Rev. Fitotec. Mex. 12:45-57. 1989

EFECTOS A CORTO Y LARGO PLAZO DEL CALOR Y LA TENSION OSMOTICA EN SORGO[1]

Víctor A. González Hernández[2], Jerry D. Eastin[3] y Charles Y. Sullivan[3]

RESUMEN

Con frecuencia las deficiencias hídricas en los cultivos coinciden con la presencia de altas temperaturas. Por ello, se estudiaron los efectos combinados de tres niveles de calor (30/22, 35/22 y 40/22°C; día/noche) con tres niveles de tensión osmótica (-0.5, -4.0 y -7.5 bares), sobre el crecimiento, desarrollo y rendimiento de grano de un híbrido de sorgo (Sorghum bicolor L. Moench) cultivado en un medio hidropónico. Tales tratamientos fueron aplicados por un período de seis días a partir de la iniciación de anteras. A corto plazo se encontró que en este sorgo los órganos más susceptibles a la tensión osmótica (TO) y al calor fueron la panícula seguida de la raíz, en cuanto a acumulación de materia seca. En cambio, el crecimiento del culmo resultó frenado sólo por el calor, mientras que el área foliar y la tasa de fotosíntesis neta fueron reducidas únicamente por la TO. A largo plazo, los efectos de la TO sobre el crecimiento de las estructuras vegetativas se mantuvieron en grado significativo, pero los del calor se desvanecieron; el rendimiento de grano no sufrió pérdidas significativas por que las reducciones que hubo en el número de granos, ocasionadas principalmente por la TO, fueron compensadas en alto grado por aumentos en el tamaño del grano. La interacción TO x calor no tuvo efectos significativos, ni a corto ni a largo plazo, sobre la mayoría de las variables estudiadas; no obstante, la acumulación de carbono por la planta completa, al final de los seis días bajo tratamiento, fue visiblemente disminuida por la acción combinada del calor y la TO, pero resultó poco afectada por la acción individual de cada factor.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Sorghum bicolor L. Moench; Fisiología del rendimiento; Area foliar; Acumulación y distribución de materia seca.

SUMMARY

Drought stress frequently occurs accompanied by high temperatures. Therefore, the combined effects of three temperature levels (30/22, 35/22, and 40/22°C; day/night) and three levels of osmotic stress (-0.5, -4.0 and -7.5 bars) on the development, growth and grain yield of a hybrid sorghum (Sorghum bicolor L. Moench), growing in a hydroponic culture, were studied. These treatments were imposed at the anther differentiation stage for six days. At the end of the treatment period it was found that in this sorghum the panicle, followed by the root, were the most susceptible organs to both heat (HS) and osmotic stress (OS), considering dry matter accumulation. Culm growth, however, was arrested only by HS, whereas leaf area and net CO_2 exchange rate were disminished only by OS. At harvest, after the recovery period, the OS effects on the vegetative growth remained at a significant level, while those of HS had vanished; grain yield did not show significant losses because the observed reductions in grain number, mainly caused by OS, were largely compensated by gains in grain size. The HS x OS interaction had no significant effects, on most of the studied traits, either in the short or in the long term; however, the net gain of carbon by the entire plant during the six-day treatment period, was clearly declined by the combined action of OS and HS, although these factors had little effect when imposed alone.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Sorghum bicolor L. Moench; Physiology of grain yield; Leaf area; Dry matter production and distribution.

INTRODUCCION

La sequía y el calor son factores ambientales que por sí solos pueden limitar el crecimiento y producción de las plantas. Además, con frecuencia las deficiencias hídricas coinciden con temperaturas altas, lo que da origen a un estrés combinado que acentúa las pérdidas en rendimiento, particularmente cuando tales condiciones inciden durante las etapas reproductivas del desarrollo vegetal.

---

[1] Investigación realizada en la Universidad de Nebraska. Lincoln, Ne., EUA.

[2] Ex-estudiante de Doctorado en la Universidad de Nebraska. Actualmente Profesor Investigador Titular del Centro de Genética, Colegio de Postgraduados. Apdo. Postal 358, Chapingo, Méx. 56230.

[3] Profesor del Depto. de Agronomía de la Universidad de Nebraska e Investigador en Fisiología Vegetal de USDA/ARS, respectivamente. Lincoln, Ne, 68583-0817, EUA.

Aunque estos dos factores limitantes han sido investigados por separado con cierta amplitud, se tiene poca información del efecto de la interacción sequía x calor sobre los procesos fisiológicos de las plantas y su consecuencia final en el rendimiento.

Por lo anterior, el propósito de este trabajo fue analizar los efectos a corto y largo plazo de deficiencias hídricas combinadas con calor aplicadas durante la formación de la panícula, sobre la tasa fotosintética del sorgo, así como sobre su crecimiento, desarrollo, balance de carbono, y su rendimiento.

