



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"ANALISIS DE CRECIMIENTO COMPARATIVO
EN TRES POBLACIONES DE *Amaranthus
hypochondriacus*, EN EL MUNICIPIO DE CHALCO,
ESTADO DE MEXICO."

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A I

ARACELI CAROLINA DIAZ ORTEGA

DIRECTOR DE TESIS: Dr. ALEJANDRO E. CASTELLANOS VILLEGAS

000214905



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

MEXICO, D. F.

1994





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

« DEDICATORIA »

CON CARIÑO Y ADMIRACION A MIS PADRES
GUILLERMO DIAZ VELAZQUEZ Y ALICIA ORTEGA
VALDES POR SER EJEMPLO DE TRABAJO,
HONESTIDAD, SENCILLEZ Y PORQUE EN GRAN
PARTE ESTE TAMBIEN ES UN LOGRO SUYO YA
QUE SIN SU CONFIANZA, COMPRESION Y APOYO
EN TODOS LOS SENTIDOS NUNCA HUBIERA
ALCANZADO ESTA META...

A MIS HERMANOS...

‡ A LA MEMORIA DE MIS QUERIDOS ABUELOS
DON DANIEL DIAZ Y DON JUAN ORTEGA RIVAS
POR SUS SABIOS CONSEJOS...

‡ A LA MEMORIA DE ROMAN ORTEGA...

CON RESPETO AL CAMPESINO... EN ESPECIAL
A MIS ABUELOS, TÍOS Y A MI PADRE.

RECONOCIMIENTO

El presente trabajo de tesis fue realizado gracias al apoyo financiero del Programa Universitario de Alimentos (PUAL) en las instalaciones del rancho "San Francisco" Mpio. Chalco, Edo. de México propiedad de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, y del Centro de Ecología de la U.N.A.M. México, D. F.

AGRADECIMIENTOS:

Al Dr. Alejandro E. Castellanos Villegas por haberme sugerido el tema de estudio de este trabajo de tesis así como su dirección y asesoría, sus múltiples revisiones, comentarios, su paciencia y confianza.

A los sinodales: M. en C. Alejandro Ruíz López, Dr. Emmanuel Rincón Saucedo, M. en C. Silvia Iriarte Vivar-Balderrama y M. en C. Agustín Quiróz Flores por la revisión, comentarios y sugerencias al manuscrito final.

Quiero agradecer de manera muy especial a la M. en C. Silvia Iriarte por sus importantes aportaciones, apoyo e interés puesto durante la elaboración de esta tesis independientemente de la revisión final como sinodal y muy particularmente por su amistad y confianza.

Quiero agradecer la confianza del Dr. Emmanuel Rincón Saucedo por las facilidades proporcionadas para continuar con mi trabajo de tesis en el Lab. de Ecofisiología de Crecimiento, del Centro de Ecología de la U.N.A.M. y por su disposición de ayuda.

Al director del PUAL el Ing. Carlos Castañeda y a la Ing. Agr. Cristela Arámbula responsable del Subprograma de Apoyo a Investigaciones Interdisciplinarias del PUAL, durante la realización de este estudio.

Al Dr. Carlos Vázquez Yanes, del Lab. de Ecología fisiológica Tropical, por el apoyo incondicional que me proporcionó durante mi trabajo en el Centro de Ecología y su gran amabilidad.

Al Ing. Agr. Santiago Elenes Buelna por su gran ayuda durante el trabajo experimental de campo en el rancho "San Francisco", que fueron sin duda fundamentales para el término del mismo y en especial por su amistad. Así mismo agradezco su trabajo en la determinación de las características fisicoquímicas de las muestras de suelo del terreno experimental, en el Lab. de Análisis Químicos del Centro de Ecología, U.N.A.M.

Al Biól. Enrique Solís técnico del Lab. de Análisis Químicos del Centro de Ecología, por su valioso trabajo en el proceso de cuantificación y obtención de los resultados del contenido de nitrógeno total, en el material biológico estudiado.

Al Biól. Marcelo Sánchez y al M. en C. Raúl Carvajal, maestro de Análisis Biomatemático del posgrado de la Fac. de Ciencias, les agradezco su muy valiosa ayuda en la resolución de problemas estadísticos.

A la Biól. Patricia Centeno, Biól. David Reyes y Biól. Rafael Arreola del Centro de Ecología, por su ayuda desinteresada en alguna de las etapas del procesamiento de datos y especialmente por su amistad.

A la Dra. Teresa Reyna del Instituto de Geografía por su disposición de ayuda.

Al M. en C. Eduardo Espitia y la M. en C. Cristina Mapes por proporcionar la semilla de amaranto utilizada en este estudio.

A mis compañeros de trabajo Isabel Velázquez y David Martínez por su ayuda incondicional.

A mi hermana Martha Díaz y su esposo Sergio Roldán Quintana quiero agradecerles de manera muy especial su ayuda incondicional y su apoyo en la realización de este trabajo de tesis.

A mi hermano Carlos Díaz le agradezco mucho las facilidades para el uso de su computadora, ya que sin ésta no hubiera sido posible trabajar en las múltiples correcciones y la impresión final de este trabajo.

A la Universidad de Sonora agradezco su apoyo financiero por conducto del Dr. Alejandro Castellanos para la encuadernación de este trabajo de tesis.

Al Sr. Tomás Palma trabajador del rancho "San Francisco" por su ayuda en las labores de campo y cuidado del cultivo experimental.

A mi familia, gracias...

I N D I C E

	Pág.
RESUMEN	i
ABREVIATURAS	iii
I .- INTRODUCCION	1
II .- OBJETIVOS	7
III .- ANTECEDENTES	8
III.1.- FORMAS DE ANALISIS	8
III.2.- DESCRIPCION DE VARIABLES E INDICES DE CRECIMIENTO.....	10
III.3.- ESTUDIOS DE CRECIMIENTO: SIGNIFICADO BIOLOGICO.....	13
III.4.- ALTERNATIVAS DEL ANALISIS DE CRECIMIENTO.....	23
III.4.1.- DEMOGRAFIA FOLIAR	
III.4.2.- ASIGNACION DE RECURSOS E HISTORIAS DE VIDA	
III.5.- AMARANTO	31
III.5.1.- TAXONOMIA Y DISTRIBUCION	
III.5.2.- DESCRIPCION DE <i>Amaranthus</i> <i>hypochondriacus</i> L.	
III.5.3.- IMPORTANCIA ALIMENTICIA DE <i>A.</i> <i>hypochondriacus</i> L.	
III.5.4.- CONDICIONES CLIMATICAS PARA EL CULTIVO	
III.5.5.- CARACTERISTICAS FISIOLÓGICAS, ECOLÓGICAS Y AGRONÓMICAS	
III.5.6.- ESTUDIOS ECOFISIOLÓGICOS DEL AMARANTO	
III.5.7.- FACTORES ECONÓMICOS Y ESTUDIOS AGROECOLÓGICOS	

IV.- DESCRIPCION DEL SITIO DE TRABAJO	46
IV.1.- LOCALIZACION GEOGRAFICA	46
IV.2.- FISIOGRAFIA Y GEOLOGIA	46
IV.3.- CLIMA	49
V.- MATERIALES Y METODOS	51
V.1.- MATERIAL BIOLÓGICO	51
V.2.- PARCELA EXPERIMENTAL	51
V.3.- SIEMBRA Y TRANSPLANTE	53
V.4.- MUESTREO Y OBTENCION DE DATOS	53
V.4.1.- DATOS DE CAMPO	
V.4.2.- COSECHA O MUESTREO DESTRUCTIVO	
V.5.- ANALISIS DE RESULTADOS	57
V.5.1.- ASIGNACION DE RECURSOS	
V.5.2.- PRUEBAS ESTADISTICAS	
V.5.3.- PARAMETROS DE CRECIMIENTO	
V.5.4.- DEMOGRAFIA FOLIAR	
V.5.5.- EXPANSION FOLIAR	
VI.- RESULTADOS	61
VI.1.- CRECIMIENTO EN ALTURA	61
VI.1.1.- ALTURA POR PLANTA	
VI.1.2.- LONGITUD DE INFLORESCENCIA	
VI.2.- PATRONES DE CRECIMIENTO EN MATERIA SECA	64
VI.2.1.- INCREMENTO POR INDIVIDUO	
VI.2.2.- INCREMENTO SUBINDIVIDUAL: RAIZ, TALLO, PECIOLO, HOJA E INFLORESCENCIA	
VI.3.- NITROGENO TOTAL EN EL MATERIAL BIOLÓGICO	67
VI.3.1.- CONTENIDO DE N POR INDIVIDUO	
VI.3.2.- CONTENIDO DE N SUBINDIVIDUAL: RAIZ, TALLO, PECIOLO, HOJA E INFLORESCENCIA.	

