} Variable evaluada en los tratamientos A, B, C y D.

Cuadro 7A. Coeficientes de correlación entre variables de respuesta, evaluadas en plantas de líneas de sorgo bajo condiciones de saturación hídrica del suelo ^{1/}.

Variables	Producción de granos	Biomasa aérea total	Biomasa de hojas	Area foliar	Altura de plantas
Resistencia estomática	0,1067ns	-0,0187ns	-0,0414ns	0,0944ns	-0,0851ns
Clorosis	-0,4448*	-0,5422**	-0,5609**	-0,5738**	-0,3593*
Porosidad raíces	0,0130ns	0,2073ns	0,3399ns	0,2903ns	0,0578ns
Raíces secundarias	-0,2927ns	0,2278ns	0,1451ns	0,1392ns	0,2143ns
Raíces superficiales	0,3487ns	0,3169ns	0,3351ns	0,3164ns	0,1172ns
Concentración N	0,4926*	0,2725ns	0,2773ns	0,2962ns	-0,1866ns
P	0,5536*	0,3279ns	0,2753ns	0,3365ns	-0,0218ns
K	0,0994ns	0,0589ns	0,1110ns	0,1128ns	0,0420ns
Ca	0,2079ns	0,0573ns	0,0495ns	0,1776ns	0,1407ns
Mg	0,0545ns	0,0281ns	0,0926ns	0,0939ns	-0,1667ns
S	-0,1108ns	-0,1455ns	-0,0104ns	0,0428ns	-0,4527ns
Mn	-0,3511*	-0,4680**	-0,4906**	-0,4532*	-0,3148ns
Fe	-0,5213**	-0,4900**	-0,4511*	-0,4611*	-0,4551*
Zn	-0,1301ns	-0,1711ns	-0,1882ns	-0,1206ns	-0,2093ns

^{1/} Nivel de significancia: ns = no significativo
 * = significativo (P < 0,05)
 ** = altamente significativo (P < 0,01).

Cuadro 8A. Efecto de la sumersión de semillas de líneas de sor-go durante seis días, sobre la emergencia de plántu-las normales.

Líneas de sorgo ^{2/}	Plántulas normales ^{1/}		Reducción en plántulas normales ^{3/} (%)
	De semillas no sumergidas	De semillas sumergidas por seis días	
1	62,3 ± 3,4	62,0 ± 10,7	0,5
2	84,1 ± 1,8	63,2 ± 1,9	24,9
3	90,9 ± 1,1	15,9 ± 4,5	82,5
4	93,0 ± 1,7	30,7 ± 8,9	67,3
5	60,4 ± 8,3	10,0 ± 1,8	83,5
6	88,3 ± 0,6	67,9 ± 1,7	23,1
7	83,9 ± 4,7	43,7 ± 8,9	47,9
8	87,9 ± 3,5	64,2 ± 6,9	27,0
9	61,5 ± 8,7	37,0 ± 1,6	39,8
10	85,5 ± 4,3	55,3 ± 9,6	35,3

^{1/} Datos promedios de cuatro repeticiones ± una desviación es-tándar.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

^{3/} Relativo al número de plántulas normales originadas de semi-llas no sumergidas.

Cuadro 9A. Concentración de fósforo (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en las líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	0,116	0,180	0,220	0,219	0,245	0,196
2	0,122	0,186	0,202	0,232	0,268	0,202
3	0,112	0,171	0,212	0,233	0,227	0,191
4	0,091	0,157	0,198	0,232	0,223	0,180
5	0,088	0,137	0,203	0,198	0,175	0,160
6	0,122	0,161	0,217	0,237	0,247	0,197
7	0,116	0,169	0,225	0,224	0,208	0,188
8	0,112	0,169	0,210	0,224	0,223	0,188
9	0,120	0,159	0,201	0,233	0,233	0,189
10	0,111	0,168	0,203	0,207	0,210	0,180
Media	0,111	0,166	0,209	0,224	0,226	-

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey, $P < 0,05$): medias de líneas= 0,037; medias de niveles de humedad= 0,026; líneas en cada nivel de humedad= 0,082; niveles de humedad en cada línea= 0,070.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la Sección 3.3.

