

Comparación de la tasa fotosintética foliar y del crecimiento en dos cultivares de *Canavalia ensiformis* (L.)DC., bajo condiciones de invernadero

Leaf photosynthesis and growth in two *Canavalia ensiformis* (L.)DC., cultivars growing in greenhouse

F. Contreras y D. Marín Ch.¹

Resumen

Se estudió la fotosíntesis foliar, la acumulación de materia seca total (MST) y la distribución del peso en diferentes fracciones, en plantas de los cultivares Tovar y Yaracuy de *Canavalia ensiformis* (L.)DC., crecidas en bolsas plásticas en un invernadero en Maracay, y sometidas a riego cada dos (R2) o cada ocho días (R8) a partir del estadio de 6 nudos en el eje principal. No hubo diferencias varietales en la tasa fotosintética de los protófilos, y los valores se redujeron entre los 17 y 59 días de edad de los mismos, conforme se aproximaba la senescencia. Tampoco hubo diferencias varietales estadísticamente significativas en la fotosíntesis de folíolos de la misma edad, pero en ambos cultivares el riego cada 8 días redujo significativamente ($P < 0,01$) la actividad fotosintética. Aparentemente las hojas del cv. Yaracuy logran mayores tasas de fotosíntesis para un mismo nivel de radiación fotosintéticamente activa, mientras que el cv. Tovar muestra un comportamiento más conservador ante el déficit hídrico, a través de una menor amplitud de valores de conductancia estomática y una mayor defoliación. El riego cada ocho días redujo significativamente ($P < 0,05$) el crecimiento en ambos cultivares, e indujo algunas modificaciones en el patrón de distribución de asimilados.

Palabras clave: *Canavalia ensiformis*, fotosíntesis foliar, crecimiento, distribución de asimilados, diferencias varietales.

Abstract

Leaf photosynthesis, dry matter accumulation (MST) and dry matter partitioning, were measured over the growth period of two *Canavalia ensiformis* cultivars in a greenhouse experiment in Maracay. Plants of the Tovar and Yaracuy

Recibido el 09-06-1998 • Aceptado el 23-10-1998

1. Instituto de Botánica Agrícola. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela, Apartado 4579, Maracay, Aragua, Venezuela.

cultivars were watered every two (R2) or every eight (R8) days from the stage of six nodes in the main stem. No varietal differences were found in the photosynthetic rates of single leaves, and their values were reduced with leaf age between 17 and 59 days from maturity to senescence. No varietal differences were found in the photosynthetic rates of the middle leaflets, but in both cultivars, the photosynthetic rates were decreased ($P < 0.01$) in the R8 treatment. Leaf photosynthesis in cv. Yaracuy was higher than in cv. Tovar in relation to photosynthetic active radiation level. Plants of cv. Tovar showed a water conservative behaviour by means of a lower range in stomatal conductance values and a greater defoliation, in comparison with cv. Yaracuy. Growth was reduced ($P < 0.05$) and dry matter partitioning changed in both cultivars in R8.

Key words: *Canavalia ensiformis*, leaf photosynthesis, growth, dry matter partitioning, varietal differences.

Introducción

Con el avance de las investigaciones sobre *Canavalia ensiformis* (L.) DC., como posible sustituto parcial de la soya para la alimentación de rumiantes, aves y cerdos (24, 31), los trabajos de mejoramiento genético se han concentrado en la selección de genotipos con rasgos favorables para la siembra comercial, y tienden a superarse problemas como la presencia de metabolitos tóxicos, la volubilidad de los ápices y la maduración desuniforme de las legumbres (32,33). Actualmente se considera que el cultivar Tovar es el más apropiado gracias a su porte bajo que facilita la mecanización del cultivo, por su menor concentración de canavanina y por tener rendimientos similares a los de otros genotipos, a pesar de poseer menos follaje (4, 27, 33).

Sin embargo, *Canavalia ensiformis* es una especie con gran versatilidad de usos (5), y otros genotipos pueden ser aptos para otros fines importantes dentro de una

concepción sostenible de la agricultura, como son la recuperación de áreas degradadas, el enriquecimiento del suelo a través de la fijación simbiótica de nitrógeno, el empleo de los restos de cosecha como abono verde, y la participación de la especie en sistemas de rotación o de cultivos asociados con cereales. Para esos objetivos el cultivar Yaracuy, que también posee altos rendimientos en granos y en materia seca (14, 15), pero cuyas plantas son más ramificadas y poseen patrones de fructificación y de maduración de legumbres menos homogéneos que los del Tovar (4), es un genotipo muy adecuado. El aporte de N al suelo mediante los restos de cosecha del cv. Yaracuy se ha estimado entre 58 y 94 kg/ha dependiendo de la densidad de siembra (14), mientras que la fijación de N_2 se estima hasta en 300 kg/ha (18).

Por otra parte tanto el genotipo Yaracuy como el Tovar, han sido empleados con éxito en asociaciones experimentales con sorgo o auyama (17,

20, 25), en la investigación sobre combinaciones de cultivos útiles para su inserción en sistemas de producción animal.

Aunque en muchos cultivos se han encontrado correlaciones entre el rendimiento y la ramificación, ello no se cumple en el caso de los genotipos Tovar y Yaracuy, los cuales a pesar de sus notables diferencias fisonómicas, no han mostrado diferencias significativas en el rendimiento en granos (32). Por eso en el presente trabajo se comparó la tasa fotosintética foliar y el crecimiento de plantas de ambos cultivares en condiciones

controladas con dos frecuencias de riego, en la búsqueda de posibles causas que justifiquen la ausencia de diferencias varietales en el rendimiento. Los objetivos específicos fueron: a) evaluar los cambios en la tasa fotosintética en función del tiempo, en láminas foliares situadas en el mismo o en distintos nudos, bajo dos condiciones hídricas, y b) describir el crecimiento en términos de la acumulación de materia seca total (MST), y comparar la distribución del peso entre diferentes fracciones de las plantas.

Materiales y métodos

El trabajo se realizó en el Instituto de Edafología de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela en Maracay, en un invernadero de 55,2 m², construido con paredes y techo de vidrio y dotado con un sistema de enfriamiento con cortina de agua y extractores de aire. A pesar de ello la temperatura media diaria durante el experimento fue 2,8°C mayor que la media del exterior, según la comparación de mediciones propias con datos de la Estación Meteorológica del CENIAP, cercana al lugar de trabajo; el seguimiento de cursos diarios de la temperatura y humedad relativa del aire dentro del invernadero con un termohigrógrafo Oakton, indicó que la temperatura oscilaba entre 23 y 36°C con máximos entre las 13 y 15 horas, mientras que la humedad fluctuaba entre 42 y 88%, con máximos entre las 7 y 11 horas.

Se emplearon plantas de *C.*

ensiformis (L.)DC., de las variedades Tovar y Yaracuy, obtenidas a partir de semillas suministradas en el Instituto de Genética. La siembra se efectuó el 27-04-95 colocándose dos semillas a 2 cm de profundidad, en bolsas de polietileno conteniendo cada una 17 kg de una mezcla de arena y suelo del horizonte superficial de la Serie Maracay en proporción 1:1. De acuerdo con el análisis de una muestra compuesta de la mezcla, la textura resultó ser franco-arenosa, con pH 7,89; un tenor bajo de materia orgánica (0,97%), y concentraciones baja de P (24 ppm), regular de K (72 ppm) y alta de Ca (6,808 ppm), según los criterios aceptados para la solución extractora Carolina del Norte. Para cubrir las deficiencias nutricionales se aplicaron 3 g/bolsa de fertilizante completo (12-24-12) a los 30 días desde la siembra (dds), con base en cálculos efectuados según los requerimientos aproximados

de N, P y K para otras leguminosas graneras (6, 7, 9).