VI.4.- ASIGNACION DE RECURSOS	71
VI.4.1.- ASIGNACION DE BIOMASA	
VI.4.2.- ASIGNACION DE NITROGENO	
VI.4.3.- COCIENTE RAIZ/VASTAGO	
VI.5.- PARAMETROS DE CRECIMIENTO POR INDIVIDUO	81
VI.5.1.- TASA DE CRECIMIENTO RELATIVO EN PESO SECO	
VI.5.2.- TASA DE CRECIMIENTO RELATIVO EN AREA FOLIAR	
VI.5.3.- COCIENTE DE AREA FOLIAR	
VI.5.4.- TASA DE ASIMILACION NETA	
VI.6.- CRECIMIENTO Y DEMOGRAFIA DE HOJAS	86
VI.6.1.- INCREMENTO EN AREA FOLIAR POR INDIVIDUO	
VI.6.2.- NUMERO DE HOJAS EN TALLO PRINCIPAL	
VI.6.3.- SOBREVIVENCIA DE HOJAS	
VI.6.4.- EXPANSION DE AREA FOLIAR	
VI.6.5.- PESO FOLIAR ESPECIFICO	
VI.7.- TASA DE CRECIMIENTO RELATIVO DE RAIZ, TALLO, HOJA E INFLORESCENCIA	98
 VII.- DISCUSION	100
 VIII.- CONCLUSIONES	122
 IX.- BIBLIOGRAFIA	125
 APENDICE.....	134

R E S U M E N

A principios de siglo, se establecieron las bases para el estudio del Análisis de Crecimiento, el cual comprende una serie de técnicas de medición indirectas de procesos fisiológicos como la fotosíntesis y respiración que originan y son fundamentales en el crecimiento de las plantas, y que en la actualidad todavía son utilizadas.

Existen técnicas alternativas para analizar y abordar el crecimiento en plantas, complementarias con el Análisis de Crecimiento, como son los mecanismos de asignación de biomasa y de nitrógeno así como el análisis de crecimiento demográfico que trata a la planta individual como un grupo de unidades o módulos (en este caso hojas). Estas formas de análisis permiten cuantificar la productividad biológica de las plantas, con el propósito de optimizar la producción y el manejo de algún cultivo o incluso de los recursos silvestres que tenemos en el país.

A pesar de que el amaranto es considerado como un cultivo alternativo por su gran potencial productivo y valor alimenticio bastante promisorios dentro de la agricultura de países en desarrollo, y además ha sido objeto de estudio en áreas con distintos enfoques, no se han realizado estudios en *Amaranthus hypochondriacus* L. aplicando las técnicas del análisis de crecimiento arriba mencionadas.

Por lo anterior, en el presente trabajo de tesis se hizo un análisis del crecimiento de tres poblaciones de *A. hypochondriacus* L. en condiciones homogéneas de crecimiento en el campo, con la finalidad de caracterizar y comparar la plasticidad morfofisiológica expresada en el tamaño, asignación de recursos y parámetros de crecimiento, durante el ciclo

biológico de las plantas.

Para la evaluación del crecimiento, fue necesario el establecimiento de una parcela experimental en el Mpio. Chalco, Edo. de México. Donde se sembraron tres poblaciones de *A. hypochondriacus* de diferente lugar de origen. Como resultado se obtuvieron datos de tamaño de la planta, biomasa, contenido de nitrógeno y área foliar por individuo, así como biomasa y contenido de N en cada órgano de la planta y por último datos de demografía foliar. Estos resultados permitieron hacer una estimación de las tasas de crecimiento instantáneas obtenidas a partir del programa en computadora descrito por Hunt y Parsons (1981); y establecer los patrones de asignación de biomasa y de nitrógeno, así como determinar la dinámica foliar.

Las diferentes formas de abordar y analizar el crecimiento a nivel de individuo y subindividual utilizadas en este estudio, revelan que existe gran variabilidad morfofisiológica en las tres poblaciones de *A. hypochondriacus* estudiadas. De acuerdo a nuestros resultados arizona y tulyehualco presentaron características similares: en relación a las tasas de crecimiento evaluadas éstas presentan una tendencia muy similar aunque los valores máximos difieren; y también los patrones de asignación de biomasa y de nitrógeno, en estas poblaciones son comparables.

Estos resultados de alguna forma están relacionados con el uso agronómico que el hombre le ha dado en su lugar de origen, enfocado principalmente a la producción de semilla, ya que arizona y tulyehualco presentan un mayor esfuerzo reproductivo; a diferencia de Oaxaca que, de acuerdo a los resultados parece ser utilizada como verdura, lo cual puede explicarse porque presenta un menor esfuerzo reproductivo, es decir asigna una menor cantidad de recursos a la reproducción y presenta gran producción de hojas.

ABREVIATURAS

ANDEVA	Análisis de Varianza
Cal.	Calorías
C.A.F.	Cociente de área foliar
cm	Centímetros
CO ₂	Bióxido de carbono
d	día
D.F.	Distrito Federal
DSH	Diferencia Significativamente Honesta (Prueba de Tukey)
E.E.	Error estándar
Edo.	Estado
en pre.	En preparación
etc.	Etcétera
F	Prueba estadística de Fisher (ANDEVA)
Fig.	Figura
°C	Grados Centígrados
g	Gramos
h	Hora
Ha	Hectárea
K	Potasio
Km	Kilómetro
ln	Logaritmo natural
m	Metro
mg	Miligramo
mm	Milímetro
Mpio.	Municipio
m.s.n.m.	Metros sobre nivel del mar
N	Nitrógeno
n	Número de individuos
N.C.R.	National Council Research
O	Oxígeno
P	Fósforo
P	Nivel de significancia (ANDEVA)
p. ej.	Por ejemplo
P.F.E.	Peso foliar específico
pp	Precipitación
ppm	Partes por millón
PUAL	Programa Universitario de Alimentos
RUBISCO	Ribulosa Bisfosfato Carboxilasa-Oxigenasa
sem.	semana
T.A.N	Tasa de asimilación neta
T.C.R. _a	Tasa de crecimiento relativo en área foliar
T.C.R. _p	Tasa de crecimiento relativo en peso seco
Ton	Tonelada
U.N.A.M.	Universidad Nacional Autónoma de México
vs	Versus
\bar{X}	Promedio

I. — INTRODUCCION

1.- Crecimiento en plantas

En general, la fotosíntesis que realizan las plantas les confiere la capacidad para producir tanto la materia que requieren para su construcción como la energía que necesitan para su actividad metabólica al transformar la energía lumínica en energía química. La actividad fotosintética que se lleva a cabo particularmente en hojas, es de importancia primordial para el crecimiento de las plantas porque representa el proceso central en la generación de materia seca por unidad de área y de tiempo ($\text{g m}^{-2}\text{d}^{-1}$).

En un contexto ecológico el crecimiento constituye el resultado de un conjunto de procesos fisiológicos que están ocurriendo simultáneamente en el individuo como la fotosíntesis, la respiración, la absorción y transporte de nutrientes, la reasignación de fotosintatos, el estado hídrico de la planta, etc. (Iriarte, 1987).

La habilidad para cambiar en tamaño, masa, forma y/o número de órganos de un individuo, es una característica esencial de la vida y en este sentido el término crecimiento puede referirse a cualquiera de estos cambios (Chiariello *et al.*, 1989). Estos cambios son parte importante para el estudio cuantitativo del funcionamiento de las plantas, considerando que todos los organismos en las diferentes etapas de su historia de vida tienen esta capacidad (Hunt, 1978b). Algunos autores como Kvet (1971) y Medina (1977) definen el crecimiento como el incremento en materia seca de la planta en el tiempo. En este estudio, nos enfocaremos al método para analizar el crecimiento de acuerdo a la definición anterior, principalmente.

La productividad biológica de una planta se mide por la producción total de materia seca por individuo en el tiempo a

diferencia del rendimiento agronómico donde el interés principal es la producción parcial ya sea de grano o verdura (Evans, 1972). En general, en un ambiente productivo la curva de crecimiento de plantas anuales que describe la fase vegetativa del ciclo biológico es exponencial donde los cambios en el incremento en peso seco varían en el tiempo y la que describe la fase reproductiva corresponde a una sigmoidal o asintótica (Hunt, 1978b; Salisbury, 1978).

Por otra parte, en algunos estudios el control de la asignación de fotosintatos puede ser de gran importancia para entender el crecimiento como característica fundamental de la vida.

2.- Análisis de crecimiento en plantas

Si bien es conocida la explicación del crecimiento en plantas como resultado de la fotosíntesis y respiración, estos procesos no habían sido cuantificados por métodos directos hasta recientemente en el país, debido al alto grado de sofisticación en la tecnología requerida para medirlos (Castellanos, 1989), por tal motivo desde principios de siglo fueron desarrolladas técnicas de medición indirectas de estos procesos fisiológicos, como el Análisis de Crecimiento que en la actualidad todavía son utilizadas.

