

## Efecto del déficit hídrico aplicado durante diferentes etapas del desarrollo de *Panicum maximum* Jacq<sup>1</sup>

Water stress effects at different growth stages of *Panicum maximum* Jacq.

María Eugenia González<sup>2</sup>  
Alejandra Pérez<sup>2</sup>

### Resumen

El pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq) es una de las especies forrajeras más extendidas en las zonas tropicales donde presenta un gran polimorfismo que incide en su valor agronómico. Se ha reportado cierta información sobre el efecto del déficit hídrico en el pasto guinea, pero no se ha determinado si su sensibilidad al déficit varía con la fase del desarrollo en que se encuentre la planta. El objetivo de este trabajo es determinar si la respuesta del pasto guinea al déficit hídrico depende de su estado de desarrollo en el momento del déficit, y si varía a su vez en plantas con un ciclo previo de deficiencia hídrica. Las semillas fueron sembradas en bolsas de 50 kg de capacidad bajo condiciones ambientales de campo. El déficit se indujo por suspensión de la irrigación durante las etapas vegetativa, reproductiva y ambas etapas. El diseño experimental empleado fue de bloques al azar con 5 repeticiones. Se analizaron parámetros de crecimiento a partir de cinco cosechas al inicio y al final de cada deficiencia hídrica y parámetros fisiológicos. La producción de biomasa sólo fue afectada por el déficit cuando se aplicó en la etapa reproductiva. Se encontró cierto tipo de tolerancia en el peso seco total y de los culmos con una doble aplicación de deficiencia hídrica en un mismo grupo de plantas. El área foliar se redujo con el déficit hídrico siendo mayor cuando se aplicó en la etapa reproductiva. Similarmente, la relación de área foliar (RAF), disminuyó por efecto del déficit durante ambas etapas, siendo más afectada en la reproductiva. En la etapa vegetativa, la RAF disminuyó debido a reducciones en la relación de peso foliar (RPF), en contraste con las reducciones debidas a disminuciones en el área foliar específica (AFE) durante la etapa reproductiva. La aplicación de un segundo

Recibido el: 16-01-94 • Aceptado: el 04-06-95

1. Proyecto N° 440-89 financiado por el Consejo Científico y Humanístico de la Universidad del Zulia.

2. Laboratorio de Ecofisiología. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad del Zulia. Apartado 526. Maracaibo, Venezuela.

ciclo no altera estos resultados. La velocidad neta de asimilación (VNA), la velocidad relativa de crecimiento (VRC) y la duración del área foliar (DAF) fueron afectados solamente por el déficit aplicado en la etapa reproductiva. Los valores del potencial hídrico foliar y la fotosíntesis neta disminuyeron por efecto del déficit durante ambas etapas, obteniéndose reducciones mayores durante la etapa reproductiva. La aplicación de dos ciclos de deficiencia hídrica a un mismo grupo de plantas generó valores nulos en la fotosíntesis neta. En conclusión, la aplicación de un déficit hídrico durante la fase reproductiva tiene un efecto más pronunciado en el crecimiento y la fisiología de las plantas de guinea.

**Palabras claves:** *Panicum maximum*, guinea, déficit hídrico, análisis de crecimiento, fotosíntesis, potencial hídrico.

## Abstract

Guinea grass (*Panicum maximum* Jacq) is one of the most widely distributed forage species of tropical areas where it shows a great polymorphism which influences its agronomic value. Some information has been reported about water stress effects on guinea grass, but it has not been determined if its sensitivity to stress varies with the growth stage. The objective of this work is to investigate this response, and also to determine any possible change with a previous water deficiency. Seeds were planted in 50 Kg plastic pots under field environmental conditions. Water stress was induced by withholding irrigation either during vegetative, reproductive or both stages. The experimental design was a randomized block with five replications. Growth and physiological parameters were analyzed in five harvests at the beginning and end of each water stress cycle. Biomass production was only affected by water stress when it was applied during reproductive growth. Some degree of tolerance was found in culm and total dry weight with a double application of water stress. Leaf area was reduced by water stress, and this effect was greater during reproductive growth. Similarly, leaf area ratio (LAR) decreased during both growth stages, and this effect was greater during reproductive growth. The decrease in LAR during vegetative growth was due to reductions in leaf weight ratio (LWR), in contrast with the reductions due to decreases in specific leaf area (SLA) during reproductive growth. The application of a second water stress did not alter these results. Net assimilation rate (NAR), relative growth rate (RGR) and leaf area duration (LAD) were altered by water stress only during reproductive growth. Leaf water potential and net photosynthesis were decreased by water stress during both stages. Greater reductions were obtained during both stages. Two water stress cycles applied to the same group of plants significantly decreased net photosynthesis. In conclusion,

water stress applied during the reproductive stage had a more pronounced effect on growth and physiological behaviour of guinea grass plants.

**Key words:** *Panicum maximum*, guinea grass, water stress, growth analysis, photosynthesis, water potential.

## Introducción

Uno de los factores de restricción más importante de los cultivos tropicales es la carencia de un abastecimiento adecuado de agua durante el desarrollo de las cosechas. En Venezuela son muy pocas las áreas de cultivo que reciben suficiente agua durante todo el año. Por otra parte, los suelos en general presentan baja retención de humedad (5).