A los 18 dds se realizó una entresaca para dejar solamente la planta mas vigorosa en cada bolsa. En total el ensayo contemplaba 74 plantas, incluyendo 37 de cada variedad. Todas las plantas se regaron cada dos días desde la siembra hasta la fenofase de 6 nudos en el eje principal (V6), empleándose un volumen de agua de 1,5 litros/bolsa, con base en una determinación empírica realizada al comienzo del experimento, del volumen promedio necesario para saturar la columna de suelo en el interior de las bolsas, luego de reiterados ciclos de desecamiento.

A los 50 dds, una vez alcanzado el estadio V6 (6 nudos o quinta hoja compuesta) se distinguieron los siguientes tratamientos: TR2 (cv. Tovar regado cada dos días), TR8 (cv. Tovar regado cada 8 días), YR2 (cv. Yaracuy regado cada dos días) y YR8 (cv. Yaracuy regado cada 8 días). Del total de 37 plantas de cada cultivar se escogieron al azar 14 para riego cada 8 días y 23 para riego cada 2 días. De estas últimas a su vez se emplearon 18 para determinaciones de acumulación de materia seca total (MST) en 6 muestreos a razón de 3 plantas/muestreo, mientras que las 5 plantas restantes se destinaron a observaciones fenológicas semanales, mediciones de fotosíntesis foliar, y en el muestreo final de MST. De los 14 individuos regados cada 8 días se emplearon 9 para MST (3 plantas/muestreo en tres fechas entre los 80 y 120 dds), en tanto que las otras 5 plantas se usaron para mediciones de

fotosíntesis foliar, para observaciones fenológicas semanales y para la cosecha final de MST a los 139 dds. El experimento se interpretó como un factorial 2x2 con diseño completamente aleatorizado, siendo los factores evaluados 2 cultivares con 2 frecuencias de riego.

Todas las plantas se colocaron de manera equidistante en mesones dentro del invernadero y eran rotadas periódicamente para compensar cualquier diferencia en la penetración de luz a través del techo. Las mediciones de la tasa fotosintética foliar se hicieron con un equipo Licor 6200 de sistema cerrado (23), que permite obtener simultáneamente la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en $\text{mmol/m}^2\text{s}$, la temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$) y la resistencia estomática (s/cm), entre otras variables. Para ello se empleó una cámara de 4 litros de capacidad, y se utilizaron en todos los casos láminas foliares sanas y completamente expandidas. La expansión total de las láminas requiere aproximadamente 12 días en ambos cultivares, de acuerdo con el seguimiento de los cambios del producto largo por ancho máximo, los cuales se ajustaron bien a ecuaciones polinomiales de segundo orden con coeficientes de determinación (F^2) de 0,98-0,99 (1). Los valores de resistencia estomática fueron convertidos en conductividad ($g=1/\text{resistencia}$), dada la relación directa entre esta última forma de expresión y la tasa de fotosíntesis.

En el caso de los protófilos se hicieron mediciones puntuales de la tasa fotosintética entre las 10 y 11 am

a los 14, 17, 21, 30, 36, 42 y 59 días de edad de los mismos, comprendidos entre los 20 y 65 dds. Con las hojas compuestas se siguieron cursos diarios en folíolos ubicados en el nudo 3 del tallo principal a los 49 y 60 dds, así como en las hojas 1, 3 y 5 del primer tallo secundario a los 74 y 90 dds. Asimismo se evaluaron los cambios puntuales en la tasa de fotosíntesis en folíolos de igual posición, durante dos ciclos de desecamiento una vez comenzada la aplicación de las dos frecuencias de riego. En estos últimos casos las mediciones de fotosíntesis, efectuadas entre las 12 y 13 horas, estuvieron acompañadas de estimaciones de la humedad del suelo, mediante la extracción de muestras a 6-14 cm de profundidad dentro de las bolsas, y posterior determinación del porcentaje de humedad una vez secado el material en estufa a 80°C por 72 horas. Paralelamente se realizaron

determinaciones del potencial hídrico foliar con el empleo de una bomba de presión PMS-1000.

Las plantas muestreadas para MST se trasladaban al Laboratorio de Ecología Agrícola, donde se separaban en sus fracciones de raíz, hojas, tallos e inflorescencias más frutos; estos últimos componentes se trataron de manera conjunta porque la producción y desarrollo de legumbres fue muy heterogénea, no siendo posible evaluar el peso de granos. Posteriormente se medía el área foliar total por individuo con el empleo de un equipo Licor LI-3000, y se secaban las fracciones a 70°C por 72 horas en una estufa Juan, para luego pesarlas en una balanza digital marca Sartorius. El tratamiento estadístico de los datos incluyó análisis de variancia y comparaciones de medias con el programa SAS (29).

Resultados y discusión

La figura 1 presenta los cambios la tasa fotosintética de los protófilos 7 fechas de muestreo. Con excepción del sexto muestreo a los 42 días de edad de los protófilos, cuando Yaracuy superó a Tovar ($P < 0,05$), en el resto de las fechas no hubo diferencias entre tratamientos. Los bajos valores obtenidos en la primera fecha pueden explicarse por la escasa radiación incidente durante las mediciones, con apenas 80 mmol/m²s como promedio; en el muestreo siguiente con RFA de 420 y 669 mmol/m²s en Tovar y Yaracuy respectivamente, se obtuvieron los valores más altos de

fotosíntesis (15,04 y 13,85 mmolCO₂/m²s en Tovar y Yaracuy), cuando las láminas tenían 17 días de edad. Posteriormente la tasa fotosintética mostró una clara tendencia decreciente con el tiempo, independientemente de los valores de la RFA, la cual alcanzó su máximo (1128 mmol/m²s en promedio) en el quinto muestreo. La reducción de la fotosíntesis en los protófilos entre los 17 y 59 días de edad de los mismos, estuvo asociada con una disminución de la conductividad desde 0,00952 y 0,00781 m/s hasta 0,00130 y 0,00100 m/s en los cultivares Tovar y Yaracuy respectivamente. Ya en el

