

## **Una comparación agroecológica de canavalia (*Canavalia ensiformis* (L.) D.C) y soya (*Glycine max* (L.) Merr.).II. Potencial hídrico, conductividad estomática y distribución de las raíces.**

Agroecological comparison of canavalia, *Canavalia ensiformis* (L.) DC., and soya, *Glycine max* (L.) Merr under two irrigation frequencies. II. Foliar water potencial, Stomatal conductivity and Root distribution.

M. De Gouveia<sup>1</sup> y D. Marín Ch.<sup>2</sup>

### **Resumen**

Se compararon los cambios en el potencial hídrico foliar (Yh) y en la conductividad estomática (g), en relación con el potencial hídrico del suelo (Ys) durante un ciclo de desecamiento, en plantas de *Canavalia ensiformis* (L.)DC cv. Tovar y de *Glycine max* (L.) Merrill línea FT-88011, sembradas con densidades de 50.000 y 400.000 p/ha respectivamente, en el Campo Experimental del CENIAP, Maracay. También se determinó la distribución vertical de las raíces y algunos aspectos de la anatomía foliar en los dos genotipos. Los tratamientos considerados fueron: canavalia regada cada 5 días (C5), canavalia regada cada 10 días (C10), soya regada cada 5 (S5) y soya regada cada 10 días (S10), con cinco repeticiones y la aplicación de una lamina de 23 mm a partir del estadio V3 (3 nudos en el eje principal), pero las precipitaciones ocurridas en el mes de marzo, que totalizaron 147 mm, homogeneizaron el terreno haciendo necesaria la suspensión de los tratamientos por 11 días. La textura franco arenosa permitió el desecamiento rápido de las parcelas y en lapso de seis días sin lluvia fue posible comparar la respuesta de las especies ante la reducción de la disponibilidad de agua del suelo. Las plantas de canavalia presentaron mejores condiciones hídricas durante el desecamiento del suelo, con valores de Yh significativamente mayores ( $P < 0,01$ ) que los de la soya, en el intervalo de -0,16 a -1,30 MPa, aunque no hubo diferencia entre especies cuando Ys llegó a -1,61 MPa. Las curvas de g vs Ys, así como las de g vs Yh, evidenciaron una mayor sensibilidad estomática en la soya en comparación con la canavalia. No hubo diferencias entre especies en cuanto a la distribución del sistema radical, con una máxima penetración hasta 40 cm. Los cortes

---

Recibido el 21-11-2000 ● Aceptado el 14-6-2001

1. Estación Experimental Valle de la Pascua. CIAE-Guárico-INIA

2. Instituto de Botánica Agrícola. Facultad de Agronomía UCV. Maracay. Apartado 4579.

anatómicos indicaron características similares en cuanto a la fracción del mesófilo ocupada por el parénquima en empalizada, pero el grosor de las láminas resultó significativamente mayor ( $P < 0,05$ ) en la canavalia en comparación con la soya.

**Palabras clave:** potencial hídrico foliar, potencial hídrico del suelo, conductividad estomática, raíces, *Canavalia ensiformis*, *Glycine max*.

## Abstract

Changes of folial water potential (Yh) and stomatal conductivity (g) in relation to soil water potential (Ys), during a soil drying cycle in *Canavalia ensiformis* (L.) DC cv. Tovar and *Glycine max* (L.) Merrill line FT-88011, were compared in experimental plots with 50.000 and 400.000 p/ha, at the CENIAP Experimental Station in Maracay, Venezuela. Vertical root distribution and some anatomical leaf aspects were also evaluate in these genotypes. The treatments were: canavalia watered every 4 days (C5), canavalia watered every 10 days (C10), soybean watered every 5 days (S5) and soybean watered every 10 days (S10). The water lamina used was 23 mm starting on the stadium V3 (3 knots in the main axis), but precipitation occurred in march totalling 147 mm, causing homogenization of the soil, and as a result, it was necessary the suspension of the treatments during 11 days. The characteristics of the loamy-sandy soil permitted quick drying, and after six days with out rain it was possible to compare the reaction of the species before the reduction of water soil. Canavalia plants showed better leaf water conditions during soil drying, with Yh values significantly higher than soybean ( $P < 0,01$ ), within -0,16 to -1,30 MPa range, although no differences were found when Ys was -1,61 MPa. The relationships between g and Ys and g and Yh, showed a higher stomatal sensibility in soybean in relation to canavalia. No differences were found between species as to root system distribution, with a maximum root penetration of 40 cm. Leaf anatomy was similar in canavalia and soybean, but leaf tickness was significatively higher in canavalia ( $P < 0,01$ ).

**Key words:** Folial water potential, soil water potential, stomatal conductivity, *Canavalia ensiformis*, *Glycine max*.