El Análisis de Crecimiento permite evaluar las diferencias en el funcionamiento de especies o poblaciones en condiciones específicas, por medio de algunos parámetros como la tasa de crecimiento relativa, tasa de asimilación neta y cociente de área foliar.

Se han efectuado varios estudios de crecimiento con el propósito de evaluar el comportamiento de los diferentes índices de crecimiento en respuesta a algún recurso o condición ambiental específico como luz, temperatura, agua, nutrientes, etc. (Pandey y Sinha, 1979; Voldeng y Blackman, 1973a b; Küppers *et al.*, 1988) así como estudios donde se muestra el comportamiento ecológico interespecífico en estos índices de

crecimiento (Grime y Hunt, 1975; Iriarte, 1988). No obstante, existe poca información sobre la variabilidad en los índices del crecimiento durante el estado de desarrollo de la planta debido a la problemática que representa evaluar esta respuesta en condiciones de campo, principalmente por la interferencia o competencia en la parte subterránea y aérea de las plantas. A partir de estudios de este tipo se pueden derivar algunas tendencias generales de la variabilidad de estos índices de crecimiento con la edad y su interacción con los diferentes factores ambientales durante el desarrollo y crecimiento de las plantas.

En la tabla I se muestran varios procesos y parámetros que pueden ser observados y cuantificados. La influencia de estos factores en el crecimiento en muchos casos es tan importante como la tasa de asimilación de CO₂ por unidad de área (Körner, 1991).

Actualmente, el Análisis de Crecimiento trata de combinar los conceptos fisiológicos (fotosíntesis y respiración) con aspectos demográficos a nivel metapoblacional (White, 1979; Bazzaz y Harper, 1977; Hunt, 1978a; Hunt y Bazzaz, 1980; Bazzaz y Carlson, 1984, etc.). Por otra parte, el estudio de los patrones de asignación de recursos representan otra forma de estudiar el crecimiento.

En resumen, la finalidad del Análisis de Crecimiento es hacer una evaluación cuantitativa del crecimiento en términos comparativos intra e interespecificamente (Grime y Hunt, 1975).

3.- Importancia del amaranto

Aún cuando la importancia del amaranto en la alimentación del hombre se conoce desde la época prehispánica por su doble potencial agronómico como verdura y grano (Nieto y Fargas, 1987), no es sino hasta en la actualidad que se ha reconocido su potencial genético y productivo y ha sido objeto de estudios con diversos enfoques en varias partes del mundo y en México, siendo tema central en simposios y congresos internacionales

Tabla I. Algunas características morfofisiológicas de las plantas relacionadas con factores ambientales que co-determinan el balance de carbono durante el crecimiento vegetativo (de Körner, 1991).

<i>METABOLICAS</i>	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Fotosíntesis foliar ▪ Respiración de varios componentes de la planta.
<i>DESARROLLO</i>	<ul style="list-style-type: none"> ▪ División y diferenciación celular ▪ Posición de meristemas activos (morfogénesis) ▪ Estado ontogénico.
<i>ALOMETRICAS</i>	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Porción de peso foliar ▪ Asignación de materia seca ▪ Área foliar específica ▪ Altura máxima de la planta ▪ Plasticidad fenotípica.
<i>PERDIDA DE BIOMASA</i>	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Recambio de raíz secundaria ▪ Mortalidad en parte aérea de la planta ▪ Translocación de carbono a simbiontes y productos de exudación radicular.
<i>TIEMPO</i>	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Edad de la hoja ▪ Período de actividad vegetativa ▪ Esperanza de vida.

recientes.

En particular, en *Amaranthus hypochondriacus* L. la especie mejor definida taxonómicamente del género dada la problemática en su clasificación se conocen varias aportaciones en áreas como la Agronomía: Trinidad *et al.* (1986), Alejandr  y G mez (1986) han investigado el efecto de la densidad de siembra y el efecto de la fertilizaci n por Morales *et al.* (1986); en el rendimiento agron mico (Orea y Trinidad, 1986); en Ecofisiolog a se ha investigado la respuesta principalmente fotosint tica y la conductancia estom tica a factores como humedad y luz por Naidu (1986) y Bunce (1982); en Bioqu mica se ha estudiado la funci n de algunos metabolitos como las betacianinas bajo condiciones de d ficit h drico por Vel zquez (1990); Anatom a por Bardales (1992) y Etnobot nica por Granados y L pez (1986), Mapes (1986), Mapes *et al.* (1988) etc.

De lo anterior y a pesar de la importancia que representan los estudios con un enfoque ecofisiol gico, los cuales pueden dar pautas para el desarrollo de una agricultura basada en la disponibilidad limitada de recursos, como es el caso en una gran parte del territorio mexicano ocupado por las zonas agr colas de temporal del pa s (Castellanos, 1989), al conocer las caracter sticas morfofisiol gicas que explican el crecimiento en t rminos de la variabilidad gen tica en interacci n con factores bi ticos y abiot ticos, no se han realizado estudios sobre el an lisis de crecimiento en amaranto, particularmente en *A. hypochondriacus*, que permitan evaluar el comportamiento de los distintos par metros de crecimiento en funci n de las diferentes etapas del ciclo biol gico de las plantas en condiciones naturales.

Sin embargo, existen algunos estudios con este enfoque como antecedentes pero llevados a cabo en otras especies de amaranto, como el de Nieto y Fargas (1987) que han analizado el crecimiento en dos especies de amaranto (*A. cruentus* y *A. caudatus*) en condiciones naturales pero en competencia. Otro estudio es el de Elenes-Buelna y Castellanos (1991) que han realizado un estudio de crecimiento en cinco especies de *Amaranthus* spp. en condiciones de campo (Chalco, Edo. de

México), y hasta ahora se ha realizado un estudio comparativo del patrón de crecimiento de especies silvestres y cultivadas de frijol y amaranto (*A. hypochondriacus*) por Díaz-Ortega *et al.* (1990) pero en condiciones de invernadero.

Por lo antes mencionado, la finalidad de este estudio fué evaluar y analizar el crecimiento de tres poblaciones de *Amaranthus hypochondriacus* L. en condiciones homogéneas de crecimiento en el campo, con el propósito de caracterizar y comparar la variación morfofisiológica expresada en el tamaño, en la asignación de recursos y los parámetros de crecimiento durante el ciclo biológico de las plantas.

II. - OBJETIVOS

- ▶ 1.- Por medio del Análisis de Crecimiento funcional determinar y comparar el patrón de los parámetros de incremento de biomasa y área foliar de las poblaciones arizona, tulyehualco y oaxaca de *Amaranthus hypochondriacus* L. en condiciones de campo.

- ▶ 2.- Establecer y explicar los patrones de asignación de biomasa y nitrógeno en tres poblaciones de amaranto en función de la etapa vegetativa y reproductiva del ciclo biológico de las plantas, como parte de la historia de vida de cada población.

- ▶ 3.- Evaluar la dinámica foliar de cada población, compararla y establecer sus efectos en el crecimiento y la asignación de recursos de las plantas.

De acuerdo con los objetivos anteriores se plantean las siguientes hipótesis:

- Diferentes poblaciones de una misma especie presentan historias de vida distintas porque provienen de distintos ambientes y usos agronómicos.
- Por lo tanto, la variabilidad en el crecimiento durante el ciclo biológico de las plantas se manifiesta por las diferencias en los componentes de crecimiento cuya respuesta es distinta.
- Existen diferencias en el patrón de asignación de recursos durante el ciclo biológico de las tres poblaciones porque son parte de historias de vida distintas.
- Las diferencias en la dinámica foliar están relacionadas con el patrón de asignación de recursos en las distintas etapas del ciclo biológico de las plantas.

III. — ANTECEDENTES

III.1. — FORMAS DE ANALISIS

En los años 60's fueron tema de discusión dos enfoques de estudio del Análisis de Crecimiento en plantas: Clásico y Funcional.

Estas dos formas de análisis se diferencian básicamente en la obtención de datos y el procedimiento para calcular los parámetros de crecimiento:

- A). El enfoque Clásico maneja dos cosechas (inicial y final), en un intervalo de tiempo largo con varias repeticiones para cada fecha. Fundamentalmente considera los cambios en la tasa de crecimiento promedio entre dos cosechas.

- B). En el enfoque Funcional el número de cosechas es mayor de dos y con menos repeticiones, mientras que el intervalo entre cosechas varía dependiendo del criterio del investigador; este puede ser corto al inicio y largo en la etapa final del ciclo de vida. Se cuantifican los cambios en las tasas de crecimiento instantáneas de funciones matemáticas ajustadas a valores observados. Algunos estudios con este enfoque han sido realizados por Fisher *et al.* (1980), Hunt y Parsons (1974), entre otros.