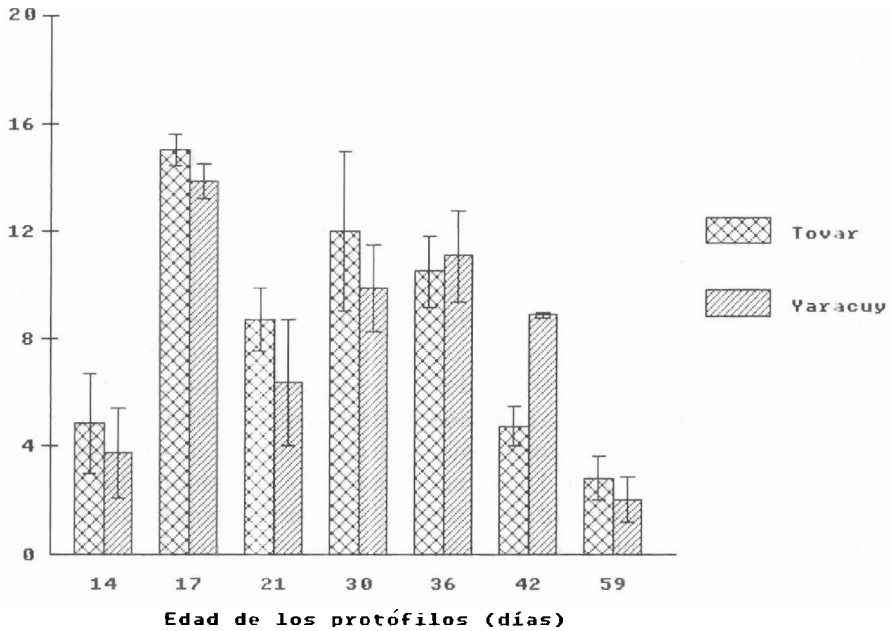


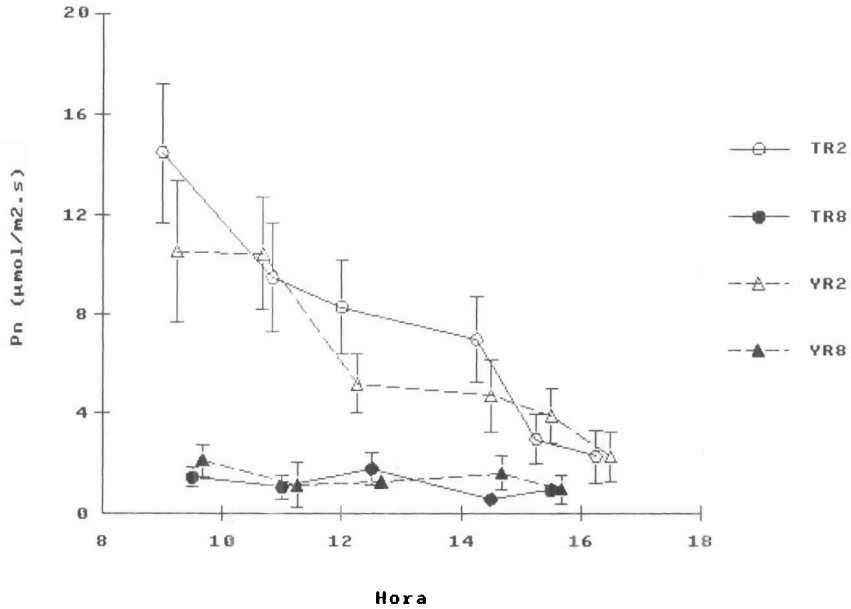
Figura 1. Cambios temporales en la tasa fotosintética de los protófilos.

último muestreo las láminas mostraban un color verde-amarillento y su caída ocurrió aproximadamente a los 90 dds en ambos cultivares.

El 15-06-95 a los 49 dds cuando todavía todas las plantas eran regadas cada dos días, se realizó el primer muestreo en hojas compuestas, empleándose el folíolo central de la tercera metáfila del eje principal, que para la fecha tenía 18 días de edad. No hubo diferencia estadísticamente significativa entre los valores medios diarios obtenidos a partir de 8 mediciones entre las 9 y 18 horas ($6,95 \pm 2,16$ y $7,85 \pm 2,93$ mmolCO₂/m²s en Tovar y Yaracuy respectivamente), y en los dos cultivares los máximos ($10,77$ mmolCO₂/m²s en Tovar y $13,33$ mmolCO₂/m²s en Yaracuy), coincidieron con los picos de RFA,

manteniéndose g con valores intermedios y similares ($0,0035 \pm 0,0008$ y $0,0039 \pm 0,0016$ m/s en Tovar y Yaracuy, respectivamente).

A los 60 dds (figura 2) ya se había iniciado la aplicación de distintas frecuencias de riego, y las plantas del tratamiento R8 completaban su primer ciclo con 8 días sin riego. Bajo tales condiciones, las hojas de plantas de ambos cultivares regadas cada 2 días, presentaron valores de fotosíntesis estadísticamente superiores a los del tratamiento R8 ($P < 0,01$), en las cuales la tasa fotosintética máxima fue $1,77$ y $2,13$ mmolCO₂/m²s en Tovar y Yaracuy, respectivamente. La disminución de la frecuencia de riego se tradujo en una reducción media de $84,5\%$ en la fotosíntesis en el cv. Tovar y de $76,8\%$ en el Yaracuy, asociada con



TR2: Tovar regado cada 2 días. TR8: Tovar regado cada 8 días. YR2: Yaracuy regado cada 2 días. YR8: Yaracuy regado cada 8 días.

Figura 2. Cambio diario de la fotosíntesis en la hoja 3 a los 60 días (26/06/98).

un cierre estomático, ya que g disminuyó significativamente ($P < 0,05$) en 33,6% en Tovar y en 35% en Yaracuy. En R8 solo hubo diferencia entre genotipos a las 15 horas ($P < 0,01$), mientras que Tovar superó a Yaracuy entre las 12 y 15 horas en la frecuencia R2. La comparación de los promedios diarios de fotosíntesis entre los cultivares, medidos en la tercera hoja a los 49 y 60 dds en plantas regadas cada 2 días, no mostró diferencia significativa, lo cual indica que entre los 18 y 29 días de edad los folíolos funcionan de manera similar. Por otra parte, cursos diarios seguidos a los 74 y 90 dds, permitieron comparar el comportamiento de folíolos situados en los nudos 1, 3 y 5 del segundo tallo,

ratificándose la diferencia entre tratamientos de riego, pero tampoco se encontró diferencia significativa entre cultivares ni entre los folíolos de los nudos señalados (1).

La figura 3 ilustra los cambios en la tasa fotosintética en folíolos de las hojas 3 y 4, durante el tercer ciclo de desecamiento, en el cual la humedad del suelo (primeros 15 cm) se redujo de 10,3% a 4,7% en las bolsas con plantas del cv. Tovar y de 10,6% a 4,5% en las de Yaracuy. Las mediciones se hicieron entre las 12 y 13 horas a partir del 02-07-95 bajo condiciones favorables de RFA. En el cv. Tovar la fotosíntesis disminuyó en 24% al segundo día, 60,5% en el cuarto y 90% en el octavo, mientras que en el