REVISION DE LITERATURA

El calor generalmente acelera las tasas de desarrollo y de crecimiento en trigo, pero reduce su rendimiento (Wardlaw *et al.*, 1980). En sorgo, un aumento diurno o nocturno de 5°C sobre la temperatura óptima (29/22°C; día/noche), acortó significativamente las etapas de expansión de la panícula y de llenado del grano, pero también redujo el rendimiento de grano y el número de granos por planta (Eastin, 1976). Ogunlela (1979) determinó que la etapa del sorgo más susceptible al calor nocturno (5°C arriba de la temperatura ambiental), es la de diferenciación de anteras, con pérdidas de 19% tanto en el rendimiento de grano como en el número de semillas por planta. También en sorgo, Kaigama (1982) observó que imponiendo 40°C durante el embuche, se redujeron el rendimiento y el número de semillas. En arroz se han observado pérdidas en fertilidad de las espiguillas y en rendimiento debidas al calor durante la antesis (Satake y Yoshida, 1978).

Aunque las temperaturas supraóptimas parecen afectar poco el fotosistema I y a la actividad de la enzima de carboxilación ribulosa bifosfato carboxilasa, e incluso mejoran la conductancia del CO_2 en el mesofilo (Monson *et al.*, 1982; Ishii *et al.*, 1977), se ha evidenciado que tales condiciones inactivan la fotosíntesis en forma progresiva e irreversible porque causan desacoplamiento en los tilacoides, inhiben el fotosistema II y limitan la síntesis de ATP (Björkman *et al.*, 1980; Stidham *et al.*, 1982). Por el contrario, las temperaturas elevadas o los cambios en el déficit de saturación asociados con el calor, estimulan la transpiración (Lösch y Tenhunen, 1981).

La escasez de agua inhibe reversiblemente la fotosíntesis y la transpiración al inducir el cierre estomático mediante la pérdida de turgencia en las células oclusivas. Si la deficiencia hídrica se prolonga, la inhibición de la fotosíntesis puede ser irreversible, por daños en las enzimas del cloroplasto, en el sistema de transporte de electrones, en la fotofosforilación, y por fotodestrucción del aparato fotosintético (Levitt, 1980; Boyer, 1976; Osmond *et al.*, 1980).

La sequía también inhibe el crecimiento, el desarrollo, la acumulación de materia seca y el rendimiento de las plantas. La magnitud de estos efectos dependen del genotipo, la intensidad del déficit hídrico y de la etapa de desarrollo de la planta (Clarke *et al.*, 1981). Respecto a la etapa más sensible a la sequía en sorgo, en la actualidad diversos autores coinciden en señalar que es durante la expansión de la panícula, especialmente entre la microsporogénesis y la emergencia de la panoja (Mirhadi y Kobayashi, 1979; Manjarrez *et al.*, 1989). Sin embargo, Rice (1979) observó que la imposición de tensión osmótica durante la floración causó una pérdida significativa en el rendimiento de grano del sorgo híbrido RS 671, debido a su limitada producción de asimilados durante el estrés y a su reducida capacidad para movilizarlos hacia el grano en formación. En forma similar, Hultquist

(1973) encontró que bajo la sequía el sorgo susceptible RS 626 movilizó más productos marcados con radioisótopos a la raíz que a la panícula, mientras que en el híbrido tolerante C42Y tuvo predominancia la panícula. Al respecto, Eastin *et al.* (1983) consideran que la competencia interna por asimilados entre los órganos vegetativos y florales durante la expansión de la panícula, se puede deber a un abastecimiento insuficiente a la panoja o una capacidad reducida de la panoja para emplear tales reservas, por lo que se abate el número de semillas por planta y su consecuente rendimiento.

Según González-Hernández (1982), el rendimiento de grano y el número de semillas por panícula de sorgo disminuyeron significativamente al aumentar los niveles de tensión osmótica de -0.5 a -4.0 ó a -7.5 bares, durante la diferenciación de anteras, y estas pérdidas fueron mayores a 40°C y menores a 35°C, en comparación con las observadas a 30°C. Sin embargo, Kaigama (1982) informa de ganancias en rendimiento de sorgo hasta de 17% con tensiones osmóticas de nivel similar (-4 y -6 bares) y en una etapa cercana (embuche), con temperaturas de 30 a 35°C.

MATERIALES Y METODOS

Este estudio se condujo en invernaderos y cámaras de ambiente controlado de la Universidad de Nebraska, en Lincoln, Nebraska, EUA, durante 1981. Se usaron plantas del híbrido de sorgo RS-671 creciendo en un medio hidropónico, a las que se aplicaron tres niveles de tensión osmótica (-0.5, -4.0 y -7.5 bares) en combinación con tres regímenes de temperatura (30/22, 35/22 y 40/22°C) por seis días a partir del inicio de la diferenciación de anteras. En condiciones de campo, esta etapa del desarrollo de la panícula ocurre unas dos semanas después de la iniciación de la inflorescencia y se reconoce por la aparición de primordios de anteras en los flósculos en formación. Excepto durante los períodos de tratamiento y de preacondicionamiento, las plantas se mantuvieron en condiciones de invernadero a 30±2°C, desde la siembra hasta la madurez fisiológica del grano, sin deficiencia hídrica y sin calor.