## Introducción

La respuesta de las plantas ante un suministro variable de agua durante el ciclo, es uno de los aspectos adaptativos más importantes que condicionan la producción de materia seca, y en gran medida el rendimiento en especies cultivadas. Ello es particularmente cierto cuando se trata de ambientes tropicales con precipitaciones estacionales, en los cuales aún durante

la temporada de lluvias es frecuente la ocurrencia de cortos períodos secos, cuyos efectos son mas graves si el suelo tiene poca capacidad de almacenamiento de agua. La soya es cultivada en muchas áreas donde la lluvia es marginal o donde el estrés hídrico es intermitente durante la

estación de crecimiento, y es por ello que en la mayoría de los países productores del rubro, existen programas de mejoramiento que incluyen entre sus objetivos la tolerancia a la sequía, considerando la selección de rasgos tales como la profundidad radical y la orientación del follaje (5). Los genotipos con ciclos más cortos podrían evadir la sequía si el agricultor sincroniza la fecha de siembra con el inicio efectivo de la temporada lluviosa, mientras que los de ciclo más largo deben afrontar mayores riesgos de falta de agua a lo largo de una estación de crecimiento mas prolongada. Pero por otra parte, la naturaleza determinada o indeterminada del crecimiento también influye, de manera que la segunda se asocia con una mayor posibilidad de recuperación luego de una interrupción hídrica o de una

fuerte competencia por luz. Un buen ejemplo del primer caso es *Canavalia ensiformis*(L.)DC. cv. Yaracuy, que puede mantener la formación de hojas nuevas aunque de menor tamaño, en presencia de un déficit hídrico prolongado (14), mientras que en una evaluación ecofisiologica de la asociación maíz - quinchoncho las plantas de quinchoncho (*Cajanus cajan* (L.)Mills.) cv. ICPL - 87119 reinician su crecimiento vegetativo y reproductivo, después de la cosecha del maíz obteniéndose rendimientos satisfactorios (22).

En el presente trabajo se plantearon como objetivos: a) comparar los cambios en algunos indicadores del estado hídrico en plantas de soya y canavalia, durante un ciclo de desecamiento del suelo, y b) comparar la distribución del sistema radical en ambos cultivos.

## Materiales y métodos

El trabajo se realizó en el Campo Experimental del CENIAP (Lote H4), ubicado en el municipio Mario Briceño Iragorri, estado Aragua, a 455 m.s.n.m., entre las coordenadas 67° 31' O y 10° 17' N. El clima es estacional Awi según la clasificación de Koppen, con una precipitación promedio anual de 920 mm distribuidos principalmente entre mayo y noviembre, y un período seco comprendido entre diciembre y abril. Las condiciones climáticas más importantes durante el ensayo fueron detalladas en un artículo previo (7).

El suelo forma parte de la Serie

Maracay, y posee una textura franco arenosa, pH 6,50 (en agua 1:1), 1,4% de materia orgánica y concentraciones de P, K y Ca disponibles de 77, 19 y 124 ppm, respectivamente, de acuerdo al análisis de una muestra compuesta del suelo superficial de la parcela (primeros 30 cm) realizado en el Instituto de Recursos agroecológicos del CENIAP. Según los criterios aceptados para la solución extractora empleada, la concentración de P puede considerarse como alta, mientras que la de K y Ca son muy bajas. La siembra se realizó el 31-01-95 con densidades de 50.000 p/ha en la

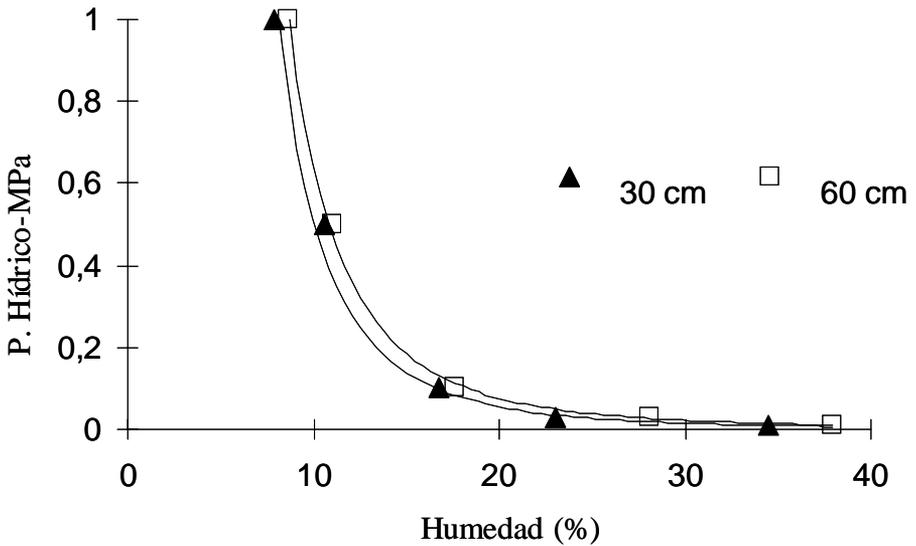
canavalia (*Canavalia ensiformis* (L.) DC cv Tovar), y de 400.000 p/ha de soya (*Glycine max* (L.) Merr. Línea FT88011).