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm; C= 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

Cuadro 10A. Concentración de potasio (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en las líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	2,84	3,47	3,90	3,48	3,64	3,47
2	2,50	3,46	4,19	3,45	3,44	3,41
3	2,36	3,02	3,02	2,73	2,72	2,77
4	1,83	2,33	2,72	2,74	2,78	2,48
5	2,63	3,12	4,05	3,05	3,92	3,44
6	2,56	3,08	3,77	3,48	3,64	3,31
7	2,63	3,55	3,85	3,90	4,11	3,61
8	1,82	2,78	3,03	2,74	2,92	2,66
9	2,47	3,33	3,66	3,73	3,49	3,34
10	2,55	3,61	3,93	3,50	3,44	3,41
Media	2,42	3,18	3,61	3,33	3,41	-

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey $P < 0,05$): medias de líneas= 0,37; medias de niveles de humedad= 0,58; líneas en cada nivel de humedad= 0,82; niveles de humedad en cada línea= 0,83.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la Sección 3.3.

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares y nivel de agua 20-25 cm; C= 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

Cuadro 11A. Concentración de azufre (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	0,137	0,168	0,177	0,173	0,160	0,163
2	0,137	0,158	0,154	0,170	0,158	0,155
3	0,156	0,175	0,175	0,161	0,172	0,168
4	0,116	0,141	0,153	0,163	0,155	0,146
5	0,121	0,137	0,160	0,144	0,147	0,142
6	0,144	0,139	0,152	0,172	0,173	0,156
7	0,148	0,174	0,183	0,193	0,180	0,176
8	0,118	0,152	0,167	0,164	0,169	0,154
9	0,148	0,167	0,163	0,175	0,160	0,163
10	0,137	0,168	0,171	0,161	0,157	0,159
Media	0,136	0,158	0,165	0,168	0,163	-

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey $P < 0,05$): medias de líneas= 0,016; medias de niveles de humedad= 0,025; líneas en cada nivel de humedad= 0,034; niveles de humedad en cada línea= 0,036.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm; C= 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

Cuadro 12A. Concentración de calcio (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	0,48	0,42	0,41	0,44	0,41	0,43
2	0,49	0,42	0,37	0,43	0,37	0,42
3	0,42	0,39	0,36	0,41	0,36	0,39
4	0,35	0,36	0,34	0,38	0,35	0,36
5	0,44	0,38	0,39	0,39	0,37	0,39
6	0,42	0,38	0,35	0,43	0,33	0,38
7	0,45	0,44	0,43	0,50	0,41	0,45
8	0,40	0,42	0,41	0,55	0,44	0,44
9	0,48	0,38	0,37	0,45	0,35	0,41
10	0,42	0,39	0,42	0,44	0,35	0,40
Media	0,43	0,40	0,38	0,44	0,37	-

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey $P < 0,05$): medias de líneas= 0,06; medias de niveles de humedad= ns; líneas en cada nivel de humedad = 0,13; niveles de humedad en cada línea= ns.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm; C= 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

Cuadro 13A. Concentración de magnesio (%) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	0,52	0,58	0,42	0,69	0,53	0,55
2	0,48	0,48	0,56	0,69	0,58	0,56
3	0,40	0,45	0,50	0,60	0,50	0,49
4	0,37	0,38	0,43	0,55	0,50	0,45
5	0,40	0,57	0,53	0,55	0,58	0,53
6	0,46	0,52	0,50	0,65	0,60	0,55
7	0,49	0,56	0,54	0,81	0,61	0,60
8	0,41	0,54	0,45	0,71	0,57	0,54
9	0,44	0,52	0,59	0,51	0,48	0,51
10	0,45	0,57	0,54	0,62	0,53	0,54
Media	0,44	0,52	0,51	0,64	0,55	

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey; $P < 0,05$): medias de líneas= 0,11; medias de niveles de humedad= ns; líneas en cada nivel de humedad= 0,25; niveles de humedad en cada línea= ns.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares nivel de agua a 20-25 cm; C= 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6-0 bares.

Cuadro 14A. Concentración de hierro (ppm) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	154	108	111	91	123	117
2	111	100	148	107	114	116
3	120	100	116	113	126	115
4	111	97	112	167	101	118
5	118	99	125	87	106	107
6	111	89	108	99	112	104
7	102	103	125	108	133	114
8	103	103	109	86	101	100
9	110	97	100	92	121	104
10	113	112	107	107	104	109
Media	115	110	116	106	114	-

^{1/} Las variaciones debidas a los tratamientos no fueron significativas.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3 .

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares nivel de agua a 20-25 cm; C= 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

Cuadro 15A. Concentración de zinc (ppm) en la biomasa de la parte aérea de las plantas, en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	66	59	67	88	105	77
2	61	70	70	116	116	87
3	52	67	58	100	114	78
4	53	62	99	91	99	81
5	48	63	71	80	82	69
6	53	54	82	82	93	73
7	42	79	58	79	98	71
8	66	61	64	90	100	76
9	48	62	59	97	111	73
10	61	64	66	72	97	72
Media	55	64	69	88	102	

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey $P < 0,05$): medias de líneas= 17; medias de niveles de humedad= 23; líneas en cada nivel de humedad= 38; niveles de humedad en cada línea 36.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares nivel de agua a 20-25 cm; C= 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

Cuadro 16A. Area foliar ($\text{cm}^2/\text{planta}$) en plantas de líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad 1/.