La literatura indica que casi cualquier proceso fisiológico puede ser alterado si ocurre un déficit hídrico severo o lo suficientemente largo (6, 21). El déficit hídrico en las plantas es el resultado de una combinación compleja de factores del suelo, la planta y la atmósfera, los cuales interactúan entre sí controlando la velocidad de absorción y la pérdida de agua por la planta (8). Se han reportado diferencias en la sensibilidad de muchas plantas al déficit hídrico (2, 4, 7, 22, 25). Numerosas especies son especialmente sensibles durante la iniciación floral y la floración; mientras que un grupo más reducido es más sensible durante la formación del fruto y desarrollo de las semillas (10). En el caso del trigo, se ha reportado que presenta una mayor sensibilidad al déficit durante la iniciación floral que durante otros estados de desarrollo (23). En la soya, el déficit causa más deterioro cuando ocurre la formación de la vaina y desarrollo del grano (22).

Se sabe que las respuestas fisiológicas de las plantas al déficit hídrico dependen de la historia previa de deficiencias de agua. McCree (15) y Brown (3) reportan que las respuestas de las plantas de sorgo y algodón son alteradas por el precondicionamiento al déficit hídrico. En ambos casos, los estomas de las plantas precondicionadas se mantuvieron abiertos a potenciales hídricos menores que aquellos requeridos para el cierre estomático en las plantas con buena irrigación.

Se ha reportado cierta información sobre las respuestas del pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq var. *trichoglume*) al déficit hídrico (11, 12, 26, 27, 28). Sin embargo, en ningún caso se ha comparado la sensibilidad del pasto guinea al déficit hídrico durante las distintas fases de su desarrollo. Por otra parte, no se ha estudiado si la exposición previa a un déficit hídrico puede inducir algún tipo de tolerancia a ciclos subsiguientes.

Sionit *et al.* (24) demostraron que la maleza *Eleusine indica* presenta durante la floración mayores potenciales de presión a cualquier potencial hídrico y una menor disminución de su biomasa total, comparada con plantas sometidas a déficit durante la etapa vegetativa, o precondicionadas al déficit.

Por lo tanto, es importante determinar si existe una diferencia en la sensibilidad al déficit hídrico en las etapas vegetativa y reproductiva del desarrollo, así como determinar si la exposición previa puede inducir

tolerancia a un ciclo subsiguiente, ya que ésto permite contribuir al manejo y utilización adecuada del riego, como complemento de las lluvias en zonas donde así se requiere.

## Materiales y métodos

El presente trabajo se realizó en un área abierta bajo condiciones ambientales de campo en un clima muy seco tropical. Las muestras de suelo fueron extraídas de la zona de El Laberinto (Edo. Zulia), con un alto nivel de disturbación. El suelo empleado fue del tipo sandy-clay paleustalfs (arcillo-arenoso) con las siguientes características: un ph de 6.2 a 6.4, 5 g/kg de P, 40 a 100 g/Kg de K y 1.32 a 1.36 de materia orgánica para los sustratos de 20 a 40 cm y de 0 a 20 cm respectivamente(17). Se emplearon las técnicas de Black (1) para estas determinaciones.

Las semillas del pasto guinea (*Panicum maximum* Jacq) fueron sembradas en bolsas de polietileno de 50 Kg de capacidad y colocadas sobre plataformas de cemento. Se realizaron tres raleos para obtener una población uniforme de una planta por bolsa, y se emplearon cinco semanas para el establecimiento del pasto.

Todas las plantas fueron fertilizadas dos meses después del establecimiento del pasto con 100 Kg/Ha de N, 50 Kg/Ha de P y 50 Kg/Ha de K. El riego se realizó interdiario, excepto en las plantas sometidas a déficit.

El experimento constó de tres tratamientos y de plantas control, el

tratamiento vegetativo (Veg), en el cual se aplicó un déficit hídrico durante la etapa vegetativa del desarrollo (DH<sub>1</sub>); tratamiento reproductivo (Rep) con aplicación de la deficiencia hídrica durante la etapa reproductiva (DH<sub>2</sub>) y finalmente el tratamiento vegetativo-reproductivo (Veg-Rep) con doble ciclo de aplicación. Cada uno de los ciclos presentó características individuales en cuanto a la duración y la intensidad, teniendo DH<sub>1</sub> una duración de 28 días a una velocidad de 0.05 MPa/d mientras que DH<sub>2</sub> tuvo una duración de 8 días a una velocidad de 0.18 MPa/d para el tratamiento Rep y de 0.31 MPa/d para el tratamiento Veg-Rep. El tiempo de evaluación fué de 13 semanas.

Los parámetros de crecimiento fueron obtenidos a partir de cinco cosechas llevadas a cabo al principio y al final de cada período de deficiencia hídrica. Los parámetros calculados fueron los siguientes: relación de área foliar (RAF), relación de peso foliar (RPF), área foliar específica (AFE), duración del área foliar (DAF), velocidad neta de asimilación (VNA) y velocidad relativa de crecimiento (VRC). Estos fueron analizados de acuerdo a las técnicas de Kvet *et al.* (9), descritas por Patterson *et al.* (19). El área foliar expuesta fue

**Cuadro 1. Valores promedio de la producción de peso seco (g) y área foliar (dm<sup>2</sup>) en cada una de las cosechas de las plantas de guinea sometidas a deficiencia hídrica durante diferentes etapas del desarrollo.**