El diseño experimental fue el de bloques al azar en un arreglo factorial 2x2 sobre parcelas divididas, con cuatro tratamientos denominados C10 (canavalia regada cada 10 días), C5 (canavalia regada cada 5 días), S10 (soya regada cada 10 días) y S5 (soya regada cada 5 días), con 5 repeticiones y la aplicación de una lámina de 23 mm a partir del estadio V3 (3 nudos en el eje principal), pero las precipitaciones ocurridas durante el mes de marzo, que totalizaron 147 mm, homogeneizaron el terreno haciendo necesaria la suspensión de los tratamientos durante 11 días. La textura franco arenosa del suelo, así como la alta radiación incidente (que evidenciaba el carácter extemporáneo de las lluvias), permitieron un desecamiento rápido de las parcelas, de manera que dentro del lapso señalado y luego de seis días sin lluvia, fue posible comparar la respuesta de las especies ante la reducción de la disponibilidad de agua del suelo. Para ello se realizaron muestreos entre las 12 y 13 horas durante 5 días consecutivos en parcelas de los tratamientos C5 y S5, para determinar la resistencia estomática (RD) y el potencial hídrico (Yh) en hojas completamente expandidas de ambas especies, tomadas al azar en la parte subapical del dosel. Las mediciones se hicieron en 5 folíolos centrales de igual número de plantas, con superficies comprendidas entre 66 y 85 cm<sup>2</sup> en la soya y entre 86 y 105 cm<sup>2</sup> en la canavalia. En cada ocasión

se determinaba primero la resistencia estomática con un porómetro modelo MK-3 (Delta T Devices, U.K.), y luego Yh con una bomba de presión PMS-1000, en cada folíolo seleccionado; los valores de resistencia fueron convertidos en conductividad ( $g=1/RD$ ) para facilitar la interpretación de su relación con el potencial (1). La radiación fue medida simultáneamente con un sensor puntual Licor (como radiación fotosintéticamente activa) y en todos los casos superó los 1600 mmol/m<sup>2</sup>.s.

El potencial hídrico del suelo (Ys) se estimó en cada fecha con base en el porcentaje de humedad (%HS) obtenido luego de secar en estufa a 80 °C tres muestras de suelo tomadas a dos profundidades (0-30 cm y 30-60 cm), entre las hileras de las parcelas con un microbarreno, y su posterior conversión en valores de potencial utilizando las regresiones obtenidas a partir de sendas curvas de retención de humedad, determinadas previamente en el Laboratorio de Suelos del CENIAP, para los estratos antes señalados. No hubo mayores diferencias entre las curvas (figura 1), obteniéndose las regresiones  $-Ys=855 (\%HS)^{-3.22}$  para los primeros 30 cm, y  $-Ys=798 (\%HS)^{-3.09}$  para el estrato de 30 a 60 cm (ambas con  $R^2=0,99$ ), pero se trataron separadamente porque la capa inferior era más arcillosa al tacto que la superficial.

Por otra parte, a los fines de discernir si las diferencias en los valores de conductividad o del Yh entre las especies, estaban vinculadas con diferencias en la profundidad del sistema radical, se hicieron muestreos usando el método de las calicatas (3),



**Figura 1. Relación entre el potencial hídrico y la humedad del suelo**

entre los 80 y 90 días desde la siembra (dds), considerando segmentos de 0 a 20 cm y de 20 a 40 cm, ya que ésta última era la mayor profundidad en la cual se encontró penetración de las raíces. Se emplearon 2 plantas de canavalia y 7 de soya; las raíces fueron separadas y lavadas en un tamiz, y luego secadas en estufa a 70°C por 72 horas.

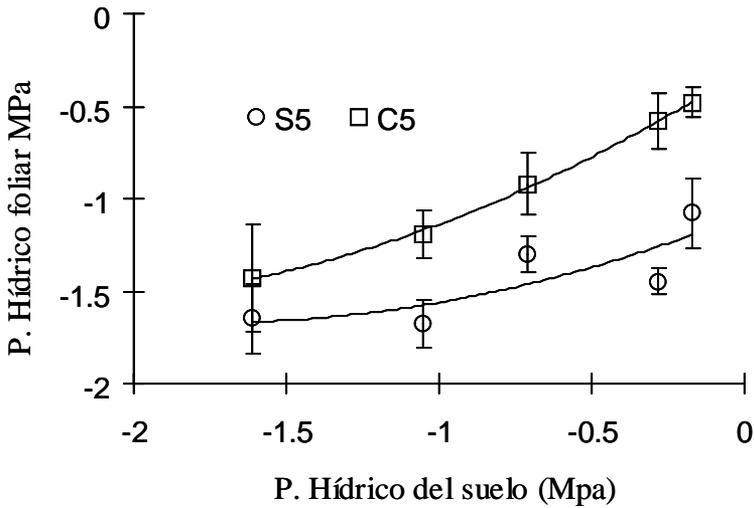
También se practicaron cortes transversales a mano suelta, en hojas completamente expandidas de ambas

especies, a los fines de comparar la anatomía foliar y tratar de identificar algunos rasgos relacionados con las relaciones hídricas. Estas observaciones se efectuaron en el Laboratorio de Morfoanatomía del Instituto de Botánica de la Facultad de Agronomía de la UCV, siguiendo las técnicas de rutina. Los resultados de las variables evaluadas fueron sometidos a comparaciones de medias de acuerdo a las pruebas de t o de Duncan.