Líneas de sorgo <u>2/</u>	Niveles de humedad <u>3/</u>					Media
	A	B	C	D	E	
1	239	455	553	429	299	395
2	271	499	551	503	297	424
3	219	412	368	342	174	303
4	284	393	518	346	178	344
5	292	767	653	599	316	525
6	419	715	629	513	381	531
7	618	677	661	507	461	585
8	342	564	619	494	309	466
9	335	657	608	483	327	482
10	441	651	652	611	319	535
Medias	346	579	581	483	306	-

1/ Diferencias mínimas significativas (Tukey, $P < 0,05$): medias de líneas= 87; medias de niveles de humedad= 90; líneas en cada nivel de humedad= 194; niveles de humedad en cada línea= 161.

2/ Para identificar líneas de sorgo ver la Sección 3.3.

3/ A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B=0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm; C= 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

Cuadro 17A. Altura media (cm/planta) en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	72,7	106,3	90,0	82,7	65,3	84,2
2	79,0	84,3	100,7	81,3	60,3	81,1
3	67,3	91,3	81,0	79,3	54,3	74,6
4	83,0	88,3	97,3	84,7	58,3	82,3
5	102,3	115,0	118,0	93,7	71,7	100,1
6	85,0	93,3	97,3	86,7	63,7	85,2
7	99,3	104,3	89,3	85,0	68,0	89,2
8	85,0	97,7	106,3	92,7	64,0	89,1
9	78,3	101,7	103,7	87,0	68,0	87,7
10	87,3	103,7	95,0	94,3	67,7	89,6
Media	76,3	98,6	97,9	86,7	64,5	-

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey, $P < 0,05$): medias de líneas = 6,7; medias de niveles de humedad = 11,4; líneas en cada nivel de humedad = 14,9; niveles de humedad en cada línea = 15,5.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la Sección 3.3.

^{3/} A= cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B= 0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm; C= 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D= 0,3-0,5 bares; E= 4,0-6,0 bares.

Cuadro 18A. Biomasa de hojas (g/planta) en líneas de sorgo sometidas a diferentes niveles de humedad ^{1/}.

Líneas de sorgo ^{2/}	Niveles de humedad ^{3/}					Media
	A	B	C	D	E	
1	1,11	1,56	1,99	1,65	0,99	1,46
2	1,28	1,74	2,12	1,70	1,02	1,57
3	1,08	1,29	1,35	1,29	0,64	1,13
4	1,20	1,35	1,56	1,10	0,66	1,17
5	1,47	3,29	3,14	2,82	1,59	2,46
6	1,77	2,13	2,12	2,09	1,31	1,83
7	2,61	2,45	2,33	2,22	1,51	2,22
8	1,67	1,93	2,14	2,07	1,01	1,76
9	1,59	2,22	2,23	1,94	1,20	1,84
10	2,08	2,64	2,84	2,19	1,20	2,19
Media	1,59	2,06	2,18	1,91	1,11	-

^{1/} Diferencias mínimas significativas (Tukey, $P < 0,05$): medias de líneas = 0,23; medias de niveles de humedad = 0,20; líneas en cada nivel de humedad = 0,52; niveles de humedad en cada línea = 0,45.

^{2/} Para identificar líneas de sorgo ver la Sección 3.3.

^{3/} A = cero bares y nivel de agua a 10-15 cm; B = 0-0,03 bares y nivel de agua a 20-25 cm; C = 0-0,03 bares y nivel de agua ausente; D = 0,3-0,5 bares; E = 4,0-6,0 bares.

Cuadro 19A. Ecuaciones de regresión entre la humedad gravimétrica (HG) y las producciones de granos y biomasa en cada línea de sorgo, HG en la producción máxima y coeficientes de determinación (R²).