De acuerdo con Hunt (1978b y 1982) el método y el Análisis de Crecimiento funcional aplicado a los datos de peso seco de las diferentes partes de la planta y por individuo, así como del área foliar observados presenta las siguientes ventajas:

- A partir de un conjunto de gran número de datos observados

se pueden obtener parámetros que permiten entender en detalle el crecimiento como proceso biológico.

- Se pueden hacer comparaciones entre diferentes grupos de datos analizados de manera similar.
- Se pueden derivar funciones de crecimiento ajustadas que describen adecuadamente los datos observados como la tasa de crecimiento relativo, la tasa de asimilación neta y el cociente de área foliar.
- Proporciona mas información sobre la trayectoria de la curva de crecimiento a diferencia de la fórmula clásica que solo muestra un incremento de un tiempo a otro.
- La variación de los datos obervados con respecto al tiempo es minima y muchas veces reduce los errores de muestreo en los resultados.
- El análisis estadístico esta integrado en el mismo procedimiento analítico al calcular los parámetros.

Actualmente se ha puesto mayor interés en el análisis de crecimiento funcional principalmente en el uso de funciones matemáticas ajustadas que describen el crecimiento. De acuerdo con Elias y Couston (1976) las funciones de polinomios han sido mas utilizadas porque los coeficientes desde un punto de vista estadístico estan relacionados linealmente siendo la función mas simple. Estos han sido ajustados a datos no transformados por Vernon y Allison (1963) y a datos transformados en logaritmos por Hughes y Freeman (1967), Hunt y Parsons (1974).

III.2.- DESCRIPCION DE VARIABLES E INDICES DE CRECIMIENTO

En general, las variables del crecimiento que se manejan en plantas individuales son el peso seco total y el área foliar por planta. De estos datos primarios es posible calcular los siguiente parámetros.

III.2.1.- Tasa de Crecimiento Relativo en peso seco (TCR_p o R_w) y en área foliar (TCR_a o R_a).

La tasa de crecimiento relativo se define como el incremento en el peso total por unidad de peso seco de la planta por unidad de tiempo. Este índice fue propuesto por Fisher (1921 *in* Hunt 1978b, 1982).

índice instantáneo ▶ $R_w = 1/W * dW/dT$ o $R_w = \frac{d(\ln W)}{dT}$

índice promedio ▶ $R_w = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{T_2 - T_1}$

Donde:

W = peso seco

T = tiempo

W₁ = peso seco inicial al tiempo T₁

W₂ = peso seco final al tiempo T₂.

Por otra parte, la tasa de crecimiento relativo de área foliar (R_a) se define como el incremento en área foliar por unidad de área de la planta y de tiempo:

índice instantáneo: ▶ $R_a = 1/A \cdot dA/dT$

índice promedio: ▶ $R_a = \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{T_2 - T_1}$

Donde:

A = área foliar total

T = tiempo

A₁ = área foliar inicial al tiempo T₁

A₂ = área foliar final al tiempo T₂

III.2.2.- Tasa de Asimilación Neta (TAN o E).

Gregory (1918 *in* Hunt, 1982) propuso que la "tasa de asimilación neta" o TAN se define como la ganancia neta en peso seco por unidad de área foliar donde la relación de peso seco y área foliar es exponencial en la etapa temprana del desarrollo y representa un componente funcional del crecimiento (Hirose, 1988). La TAN es el resultado neto entre los compuestos sintetizados (fotosíntesis) menos los utilizados (respiración) en el metabolismo de la planta (Blackman, 1968; Hirose, 1988). Sin embargo, es importante mencionar que la TAN no es una medida real o directa de fotosíntesis porque representa la producción de biomasa por unidad de área foliar de la planta y no siempre esta área tiene la misma capacidad fotosintética en el transcurso del tiempo.

índice instantáneo: ▶ $E = 1/A \cdot dW/dT$

índice promedio: ▶ $E = \frac{W_2 - W_1}{T_2 - T_1} \cdot \frac{(\ln A_2 - \ln A_1)}{A_2 - A_1}$

Donde:

W = peso seco

A = área foliar

T = tiempo

W₁ = peso seco inicial al tiempo T₁

W₂ = peso seco final al tiempo T₂

A₁ = área foliar inicial al tiempo T₁

A₂ = área foliar final al tiempo T₂

**III.2.3.- Cociente de Area Foliar
(CAF o F)**

Otro índice importante es el CAF que se define como la proporción de área foliar total con respecto al peso seco por planta. Existe una relación lineal del CAF vs tiempo en función de un factor ambiental como la luz, aunque no es una generalidad ya que varía con la especie. En un sentido amplio el CAF representa la proporción de tejido foliar que está activamente fotosintetizando en relación al tejido respiratorio de la planta.

índice instantáneo: ▶ $F = A/W$

índice promedio: ▶ $F = \frac{(A_1/W_1) + (A_2/W_2)}{2} = \frac{F_1 + F_2}{2}$

Donde:

W = peso seco

A = área foliar

W₁ = peso seco inicial

W₂ = peso seco final

A₁ = área foliar inicial

A₂ = área foliar final

Si consideramos que el área foliar y peso seco se incrementan exponencialmente se tiene la siguiente relación válida solo para valores instantáneos:

$$R = F \cdot E \quad \triangleright \quad \frac{dW/dT}{W} = \frac{A}{W} \cdot \frac{dW/dT}{A}$$

Donde:

W = peso seco total

A = área foliar

T = tiempo

Esto quiere decir que algún cambio positivo o negativo producido por factores ambientales en el CAF y la TAN altera de alguna forma la TCR. En la tabla II se presenta de manera resumida las fórmulas de los parámetros de crecimiento funcional con las unidades correspondientes.

Cuando se van a comparar especies y diferentes tratamientos con una base uniforme, se puede analizar el crecimiento subindividual: hojas de varias edades, peciolo, tallo, raíz principal o lateral (Hunt, 1982) porque cada una de estas partes tiene una función diferente y por lo tanto la interpretación es distinta.

III.3.- ESTUDIOS DE CRECIMIENTO: SIGNIFICADO BIOLÓGICO

La metodología actual del Análisis de Crecimiento de plantas superiores se atribuye a las bases establecidas en los estudios de Blackman, 1919; Fisher, 1921; Gregory, 1926 (*in* Hunt, 1978b y 1982) a principios de siglo, los cuales tuvieron como propósito inicial optimizar el rendimiento de cultivos agrícolas. A partir de entonces se desarrolló el área de estudio del "Análisis de Crecimiento en plantas".

Tabla II. Parámetros del Análisis de Crecimiento Funcional utilizados en el presente estudio (* Abreviatura citada en la literatura por varios autores: Kvet *et al.*, 1971; Evans, 1972; Hunt, 1978, 1981, 1982; etc.).

PARAMETRO	ABREVIATURA	SIMBOLO	FORMULA INSTANTANEA	UNIDADES
<ul style="list-style-type: none"> ■ Tasa de Crecimiento Relativo en peso seco 	TCR _p (RGR _w)*	R _w	$\frac{1}{P} \cdot \frac{dP}{dT}$	$g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$
<ul style="list-style-type: none"> ■ Tasa de Crecimiento Relativo en área foliar 	TCR _a (RGR _L)*	R _L	$\frac{1}{A_f} \cdot \frac{dA_f}{dT}$	$m^2 \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$
<ul style="list-style-type: none"> ■ Cociente de Area Foliar 	CAF (LAR)*	F	$\frac{A_f}{P}$	$\frac{m^2}{g}$
<ul style="list-style-type: none"> ■ Tasa de Asimilación Neta 	TAN (ULR= NAR)*	E	$\frac{1}{A_f} \cdot \frac{dP}{dT}$	$g \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$
<ul style="list-style-type: none"> ■ Peso Foliar Específico 	PFE (SLW)*	—	$\frac{P_f}{A_f}$	$\frac{g}{m^2}$

Donde:

- A_f = área foliar/planta
- P = peso seco/planta
- P_f = peso seco foliar
- T = tiempo

III.3.1.- Significado biológico de R

De acuerdo con Blackman (1919 *in* Hunt, 1978b y 1982) la R es un índice de eficiencia de producción de biomasa total de la planta. Al inicio del desarrollo, la biomasa de las plantas es mínima y el valor de R es máximo, posteriormente la R decrece en las etapas sucesivas del ciclo biológico al incrementarse la biomasa total. Por ejemplo, Díaz-Ortega *et al.* (1990) en un estudio de crecimiento en condiciones de invernadero, reportan el valor de R mas alto ($R=0.354 \text{ g g}^{-1}\text{d}^{-1}$) para *Amaranthus hypochondriacus* L. en el inicio de la etapa vegetativa, el cual decrece al final del ciclo biológico de las plantas.

En soya (*Glycine max* L.) Sivakumar y Shaw (1978) reportan un periodo de rápido crecimiento al inicio de la etapa vegetativa, posteriormente la R presenta una disminución marcada y de forma constante cuando la velocidad del crecimiento decreció.