Método de siembra

Las semillas de sorgo se germinaron en cajas de Petri con agua destilada, por siete días a partir del 28 de agosto de 1981. Las plántulas resultantes se transplantaron a un sistema hidropónico consistente en recipientes plásticos de 11 litros de capacidad (30 cm de altura, 25 cm de diámetro), llenos con una solución nutritiva completa de pH 5.5, preparada como indica González-Hernández (1982). Cada recipiente recibió una plántula, la cual fue sostenida por una placa perforada de unicel colocada sobre el recipiente y un trocito de hule espuma envolviendo el coleoptilo; la aereación de las raíces se procuró con aire bombeado a través de una red de tubitos conectados a cada recipiente. Al transplantar se seleccionaron las plántulas más uniformes en tamaño y vigor. La solución nutritiva consumida se repuso 2 ó 3 veces por semana.

Período de acondicionamiento

Dos días antes de que en el 50% de las plantas ocurriera la diferenciación de anteras, se transfirieron a tres cámaras de ambiente controlado de 2.7 x 2.7 x 2.3 m (Western Environmental, Inc.), dispuestas a 30°C, un fotoperíodo de 14 horas, 60% de humedad relativa en el "día" y un flujo de fotones fotosintéticamente activos de 800 uE $m^{-2}s^{-1}$ a la altura de las plantas. Los niveles de tensión osmótica (-0.5, -4.0 y -7.5 bares) se aplicaron gradualmente en cada cámara durante estos dos días, mediante la adición de polietilenglicol

600 a la solución nutritiva a manera de aumentar su tensión osmótica en 2 y 2.5 bares por día en los tratamientos de -4.0 y -7.5 bares; al testigo (-0.5 bares) no se le aplicó PEG-600.

Período de tratamientos

Al concluir el período de acondicionamiento, se impusieron los tres regímenes de temperatura (30/22, 35/22 y 40/22°C), asignándolos aleatoriamente a las tres cámaras de ambiente controlado, por un lapso de seis días. Así, en cada cámara habían los tres niveles de tensión osmótica, cada uno con 8 plantas para un total de 24 plantas por temperatura. Al terminar el período, se renovó el medio hidropónico con solución nutritiva fresca, con lo cual se inició la recuperación.

Variables medidas

Peso seco. Se determinó por planta en la panícula, la raíz y el culmo al final del período de tratamientos en cuatro plantas por tratamiento; y en 12 plantas extras se cuantificaron las mismas variables al inicio de dicho período. A la madurez fisiológica del grano se volvieron a medir en otras cuatro plantas, como medida de la recuperación en crecimiento. El peso seco total por planta se calculó mediante la suma de sus partes, en los tres muestreos. En todos los casos, el secado de las muestras se hizo en una estufa de aire forzado a 75°C por 72 horas.

Area foliar. La superficie verde por planta se cuantificó al inicio y al final del período de tratamientos, así como a la floración (la que ocurrió de 14 a 18 días de iniciada la fase de recuperación), mediante un integrador portátil de área foliar LI-3000 (Lambda, Inc.).

Tasa de asimilación neta de CO_2. Se midió al segundo y al cuarto día del período de tratamientos, así como a la floración, en cuatro repeticiones. Para ello se empleó un sistema abierto diseñado exprofeso para medir una planta completa en estado adulto; el sistema, sus componentes y su funcionamiento es detallado por González-Hernández (1982).

Los cálculos para tasa fotosintética neta se hicieron con base en la ecuación:

$$TFN = F \times \Delta CO_2 \times CT/AF$$

donde: F = flujo de aire a través de la cámara de asimilación ($0.003\ m^3 s^{-1}$); ΔCO_2 = asimilación neta de CO_2 por la planta en mg = $(44 \times 10^3\ mg\ CO_2\ mol^{-1}/22.4 \times 10^{-3} m^3\ mol^{-1})(10^{-6} m^3 m^{-3}) = 1.9643\ mg\ CO_2\ m^{-3}$; CT= factor de corrección por presión y temperatura

$$= \frac{973\ kPa}{1013\ kPa} \times \frac{273}{T} = \frac{262.22}{T\ aire,\ en\ K};$$

y AF = área foliar, en m^2.

Sólo las láminas foliares se consideraron como órganos fotosintéticos despreciando la posible contribución de otros como las vainas foliares, las glumas y el tallo.

Balance del carbono. La cantidad de carbono acumulada por planta completa durante el período de tratamientos, se estimó de dos formas.

a) Con base en la acumulación de materia seca por planta:

$$\text{Carbono acumulado}_{(1)} = (MSA)\ (0.4)$$

donde, 0.4 = peso atómico del carbono/peso molecular de carbohidratos = 12/30; y MSA = peso seco total final-peso seco total inicial. En este caso se considera a los carbohidratos (CH_2O) como únicos componentes de la materia seca.

b) Con base en la tasa de fotosíntesis neta y el área foliar, a través del período de tratamientos:

$$\text{Carbono acumulado}_{(2)} = \overline{TFN} \times \overline{AF} \times 6 \text{ días} \times 14 \text{ horas día}^{-1} \times 3600 \text{ s hora}^{-1} \times 10^{-3} \text{ g mg}^{-1}$$

donde, $\overline{TFN}$ = (TFN día 2 + TFN día 4)/2; y
$\overline{AF}$ = (AF inicial + AF final)/2.