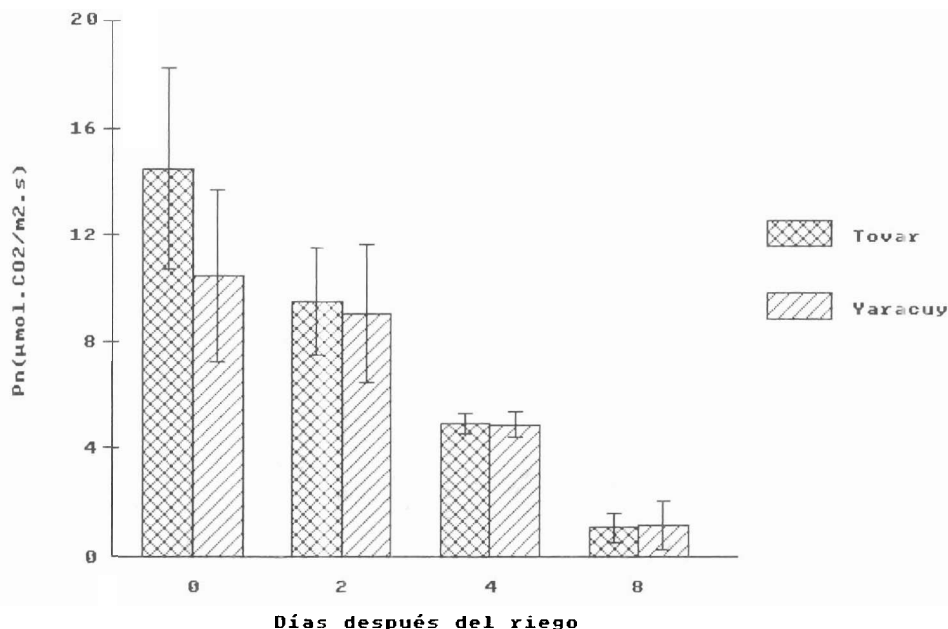
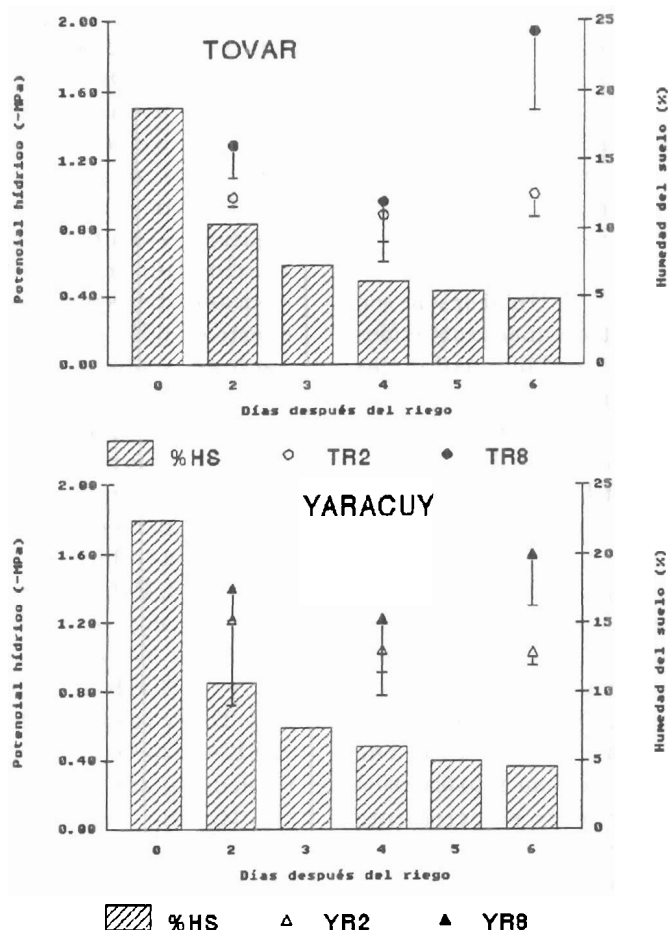


Figura 3. Cambios en la fotosíntesis foliar en función de los días después del riego.

cv. Yaracuy los cambios fueron menos abruptos, con reducción de 14% en el segundo día 45,1% al cuarto y 80% en el octavo; sin embargo no hubo diferencia significativa entre variedades a los 2, 4 y 8 días del riego, pero si en la fecha inicial cuando Tovar superó a Yaracuy ($P < 0,01$). En este ciclo de desecamiento las magnitudes relativas de la reducción de la fotosíntesis en ambos genotipos fueron mayores que en el anteriormente analizado, lo cual podría explicarse por la existencia de una superficie transpirante mas desarrollada, pero se mantuvieron las tendencias a disminuciones mas drásticas en Tovar respecto a Yaracuy. Después de un período de 8 días sin riego las plantas se recuperaban casi completamente al ser regadas, de manera que un día

después de reiniciado el suministro de agua, alcanzaban niveles de fotosíntesis similares a los del control regado cada dos días. En experimentos realizados en invernadero, con plantas sembradas en potes y sometidas a déficit hídrico, se han encontrado lapsos de 8 días para la recuperación de la actividad fotosintética en soya (3) y de 7 a 18 días en quinchoncho (13).

En otro ciclo de desecamiento seguido entre 90 y 96 dds (26-07 al 01-08-95), bajo condiciones lumínicas inestables como ocurre con frecuencia en la temporada lluviosa, se compararon los cambios en la humedad del suelo y en el potencial hídrico (figuras 4A y B). En general los potenciales hídricos medidos en hojas de plantas del tratamiento R2 fueron mas altos que los de plantas del



TR2: Tovar regado cada 2 días. TR8: Tovar regado cada 8 días. YR2: Yaracuy regado cada 2 días. YR8: Yaracuy regado cada 8 días

Figura 4. Cambios en la humedad del suelo (HS) y en el potencial hídrico foliar.

tratamiento R8 en los dos cultivares, pero no en todos los casos las diferencias fueron estadísticamente significativas, probablemente a causa de la interacción con las condiciones meteorológicas en el momento de la medición. Así, la ligera mejoría del status hídrico en hojas de plantas del tratamiento R8 al cuarto día de muestreo respecto al segundo, puede explicarse por la gran nubosidad y

mayor humedad relativa del aire durante las mediciones en el primer caso, con el consecuente cierre estomático y limitación de la transpiración, mayormente en las plantas regadas con menos frecuencia. En efecto, los valores de g calculados a partir de mediciones efectuadas con un porómetro MK3 (Delta T Devices) en el cuarto día, promediaron $0,00459 \pm 0,00105$ y $0,00170 \pm 0,00059$

m/s en el cv. Tovar en R2 y R8 respectivamente, mientras que los datos correspondientes para el Yaracuy fueron $0,00361 \pm 0,00080$ y $0,000803 \pm 0,00026$ m/s. A los 6 días el potencial hídrico llegó a ser significativamente mas bajo en R8 respecto a R2 en ambos cultivares ($P < 0,05$).

Las figuras 5A y B elaboradas con 82 datos de cada tratamiento obtenidos a los 95 y 125 dds, con láminas de hojas de edades comparables según la secuencia de nudos, resume las relaciones encontradas entre fotosíntesis y RFA en el presente estudio; las curvas presentan la tendencia típica de las variables consideradas, y son similares a la obtenida por Nygren (26) con folíolos expandidos de *Erythrina poeppigiana*. La línea continua corresponde al cv. Tovar y la discontinua al Yaracuy. Con buenas condiciones hídricas (frecuencia R2) la tasa fotosintética tendió a aumentar con el incremento en la radiación incidente, obteniéndose un buen ajuste de los datos a un modelo de potencia, con la relación $y = 0,13x^{0,57}$ ($R^2 = 0,54$; $P < 0,01$) para el genotipo Tovar e $y = 0,75x^{0,35}$ ($R^2 = 0,36$; $P < 0,01$) para el Yaracuy. Las curvas ajustadas indican que para una misma radiación el cv. Yaracuy presentó valores mas altos de la tasa de fotosíntesis, pero en presencia de déficit hídrico no se encontró tendencia alguna a causa del cierre estomático (figura 5B). A pesar de la RFA relativamente alta en varias mediciones, con niveles iguales o superiores a $1000 \text{ mmol/m}^2\text{s}$, las tasas fotosintéticas máximas obtenidas en el

presente trabajo en plantas regadas cada dos días, son muy inferiores a los valores obtenidos en condiciones de campo en experimentos previos, en los cuales no se evidenciaron diferencias varietales en la relación entre fotosíntesis y RFA (22). El efecto negativo de la alta temperatura en el interior del invernadero, podría explicar los bajos niveles de fotosíntesis en este estudio, a través de un incremento en la fotorrespiración (28).