Cosecha	Control	Veg	Veg-Rep	Rep	
1	H. Verdes	30.0 <sup>a</sup>	33.0 <sup>a</sup>	30.1 <sup>a</sup>	
	H. Secas	3.0 <sup>a</sup>	0.0 <sup>a</sup>	8.0 <sup>b</sup>	
	Culmos	22.6 <sup>a</sup>	33.2 <sup>a</sup>	23.8 <sup>a</sup>	
	Raíz	65.9 <sup>a</sup>	69.7 <sup>a</sup>	50.9 <sup>a</sup>	
	Peso Total	121.5 <sup>a</sup>	135.5 <sup>a</sup>	105.6 <sup>a</sup>	
	Area Foliar	529.6 <sup>a</sup>	493.3 <sup>a</sup>	581.4 <sup>a</sup>	
2	H. Verdes	443.0 <sup>b</sup>	345.6 <sup>a</sup>	337.0 <sup>a</sup>	
	H. Secas	176.6 <sup>a</sup>	168.3 <sup>a</sup>	247.0 <sup>a</sup>	
	Culmos	450.0 <sup>a</sup>	402.6 <sup>a</sup>	432.6 <sup>a</sup>	
	Raíz	944.0 <sup>a</sup>	1175.0 <sup>a</sup>	1266.3 <sup>a</sup>	
	Peso Total	2013.6 <sup>a</sup>	2091.6 <sup>a</sup>	2283.6 <sup>a</sup>	
	Area Foliar	748.9 <sup>b</sup>	555.6 <sup>a</sup>	511.6 <sup>a</sup>	
3	H. Verdes	1613.5 <sup>a</sup>	1907.0 <sup>ab</sup>	1936.0 <sup>ab</sup>	2030.0 <sup>b</sup>
	H. Secas	480.0 <sup>a</sup>	527.3 <sup>a</sup>	580.6 <sup>a</sup>	490.2 <sup>a</sup>
	Culmos	1970.5 <sup>a</sup>	2273.5 <sup>a</sup>	2379.6 <sup>a</sup>	2281.0 <sup>a</sup>
	Raíz	2126.0 <sup>a</sup>	2712.0 <sup>b</sup>	2736.0 <sup>b</sup>	2742.6 <sup>b</sup>
	Peso Total	6190.6 <sup>a</sup>	7419.8 <sup>a</sup>	7632.2 <sup>a</sup>	7543.8 <sup>a</sup>
	Area Foliar	2982.3 <sup>a</sup>	3256.9 <sup>a</sup>	3474.7 <sup>a</sup>	3563.9 <sup>a</sup>
4	H. Verdes	1960.0 <sup>b</sup>		897.0 <sup>a</sup>	985.3 <sup>a</sup>
	H. Secas	790.0 <sup>a</sup>		2052.0 <sup>c</sup>	1694.6 <sup>b</sup>
	Culmos	2425.5 <sup>b</sup>		2107.5 <sup>ab</sup>	1959.3 <sup>a</sup>
	Raíz	1916.0 <sup>b</sup>		2228.0 <sup>b</sup>	1751.6 <sup>a</sup>
	Peso Total	7091.5 <sup>b</sup>		7284.5 <sup>b</sup>	6390.8 <sup>a</sup>
	Area Foliar	3471.9 <sup>b</sup>		493.3 <sup>a</sup>	670.5 <sup>a</sup>
5	H. Verdes	2429.0 <sup>a</sup>		2872.5 <sup>b</sup>	2898.0 <sup>b</sup>
	H. Secas	2831.0 <sup>a</sup>		2764.5 <sup>a</sup>	2717.0 <sup>a</sup>
	Culmos	4369.0 <sup>a</sup>		4543.0 <sup>a</sup>	4559.7 <sup>a</sup>
	Raíz	3615.0 <sup>a</sup>		4022.0 <sup>b</sup>	3575.5 <sup>a</sup>
	Peso Total	13244.0 <sup>a</sup>		14382.0 <sup>b</sup>	13750.0 <sup>b</sup>
	Area Foliar	3398.9 <sup>a</sup>		3832.3 <sup>b</sup>	3757.5 <sup>b</sup>

1 Para una misma fila los valores con letras diferentes son estadísticamente diferentes para  $P < .05$ , según el test de Tukey.

determinada empleando para ello un medidor de área foliar marca LiCor modelo LI 3100.

Las mediciones de fotosíntesis neta y conductancia estomática se realizaron al mediodía, utilizando un sistema portátil de fotosíntesis marca LiCor modelo LI 6200. Las determinaciones del potencial hídrico se realizaron en la misma planta donde se determinó la fotosíntesis, empleando una cámara de presión marca Soil Moisture modelo 3000,

empleando nitrógeno como gas nerte. La pérdida de agua por la hoja después del corte fue minimizada encerrándolas en bolsas plásticas con un papel humedecido hasta terminar su determinación.

El análisis estadístico empleado fue Bloques al Azar con cinco repeticiones empleando en todos los casos dos muestras por tratamiento por bloque haciendo un total de 200 plantas. Se empleó el test de Tukey para la comparación de medias.

## Resultados y discusión

### 1. Producción de Biomasa

De manera general se observa que los componentes de la biomasa más afectados por el déficit hídrico son las hojas, seguida de los culmos y el peso seco total (Cuadro 1). En contraste la aplicación del déficit hídrico no genera diferencias significativas en las raíces (Cuadro 1).

La producción de biomasa fué poco sensible al déficit aplicado en la etapa vegetativa, presentando solamente una disminución en las hojas verdes. En contraste, cuando la deficiencia hídrica fue aplicada en la etapa reproductiva se presentaron disminuciones en todos los componentes de la biomasa.

Se observa cierto tipo de tolerancia al déficit cuando éste se aplica por segunda vez en el peso de los culmos y las raíces, ya que los valores obtenidos son estadísticamente semejantes a los de las plantas control (Cuadro 1, cosecha 4).

Durante ambos ciclos de reirrigación se observa una recuperación

completa de las plantas (Cuadro 1 cosecha 3 y 5) presentando al final de la experiencia valores superiores en el peso seco total, comparado con las plantas control (Cuadro 1 cosecha 5).