La R en condiciones naturales es afectada por las diferentes variables ambientales, en general los recursos (luz, nutrientes, agua) y las condiciones (temperatura) pueden producir un efecto claramente adverso en R o favorecerla en ciertos casos.

III.3.2.- Significado biológico de F

Voldeng y Blackman (1973) describen la variación del F y sus dos componentes (área foliar específica y la relación de peso foliar) en función de la edad de un cultivo de maíz. Estos autores señalan que la edad del cultivo determina la respuesta de F.

Por ejemplo, Díaz-Ortega *et al.* (1990) reportan al inicio de la etapa vegetativa de *Amaranthus hypochondriacus* L. un

valor alto de F ($F=0.031 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$) el cual tiende a decrecer al final del periodo experimental, en condiciones de invernadero.

En otro estudio, Koller *et al.* (1970) han mostrado el significado biológico del F en soya (*Glycine max* L.), donde se observó que el F aumentó en la etapa temprana del desarrollo hasta alcanzar un pico y decreció con el tiempo. En este caso la relación de biomasa foliar con la biomasa total fue decisiva ya que el área foliar específica no cambio.

Los valores mas altos con poca variación en este parámetro en plantas jóvenes y de edad intermedia, así como la disminución al final del ciclo biológico han sido explicados por las siguientes razones:

- Porque se mantiene una proporción similar de área foliar por unidad de biomasa total, la cual tiende a disminuir por el aumento de biomasa de tejido no fotosintético (tallo, raíz, etc.) y la disminución de biomasa foliar.
- Por la disminución en el área foliar específica, cuyos efectos sobre el F son mas marcados en el periodo tardío del crecimiento en plantas longevas cuando este índice tiende a decrecer.

III.3.3.- Significado biológico de E

En este parámetro como en los anteriores, la E tiene un valor máximo posterior a la germinación y un subsecuente decremento siendo mas notorio en las primeras semanas de desarrollo, mientras que en otras especies baja ligeramente. Este incremento inicial en E se explica por la alta actividad asimilatoria de hojas jóvenes (debido a la demanda de fotosintatos por los tejidos en crecimiento) y baja actividad respiratoria de las diferentes partes de la planta.

Thorne (1960 *in* Blackman, 1968) ha estudiado el

crecimiento de algunos cultivos (remolacha, cebada y pepino) en ambientes constantes y ha mostrado que la E después de presentar un valor alto, este disminuye continuamente con la edad.

Por otra parte, Díaz-Ortega *et al.* (1990) reportan para *Amaranthus hypochondriacus* L. un valor alto de E ($E=12.4 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) en el inicio de la etapa vegetativa y posteriormente este valor desciende al final del período experimental (101 días).

Estos cambios en la E con la edad ha sido explicada por factores no externos:

- 1). El aumento en la proporción del tejido respiratorio sobre el fotosintético.
- 2). La disminución en la capacidad fotosintética por unidad de área relacionada con la longevidad foliar y la baja incidencia de luz en hojas no expuestas.
- 3). Otro factor es la disminución de la velocidad media en la respiración y la fotosíntesis en otros órganos aparte de la hoja. Además existen evidencias de que la velocidad de fotosíntesis en la etapa inicial del desarrollo es determinada de manera importante por la intensidad del crecimiento en los sitios de demanda o "sink" (meristemas de la planta). Sin embargo, la E puede aumentar también en la etapa tardía del ciclo biológico debido principalmente al control que ejercen estos tejidos como frutos, tubérculos y semillas al demandar productos para su desarrollo y crecimiento.

En una variación típica de E en un cultivo de papa, el valor mínimo de este índice coincide con el valor máximo del área foliar.

III.3.4.- Efecto de variables ambientales en R, F y E

A continuación se presentan algunos ejemplos donde se manifiesta la respuesta de los diferentes parámetros de crecimiento a distintos recursos y condiciones del ambiente.

III.3.4.1.- Luz

La variación en la respuesta de los parámetros de crecimiento por el efecto de la luz ha sido estudiada por Pandey y Sinha (1977) en dos especies de *Crotalaria* spp., estos autores reportan que en condiciones reducidas de luz se incrementa la proporción de área foliar por unidad de peso seco total (F) siendo una forma de compensar el decremento de biomasa por unidad de área (E) permitiendo de esta forma poca variación en la R en las mismas condiciones, cumpliéndose así la relación de $R = F \cdot E$ para valores instantáneos.

Se ha estudiado el efecto de la luz en los diferentes parámetros del crecimiento de *Citrus* y *Phaseolus aureus*, mostrando gran capacidad de respuesta para modificar su morfología foliar y mantener su crecimiento aún a intensidades de luz reducidas. A intensidades bajas de luz la E se reduce en frijol pero estas plantas siguen creciendo y F fue mayor a una reducción de luz del 80 %, es decir que el tamaño de la lámina foliar compensó en este caso el decremento en E en tanto que R se mantuvo constante.

Blackman (1968) estudió el efecto de luz en diferentes densidades de siembra estimando la E y F de plantas individuales. Esto indicó que la E por planta decrece y F se incrementa substancialmente debido a la competencia por luz al aumentar la densidad de plantas. En otro trabajo, Blackman (1968) investigó el efecto de la luz durante la etapa vegetativa de dos especies (*Fagopyrum esculentum* y *Pisum sativum*). Los resultados muestran que a bajas intensidades de luz, R y E de cada especie disminuyen progresivamente, caso

contrario de F que se incrementa. La reducción de R resulta del decremento en la E y el incremento en F. De esto se concluye que la R es afectada por luz.

III.3.4.2.- Temperatura

La respuesta de las plantas a la temperatura es compleja y depende de la especie, pero por medio de los parámetros de crecimiento se puede determinar el efecto de este factor en cuanto a la eficiencia de las plantas.

Pandey y Sinha (1979) estudiaron el crecimiento de dos especies de *Crotalaria* en respuesta a diferentes tratamientos de temperatura en condiciones controladas. Los resultados mostraron que ambas especies alcanzaron tasas relativas de crecimiento elevadas en los tratamientos con alta temperatura (*C. juncea*, 0.5 y *C. sericea*, 1.07 g·g⁻¹d⁻¹).

Nilwik (1981) en un estudio sobre análisis de crecimiento en plantas de chile (*Capsicum annum*) investigó el efecto de la luz, temperatura y edad de la planta en los parámetros de crecimiento en condiciones controladas. De acuerdo a los resultados de Nilwik (1981) en todos los tratamientos los valores para la TCR decrecen mas del doble con la edad de las plantas. A una temperatura de 25/25° y 21/17 °C, y un fotoperiódodo alto (16 h) las plantas jóvenes presentan los valores mas altos de TCR mientras que el efecto de la temperatura mas baja en plantas longevas no fue significativo.

Por otra parte, una disminución en la temperatura diurna da como resultado un decremento significativo en la TAN solo en las plantas jóvenes en los tratamientos de 8 h. En plantas jóvenes se presentan los valores mas altos para TAN a 25/25° y 21/17 °C en el tratamiento de 16 de luz artificial, mientras que en el tratamiento de 8 h la TAN se incrementa al decrecer la temperatura nocturna. Para plantas longevas se observó lo mismo para el fotoperiódodo largo (16 h) en ambas temperaturas diurnas y para 8FL (luz artificial) y BDL (luz natural) a una temperatura de 25°C. A una temperatura diurna de 21°C la TAN decreció a una temperatura menor (13°C) durante 16h. Los

valores del CAF decrecen mas del doble conforme se incrementa el peso seco del individuo, en tanto los valores mas altos para el CAF fueron reportados para el tratamiento 8FL seguido por 8DL. Cada vez son menos las diferencias en el CAF entre el fotoperiodo 8DL y 16FL con la edad.

Al disminuir la temperatura diurna el CAF se reduce en todos los tratamientos. A temperatura nocturna o mas baja hay un decremento adicional de este parámetro para los tratamientos con 16 h. El efecto de la luz y temperatura en el PFE fue inverso al del CAF. En este estudio existe una correlación significativa del CAF y PFE. Los valores para la proporción de peso foliar decrece con la edad.

Los resultados de Midmore y Prange (1992) en un estudio sobre el efecto de la temperatura y luz en el crecimiento de dos especies de *Solanum* indican que los clones difieren significativamente en todos los parámetros de crecimiento con excepción de la tasa relativa de expansión en área foliar (TCR_L). Las plantas de DTO-33 pesan mas y tuberizan mientras que GH presenta un CAF y PFE mas grandes.