Por otra parte, la figura 6 presenta las relaciones encontradas entre fotosíntesis y conductividad para los mismos conjuntos de datos. En este caso hubo un mejor ajuste a un modelo lineal con las relaciones: $y = -2,53 + 2589x$ ($R^2 = 0,62$; $P < 0,01$) en Tovar regado cada dos días, $y = 1,39 + 1373x$ ($R^2 = 0,44$; $P < 0,01$) en Yaracuy regado cada dos días, $y = -1,83 + 1942x$ ($R^2 = 0,66$; $P < 0,01$) para Tovar regado cada ocho días, e $y = 0,12 + 1125x$ ($R^2 = 0,65$; $P < 0,01$) para Yaracuy regado cada ocho días. Estos resultados indican una mejor correlación entre las variables para los dos genotipos cuando hay déficit hídrico, destacándose la importancia del cierre estomático como factor involucrado. Asimismo, muestran una menor amplitud de cambios en la conductividad estomática en el cultivar Tovar (líneas continuas en las figuras 6 A y B), en comparación con Yaracuy en el tratamiento de riego mas frecuente. Para un mismo cambio en g , la fotosíntesis aumenta o se reduce mas en Tovar que en Yaracuy, sugiriendo una mayor sensibilidad estomática en el primero. Este hecho coincide con la mas alta densidad de estomas en Tovar con $257/\text{mm}^2$ (10) vs

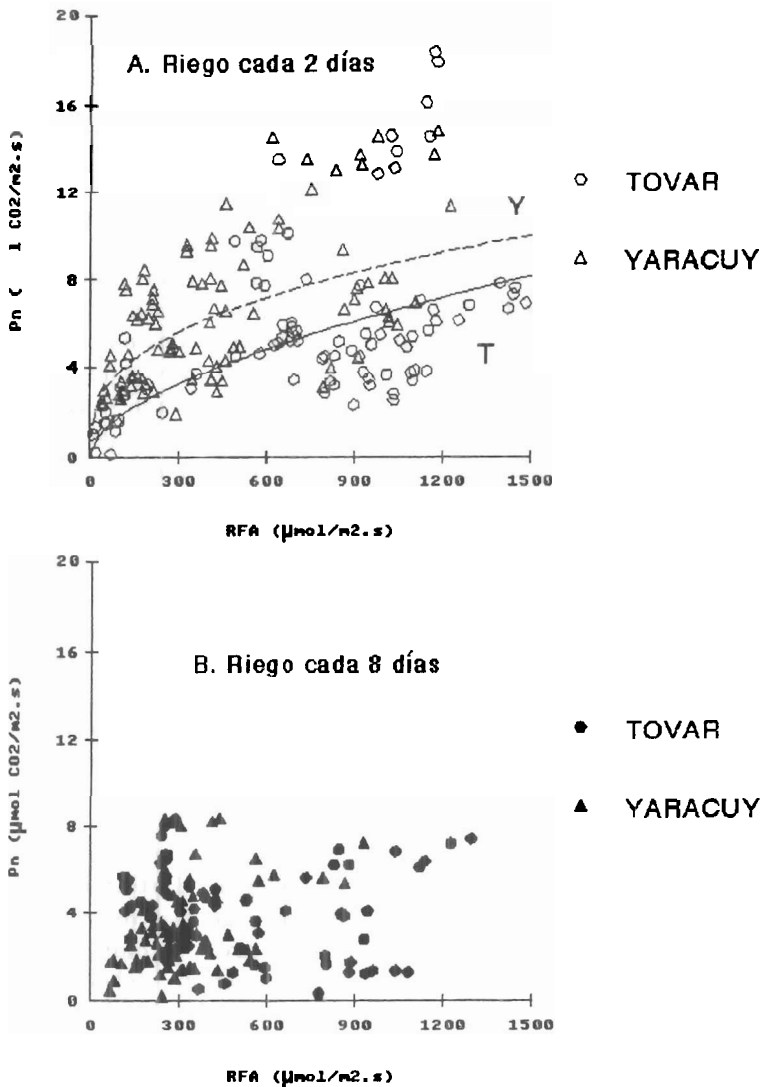


Figura 5. Relación entre la fotosíntesis y la radiación fotosintéticamente activa (RFA).

87/mm² en Yaracuy (16), y sugiere un comportamiento más conservador frente a la pérdida de agua en dicho cultivar, que tendría un costo en términos de la acumulación de materia seca, la cual se ha reportado como

inferior a la del Yaracuy cuando ambos genotipos crecen en un medio favorable (21). La mayor cantidad de estomas por unidad de superficie en el cv. Tovar también es coherente con la tasa fotosintética más alta ex. ese

genotipo, para un mismo valor de conductividad, cuando g es mayor de 0,0031 m/s en R2 (figura 6A), o mayor de 0,0025 m/s en R8 (figura 6B). Tal tendencia concuerda con los resultados mostrados en la figura 3 para el primer día de la secuencia, y con el menor porcentaje de reducción de la fotosíntesis observado en Yaracuy conforme progresaba el déficit de agua. No obstante la interpretación de las figuras 6A y B es compleja, porque representan el resultado neto de la interacción de muchas variables y la densidad estomática es apenas una de ellas. Trabajos precedentes en parcelas de campo han mostrado que los cultivares Tovar y Yaracuy son igualmente tolerantes al déficit hídrico, en términos de la comparación de los cursos diarios de potencial hídrico y resistencia estomática en suelo húmedo y seco (22), pero ello no contradice la posibilidad de que la fotosíntesis neta cese a distintos umbrales de conductividad estomática en los dos genotipos.

La figura 7 presenta los resultados de los tratamientos sobre la MST. Como era de esperarse, hubo una disminución estadísticamente significativa ($P < 0,05$) en el crecimiento de las plantas de ambos cultivares sometidas a la menor frecuencia de riego, aunque las diferencias entre cultivares para un mismo régimen hídrico fueron sólo puntuales, con Yaracuy superando a Tovar en el sexto muestreo (125 dds) en plantas regadas cada dos días, y en el último muestreo a los 141 dds en el tratamiento R8 ($P < 0,01$ en los dos casos). Los máximos valores medios de la MST fueron

102,12 y 118,22 g en Tovar y Yaracuy regados cada dos días, y 65,50 y 77,65 g en Tovar y Yaracuy regados cada ocho días, respectivamente. La disminución de la MST en plantas de los dos cultivares regadas con menos frecuencia, no estuvo asociada con un menor número de nudos en el tallo principal como se ha reportado para la soya (8), sino con una disminución del total de nudos en la planta, a través de una reducción del número de ramas de 7 a 5 cuando se comparan las dos frecuencias de riego. El predominio del tallo principal como sumidero ante la aplicación de un déficit hídrico previo a la floración, ha sido destacado como una característica distintiva de cultivares indeterminados de soya en relación con los determinados (2).