### 2. Area Foliar

El déficit hídrico afecta considerablemente el área foliar total durante ambas etapas de aplicación, siendo mayor durante el déficit en la etapa reproductiva (29% para Veg y 84% para Rep, Cuadro 1). Por otra parte, la aplicación de un segundo ciclo de deficiencia hídrica causa una reducción aún mayor en el área foliar (86%, Cuadro 1).

Estas reducciones no son más que una de las consecuencias más importantes de la alta sensibilidad de la expansión celular al déficit hídrico. Una vez eliminado éste, las células acumuladas se expanden rápidamente, lo que permite la recuperación del turgor en poco tiempo.

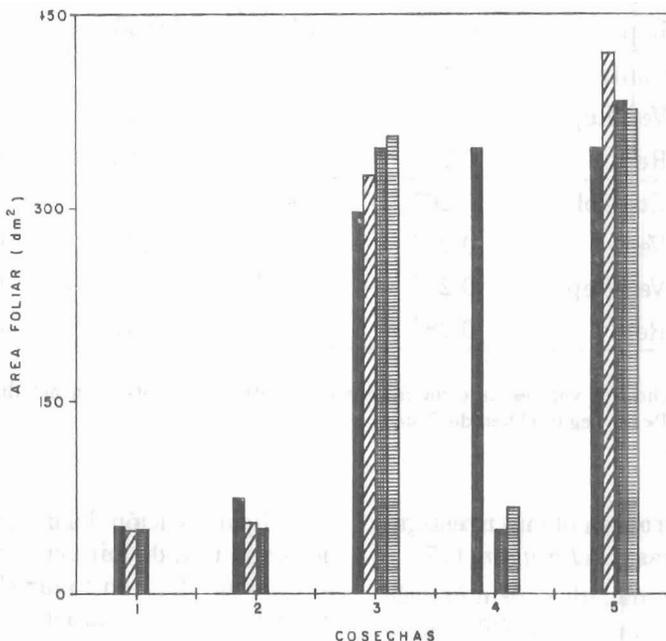
De esta manera, la guinea presentó una rápida y completa recuperación del área foliar durante ambos

períodos de riego (Fig. 1). Esto fue reportado por Ludlow *et al.* (15) al indicar un repunte transitorio en la elongación celular con velocidades de expansión estimuladas cuando se riegan en presencia de luz.

### 3. Distribución de Biomasa

El déficit hídrico generó un aumento en los valores de la relación raíz/vástago (R/V) durante la etapa vegetativa (Cuadro 2). Este incremento se debe más a un aumento en el peso de las raíces, que a una disminución en el peso seco del vástago. Por lo tanto, el déficit estimula la

dirección de los asimilados principalmente a la formación de un buen sistema radical, con el fin de buscar agua en niveles más profundos del sustrato. Esto concuerda con lo reportado por Ng y col. (16) para la variedad trichoglume sometida a deficiencia hídrica, al indicar una disminución en la relación vástago/raíz durante las cosechas iniciales, debido a reducciones en la expansión y desarrollo foliar, junto con el movimiento preferencial a acumular reservas en las raíces. Asimismo, este



**Fig. 1. Efecto del déficit hídrico, aplicado en las etapas del desarrollo vegetativo y reproductivo, sobre el área foliar de las plantas de guinea, para cada una de las cosechas.**

Control



Veg.



Veg-Rep.



Rep.



**Cuadro 2. Índices de distribución de biomasa de las plantas de guinea, correspondientes a cada una de las etapas de desarrollo, bajo diferentes condiciones de riego.<sup>1</sup>**

Cosecha N°	Etapas	RAF	AFE	RPF	R/V
1	Control	0.44 <sup>a</sup>	1.72 <sup>a</sup>	0.27 <sup>a</sup>	1.24 <sup>a</sup>
	Veg	0.36 <sup>a</sup>	1.65 <sup>a</sup>	0.24 <sup>a</sup>	1.19 <sup>a</sup>
	Veg-Rep	0.46 <sup>a</sup>	1.40 <sup>a</sup>	0.29 <sup>a</sup>	1.02 <sup>a</sup>
2	Control	0.38 <sup>b</sup>	1.17 <sup>a</sup>	0.31 <sup>b</sup>	0.95 <sup>a</sup>
	Veg	0.29 <sup>a</sup>	1.69 <sup>a</sup>	0.26 <sup>a</sup>	1.28 <sup>b</sup>
	Veg-Rep	0.24 <sup>a</sup>	1.56 <sup>a</sup>	0.26 <sup>a</sup>	1.26 <sup>b</sup>
3	Control	0.47 <sup>a</sup>	1.81 <sup>a</sup>	0.33 <sup>a</sup>	0.57 <sup>a</sup>
	Veg	0.44 <sup>a</sup>	1.71 <sup>a</sup>	0.33 <sup>a</sup>	0.60 <sup>a</sup>
	Veg-Rep	0.47 <sup>a</sup>	1.79 <sup>a</sup>	0.34 <sup>a</sup>	0.56 <sup>a</sup>
	Rep	0.47 <sup>a</sup>	1.74 <sup>a</sup>	0.33 <sup>a</sup>	0.58 <sup>a</sup>
4	Control	0.49 <sup>b</sup>	1.77 <sup>b</sup>	0.39 <sup>a</sup>	0.37 <sup>a</sup>
	Veg-Rep	0.07 <sup>a</sup>	0.56 <sup>a</sup>	0.41 <sup>a</sup>	0.44 <sup>a</sup>
	Rep	0.11 <sup>a</sup>	0.68 <sup>a</sup>	0.42 <sup>a</sup>	0.39 <sup>a</sup>
5	Control	0.26 <sup>a</sup>	1.43 <sup>a</sup>	0.39 <sup>a</sup>	0.39 <sup>a</sup>
	Veg	0.24 <sup>a</sup>	1.33 <sup>a</sup>	0.35 <sup>a</sup>	0.45 <sup>a</sup>
	Veg-Rep	0.27 <sup>a</sup>	1.34 <sup>a</sup>	0.39 <sup>b</sup>	0.41 <sup>a</sup>
	Rep	0.28 <sup>a</sup>	1.31 <sup>a</sup>	0.41 <sup>b</sup>	0.36 <sup>a</sup>

<sup>1</sup> En cada cosecha, los valores de cada columna con letras diferentes son estadísticamente diferentes para  $P < .05$ , según el test de Tukey.

resultado corrobora otras investigaciones nuestras con *Panicum* (17).