## Resultados y discusión

Los cambios en el Yh de soya (S5) y canavalia (C5) en relación con la disminución del Ys (primeros 30 cm), se presentan en la figura 2. Las comparaciones de medias a través de la prueba de Duncan indicaron

diferencias significativas ( $P < 0,01$ ) cuando el Ys se redujo de -0,16 a -1,30 MPa, con valores mayores para la canavalia indicativos de un mejor *status* hídrico en esta especie. Sin embargo no hubo diferencia entre las especies



**Figura 2. Relación entre los potenciales hídricos de la hoja y del suelo.**

cuando el Ys bajó hasta -1,61 MPa, pero los valores fueron consistentemente más altos en canavalia (-1,43±0,19 MPa) en comparación con las plantas de soya (-1,65±0,29 MPa), las cuales mostraban signos visuales de marchitez. Los datos se ajustaron bien a un modelo polinomial de segundo orden, con las ecuaciones:  $y = -1,088 + 0,661x + 0,187x^2$  ( $R^2 = 0,65$ ;  $P < 0,05$ ) para la soya e  $y = -0,30 + 1,05x + 0,22x^2$  ( $R^2 = 0,99$ ;  $P < 0,01$ ) en la canavalia. El estrés hídrico involucrado se puede considerar moderado para ambas especies, ya que en trabajos previos con canavalia cv. Yaracuy sembrada en Maracay, se encontraron valores de Yh en horas del mediodía comprendidos entre -1,90 y -2,12 MPa (13). Con el cv. Wilkin bajo riego se señala el intervalo de -0,28 a -0,90 MPa, y entre -0,48 y -1,99 MPa cuando hay déficit de agua (6). En otro

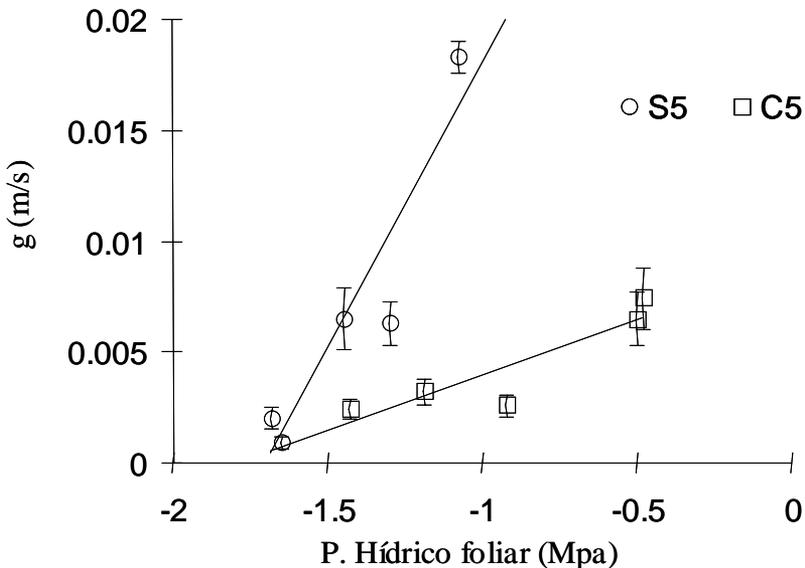
estudio con soya cv. Ross, se encontraron valores de -0,25 a -1,80 según los tratamientos de riego (8).

La conductividad estomática (g) decreció desde  $0,0183 \pm 0,0007$  a  $0,0009 \pm 0,0003$  m/s en la soya, lo cual significa un cambio de 95%, y entre  $0,0074 \pm 0,0012$  y  $0,0024 \pm 0,0007$  m/s en la canavalia, o sea una variación de 68%, conforme el Ys se redujo desde -0,48 a -1,61 MPa. Los intervalos de valores de g con excepción del máximo de la soya que resultó muy alto (equivalente a  $732 \text{ mmol/m}^2 \cdot \text{s}$ ), se encuentran dentro de los márgenes esperados para plantas herbáceas cultivadas (10), y son comparables con los obtenidos para el cv. Ross de soya (8). Los cambios de g en función del Ys en la soya se pudieron representar mediante una regresión exponencial ( $y = 0,0207e^{x(1,77)}$  con  $R^2 = 0,74$ ;  $P < 0,05$ ), mientras que en la canavalia el mejor