Rendimiento de grano y sus componentes. A la cosecha, realizada a la madurez fisiológica del grano, se midió: rendimiento de grano seco por planta (RG, en g), número de granos por planta (NG), y con el cociente RG/NG se estimó el tamaño del grano (en mg por grano).

Análisis estadístico. Se hicieron análisis de varianza de acuerdo al diseño de parcelas divididas, con las temperaturas como parcelas grandes, los niveles de tensión osmótica como parcelas chicas y las repeticiones anidadas dentro de temperaturas.

RESULTADOS Y DISCUSION

Efectos a corto plazo del calor y la tensión osmótica

Corto plazo, tanto las deficiencias hídricas impuestas como las temperaturas superiores a 30°C, causaron reducciones en la acumulación de materia seca de los distintos órganos de sorgo, aunque la reducción no fue significativa en todos ellos (Cuadros 1 y 2). En ambas condiciones adversas, la panícula resultó más disminuida en su crecimiento que cualquiera de las estructuras vegetativas, y sobre todo estando bajo tensión osmótica, lo que coincide con lo observado por Hultquist (1973) y Rice (1979) en sorgos susceptibles sometidos a sequía.

En cuanto a los órganos vegetativos, el culmo (tallo con hojas) mostró tolerancia a la tensión osmótica pero no al calor, mientras que la raíz fue igualmente afectada por esos dos factores. En la planta completa, como en el culmo, solamente el calor frenó la acumulación de materia seca, debido a que el culmo constituyó del 75 al 78% del peso seco total.

El área foliar activa se redujo hasta en 34% con la tensión osmótica (Cuadro 1), y sólo resultó abatida significativamente en 20% por el régimen térmico de 35°C, en comparación con los de 30 y 40°C (Cuadro 2). Considerando que las pérdidas en materia seca sufridas por el culmo, que incluye a las hojas, fueron de menor grado o no coinciden con las observadas en área foliar, se deduce que las reducciones en dicha área se debieron por una parte a la inhibición del crecimiento, y por otra, a la senescencia foliar.

Aplicando una sequía edáfica severa que afectó la etapa de diferenciación de anteras, Manjarrez (1983) también observó disminuciones a corto plazo en el área foliar y en el peso seco de los órganos, siendo mayores las pérdidas en la panícula (90%) que en el culmo (60%); sin embargo, este autor encontró que la sequía indujo una ganancia de 40% en el peso seco de la raíz, con relación al testigo bajo riego.

En este trabajo, el efecto de la interacción calor x tensión osmótica no fue significativo sobre el crecimiento de los órganos de sorgo, salvo en la raíz. No obstante es notorio que bajo la tensión osmótica de -7.5 bares, los órganos vegetativos consistentemente resintieron más la temperatura de 35°C que las de 30 y 40°C (Fig. 1). Un comportamiento similar presentó la tasa de fotosíntesis neta, al resultar más abatida por la tensión osmótica a 35°C que a las otras dos temperaturas estudiadas (Fig. 2; a,b); en este caso hubo significancia estadística para la interacción. Por el contrario, en la pa-

Cuadro 1. Efectos a corto plazo de la tensión osmótica sobre la producción y distribución de materia seca en sorgo.

Tensión osmótica	Peso seco (1)				Area Foliar(1)
	Panícula	Culmo	Raíz	Planta completa	
(bares)	- - - - - - - - - - - (g) - - - - - - - - - - -				(dm^2)
-0.5	0.533 a	40.8 a	13.11 a	53.9 a	23.56 a
-4.0	0.286 b	38.7 a	11.99 ab	50.7 a	19.32 b
-7.5	0.153 b	36.8 a	11.52 b	48.3 a	15.47 c
Al iniciar tratamientos	0.0067 ±0.0008	21.5 ±1.0	6.42 ±0.52	28.0 ±1.5	22.36 ±1.16

(1) Valores con la misma letra, en una columna, no son estadísticamente diferentes (Duncan, 0.05).

Cuadro 2. Efectos a corto plazo del calor sobre la producción y distribución de materia seca en sorgo.

Tensión osmótica	Peso seco (1)				Area foliar(1)
	Panícula	Culmo	Raíz	Planta completa	
(^oC)	- - - - - - - - - - - (g) - - - - - - - - - - -				(dm^2)
30	0.433 a	45.4 a	13.08 a	58.5 a	20.87 a
35	0.366 ab	35.6 b	11.79 b	47.4 b	16.68 b
40	0.173 b	35.4 b	11.74 b	47.1 b	20.79 a
Al iniciar tratamientos	0.0067 ±0.0008	21.5 ±1.0	6.42 ±0.52	28.0 ±1.5	22.36 ±1.16

(1) Valores con la misma letra, en una columna, no son estadísticamente diferentes (Duncan, 0.05).