Las curvas del área foliar promedio por planta (figura 8) presentaron tendencias similares a las de la MST, pero evidenciaron una drástica disminución en el cv. Tovar en el último muestreo en arborescencias de riego, sugiriendo una tendencia al crecimiento determinado de este genotipo en comparación con el Yaracuy. Una mayor pérdida de hojas en las plantas del cv. Tovar concuerda con la hipótesis de su comportamiento más conservador del agua, y el efecto negativo del cierre estomático sobre el balance de carbono de las hojas, acelerando la senescencia y caída de las mismas.

La distribución del peso entre las distintas fracciones de las plantas en el momento de máxima acumulación de biomasa, bajo riego cada dos días, indicó un mayor porcentaje dirigido hacia inflorescencias y legumbres en

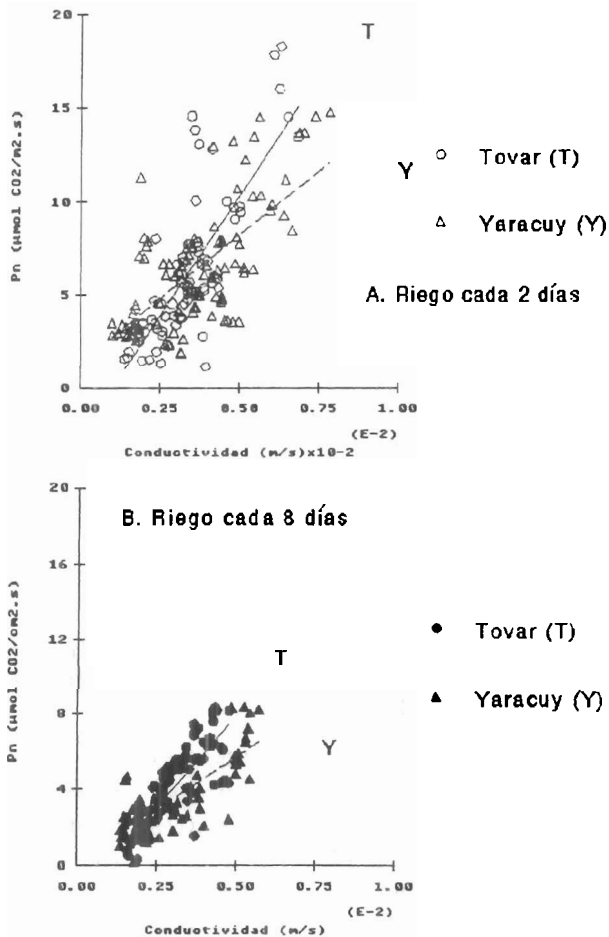
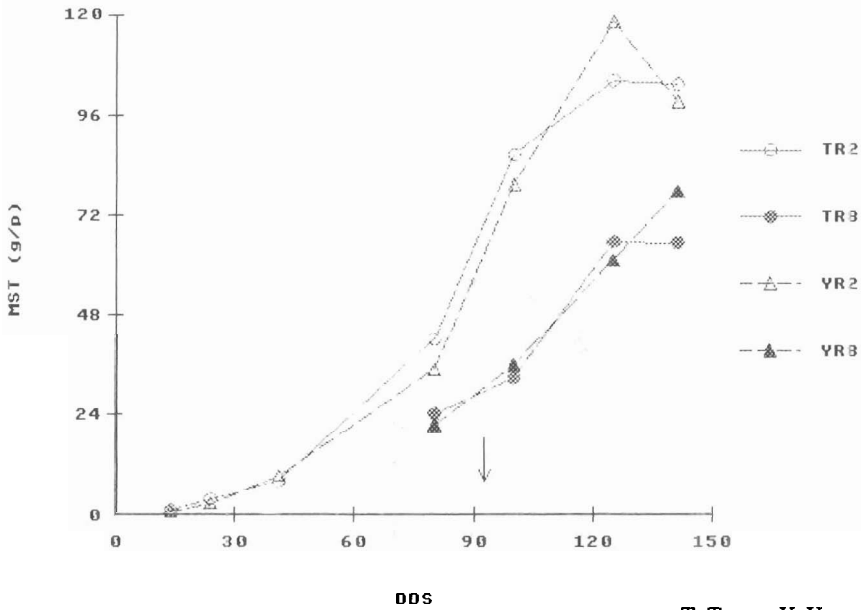


Figura 6. Relación entre la tasa de fotosíntesis y la conductividad estomática.

Tovar respecto a Yaracuy (45,5 vs 9,10%; $P < 0,01$), mientras que éste último tenía mas tallos (49,09% vs 32,12% $P < 0,05$) y mas hojas (36,36% vs 19,22%; $P < 0,01$), sin que ocurrieran diferencias importantes en la fracción de raíces (3,56% en Tovar y 5,45% en Yaracuy). El riego cada ocho días significó una reducción de la fracción de inflorescencias y legumbres en

Tovar y un aumento en Yaracuy, de manera que los valores relativos fueron similares (26,42% en Tovar y 25,00% en Yaracuy), mientras que las diferencias en porcentajes de hojas se mantuvieron (34,62% en Yaracuy vs 22,64% en Tovar; $P < 0,01$), se invirtieron las proporciones de tallos (41,51% en Tovar y 32,69% en Yaracuy), y las fracciones de raíces



T: Tovar. Y: Yaracuy.

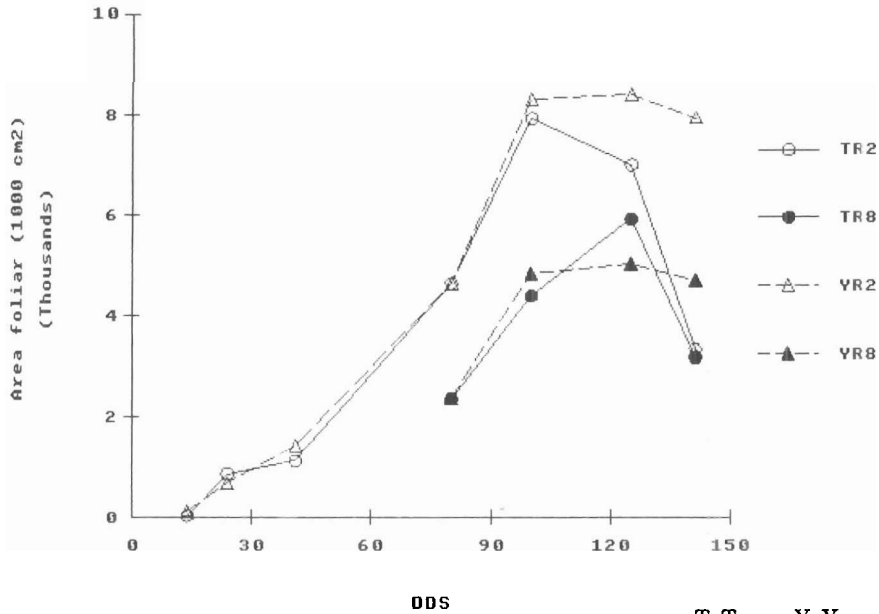
Figura 7. Cambios en la materia seca total (MST) en 2 cultivares de canavalia con 2 frecuencias de riego (regadas cada 2 días: R2 y cada 8 días : R8).

aumentaron a 9,43% en Tovar y 7,69% en Yaracuy. La similitud de porcentajes de inflorescencias y frutos sugiere un comportamiento compensatorio de parte del cv. Yaracuy, que podría estar sustentado en la mayor superficie asimilatoria de esas plantas al final del ciclo, gracias a su menor pérdida de hojas.