ajuste de los datos fue lineal ( $y=0,007+0,0035x$ , con  $R^2=0,79$ ;  $P<0,05$ ). Aunque en general la conductancia estomática decrece conforme el suelo se seca (28), la diferencia en los ajustes podría indicar distintos grados de sensibilidad ante el déficit hídrico, de manera que la soya presentó una respuesta tipo "umbral" con un mayor cierre estomático a partir de un  $Y_s$  cercano a  $-0,77$ MPa, en tanto que la canavalia manifestó una respuesta más acorde con un déficit hídrico paulatino, tal como cabría esperar en parcelas de campo que fueron regadas inicialmente, y que además recibieron el aporte de las lluvias seis días antes del inicio de las mediciones.

La figura 3 muestra la relación entre la conductividad estomática y el

potencial hídrico foliar. En ambas especies los valores de  $g$  aumentaron en relación directa con  $Y^h$ , pero con una pendiente mas elevada en la soya respecto a la canavalia, lo cual apoya la hipótesis de una mayor sensibilidad estomática en esa especie ante los cambios del *status* hídrico. Los valores más bajos de  $g$  en la canavalia son consistentes con su mayor  $Y^h$  (figura 2). Para la soya se encontró la relación:  $y=0,048+0,0287x$  ( $R^2=0,85$ ;  $P<0,01$ ), según la cual ocurriría un cierre estomático total alrededor de los  $-1,68$  MPa, mientras que la expresión correspondiente a la canavalia fue:  $y=0,0089+0,005x$  ( $R^2=0,81$ ;  $P<0,01$ ), que predice un cierre cuando el  $Y^h$  llegue a  $-1,78$  MPa. Turner *et al.* (27) encontraron un umbral de  $-1,5$  MPa en el potencial hídrico foliar para el



**Figura 3. Conductividad estomática en relación con el potencial hídrico foliar**

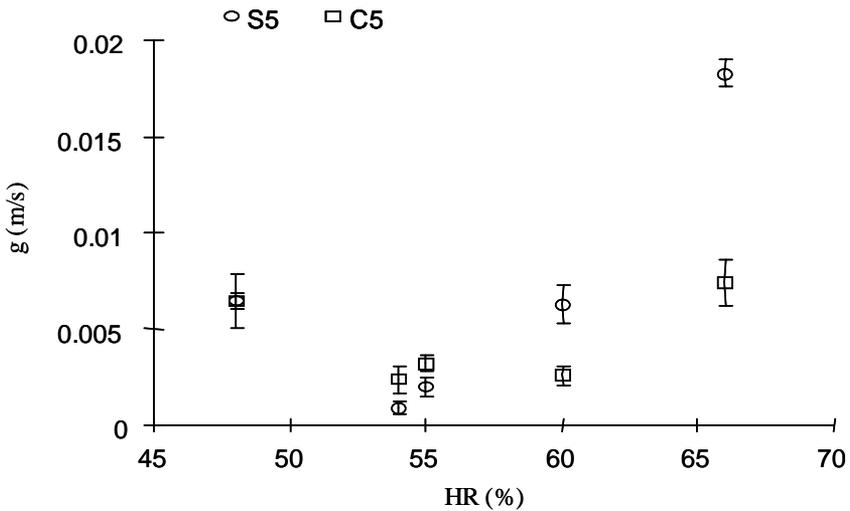
cierre de estomas en la soya, el cual es ligeramente superior al calculado en el presente trabajo para la línea FT-88011. La soya se considera generalmente como no tolerante a la sequía, aunque existen genotipos con resistencia a déficits hídricos, capaces de mantener la turgencia mediante ajuste osmótico, o por poseer sistemas radicales fibrosos muy desarrollados que les permiten explorar efectivamente mayores volúmenes de suelo (24, 9). De hecho, una comparación de los mecanismos de mantenimiento del turgor en dos cultivares de soya, con uno de frijol (*Vigna unguiculata*) y otro de frijol mungo (*V. mungo*), mostró que los dos primeros tenían cierto grado de ajuste osmótico, mientras que en los otros predominaban los mecanismos que dificultan la pérdida del agua (18). En *Vicia faba* los estomas se cierran cuando el Yh llega a -0,80 MPa (11), mientras que *C. ensiformis* cv. Yaracuy continúa formando hojas nuevas pero que alcanzan menor tamaño, aún con valores de Yh inferiores a -1,90 MPa (14). Con las variedades Tovar y Yaracuy sembradas en los Bancos de San Pedro (estado Guárico), con una disponibilidad total de 400 mm de agua durante el ciclo (menor que los 734 mm correspondientes a los tratamientos C5 y S5), se encontró que entre -1,00 y -2,41 MPa de Yh las hojas de plantas de ambos genotipos, podían mantener una actividad fotosintética reducida en presencia de déficit hídrico (15).