Una vez iniciado el primer ciclo de reirrigación la relación R/V iguala los valores de las plantas control. La aplicación del déficit durante la etapa reproductiva no produce diferencias en los valores de la relación R/V al igual que la aplicación de un segundo ciclo.

La aplicación del déficit hídrico ocasiona una disminución mayor de la relación de área foliar (RAF) durante la etapa reproductiva (24% Veg y 76% Rep, Cuadro 2). Ng (16) reportan reducciones más acentuadas en la RAF durante los estadios tardíos del crecimiento en la variedad trichoglume sometida a deficiencia hídrica.

La RAF está asociada con la relación de peso foliar (RPF) y con el área foliar específica (AFE) según la ecuación:  $RAF = RPF \times AFE$  (20). De esta manera, se observa que durante la etapa vegetativa RAF disminuye debido a reducciones en la RPF mientras que durante la etapa reproductiva se debe a disminuciones en el AFE.

Las reducciones en la RPF durante la etapa vegetativa implican que la planta disminuye la proporción de peso que emplea en la producción de la superficie de asimilación, lo cual se corrobora con el menor peso seco de las hojas en relación con el control (Cuadro 1). Sin embargo, durante la etapa reproductiva, las reducciones en AFE indican que posiblemente el costo energético requerido por la planta para la formación de la superficie asimilatoria aumenta considerablemente debido a las severas reducciones ocurridas en la fotosíntesis neta.

#### 4. Índices de crecimiento

La producción de materia seca (PMS) sólo fue afectada cuando el déficit se aplicó en la etapa reproductiva del desarrollo (Cuadro 3). PMS está relacionada con la duración del área foliar (DAF) y la velocidad neta de asimilación (VNA) según la ecuación  $PMS = DAF \times VNA$  (19). Por lo tanto, las disminuciones en la PMS cuando el déficit se aplica en la etapa reproductiva se deben a reducciones tanto en la DAF como en la VNA (Cuadro 3 intervalo 3). Patterson (20) reportó que bajo condiciones óptimas de temperatura la PMS en *Panicum texanum* estaba altamente co-

rrelacionada con la DAF y la VNA en las etapas iniciales del crecimiento, pero posteriormente se correlacionaba sólo con la DAF. Sin embargo, r.o ha sido reportada la correlación de la PMS bajo condiciones deficientes en agua.

La VNA y la VRC no son afectadas por el déficit cuando éste se aplica en la etapa vegetativa (Cuadro 3 intervalo 1) debido a que la fotosíntesis declina paulatinamente, permitiendo a la planta continuar el crecimiento. En contraste, las rápidas y grandes reducciones que ocurrieron en la fotosíntesis durante la etapa reproductiva se ven reflejadas en los valores significativamente menores de la VRC y la VNA comparadas con las plantas control (Cuadro 3 intervalo 3).

#### 5. Respuestas Fisiológicas

Los valores de la fotosíntesis neta y el potencial hídrico foliar disminuyen como consecuencia del déficit hídrico, siendo esta disminución mucho más acentuada cuando el déficit se aplica en la etapa reproductiva.

Durante la etapa vegetativa, el déficit hídrico provocó una disminución lenta progresiva del potencial hídrico (-0.05 MPa/d Fig. 2), lo que hace posible que las plantas mantengan valores de fotosíntesis comparables a los controles durante los primeros 15 días del ciclo seco (Fig. 3). Esto permite valores de fotosíntesis suficientes para mantener un balance de carbono positivo y continuar así el crecimiento, a pesar de la aplicación del déficit.

Ludlow *et al.* (14) reportan que el potencial hídrico foliar de la varie-

**Cuadro 3. Índices de crecimiento de las plantas de guinea, correspondientes a cada una de las etapas del desarrollo, bajo diferentes condiciones de riego.<sup>1</sup>**

Intervalo	Etapas	PMS	DAF	VNA	VRC
1	Control	8.0 <sup>a</sup>	113 <sup>a</sup>	0.082 <sup>a</sup>	0.033 <sup>a</sup>
	Veg	7.3 <sup>a</sup>	94 <sup>a</sup>	0.084 <sup>a</sup>	0.025 <sup>a</sup>
	Veg-Rep	38.6 <sup>a</sup>	90 <sup>a</sup>	0.148 <sup>a</sup>	0.043 <sup>a</sup>
2	Control	38.6 <sup>a</sup>	433 <sup>a</sup>	0.091 <sup>a</sup>	0.038 <sup>a</sup>
	Veg	53.3 <sup>b</sup>	425 <sup>a</sup>	0.125 <sup>b</sup>	0.046 <sup>a</sup>
	Veg-Rep	53.5 <sup>b</sup>	430 <sup>a</sup>	0.130 <sup>b</sup>	0.044 <sup>a</sup>
3	Control	90.0 <sup>b</sup>	1245 <sup>b</sup>	0.009 <sup>b</sup>	0.004 <sup>b</sup>
	Veg-Rep	-5.4 <sup>a</sup>	589 <sup>a</sup>	0.006 <sup>a</sup>	-0.002 <sup>a</sup>
	Rep	-11.6 <sup>a</sup>	352 <sup>a</sup>	-0.017 <sup>a</sup>	-0.004 <sup>a</sup>
4	Control	61.5 <sup>a</sup>	1641 <sup>b</sup>	0.038 <sup>a</sup>	0.013 <sup>a</sup>
	Veg-Rep	71.0 <sup>a</sup>	770 <sup>a</sup>	0.093 <sup>b</sup>	0.014 <sup>a</sup>
	Rep	75.4 <sup>a</sup>	819 <sup>a</sup>	0.093 <sup>b</sup>	0.016 <sup>b</sup>