La mayor fracción de inflorescencias y frutos en Tovar regado cada dos días se relaciona con una activación mas temprana del crecimiento de sus yemas florales, las cuales se observaron por primera vez a los 44 dds, mientras que en el Yaracuy ocurrió a los 65 dds. Cuando se aplicó riego cada ocho días ambos cultivares sufrieron un retraso en el inicio de la fase reproductiva hasta 74

dds, pero los eventos posteriores ocurrieron mas rapidamente, de modo que la cosecha final de todas las plantas pudo hacerse en la misma fecha. Resultados parcialmente similares han sido reportados para cultivares de soya crecidos en invernadero, y con déficit hídrico aplicado durante el estadio de 4 hojas en el tallo principal (2).

En general un inicio tardío del proceso de floración en el cv. Yaracuy se vincula con días cuya duración es mayor que 12h10' como ocurrió durante el período experimental, pero la magnitud del retardo hasta 65 dds supera el máximo de 52 dds, obtenido con plantas sembradas a finales de junio en Maracay, cuando el fotoperíodo promedio hasta la primera observación de yemas florales en



T: Tovar. Y: Yaracuy.

Figura 8. Cambios en el área foliar (AF) en 2 cultivares de canavalia con 2 frecuencias de riego (regada cada 2 días: R2 y cada 8 días: R8).

crecimiento era de 12h35' (19). Ello sugiere la presencia de una interacción entre la duración del día y la temperatura del aire en el invernadero, que debió alcanzar mas importancia en las plantas regadas con menos frecuencia, para hacer posible un retardo del crecimiento de las yemas florales hasta 74 dds, aún en el cv. Tovar que posee menos sensibilidad fotoperiódica que el Yaracuy, a juzgar por los resultados de Domínguez y Fonseca (4). En Yucatán, México, Kessler (11) también encontró efectos fotoperiódicos sobre la floración en una accesión de canavalia procedente de Venezuela, y en varias leguminosas graneras se ha encontrado mayor sensibilidad de la floración al fotoperíodo en la medida que los hábitos

de crecimiento son más indeterminados (12, 19, 30, 34), hecho que coincide con las características de los genotipos en estudio. Con la menor frecuencia de riego la disminución del follaje redujo la capacidad fotosintética de la planta, pero al mismo tiempo disminuyó la competencia por los asimilados entre los órganos reproductivos y las hojas, lo cual podría explicar el aumento de 9 a 25% en la fracción de inflorescencias mas frutos en el cv. Yaracuy.

Consideraciones finales. El uso de un invernadero como lugar de trabajo, si bien permitió un mejor control sanitario de las unidades experimentales, y facilitó la aplicación de los tratamientos de riego así como la identificación de las láminas foliares

para la medición de fotosíntesis en diferentes fechas de muestreo, implicó que el crecimiento de las plantas ocurriera en un medio con temperatura casi 3°C mayor que la del ambiente circundante; este hecho no puede obviarse y ha introducido un margen de cautela en las generalizaciones que se exponen a continuación:

No se encontraron diferencias en la tasa de fotosíntesis de los protófilos de los dos cultivares entre los 12 y 51 días de edad de los mismos. En ambos genotipos ocurrió un descenso de la actividad fotosintética con la edad de los protófilos, que estuvo acompañado de una reducción sostenida en la conductividad estomática, hasta que finalmente adquirieron un color verde-amarillento indicativo del avance de la senescencia, alrededor de los 60 días de edad.

Tampoco hubo diferencias varietales estadísticamente significativas en la tasa fotosintética de los folíolos situados en la tercera hoja del tallo principal o en nudos cercanos, encontrándose además que la actividad fotosintética se mantiene con niveles similares durante un lapso de por lo menos 11 días después de haberse alcanzado la máxima expansión de las láminas.

La disminución de la frecuencia de riego de cada dos a cada ocho días, se tradujo en una disminución significativa ($P < 0,01$) de la fotosíntesis, con magnitudes variables según el genotipo y el ciclo de desecamiento, pero siempre con reducciones mayores en folíolos del cv. Tovar, el cual presentó un comportamiento más conservador

del agua, evidenciado en una menor amplitud de valores de conductividad y una mayor pérdida de hojas al final del ensayo. Una vez reiniciado el riego las plantas de ambos cultivares se recuperaban rápidamente, alcanzando tasas de fotosíntesis similares a las de las plantas control, al día siguiente de la aplicación del riego.

La relación entre la tasa fotosintética y la RFA se ajustó bien a ecuaciones de potencia, con mayores valores de fotosíntesis en el cv. Yaracuy respecto al Tovar para un mismo nivel de RFA, con riego cada dos días. Cuando el riego se aplicó cada ocho días no hubo tendencia alguna a causa del cierre estomático. La relación entre fotosíntesis y conductividad se expresó mejor mediante ecuaciones lineales, con una pendiente mayor en Tovar respecto a Yaracuy en las dos frecuencias de riego.

El inicio del período reproductivo se retrasó en el cv. Yaracuy bajo riego cada dos días, probablemente a causa de la alta temperatura del aire dentro del invernadero y su interacción con los días largos y los tratamientos de riego. Con riego cada ocho días tal interacción afectó incluso al cv. Tovar que es menos sensible al fotoperíodo, de modo que ambos cultivares iniciaron el crecimiento de sus yemas florales a los 74 dds. Este hecho enmascara la comparación de distribución de asimilados, particularmente en el tratamiento de riego cada dos días, aunque en general se pudo constatar la mayor fracción de inflorescencias y frutos en Tovar, y la mayor fracción de tallos y hojas en Yaracuy.

Agradecimientos

Los autores agradecen la ayuda de la Ing. Agr. Mercedes Pérez de Azkue y del profesor Orlando Guenni R., así como de los técnicos José A. García y Napoleón Martínez, durante

la realización del trabajo en el invernadero. De igual forma a Fundacite-Aragua por el financiamiento parcial de la investigación.