Aunque la forma como se desarrolla la sequía influye en la respuesta estomática (28), las condiciones experimentales empleadas

en el presente trabajo permiten concluir que las plantas de canavalia mantuvieron un mejor estado hídrico durante el período de desecamiento del suelo, al costo de una menor conductividad, pero con un margen de apertura estomática ligeramente más amplio que el de la soya. Los valores significativamente mayores de conductividad en ésta última especie, concuerdan con el menor Yh medido en esas plantas. Por otra parte, y a diferencia de los resultados de Bennett *et al.* (2) con el cv. Biloxi de soya, las regresiones entre g y Yh en nuestro caso sí resultaron indicativas del comportamiento estomático bajo estrés hídrico moderado. La relación entre g y la humedad relativa del aire en el momento de las mediciones mostrada en la figura 4, sugiere que la soya también presenta una mayor respuesta estomática ante la disminución de la humedad ambiental, en comparación con la canavalia.

En otro orden de ideas, también se observó durante el ensayo que en presencia de déficit hídrico y cuando los valores de radiación eran mayores de 1600 mmol/m<sup>2</sup>s y la humedad relativa baja (50-60%), tanto la soya como la canavalia manifestaron aumentos en la inclinación de sus folíolos. Tales movimientos han sido documentados para el frijol (23), la soya (25,12), la canavalia (13) y otras especies. El aumento en la inclinación foliar, coincidente con cambios tempranos en el Yh y la RD, probablemente tiene relación con cambios osmóticos y de la concentración de K en el pulvínulo (19).

Ya que se ha señalado que la presencia de raíces profundas es una



**Figura 4. Conductividad estomática en relación con la humedad relativa del aire**

de las características de las plantas resistentes a la sequía (21), se planteó la hipótesis de un sistema radical más profundo en la canavalia en comparación con la soya. El cuadro 1 muestra que no hubo diferencia en la distribución radical entre las especies, encontrándose en ambos casos que el 90% o más del total de raíces se localizaba en los primeros 20 cm, y que el crecimiento era mayormente lateral y sólo hasta los 40 cm de profundidad. Esto coincide con la mayor fracción de arcilla detectada en ese estrato, que sugiere una gran compactación del

terreno originado por el paso frecuente de maquinarias pesadas. Algunos autores han señalado de manera general las alteraciones en el crecimiento de las raíces asociadas con la compactación del sustrato (26), mientras que otros lo han hecho para el caso particular de la soya (17). El peso medio de raíces por planta fue 2,79 g en la soya, comprendido dentro del intervalo de 1,52 a 5,70 g indicado para plantas de distintas variedades de soya evaluadas a los 102 dds (16). Sin embargo, la distribución vertical de las raíces es muy variable, dependiendo del

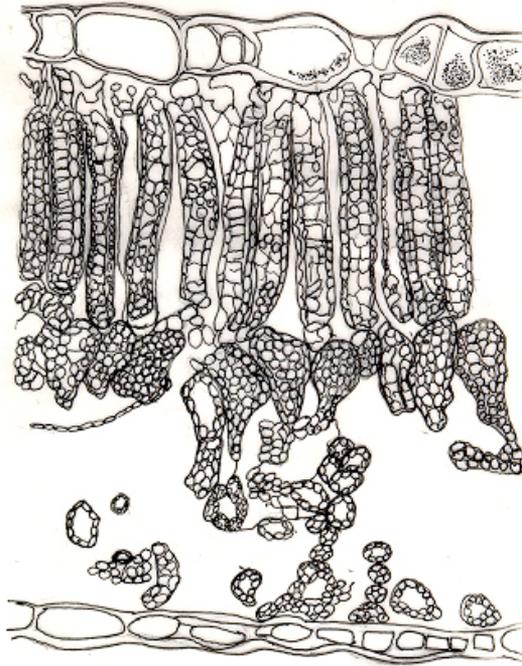
**Cuadro 1. Peso seco y distribución del sistema radical en soya y canavalia.**

Profundidad (cm)	Soya		Canavalia	
	Peso seco (g/p)	%	Peso seco (g/p)	%
0-20	2,51	89,9	21,98	94,7
20-40	0,28	10,1	1,22	5,3