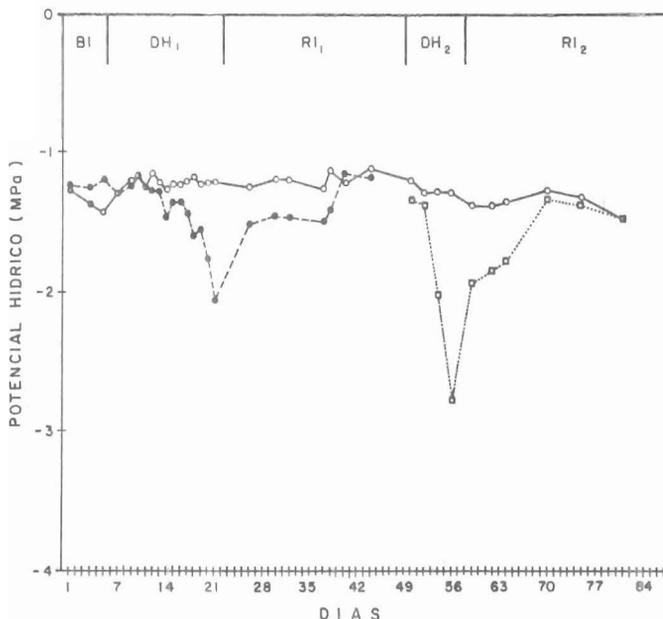
<sup>1</sup> En cada intervalo, los valores de cada columna con letras diferentes son estadísticamente diferentes para  $P < 0.05$ , según el test de Tukey

dad trichoglume cultivada en el campo y sometida a deficiencia hídrica disminuye lentamente, debido a que sus estomas se cierran rápidamente al comienzo del ciclo seco. La presencia de un cierto ajuste osmótico durante este ciclo (0.6 MPa, valores no reportados) ayudaría a mantener la fotosíntesis por lo menos al inicio del ciclo.

Durante la etapa reproductiva, el déficit genera disminuciones rápidas y acentuadas en la fotosíntesis neta, la cual está muy relacionada con los descensos en el potencial hídrico foliar cuando las velocidades de desarrollo son muy altas (-0.18 MPa/d). Esto no permite que se lleve a cabo un posible ajuste osmótico. Wilson (28) reportan ajuste osmótico

para la variedad trichoglume cuando el déficit hídrico se desarrolla a una velocidad de 0.11 MPa/d; es por lo tanto poco probable que las plantas sometidas a ambos tratamientos (Rep y Veg-Rep) durante este ciclo fueran capaces de ajustarse osmóticamente, dada la alta velocidad de desarrollo del mismo.

Una vez eliminado el déficit se observa un repunte transitorio en los valores de la fotosíntesis neta superando inicialmente a las plantas control (Figs. 3 y 4). Una respuesta similar fue observada previamente (19). La fotosíntesis neta y el potencial hídrico foliar presentaron una mayor sensibilidad a la aplicación de un segundo ciclo de déficit hídrico. En este caso produjo un descenso



**Fig. 2. Efecto del déficit hídrico, aplicado en las etapas del crecimiento vegetativo (DH<sub>1</sub>) y reproductivo (DH<sub>2</sub>), sobre el potencial hídrico foliar de las plantas de guinea, correspondientes a los tratamientos Veg (●) y Rep (□) en relación con las plantas control (○).**

BI: Buena Irrigación DH: Deficiencia Hídrica RI: Reirrigación

total de la actividad fotosintética al cabo de siete días sin riego (Fig. 4). Esto pudo estar relacionado con una recuperación incompleta del ciclo anterior, así como también con la alta velocidad de desarrollo del déficit hídrico durante este ciclo -0.31 MPa/d).

En el caso del potencial hídrico foliar la aplicación de un segundo ciclo induce reducciones mucho más severas (-4.0 MPa) que en los ciclos individuales (Fig. 5).

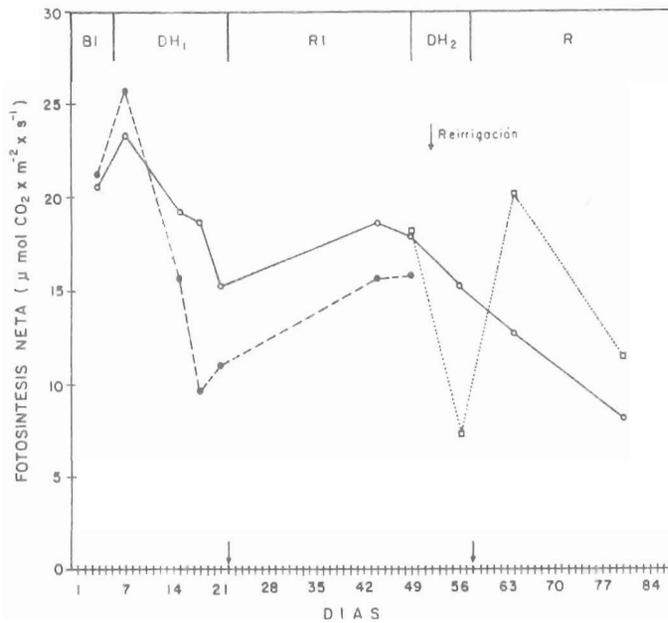
### Conclusiones

1. Las respuestas de las plantas de guinea al déficit hídrico varían dependiendo del estado de desarrollo en el cual se encuentren y de la velocidad con que el déficit progresa en ellas.

etapa reproductiva debido posiblemente a los aumentos registrados en la demanda de agua por la planta, al presentar un mayor sistema radicular y una mayor superficie evaporativa.