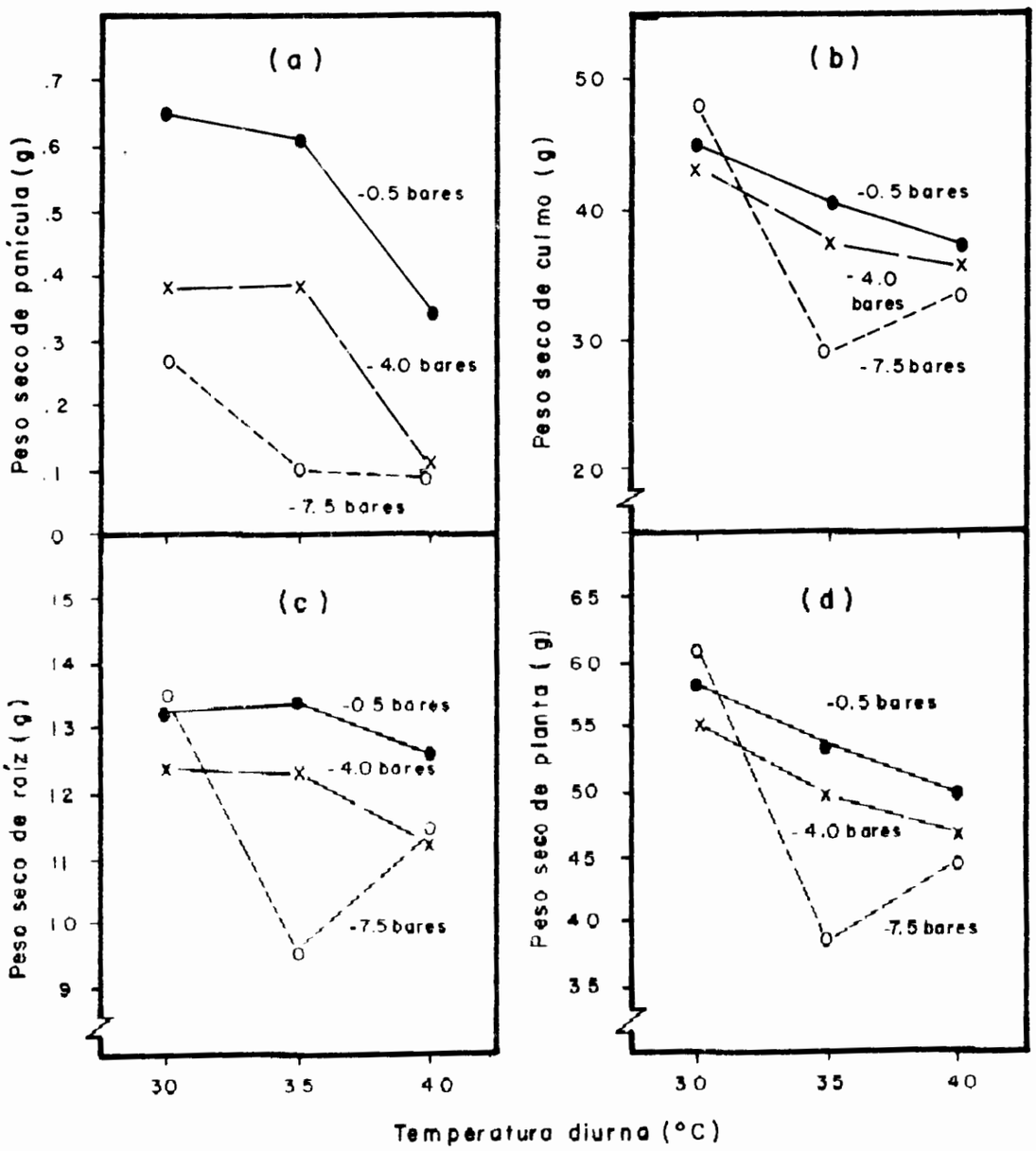

Figura 1. Efecto a corto plazo del calor y la tensión osmótica sobre la acumulación de materia seca en diversos órganos de sorgo.