Literatura citada

1. Contreras, Z. F. 1995. Comparación de la tasa fotosintética foliar en dos cultivares de *Canavalia ensiformis* (L)DC, en relación con la edad y el déficit hídrico en condiciones de invernadero. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Agronomía UCV. Maracay. Venezuela. 59 p.
2. Desclaux, D., and P. Roumet. 1996. Impact of drought stress on the phenology of two soybean (*Glycine max* L. Merr) cultivars. *Field Crops Res.* 46:61-70.
3. Djekoun, A. and C. Planchon. 1991. Water status effect on dinitrogen fixation and photosynthesis in soybean. *Agron. J.* 83:316-322.
4. Domínguez, J.G. y H.J. Fonseca. 1989. Efectos de diferentes épocas de siembra sobre el estado fenológico de dos genotipos de *Canavalia ensiformis* en Maracay. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Agronomía UCV. Maracay. Venezuela. 77 p.
5. Escobar, A., J. Viera, R.M. Dixon, M. Mora y R. Parra. 1984. *Canavalia ensiformis*: una leguminosa para la producción animal en los trópicos. Informe Anual del Instituto de Producción Animal (IPA) 1983. Facultad de Agronomía UCV. Maracay. Venezuela. p. 131-134.
6. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. 1984. Paquete tecnológico para el cultivo de la caraota en la Depresión del Lago de Valencia y el Valle del río Tucutunemo. Serie Paquetes Tecnológicos No. 2-02. Maracay, Venezuela. 32 p.
7. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. 1989. El cultivo del quinchoncho (*Cajanus cajan* (L) Millsp.). Serie Paquetes Tecnológicos No. 7. Maracay. Venezuela. 100 p.
8. Frederick, J.R., J.T. Woolley, J.D. Hesketh and D.B. Peters. 1989. Phenological responses of old and modern soybean cultivars to air temperature and soil moisture treatment. *Field Crops Res.* 21:9-18.
9. Fundación Servicio para el Agricultor. 1987. Caraota y frijol. Serie petróleo y agricultura. No. 11. 95 p.
10. Gil F.M. 1991. Estudio comparativo de la anatomía foliar de cuatro genotipos de *Canavalia ensiformis* (L)DC. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Agronomía UCV. Maracay. Venezuela. 79 p.
11. Kessler, C.D.J. 1990 a. An agronomic evaluation of jackbean (*Canavalia ensiformis*) in Yucatán, México. II. Defoliation and time of sowing. *Expl. Agric.* 26:23-30.
12. Kessler, C.D.J. 1990 b. An agronomic evaluation of jackbean (*Canavalia ensiformis*) in Yucatán, México. III. Germplasm. *Expl. Agric.* 26:31-40.
13. López, F.B., T.L. Setter and C.R. McDavid. 1988. Photosynthesis and water vapor exchange of pigeonpea leaves in response to water deficit and recovery. *Crop Sci.* 28:141-145.
14. 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. Facultad de Agronomía UCV. Maracay. Venezuela. 157 p.

15. Marín, Ch. D. 1986. Rendimiento en granos en *Canavalia ensiformis* (L)DC bajo diferentes arreglos espaciales, épocas y densidades de siembra. Rev. Fac. Agron. XIV (3-4): 205-219.
16. Marín, Ch. D. 1988. Fenología y rendimiento en *Canavalia ensiformis* (L)DC. en relación con la fertilización nitrogenada, la humedad del suelo y la densidad de siembra. Trabajo de Ascenso. Facultad de Agronomía UCV. Maracay. Venezuela. 131 p.
17. Marín, Ch. D. 1990. Evaluación de una asociación canavalia-auyama (*Canavalia ensiformis* (L)DC y *Cucurbita moschata* Duchesne). Agronomía Trop. 40(4-6): 205-215.
18. Marín, Ch. D. y J. Viera. 1990. Crecimiento, nodulación y fijación de nitrógeno en plantas de *Canavalia ensiformis* (L)DC., bajo diferentes dosis de fertilización con nitrógeno y frecuencias de riego. Agronomía Trop. 40(1-3):103- 124.
19. Marín, Ch. D. 1993. Algunos aspectos ecofisiológicos del cultivo de *Canavalia ensiformis* (L)DC. p. 65-76. En: *Canavalia ensiformis*. Producción, procesamiento y utilización en alimentación animal. R.E. Vargas, A. León y A. Escobar, editores. Editorial Futuro, San Cristobal, Venezuela.
20. Marín, Ch. D. 1996. Crecimiento, rendimiento en granos e interceptación de radiación en una asociación canavalia-sorgo con siembra escalonada. Agronomía Trop. 46(2):129-154.
21. Marín, Ch. D. 1996. Comparación ecofisiológica de los cultivares Tovar y Yaracuy de *Canavalia ensiformis* (L)DC., sembrados en dos localidades. I. Análisis de crecimiento. Agronomía Trop. 46(1):5-29.
22. Marín, Ch. D. 1996. Comparación ecofisiológica de los cultivares Tovar y Yaracuy de *Canavalia ensiformis* (L)DC., sembrados en dos localidades. II. Fotosíntesis foliar, acumulación de nutrimentos y otras variables. Agronomía Trop. 46(1):31-48.
23. McDermitt, D.K. 1987. Photosynthesis measurement systems. Performance comparison of the LI-6200 to the LI-6000. Application Note 6200-1. LICOR, inc. Nebraska. 9 p.
24. Mora, M., M.G. Domínguez y A. Escobar. 1993. Alternativas de uso de la *Canavalia ensiformis* en la alimentación de rumiantes. p. 251-266. En: *Canavalia ensiformis*. Producción, procesamiento y utilización en alimentación animal. R.E. Vargas, A. León y A. Escobar, editores. Editorial Futuro, San Cristobal, Venezuela.
25. Noguera, N., D. Marín Ch. y J. Viera. 1989. Evaluación ecofisiológica de cultivos asociados. I. Canavalia-sorgo. Agronomía Trop. 39(1-3):23-44.
26. Nygren, P. 1995. Leaf CO₂ exchange of *Erythrina poeppigiana* (Leguminosae: Phaseolae) in humid tropical field conditions. Tree Physiology 15:71-83.
27. Ramis, C., J. Viera y R. Vargas. 1994. Un nuevo cultivo: Canavalia. UCV-Fundación Polar. Maracay. Venezuela. 93 p.
28. Salisbury, F.B. y C.W. Ross. 1994. Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamérica. México.
29. S.A.S. Institute. 1990. Statistical Analysis System. Stad procedure. North Carolina.
30. Sing, L., S.C. Gupta S.C. and D.G. Faris. 1990. Breeding. p. 375-400. In: Y.L. Nene, D. Hall and V.K. Sheila (Editors), The Pigeonpea. CAB International, Wallingford, UK and ICRISAT, Patancheru, India.
31. Vargas, R. 1998. Estado actual de las investigaciones sobre la utilización de canavalia en la alimentación de aves y cerdos. En: Formulación de un programa integral de investigación en leguminosas. Taller realizado en la sede del IDEA, Sartenejas, Caracas, del 23 al 24 de abril de 1998. Mimeografiado. 12 p.

32. Viera, J. y C. Ramis. 1993. Aspectos genéticos del cultivo de la canavalia. p. 85-96. En: *Canavalia ensiformis*. Producción, procesamiento y utilización en alimentación animal. R.E. Vargas, A. León y A. Escobar, editores. Editorial Futuro, San Cristobal, Venezuela.
33. Viera, J., C. Ramis y J. Horesok. 1998. Mejoramiento genético de la canavalia. En: Formulación de un programa integral de investigación en leguminosas. Taller realizado en la sede del IDEA, Sartenejas, Caracas, del 23 al 24 de abril de 1998. Mimeografiado. 10 p.
34. White, J.W. and D.R. Laing. 1989. Photo-period Response of Flowering in Diverse Genotypes of Common Bean (*Phaseolus vulgaris*). Field Crops Res. 22:113-128.