2. La velocidad de desarrollo del déficit hídrico fue mayor durante la

3. La producción de biomasa de las plantas de guinea es afectada



**Fig. 3.** Efecto del déficit hídrico, aplicado en las etapas de desarrollo vegetativo (DH<sub>1</sub>) y reproductivo (DH<sub>2</sub>), sobre la fotosíntesis neta de las plantas de guinea correspondientes a los tratamientos Veg (●) y Rep (□) con respecto a las plantas control (○).

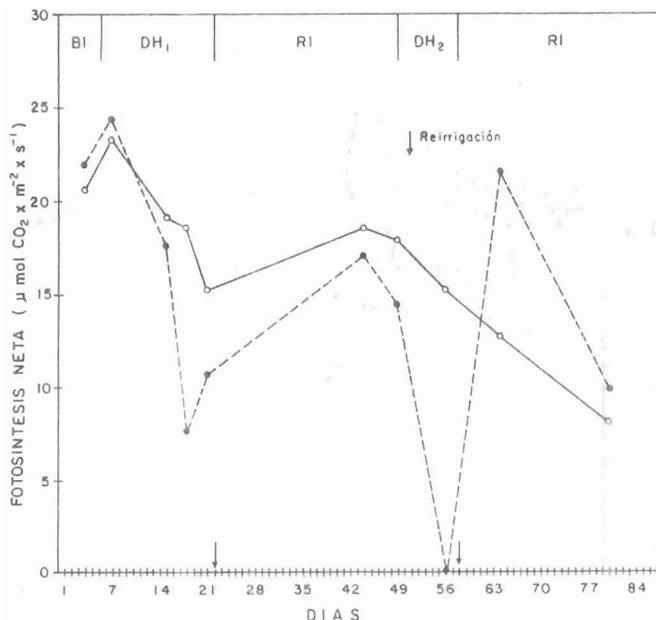
BI: Buena Irrigación DH: Deficiencia Hídrica RI: Reirrigación

considerablemente cuando el déficit se aplica en la etapa reproductiva, en contraste con el poco efecto generado en la etapa vegetativa. Sin embargo la guinea se recupera completamente una vez eliminado el déficit. Se observa cierta tolerancia en los culmos y las raíces, cuando el déficit se aplica por segunda vez.

4. El análisis de crecimiento muestra que los índices de distribución de asimilados disminuyen en ambos ciclos de aplicación, mientras que los índices de crecimiento sólo son afecta-

dos por el déficit en la etapa reproductiva. La aplicación de dos ciclos deficientes no altera estos resultados.

5. La fotosíntesis neta y el potencial hídrico foliar son mayormente afectados durante el déficit aplicado en la etapa reproductiva. La aplicación de dos ciclos de deficiencia hídrica a un mismo grupo de plantas produjo un descenso total de la actividad fotosintética debido a la alta velocidad de desarrollo del déficit y posiblemente a una recuperación incompleta del ciclo anterior.



**Fig. 4. Efecto del déficit hídrico, aplicado en ambas etapas del desarrollo (DH<sub>1</sub> y DH<sub>2</sub>), sobre la fotosíntesis neta de las plantas de guinea, correspondientes al tratamiento Veg-Flep (●), en relación con las plantas control (○).**

BI: Buena Irrigación DH: Deficiencia Hídrica RI: Reirrigación

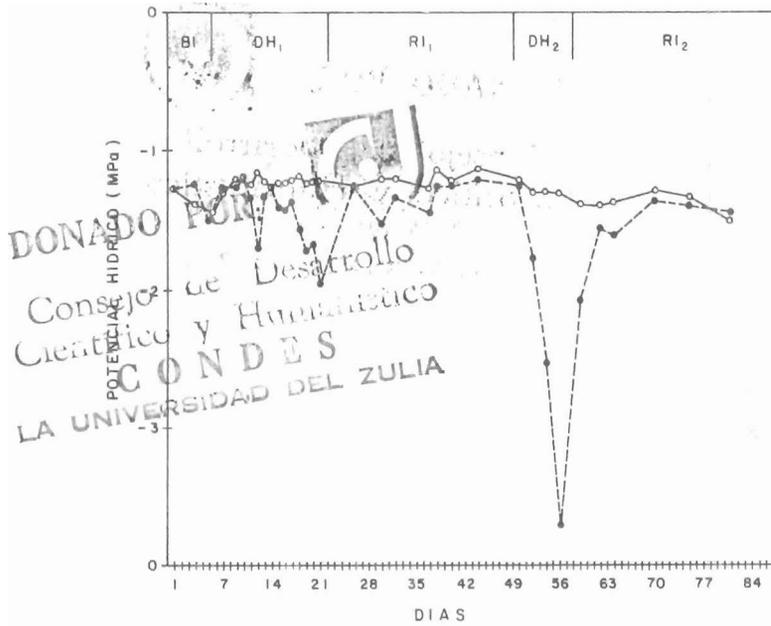
### Agradecimiento

Quisiéramos agradecer muy especialmente al profesor J. J. Villasmil por el asesoramiento estadístico de los datos y al Dr. Darío Espina por la elaboración de las figuras de este trabajo. Asimismo quisiéramos agradecer al CONDES (Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico

de L.U.Z.) por el financiamiento de este proyecto, y conjuntamente con FUNDACITE, Zulia por el cofinanciamiento para la presentación de este trabajo en el 77 Congreso Anual de la Sociedad de Ecología de los EE.UU.