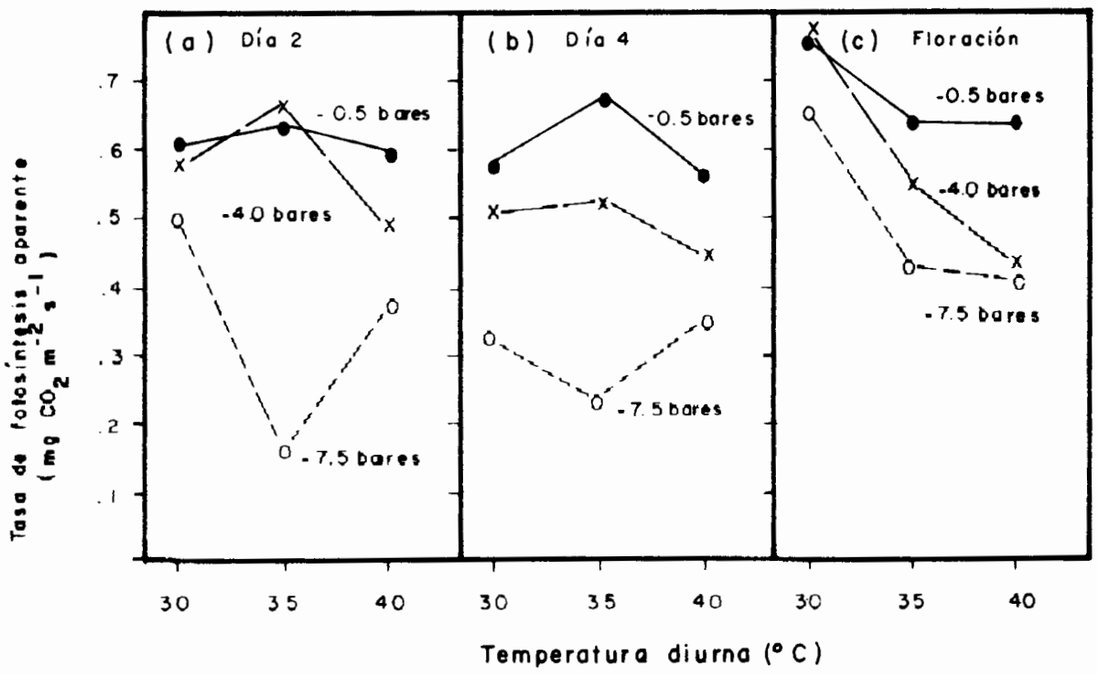

Figura 2. Efecto del calor y la tensión osmótica sobre la tasa de fotosíntesis aparente de plantas de sorgo, durante el período de tratamientos (a, b) y durante la recuperación (c)

nícula el efecto negativo de la tensión osmótica consistentemente se agravó con los aumentos en temperatura. González-Hernández (1982) también encontró que el calor empeora los efectos del déficit hídrico sobre la panícula en una forma no lineal, aunque en su caso la temperatura óptima fue 35°C, tanto en condiciones de tensión osmótica como en ausencia de ésta.

El balance del carbono, es decir, la cantidad de este elemento asimilado por toda la planta durante el período de tratamientos, se muestra en el Cuadro 3. Se aprecia que la acumulación de carbono fue notoriamente abatida por la tensión osmótica solamente cuando ésta coincidió con calor, y en especial a 35°C, pero que resultó poco afectada por tales factores cuando fueron impuestos por separado. Ello se atribuye más a las pérdidas en área foliar que a las disminuciones en las tasas fotosintéticas. Si bien existen algunas divergencias entre los dos métodos de cálculo, ambos presentan tendencias similares en sus respuestas a los tratamientos y tienen un buen grado de correlación entre sí ($r = 0.75$); ello indica que efectivamente la asimilación de CO_2 vía fotosíntesis determina en alto grado el crecimiento de la planta y su producción de materia seca. Por ende, un balance aproximado del carbono puede ser obtenido con datos de peso seco y área foliar, sin necesidad de medir la fotosíntesis y respiración.

Efectos a largo plazo del calor y la tensión osmótica

Ambos factores, al incidir durante la diferenciación de las anteras provocaron retrasos en la tasa de desarrollo reproductivo del sorgo, ya que causaron aumentos significativos en los días a floración y/o en la duración del llenado del grano (Cuadro 4). Resultados parecidos fueron encontrados por González-Hernández (1982) aplicando calor y tensión osmótica y por Manjarrez *et al.* (1989) al aplicar sequía edáfica.

Después de dos semanas en recuperación (esto es, a -0.5 bares y 30°C), las plantas empezaron la antesis. En la floración, cuando el área foliar activa del sorgo alcanza su máxima expresión (González *et al.*, 1986), las plantas tratadas previamente con tensión osmótica siguieron resultando inferiores al testigo, mientras que las tratadas con calor fueron estadísticamente iguales al testigo (Cuadro 4); la interacción calor x déficit hídrico no tuvo efecto significativo sobre el área foliar en esta etapa. La tasa de asimilación neta de CO_2 también mostró un buen grado de recuperación, aunque ésta no fue completa (Fig. 2c); en este caso, los daños irreversibles al aparato fotosintético en las hojas que permanecieron vivas se atribuyen principalmente a la tensión osmótica puesto que el calor no causó desecación de hojas, aunque sí impidió la recuperación total de la tasa fotosintética.

A la madurez fisiológica, los efectos inhibitorios del calor que se observaron a corto plazo sobre la acumulación de materia seca, desaparecieron durante la recuperación; en cambio, los de la tensión osmótica se mantuvieron en una magnitud significativa en todos los órganos de la planta (Cuadro 4). Por lo anterior, se concluye que el calor impuesto (35 y 40°C) produjo una inhibición reversible sobre el crecimiento y la fotosíntesis del sorgo, mientras que la tensión osmótica ocasionó una inhibición parcialmente irreversible sobre tales procesos. Entre los daños permanentes se puede citar como ejemplo la senescencia foliar, la cual no se cuantificó en este trabajo.

La panícula también sufrió pérdidas irrecuperables en peso seco debidas a la tensión osmótica (Cuadro 4), lo que se reflejó en un menor número

Cuadro 3. Efectos a corto plazo de la tensión osmótica y el calor impuestos por seis días, sobre el balance de carbono en sorgo.