El efecto de la temperatura y tratamientos de luz en los parámetros de crecimiento fue menos consistente que en los clones y sujetos a interacción entre estos factores y los clones. La excepción principal fue por la TAN la que se redujo, 22% y 43% por luz baja y alta temperatura respectivamente, y no sujetos a la interacción luz/temperatura. El efecto principal de los tratamientos en la TCR solamente la temperatura fue significativa (a reducción de 44% a temperatura alta). Sin embargo, la luz reducida baja la TCR a temperaturas altas. La luz baja incrementa el CAF principalmente como resultado del área foliar específica mas alta (debido a que las hojas fueron mas delgadas), pero por una interacción entre temperatura y luz, los valores mas altos para ambos atributos fueron presentados en el frío y una combinación de tratamientos de luz baja. Aparentemente la TCR_L limita la asimilación en ambientes cálidos con luz baja (a TAN baja) traslapandose la tendencia de la luz baja para estimular una expansión foliar mas grande por unidad de peso foliar.

III.3.4.3.- Nutrientes

La deficiencia en nutrientes en las plantas reduce el crecimiento en general y la expansión del área foliar en particular. Hunt *et al.* (1985) evaluaron el efecto de la aplicación de nitratos en los parámetros de crecimiento de *Amaranthus powellii*. Los resultados obtenidos mostraron que existe una respuesta al N en las tasas de crecimiento: la tasa de crecimiento relativo en peso (R_w) y área foliar (R_L) y la tasa de asimilación neta (E) decrecen en los tratamientos de mayor a menor concentración de N (45 a 1 mM) ($R_w=0.27 \pm 0.03$ a $0.08 \pm 0.04 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\text{d}^{-1}$; $E=28.5$ a $2.7 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$; $R_L=0.17 \pm 0.03$ a $0.06 \pm 0.03 \text{ m}^2\cdot\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$, respectivamente), el porcentaje de decremento en E fué mayor que en R porque F ($F=94.3 \pm 9.2$ a $279.4 \pm 12 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$) se incrementa conforme decrece el N. El efecto de la aplicación de N en F y R_L produce el decremento en R explicada por la deficiencia de N (Novoa y Loomis, 1981; Wilson y Brown, 1983 *in* Hunt *et al.*, 1985). En relación con el peso foliar específico o PFE (SLW) la deficiencia de N con frecuencia produce un decremento de F (Natr, 1975; Osman *et al.*, 1977 *in* Hunt *et al.*, 1985). Sin embargo, el incremento de F (decremento del PFE= 60.8 ± 4.8 a $28 \pm 3.8 \text{ g/cm}^2$) y la concentración mineral y el potencial hídrico permanecen igual entre tratamientos con el decremento del N.

III.3.4.4.- Agua

En general, las plantas sujetas al déficit hídrico con frecuencia muestran una reducción del crecimiento. Ecológicamente las plantas adaptadas a ambientes secos muestran un crecimiento reducido (Bannister, 1976).

Jarvis y Jarvis (1963 *in* Bannister, 1976) estudiaron el efecto del potencial hídrico en el crecimiento de especies arbóreas. Los resultados muestran que la TCR y la TAN decrecen a un potencial hídrico cada vez mas bajo (valores cada vez mas negativos) así como en plantas adaptadas a la sequía. Por otro lado la reducción en área foliar puede ser compensado por un

incremento en la TAN como en las plantas C_4 (Bannister, 1976). Los valores máximos de la TCR son alcanzados a un potencial hídrico alto (-1.4 bar) y tiende a disminuir a un potencial hídrico bajo o mas negativo (-3 bars).

En otro estudio, Diaz-Ortega y Rincón (en prep.) investigaron el efecto del déficit hídrico en el crecimiento de cinco especies de dunas costeras en condiciones de invernadero. Los resultados muestran un decremento marcado en la producción de biomasa y área foliar por planta en los tratamientos de mayor a menor nivel de agua aplicada en cada especie, lo que se refleja en la disminución de los parámetros de crecimiento en los tratamientos con mayor déficit hídrico.

La baja disponibilidad de agua en el suelo produce un déficit hídrico en el tejido de las plantas alterando su crecimiento. En plantas superiores este déficit causa con frecuencia el cierre estomático y como consecuencia una reducción en la fotosíntesis (Bannister, 1976). Por otra parte Acevedo *et al.* (1971 *in* Bannister, 1976) demostraron que la tasa de expansión foliar se reduce cuando el potencial hídrico desminuye a -2.8 bars.

Los índices de crecimiento facilitan una forma de análisis adecuado demostrando que estos índices difieren en su sensibilidad a un bajo potencial hídrico del suelo.

III.3.5.- Variación intraespecífica de E, R y F

Elias y Chadwick (1979 *in* Hunt, 1982) investigaron 40 gramíneas comerciales y legumbres, usando las mismas condiciones de crecimiento que Grime y Hunt (1975). Estos autores encontraron que las diferencias entre variedades en la R promedio son mínimas. Por ejemplo los valores para *Lolium perenne* (centeno perenne) son $R=0.163-0.186 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\text{d}^{-1}$ y para *Trifolium repens* (trébol blanco) de $R=0.156-0.186 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\text{d}^{-1}$.

Por otra parte, al trabajar con clones de 48 individuos

distintos de *T. repens* del Norte de Wales, Burdon y Harper (1980 in Hunt, 1982) establecieron que R promedio despues de un mes en invernadero varia por un factor de 1.8. La estimación de Grime y Hunt (1975) de R promedio para la misma especie fue $R=0.18 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\text{d}^{-1}$ comparado con $R=0.096 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\text{d}^{-1}$ de Burdon y Harper para todos los clones. Estos autores indicaron que las plantas con idéntica constitución genética que crecen en ambientes diferentes y además las tasas de crecimiento relativo son idénticas las diferencias ambientales se compensan por cambios morfológicos y fisiológicos mostrando una gran plásticidad fenotípica. Cuando los cambios ontogénicos son ocasionados por periodos mas o menos largos la R a cierto tiempo es muy diferente.

III.4.— ALTERNATIVAS DEL ANALISIS DE CRECIMIENTO

En términos ecológicos, el crecimiento de plantas es estudiado en dos niveles diferentes pero complementarios. En el primero, se caracteriza la productividad biológica y el crecimiento de las plantas; y en el segundo los procesos demográficos y de crecimiento, como son las diferencias entre la producción de nuevas unidades de biomasa o módulos (hojas, tallos, ramas, raices) y la mortalidad o pérdida de módulos longevos.

Esta alternativa de análisis subindividual de acuerdo con Bazzaz y Harper (1977) considera a una planta como una población de módulos adaptados para estudios de estructuras de edades, la cual permite conocer el proceso causal que contribuye a entender el funcionamiento de la planta.

Estos autores, señalan ventajas de las tablas de vida y parámetros demográficos de natalidad y mortalidad así como el funcionamiento de hojas que permiten interpretar más detalladamente la respuesta de la planta a factores ambientales (Hunt, 1978). Y para estudiar la influencia del ambiente en el

crecimiento de la planta es necesario desarrollar técnicas analíticas para explicar el "crecimiento" entre los componentes de la planta (Bazzaz y Harper, 1977).

III.4.1.- Demografía foliar

Algunos ecólogos vegetales como Harper y White en las décadas de los 60's y 70's re-introdujeron la idea clásica del análisis de crecimiento demográfico que había tenido, anteriormente poco reconocimiento dentro de la Biología poblacional de plantas. Algunos de los primeros investigadores en aplicar el análisis de crecimiento demográfico fueron Bazzaz y Harper (1977) al igual que White (1979).

El análisis de crecimiento demográfico es una alternativa del análisis de crecimiento tradicional. Este análisis demográfico trata a la planta individual como un grupo de unidades o módulos dentro de varias clases uniformes y cada clase puede ser un modelo de una población. Con frecuencia, todas las hojas de la planta son consideradas como una población (p. ej. Bazzaz y Harper, 1977), sin embargo las hojas de diferente orden de ramificación también pueden ser consideradas como una población aparte (p. ej. Maillette, 1982 *in* Chiariello *et al.*, 1989).

En el análisis de crecimiento subindividual se han realizado observaciones del tamaño y la tasa del funcionamiento de una planta y de sus partes a diferencia de la demografía, donde el interés principal son los nacimientos y las muertes individuales sucesivas pero tomando en cuenta solamente el número de individuos (Hunt, 1978).

Las plantas superiores se caracterizan por presentar una estructura modular donde la unidad de organización es la hoja y el botón axilar (White, 1979). El crecimiento de una planta esta dado por la adición de módulos comparativamente constantes en tamaño (Bazzaz y Harper, 1977).

Los estudios sobre demografía de hojas o dinámica foliar

tienen una notable aplicación en investigaciones agronómicas basándose en la tasa de aparición foliar principalmente, llevando a cabo estudios de estructura de edades y sobrevivencia de hojas (White, 1979).

El desarrollo del follaje es de importancia primaria para un cultivo. Al respecto se pueden hacer dos generalizaciones: en primer lugar, el número de hojas producido por planta decrece al incrementarse la densidad de siembra; y en segundo lugar, la longevidad por hoja también decrece al incrementar la densidad de siembra: p. ej. estudios mas detallados apoyan la primera conclusión como el de Stern (1965 *in* White, 1979) quien trabajó con *Trifolium subterraneum* demostrando que a densidades de 4, 16 y 36 plantas/dm² el número de hojas/planta llega a un pico máximo de producción de hojas siendo este de 35, 14 y 8 respectivamente, el cual disminuye posteriormente.