### Literatura citada

1. Black, C.A. 1965. Methods of soil analysis. Part II. American Society of Agronomy. Inc. Publisher, Madison, WI.
2. Boyer, J. 1970. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiology*. 46: 236-399.
3. Brown, R. and R. Simmons. 1979. Photosynthesis of grass species. 1. Water use efficiency. *Crop Science*. 19: 375-379.
4. Cutler, J.; D. Rains. and R. Loomis. 1976. Roles in solute concentration in maintaining favorable water balance in



**Fig. 5.** Efecto del déficit hídrico, aplicado durante ambas etapas del crecimiento (DH<sub>1</sub> y DH<sub>2</sub>, sobre el potencial hídrico foliar de las plantas de guinea, correspondientes al tratamiento Veg-Rep (●), en relación con las plantas control (○).

BI: Buena Irrigación DH: Deficiencia Hídrica RI: Reirrigación

- fieldgrown cotton. *Agronomy Journal*. 69: 773-779.
- González, H. 1978. Venezuela, Agricultura y Soberanía. Sociedad Venezolana de Agrónomos. Caracas, Venezuela.
  - Hsiao, T. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*. 24: 519-570.
  - Jones, M. and N. Turner. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficit. *Plant Physiology*. 61: 122-126.
  - Kramer, P. 1974. Relaciones hídricas de suelos y plantas. Una síntesis moderna. Ediciones Edutex S.A. México D.F.
  - Kvet, J.; J. Ondok and J. Necas.; P. Jarvis. 1971. Methods of growth analysis. In plant photosynthetic production: Manual of methods. Dr. W. Junk N. Y. Publishers.
  - Levit, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses: water, radiation, salts and others stresses. Academic Press. Vol. II.
  - Ludlow, M. and G. Wilson. 1971. Photosynthesis of tropical pasture plants. I. Illuminance, carbon dioxide concentration, leaf temperature and vapour pressure difference. *Austr. J. of Biological Sci.* 24: 449-470.
  - Ludlow, M. and T. Ng. 1976. Effect of water deficit on carbon dioxide exchange and leaf elongation rate of *Panicum maximum* var. trichoglume. *Austr. J. of plant physiology*. 3: 401-413.
  - Ludlow, M. and T. Ng. 1977. Leaf elongation rate in *Panicum maximum* var trichoglume following removal of water. 4: 263-272.
  - Ludlow, M.; M. Fisher and J. Wilson. 1985. Stomatal adjustment to water deficit in

- three tropical grasses and tropical legume in controlled conditions and in the field. *Austr. J. Plant Physiology* 14: 131-149.
15. McCree, K. and S. Richardson. 1987. Stomatal closure vs Osmotic adjustment. A comparison of stress response. *Crop Sci.* 27: 539-543.
16. Ng, T.; J. Wilson and M. Ludlow. 1975. Influence of stress on water relations and growth of tropical C<sub>4</sub> grass *Panicum maximum* var. trichoglume. *Austr. J. Plant Physiology* 2: 581-595.
17. Páez, A.; M. E. González; X. Irausquin; A. Salazar and A. Casanova. 1995. Water stress and clipping management effects on *Panicum maximum*. I. Growth and biomass allocation. *Agronomy J.* In press.
18. Páez, A. and M. E. González. 1995. Water stress and clipping management effects on *Panicum maximum*. II. Photosynthesis and water relations. *Agronomy*. In press.
19. Patterson, D. and E. Flint. 1979. Effect of chilling on cotton (*Gossypium hirsutum*), velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) and spurred anoda (*Anoda cristata*). *Weed Sci.* 27: 473-479.
20. Patterson, D. and E. Flint. 1983. Comparative relations, photosynthesis and growth of soybean (*Glycine max*) and seven associated weeds. *Weed Sci.* 31: 318-323.
21. Schulze, E.; 1986. Whole plant responses to drought *Aust. J. Plant Physiology* 13:127-142.
22. Sionit, N. and P. Kramer. 1977. Effect of water stress during different stages of growth of soybeans. *Agronomy J.* 69: 274-278.
23. Sionit, N., P. Kramer and P. Kramer. 1980. Effect of repeated application of water stress on water status and growth of wheat. *Physiologia Plantarum* 50: 11-15.
24. Sionit, N.; D. Patterson; R. Coffin and D. Mortenson. 1987. Water relations and growth of weed Goosegrass (*Eleusine indica*), under drought stress. *Field Crop Res.* 17: 163-173.
25. Teare, I.; N. Sionit and P. Kramer. 1982. Changes in water status during water stress at different stages of development in wheat. *Physiologia Plantarum* 55: 296-300.
26. Wilson, J. and T. Ng. 1975. Influence of water stress on parameter associated with herbage quality of *Panicum maximum* var. trichoglume. *Austr. J. of Agricultural Res.* 26: 127-136.
27. Wilson, J.; M. Fisher; E. Schulze; G. Dolby and M. Ludlow. 1979. Comparison between pressure-volume and dewpoint hygrometry technique on determining the water relations characteristics of grass and legume leaves. *Oecologia* 41: 77-88.
28. Wilson, J.; M. Ludlow; M. Fisher and E. Schulze. 1980. Adaptation to water stress of leaf water relations of four tropical forage species. *Austr. J. Plant Physiology* 26: 207-220.