Tratamientos		Carbono acumulado en la planta			Ganancia
Temp.	Tensión osmótica	Peso seco (O)[1]	Fotosíntesis (E)[2]	E/O	AFA [3]
(°C)	(bares)	- - - - - - - (g) - - - - - - -			(dm^2)
30	-0.5	12.08	13.65	1.13	2.4
	-4.0	11.00	13.94	1.27	-1.4
	-7.5	13.44	10.00	0.74	-5.8
35	-0.5	10.32	14.13	1.37	-1.8
	-4.0	8.72	11.30	1.30	-5.2
	-7.5	4.24	3.08	0.73	-10.2
40	-0.5	8.68	13.09	1.51	2.8
	-4.0	7.52	8.93	1.19	-2.6
	-7.5	6.72	6.95	1.03	-4.8

(1) Estimación considerando que toda la materia seca está compuesta de carbohidratos y que éstos constituyen el 40% del peso seco.

(2) Estimacion basada en la tasa de fotosintesis y en el área foliar, promedios durante los 6 días de tratamiento.

(3) Diferencia en área foliar activa entre el final y el inicio de los tratamientos impuestos.

Cuadro 4. Efectos a largo plazo (en floración y madurez fisiológica) de la tensión osmótica y el calor sobre el desarrollo y crecimiento del sorgo[1].

Tratamiento	DF[2]	PLLG[3]	AFF[4]	TFSF[5]	Peso seco[6]			
					Panic.	Culmo	Raíz	Planta
Tensión osmótica (bares)	--- (días) ---		(dm^2)	(mg CO_2 m^{-2} s^{-1})	- - - - - - -(g)- - - - - -			
-0.5	62.7c	28.3a	25.4a	0.68a	42.8a	57.1a	30.3a	130.2a
-4.0	66.4b	29.2a	18.0b	0.59ab	35.5b	47.2b	22.3b	105.0b
-7.5	70.5a	29.2a	16.7b	0.50b	35.4b	43.7b	18.9b	98.0b
Temperatura (^oC)								
30	64.7b	27.0b	20.3a	0.73a	39.2a	50.6a	24.6a	114.5a
35	66.2ab	29.0ab	20.5a	0.55b	35.1a	49.7a	25.5a	110.3a
40	68.4a	30.7a	19.7a	0.49b	39.4a	48.0a	21.9a	109.3a

[1] Medias con la misma letra, en una columna, no son estadísticamente diferentes (Duncan, 0.05).
[2] Días a floración; [3] Duración del período de llenado del grano; [4] Area foliar activa a la floración; [5] Tasa de fotosíntesis neta a la floración; [6] Datos a la madurez fisiológica del grano.

Cuadro 5. Efectos de la tensión osmótica y el calor impuestos por seis días, sobre el rendimiento de grano y sus componentes, en sorgo[1].

Tratamiento	Rend. de grano	Núm. de granos	Tamaño del grano
Tensión osmótica (bares)	(g/pl)	(por planta)	(mg/grano)
-0.5	33.1 a	1719 a	19.3 b
-4.0	28.4 a	1324 b	22.7 b
-7.5	28.9 a	1235 b	24.5 a
Temperatura (^oC)			
30	30.8 a	1597 a	19.5 b
35	27.7 a	1288 a	22.0 ab
40	21.9 a	1398 a	24.7 a

[1] Medias con la misma letra, en una columna, no son estadísticamente diferentes (Duncan, 0.05).

de granos por planta (Cuadro 5). El rendimiento de grano por planta no resultó significativamente disminuido por el calor y la tensión osmótica, porque estas pérdidas se vieron parcialmente compensadas con ganancias en el tamaño de los granos. Tal compensación ocurre frecuentemente al reducirse el número de granos, puesto que se reduce la competencia por fotosintetizados entre los granos remanentes (Eastin, 1976). En términos generales, estos resultados concuerdan con los de González-Hernández (1982), quien con tratamientos similares encontró que las temperaturas altas acentúan los efectos nocivos de la sequía o la tensión osmótica, mientras que se contraponen con los de Kaigama (1982) quien observó ganancias en rendimiento debido a tensión osmótica combinada con temperaturas de 30 a 35°C.

CONCLUSIONES

El efecto inmediato tanto de la tensión osmótica (TO) como del calor aplicados por seis días durante el desarrollo floral, fue inhibir severamente el crecimiento de la panícula y, en menor proporción, el de la raíz. En cambio, el culmo resultó frenado en su crecimiento sólo por el calor, mientras que el área foliar activa y la tasa de fotosíntesis aparente fueron reducidas en forma consistente y significativa únicamente por la TO. La acumulación de carbono por la planta completa fue visiblemente abatida por la acción conjunta de la TO y el calor, pero resultó poco afectada por dichos factores cuando fueron impuestos por separado.

A la cosecha, o sea al final de la recuperación, los efectos inhibitorios del calor sobre el crecimiento de los órganos vegetativos se habían desvanecido, pero no así los de la sequía que se mantuvieron significativos. Ello sugiere que el calor tuvo efectos reversibles, y que la sequía los tuvo parcialmente irreversibles. En el rendimiento de grano los dos factores ocasionan pérdidas que no fueron significativas debido a las ganancias inducidas en el tamaño de los granos producidos, las cuales compensaron en alto grado las reducciones que hubo en el número de granos.