Líneas 1/ de sorgo	Ecuaciones	HG en la producción máxima (%)	Coefficientes de determinación 2/
	Producción de granos (Pg)		
1	Pg= -30,533+1,901(HG)-0,0241(HG) ²	39,44	0,8479 **
2	Pg= -22,836+1,477(HG)-0,0187(HG) ²	39,49	0,7839 **
3	Pg= -12,899+0,876(HG)-0,0113(HG) ²	38,76	0,7562 **
4	Pg= -18,592+1,163(HG)-0,0145(HG) ²	40,27	0,7872 **
5	Pg= -30,090+1,966(HG)-0,0257(HG) ²	38,25	0,8285 **
6	Pg= -19,059+1,344(HG)-0,0173(HG) ²	38,84	0,6834 **
7	Pg= -11,034+0,891(HG)-0,0119(HG) ²	40,50	0,5713 **
8	Pg= -21,859+1,484(HG)-0,0193(HG) ²	38,44	0,7406 **
9	Pg= -23,044+1,557(HG)-0,0201(HG) ²	38,73	0,8000 **
10	Pg= -25,147+1,660(HG)-0,0215(HG) ²	38,60	0,8302 **
	Producción de biomasa (Pb)		
1	Pb= -53,549+3,329(HG)-0,0417(HG) ²	39,92	0,8611 **
2	Pb= -41,248+2,636(HG)-0,0327(HG) ²	40,31	0,8172 **
3	Pb= -24,055+1,589(HG)-0,0198(HG) ²	40,13	0,7337 **
4	Pb= -31,528+1,950(HG)-0,0233(HG) ²	41,84	0,8055 **
5	Pb= -66,653+4,251(HG)-0,0538(HG) ²	36,15	0,8704 **
6	Pb= -31,445+2,197(HG)-0,0270(HG) ²	40,68	0,7562 **
7	Pb= -12,414+1,074(HG)-0,0105(HG) ²	51,14	0,7757 **
8	Pb= -39,687+2,615(HG)-0,0321(HG) ²	40,73	0,7550 **
9	Pb= -44,556+2,897(HG)-0,0361(HG) ²	40,12	0,7858 **
10	Pb= -61,800+3,828(HG)-0,0467(HG) ²	40,98	0,8642 **

1/ Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

2/ Nivel de significancia: ** altamente significativo (P < 0,01).

Cuadro 20A. Ecuaciones de regresión entre la tasa de difusión de oxígeno (TDO) y las producciones de granos y biomasa en cada línea de sorgo, TDO en la producción máxima y coeficientes de determinación (R^2).

Líneas de sorgo	1/ Ecuaciones	TDO en la producción máxima ($g \cdot 10^{-8} \text{ cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$)	Coefficientes de determinación
1	Producción de granos (Pg)		
1	Pg= -0,166+0,458(TD0)-0,0069(TD0) ²	35,78	0,7765 **
2	Pg= 0,410+0,403(TD0)-0,0063(TD0) ²	31,98	0,7754 **
3	Pg= 0,687+0,197(TD0)-0,0027(TD0) ²	37,88	0,7735 **
4	Pg= 0,507+0,311(TD0)-0,0050(TD0) ²	31,10	0,7315 **
5	Pg= 0,311+0,388(TD0)-0,0050(TD0) ²	38,80	0,6726 **
6	Pg= 2,146+0,287(TD0)-0,0041(TD0) ²	35,00	0,5105 *
7	Pg= 4,397+0,153(TD0)-0,0022(TD0) ²	34,77	0,4752 *
8	Pg= 0,694+0,349(TD0)-0,0046(TD0) ²	37,93	0,8511 **
9	Pg= 0,696+0,419(TD0)-0,0064(TD0) ²	32,73	0,6478 **
10	Pg= 0,414+0,383(TD0)-0,0053(TD0) ²	36,13	0,7343 **
	Producción de biomasa (Pb)		
1	Pb= 1,196+0,793(TD0)-0,0125(TD0) ²	31,72	0,7432 **
2	Pb= 2,493+0,670(TD0)-0,0110(TD0) ²	30,45	0,7426 **
3	Pb= 2,814+0,314(TD0)-0,0046(TD0) ²	34,13	0,6224 *
4	Pb= 3,579+0,443(TD0)-0,0078(TD0) ²	28,39	0,6236 *
5	Pb= 3,664+0,828(TD0)-0,0116(TD0) ²	35,69	0,5882 *
6	Pb= 7,309+0,455(TD0)-0,0075(TD0) ²	30,33	0,2773 ns
7	Pb= 15,39-0,0666(TD0)	-	0,4323 *
8	Pb= 5,905+0,501(TD0)-0,0076(TD0) ²	32,96	0,6761 **
9	Pb= 3,857+0,692(TD0)-0,0114(TD0) ²	30,35	0,5480 *
10	Pb= 5,641+0,788(TD0)-0,0132(TD0) ²	29,85	0,5884 *

1/ Para identificar líneas de sorgo ver la sección 3.3.

2/ Niveles de significancia: ns= no significativo;
 *= significativo ($P < 0,05$);
 **= altamente significativo ($P < 0,01$).