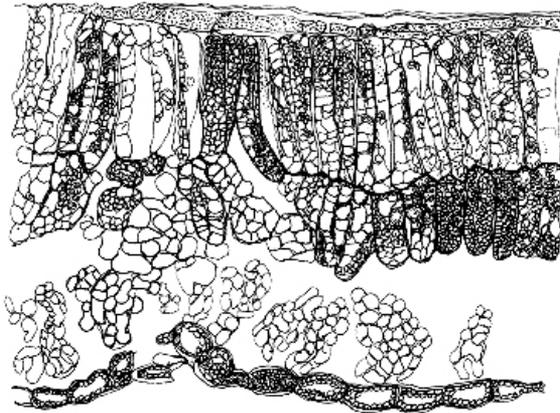
cultivar, la textura del suelo y las condiciones de crecimiento. Así por ejemplo, en un rizotróf, la profundidad máxima para la soya fluctuó entre 40 y más de 100 cm (16), mientras que en parcelas experimentales sobre un suelo bien estructurado y con la misma especie, apenas se superaron los 50 cm (4). En cuanto a la canavalia, los datos encontrados en el presente trabajo difieren de los publicados por Ozier-Lafontaine (20) en un suelo franco de Guadalupe (Antillas Francesas), en el cual plantas de 40 días de edad tenían raíces que penetraban hasta 120 cm; sin embargo en esta comparación es necesario considerar las diferencias en precipitación (dos veces mayor en Guadalupe respecto a Maracay), y en la textura del suelo. La presencia de sistemas radicales con igual patrón de distribución en las dos especies estudiadas, excluye la profundidad de las raíces como variable explicativa de las diferencias encontradas en la tolerancia al déficit de agua.

Por otra parte, cortes transversales en folíolos completamente desarrollados de soya y canavalia, indicaron que en esta última especie, el parénquima en empalizada está constituido por células

anchas y largas, mientras que el esponjoso tiene abundantes espacios intercelulares y la epidermis abaxial es de mayor grosor que la adaxial (figura 5a). En la soya, el parénquima en empalizada desarrolla una doble capa de células, y las epidermis están constituidas en ambas caras por células pequeñas (figura 5b). En las dos especies la empalizada abarca aproximadamente dos tercios del espacio comprendido entre las epidermis, pero las mediciones del grosor de la lámina foliar indicaron valores significativamente mayores en canavalia ( $281,3 \pm 4,7$  m) en comparación con la soya ( $182,6 \pm 2,3$  m;  $P < 0,05$ ). Esto concuerda con los valores más altos del área foliar específica promedio de la soya ( $269 \pm 12$  cm<sup>2</sup>/g) en relación con la canavalia ( $166 \pm 9$  cm<sup>2</sup>/g), que evidencian la presencia de láminas foliares más delgadas y de textura suave en la soya, frente a las más gruesas y coriáceas de la canavalia. El mayor grosor de los tejidos foliares en la canavalia probablemente permite una respuesta más conservadora del agua en términos de valores de g más bajos en comparación con la soya.



**(A)**



**(B)**

**Figura 5. Corte transversal de un folíolo central (A) *Canavalia ensiformis* (L) DC. (x40) y (B) *Glycine max* (L.) Merr. (x40)**

## Conclusiones

Durante el ciclo de desecamiento del suelo, las plantas de canavalia presentaron valores significativamente mayores del Yh que los de la soya, para el intervalo de Ys comprendido entre -0,16 y -1,30 MPa, indicando mejores condiciones hídricas en la primera especie, pero no hubo diferencias entre ellas cuando el Ys llegó a -1,61 MPa.

Los cambios en la conductividad estomática (g) en función del Ys siguieron una tendencia lineal en la canavalia y exponencial en la soya, sugiriendo una respuesta tipo "umbral" en esta última, y un cierre estomático

más gradual en la primera. La regresión entre g y Yh fue lineal y significativa en ambas especies, pero con mayor pendiente en la soya, lo cual evidencia una mayor sensibilidad estomática en esa especie.

No hubo diferencias entre las especies en cuanto a la distribución vertical de las raíces, por lo cual se infiere que el mejor status hídrico de la canavalia se asocia más bien a la consistencia coriácea de sus hojas en contraposición a las hojas más mesófilas de la soya

## Agradecimientos

Los autores agradecen la participación de los señores José Antonio García y Napoleón Martínez, del Laboratorio de Ecología Agrícola, en los trabajos de campo y laboratorio. Al Sr. Edgar Esculpi por los dibujos

biológicos, al personal del Laboratorio de Suelos del CENIAP por su asistencia técnica, y a FUNDACITE Aragua por el financiamiento del trabajo.

## Literatura citada

1. Beadle C. 1985. Plant growth analysis. En: J. Coombs, D.O. Hall, S.P. Long and J.M.O.S. Scurlock eds. Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis. p: 20-25. 2nd edition Pergamon Press.
2. Bennett, J.M., T.R. Sinclair, R.C. Muchow and S.R. Costello. 1987. Dependence of stomatal conductance on leaf water potential, turgor potential and relative content in field-grown soybean and maize. *Crop Sci.* 27:984-990.
3. Böhm, W. 1979. Methods of studying root systems. W. Billings, F. Golley. O. Lange and J. Olson. Springer Verlag eds. 188 p.
4. Burch, G., R. Smith and W. Mason. 1978. Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. II. Crop evaporation, soil water depletion and root distribution. *Aust. J. Plant. Physiol.* 5:169-177.
5. Burton J. W. 1997. Soybean (*Glycine max* (L) Merr.). *Field Crops Res.* 53:171-186.
6. Cortés P. and T. Sinclair. 1986. Water relations of field grown soybean under drought. *Crop Sci.* 26:993-998.