En general, algunas de las aplicaciones potenciales de la teoría de crecimiento demográfico, consisten en calcular la tasa intrínseca del crecimiento poblacional del número de módulos y curvas de sobrevivencia así como la esperanza de vida de los módulos. La técnica demográfica aplicada a los diferentes módulos de la planta contribuye al conocimiento de un crecimiento mas completo de la parte aérea de las plantas (Chiariello *et al.*, 1989).

Por otra parte, el estudio de los patrones de asignación de recursos son un buen intento para aproximarse a las características demográficas de los sistemas biológicos que reflejan de alguna forma la respuesta de los organismos a diferentes procesos intrínsecos como crecimiento, reproducción y mantenimiento (Antonovics, 1980).

III.4.2.- Asignación de recursos e historias de vida en plantas

Los mecanismos de asignación de recursos en las plantas a nivel de individuo son continuos durante la vida de los

organismos pues presentan sitios en continuo crecimiento o meristemas, en la Figura A se presentan niveles para analizar el crecimiento y la asignación en plantas. Existen en general dos tipos de compuestos que son asignados: inorgánicos (nutrientes, agua, CO₂) y orgánicos (carbohidratos y proteínas) que son directa o indirectamente producto de fotosíntesis. El transporte, almacén y función metabólica de varios de estos recursos ha sido investigado, sin embargo se ha dado mas importancia a la translocación de fotosintatos por varias razones:

- 1). Estos compuestos son una forma de energía sintetizada y almacenada, siendo un recurso a nivel de individuo relacionado con la productividad y rendimiento agronómico.
- 2). Además forman el mayor constituyente del peso seco de la planta, por tanto esta variable es utilizada como medida indirecta de energía y translocación de carbono.
- 3). En los modelos teóricos del crecimiento en plantas el tamaño de distintos órganos esta en función de la biomasa de estos.

La asignación de recursos tiene particular interés en:

- Los mecanismos que generan el patrón de asignación de recursos en términos fisiológicos.
- El origen del patrón de asignación como parte de la historia de vida de los organismos en un sentido evolutivo.

En términos fisiológicos, en la planta se reconocen sitios de demanda ("sink") que importan los productos que requieren y los sitios fuente ("source") que exportan los productos que han sido sintetizados (Antonovics, 1980; Sicher, 1986 y Chiariello *et al.*, 1989). En general, los órganos no fotosintéticos como

COSTO Y MICRO-ASIGNACION

CRECIMIENTO

ASIGNACION

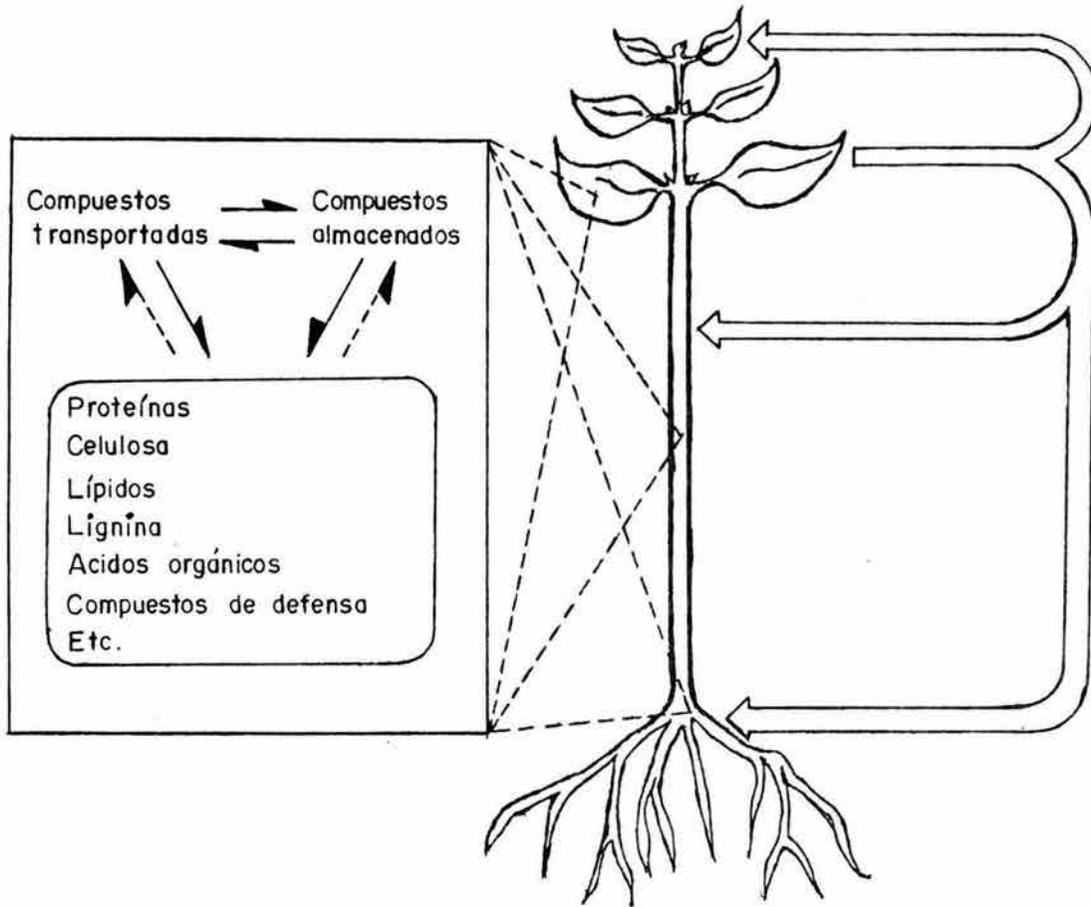


Figura A. Niveles para analizar el crecimiento y la asignación de recursos en plantas. El análisis de crecimiento (centro) estudia los cambios de biomasa a nivel de individuo; la asignación de carbono (derecha) considera el movimiento de carbono desde la fuente al sitio de demanda; el costo y micro-asignación (izquierda) se refieren al carbono y energía utilizados para la construcción y mantenimiento funcional de los diferentes órganos de la planta (de Chiariello *et al.*, 1989).

raíz, estructuras de reproducción (flores, frutos y semillas) y meristemas son considerados de demanda, mientras que las hojas y otras estructuras activas fotosintéticamente en menor grado son fuente.

Con frecuencia se mide el patrón de distribución de peso seco de las partes de la planta en el tiempo. Por ejemplo, Díaz-Ortega *et al.* (1990) en un estudio comparativo determinaron el patrón de asignación de peso seco y de nitrógeno en tres especies (*Amaranthus hypochondriacus*, *Phaseolus lunatus* y *Vigna unguiculata*) en condiciones controladas, donde en la etapa vegetativa se asigna casi el 90% de peso seco a hoja y tallo en las tres especies, situación que cambia en la etapa reproductiva donde la mayor asignación es para tallo y estructuras de reproducción principalmente en *A. hypochondriacus*, no así en *P. lunatus* y *V. unguiculata*. Estos mismos autores reportan una situación similar a la anterior, principalmente en la etapa vegetativa en la primera cosecha donde se asigna el 65% de N a la hoja y el 35% restante es asignado a raíz y tallo; mientras que al final del experimento (101 días) asigna menos del 40% de N a la inflorescencia y el resto al tallo (principalmente), hoja y raíz.

Antonovics y Primack (1979 *in* Antonovics, 1980) estudiaron el patrón de distribución de peso seco en una población de *Plantago lanceolata*, los resultados muestran cambios en el patrón de asignación relacionados con el tamaño y edad; también se observó que el 22 % de variación en el patrón de translocación fue dado por diferencias genéticas que fueron significativas ($p < 0.001$) entre la población y en un rango de 40 a 60 % en la translocación a partes reproductoras. Se mencionan otros estudios del patrón de asignación de peso seco en Antonovics (1980).

Los cambios en el patrón de asignación de recursos en respuesta a los cambios ambientales son resultado de la selección natural (Antonovics, 1980). Los procesos de selección y su impacto en el patrón de asignación pueden verse claramente en plantas cultivadas. Estas especies son sujetas a selección artificial para incrementar el rendimiento por planta, con el

propósito de maximizar la asignación a estructuras económicamente más importantes y por tanto minimizar la asignación a estructuras que económicamente no lo son. Por ejemplo, la asignación de recursos en dos cultivos de una misma especie (*Linum usitatissimum*) ha sido seleccionada para producción de fibra y en otro cultivar para producción de semillas con contenido de aceite (Khan *et al.*, 1976; Khan y Bradshaw, 1976 *in* Antonovics, 1980). Por lo tanto la selección favorece un patrón específico de translocación maximizando el rendimiento agronómico.