En la mayoría de las variables estudiadas, la interacción TO x calor no tuvo efectos significativos, ni a corto ni a largo plazo.

LITERATURA CITADA

Björkman, O., M.R. Badger, and P.A. Armond. 1980. Responses and adaptation of hotosynthesis to high temperatures. **In:** Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. N.C. Turner and P.J. Kramer (eds.). John Wiley and Sons, New York. p. 233-250.

Boyer, J.S. 1976. Photosynthesis at low water potentials. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 273:501-512.

Clarke, J.M., A.J. Karamanos, and G.M. Simpson. 1981. Case examples of research progress in drought-stress physiology. **In:** Water Stress on Plants. G.M. Simpson (ed.). Praeger Publishers, New York.

Eastin, J.D. 1976. Temperature influence on sorghum yield. **In:** Proc. 31st. Ann. Corn and Sorghum Res. Conf. p. 19-23.

_____, R.M. Castleberry, T.J. Gerik, J.H. Hultquist, V. Mahalakshmi, V.B. Ogunlela, and J.R. Rice. 1983. Physiological aspects of high temperature and water stress. **In:** Crop Reactions to Water and Temperature Stress in Humid, Temperate Climates. E.D. Raper Raper Jr. and P.J. Kramer (eds.). Westview Press, Boulder, Co. pp. 91-112.

González-Hernández, V.A. 1982. Sorghum responses to high temperature and water stress imposed during panicle development. Ph. D. Dissertation. Univ. of Nebraska, Lincoln, Ne.

_____, M. Livera M., L.E. Mendoza O. y C. Barrera C. 1986. Crecimiento y desarrollo de sorgos contrastantes en vigor y precocidad. Fitotecnia 8:95-110.

Hultquist, J.H. 1973. Physiologic and morphologic investigations of grain Sorghum (Sorghum bicolor L. Moench). Ph. D. Dissertation. University of Nebraska, Lincoln, Ne.

Ishii, R., R. Ohsugi, and Y. Murata. 1977. The effect of temperature on the rates of photosynthesis, respiration, and the activity of RuDP carboxylase in barley, rice and maize leaves. Japan. J. Crop Sci. 46:516-523.

Kaigama, B,K. 1982. Effects of heat and water stress and their interactions on grain sorghum (Sorghum bicolor L. Moench). Ph. D. Dissertation. University of Nebraska, Lincoln, Ne.

Levitt, J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. 2nd. Ed. Academic Press, New York. p.

Lösch, R. and J.D. Tenhunen. 1981. Stomatal responses to humidity, phenomenon and mechanism. In: Stomatal Physiology. P.G. Jarvis and T.A. Mansfield (eds.). Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp. 137-162.

Manjarrez S., P. 1986. Respuesta de dos sorgos tolerantes al frío a deficiencias hídricas en diferentes etapas fenológicas. Tesis M.C. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 73 p.

_____, V.A. González H., L.E. Mendoza O., and E.M. Engleman. 1989. Drought stress effects on the grain yield and panicle development of sorghum. Can J. Plant Sci. 69:631-641.

Mirhadi, M.J. and Y. Kobayashi. 1979. Studies on the productivity of grain sorghum. II. Effects of wilting treatments at different stages of growth on the development, nitrogen uptake and yield of irrigated grain sorghum. Japan. J. Crop Sci. 48:531-542.

Monson, R.K., M.A. Stidham, G.J. Williams III, G.E. Edwards, and E.G. Uribe. 1982. Temperature dependence of photosynthesis in Agropyron smithii Rydb. I. Factors affecting net CO_2 uptake in intact leaves and contribution from Ribulose-1,5-Biphosphate Carboxylase measured in vivo and in vitro. Plant Physiol. 69:921-928.

Ogunlela, V.B. 1979. Physiological and agronomic responses of a grain sorghum (Sorghum bicolor L. Moench) hybrid to elevated night temperatures. Ph. D. Dissertation. University of Nebraska, Lincoln, Ne.

Osmond, C.V., K. Winter, and S.B. Powles. 1980. Adaptative significance of carbon dioxide cycling during photosynthesis in water-stressed plants. In: Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. N.C. Turner and P.J. Kramer (eds.). John Wiley and Sons. New York. pp. 139-154.

Rice, J.R. 1979. Physiological investigations of grain sorghum (Sorghum bicolor L. Moench) subjected to water stress conditions. Ph.D. Dissertation. Univ. of Nebraska, Lincoln, Ne.

Satake, T. and S. Yoshida. 1978. High temperature-induced sterility in Indica rices at flowering. Japan. J. Crop Sci. 47: 6-17.

Stidham, M.A., E.G. Uribe and G.J. Williams III. 1982. Temperature dependence of photosynthesis in Agropyron simithii Rydb. II. Contribution from electron transport and photophosphorylation. Plant Physiol. 69:929-934.

Wardlaw, I.F., I. Sofield and P.M. Carturight. 1980. Factors limiting the rate of dry matter accumulation in the grain of wheat grown at high temperature. Aust. J. Plant Physiol. 7:387-400.