7. De Gouveia M. y D. Marín Ch. 1999. Una comparación agroecológica de canavalía (*Canavalia ensiformis* (L.)DC) y soya (*Glycine max* (L.) Merr.). I. Fenología y crecimiento. Rev. Fac. Agron. (LUZ). 16:227-242.
8. Garside A. L., R. J. Lawn, R. C. Muchow and D.E. Byth. 1992. Irrigation management of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) in a semi-arid tropical environment. II. Effect of irrigation frequency on soil and plant water status and crop water use. Aust. J. Agric. Res. 43:1019-1032.
9. Hudak, C. and R. Patterson. 1995. Vegetative growth analysis of drought-resistant soybean Plant introduction. Crop Sci. 35:464-471.
10. Jones, H.G. 1992. Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Second edition. Cambridge University Press. 428 p.
11. Karamanos A. and C. Papatheohari. 1987. Understanding the mechanisms of drought resistance of some crop plants. En: Agriculture Drought Resistance in Plants. Physiological and Genetic Aspects Report. EUR 10700. Luxemburgo. 388 p.
12. Lawn, R. 1982. Response of four grain legumes to water stress in South-eastern Queensland Australia. I. Physiological response mechanisms. Aust. J. Agric. Res. 33: 481-496.
13. Marín, Ch. D. 1984. Poblaciones y épocas de siembra y su relación con el crecimiento y producción en *Canavalia ensiformis* (L.)DC. Trabajo de Ascenso. Fac. Agronomía UCV. Maracay. Venezuela. 157 p.
14. Marín Ch., D. 1993. Algunos aspectos ecofisiológicos del cultivo de *Canavalia ensiformis* (L.)DC. En: Vargas R., A. León y A. Escobar (editores). *Canavalia ensiformis* (L.)DC. Producción, procesamiento y utilización en alimentación animal. p: 65-76. Editorial Futuro C.A. San Cristóbal.
15. Marín Ch. D. y M. Pérez de Azkue. 1998. Crecimiento, fotosíntesis foliar y rendimiento en granos en los cultivares Tovar y Yaracuy de *Canavalia ensiformis* (L.)DC., sembrados en Calabozo, estado Guárico. En prensa.
16. Mitchell, R. and W. Russell. 1971. Root development and rooting patterns of soybeans. Agron. J. 63:313-316.
17. Morales, M., S. Benez y P. Libard. 1991. Influencia de camadas compactadas de su subsuperficie no desenvolvimiento do sistema radicular de plantas de soja *Glycine max* (L.) Merrill. Cientifica Sao Paulo, 19(1):195-206.
18. Morgan, J. M. 1992. Adaptation to water deficits in three grain legume species. Mechanisms of turgor maintenance. Field Crops Res. 29:92-106.
19. Oosterhuis D., S. Welker and J. Eastman. 1985. Soybean leaflet movements as an indicator of crop water stress. Crop Sci. 25:1101-1106.
20. Ozier-Lafontaine H. 1995. Dynamique de mise en place et regulation des architectures racinaires des espèces associees en situation de competition. INRA. Guadeloupe. 4 p.
21. Petrie, C. and A. Hall. 1992. Water relations in cowpea and pearl millet under soil water deficits. II. Water use and root distribution. Aust. J. Plant Physiology. 19:577-589.
22. Quiroz, A. 1997. Evaluación ecofisiológica de una asociación de maíz (*Zea mays* L.) y quinchoncho (*Cajanus cajan* (L.) Millspaugh), con dos niveles de fertilización. Tesis de Maestría. Facultad de Agronomía UCV. Maracay. Venezuela. 94 p.
23. Schakel, K and A. Hall. 1979. Reversible leaflet movements in relation to drought adaptation of cowpea *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Aust. J. Plant. Physiol. 6:265-276.

24. Sloane, R., R. Patterson and T. Carter. 1990. Field drought tolerance of soybean plant introduction. *Crop Sci.* 30:118-123.
25. Stevenson, K. and R. Shaw. 1971. Effects of leaf orientation on leaf resistance to water vapor diffusion in soybean (*Glycine max* L. Merr.) leaves. *Agron. J.* 63:327-329.
26. Taylor, H. 1983. Managing root systems for efficient water use: an overview. En: *Symposium on Potential Productivity of Field Crops under Different Environments*. IRRI. Los Baños, Laguna, Phillipines. 525 p.
27. Turner, N. C., J. Begg, H. Rawson, S. English and A. Hearn. 1978. Agonomic and physiological responses of soybean and sorghum crops water deficits. III. Components of leaf water potential, leaf conductance, photosynthesis and adaptation to water deficits. *Aust. J. Plant Physiol.* 5: 179-194.
28. Turner, N.C. 1991. Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. *Agricultural and Forest Meteorology* 54:137-154.