Es importante mencionar que la selección natural y la artificial actúan maximizando la contribución genética de un individuo a futuras generaciones pero por vías distintas. La tendencia evolutiva incrementa la eficiencia energética y maximizar la asignación de recursos a procesos importantes como reproducción y sobrevivencia (Antonovics, 1980).

Por otra parte, la idea de relacionar el patrón de asignación de recursos con el patrón de historias de vida fue propuesta por primera vez por Cody (1966 *in* Antonovics, 1980) y posteriormente, en plantas por Harper (1967 *in* Antonovics, 1980). De acuerdo con Gadgil y Bossert (1970 *in* Antonovics, 1980) los cambios en el patrón de asignación de recursos son el resultado, por un lado del "beneficio" por la ganancia a través del crecimiento y reproducción, y por otro el "costo" de la reproducción y sobrevivencia. Estas connotaciones tienen impacto en una mayor eficiencia de recursos (adecuación) en los organismos maximizando el "beneficio" y minimizando el "costo", así como en la relación entre la asignación a crecimiento y reproducción en diferentes edades, y su contribución a la adecuación en términos de la descendencia producida. Este "costo" generalmente se manifiesta en un tamaño reducido y baja sobrevivencia.

Las diferencias en el esfuerzo reproductivo (proporción de recursos asignados a la reproducción con respecto al porcentaje total de la planta) observadas en el campo reflejan en algunas ocasiones diferencias genéticas (Solbrig y Simpson, 1974, 1977 *in* Antonovics, 1980; Reekie y Bazzaz, 1987) y en otros

casos son la respuesta fenotípica al ambiente (Hickman, 1975 *in* Antonovics, 1980). Por lo que las plantas con mayor plasticidad fenotípica en el patrón de asignación de recursos sujetas a un ambiente impredecible, pudieron haber sido seleccionadas en su historia de vida para éste ambiente específico.

El patrón de asignación de recursos es parte de la historia de vida de los organismos. Al respecto el concepto de selección *r* y *k*, originalmente fue propuesto por MacArthur y Wilson (1967 *in* Begon *et al.*, 1986) y desarrollado por Pianka (1970). Las letras se refieren a los parámetros de la ecuación logística ("*r*" es la tasa intrínseca del incremento de la población y "*k*" es el tamaño de la población cuando es estable). Por otra parte, varios estudios han comprobado la teoría de selección-*r* y -*k*. Por ejemplo Gadgil y Solbrig (1975 *in* Antonovics, 1980) reportan que en un ambiente perturbado o en estado sucesional temprano, el "costo" de la alta reproducción ha sido una mayor asignación de recursos a partes reproductoras.

La hipótesis básica plantea que los organismos de rápido crecimiento que habitan un ambiente inestable asignan mas recursos a reproducción y menos a crecimiento (selección *r*), mientras que las especies que ocupan un ambiente estable asignan mas recursos a crecimiento y sobrevivencia (selección *k*) debido a que hay mayor competencia y depredación.

Una población bajo selección-*r* vive en un ambiente impredecible o efímero sin competencia. Ocasionalmente, hay periodos favorables y los organismos tienen un rápido crecimiento; pero cuando no lo son la tasa de mortalidad de adultos y juveniles es muy variable e impredecible y con frecuencia independiente de la densidad de la población. Los organismos sujetos a este ambiente se caracterizan por ser de menor talla, reproducción temprana, asignan mas recursos a la reproducción y menos a la descendencia, además la sobrevivencia de los individuos es baja y en gran parte depende del propio ambiente.

En contraste con lo anterior, la población con selección-*k* vive en un ambiente constante o estacionalmente predecible en

el tiempo; existe una intensa competencia entre los adultos y la población juvenil tiende a competir para sobrevivir en un ambiente ya colonizado con pocas oportunidades de establecimiento y donde los recursos son limitados siendo una desventaja para la descendencia. Los organismos que ocupan este ambiente en general son de mayor talla, reproducción tardía, asignan menos recursos a la reproducción pero más a su descendencia, la sobrevivencia y la fecundidad de los adultos es alta.

En realidad la selección-r y -k son dos extremos opuestos entre los cuales la mayoría de las especies ocupan un rango intermedio en el tiempo y el espacio.

III.5.- AMARANTO

En México desde antes de la conquista (5,200 años a.c.) se recolectaban hojas y semillas de plantas silvestres de amaranto para usos alimenticios. De acuerdo con Sauer (1950) la especie *Amaranthus hypochondriacus* es originaria de México y fue de suma importancia durante el imperio Azteca por ser productora de semilla y por el uso ceremonial que tenía.

Recientemente el cultivo de amaranto casi ha desaparecido y solo existen zonas a nivel comercial en lugares de los valles altos de la Mesa Central del país (Fig. 1) donde la superficie cultivada no supera las 500 Ha año⁻¹ (Trinidad et al., 1986). A pesar de estas dificultades el interés por su cultivo es cada vez mayor por ser fuente alternativa de proteína vegetal y las posibilidades actuales, dentro de la agricultura comercial son buenas sobre todo si contribuye a la economía de países productores por su doble potencial agronómico como productor de verdura y grano con alto valor nutricional (Nieto y Fargas, 1987).

III.5.1.- Taxonomía y distribución

III.5.1.1.- Taxonomía

La familia Amaranthaceae (dicotiledonea) esta compuesta por 60 géneros y cerca de 800 especies. Son plantas herbáceas anuales. La clasificación se basa en la identificación de caracteres constantes como la forma y estructuras pistiladas de la flor (Sauer, 1950).

El género *Amaranthus* se divide en dos subgéneros: *Amaranthus* (plantas monoicas) y *Acnida* (plantas dioicas). A su vez *Amaranthus* se compone de dos secciones: *Bitopsis* y *Amaranthus*. La primera con agregados florales axilares y frutos no dehiscentes, y la segunda con inflorescencias terminales indeterminadas y frutos dehiscentes circunsésiles, esta incluye plantas domesticadas productoras de grano (*A. cruentus*, *A. caudatus*, *A. hypochondriacus* L. y *A. edulis*), y hojas utilizadas para la extracción de colorantes, como ornato y las malezas comúnmente asociadas a otros cultivos como maíz y frijol (Feine et al., 1979).

III.5.1.2.- Descripción de la especie

La especie utilizada en este estudio es *Amaranthus hypochondriacus* L. Esta es una planta herbácea anual que se caracteriza por presentar:

- **Tallo.** Simple o ramificado con estrias longitudinales llegando a alcanzar hasta 3 m de altura.
- **Hojas.** Peciolladas elípticas u ovado-oblongas con ápice agudo o acuminado y base cuneada.
- **Estructuras de reproducción:**
 - Inflorescencia.*- esta es terminal de gran tamaño (50-100 cm de largo) con espigas y panículas laterales muy densa, erecta y espinosa, brácteas de igual

tamaño a las ramificaciones del estilo.

Flor.- esta presenta 5 tépalos ligeramente curvados, ápices acuminados con tépalos internos más cortos que los externos.

Fruto.- corresponde a un utrículo circumsésil con una cápsula.

Semilla.- el color de la semilla varía (blanco, dorado, café y negro), en general el color claro se utiliza en la alimentación y como ornato (Grubben y Sloten, 1981; Feine, 1979, 1981 y Espitia, 1986).

Hass (1979 in Espitia, 1986) reconoce diferentes tipos agronómicos o variedades de acuerdo con Espitia, donde cada tipo es definido por características morfológicas de la planta así como por su uso agronómico. De esta forma, se proponen los tipos 'Azteca' y 'Mixteco' para *A. hypochondriacus* L.

Tipo 'Azteca'. Estas plantas tienen ciclo de vida muy largo aproximadamente a los 10 meses madura en México; el tallo es muy grueso llegando a alcanzar hasta 8 cm de diámetro en la base con ramificación lateral variable; altura de la planta de 2.5 a 3 m. Son originarias de México, D.F., Edo. de México, Morelos, Tlaxcala y Puebla.

Tipo 'Mixteco'. Estas plantas presentan un ciclo vegetativo largo en el centro de México y Oaxaca, alcanzando la madurez a los 10 meses; tallo voluminoso y ramificación variable; las plantas miden de 2 a 3 m de altura; además se caracterizan por gran producción de hojas y reducida producción de grano. Este tipo es originario de Oaxaca y Michoacán.

En la tabla III se presentan algunas características generales observadas en el presente estudio, durante el ciclo biológico de la especie que coinciden con la descripción anterior de los dos tipos de amaranto.

Sin embargo, recientemente Kauffman (1992) ha propuesto el término de grupos morfológicos refiriéndose a la presencia de

Tabla III. Principales características observadas en la especie estudiada comparando los tipos 'Azteca' (arizona y tulyehualco) y 'Mixteco' (oaxaca).

<i>CARACTERISTICAS GENERALES</i>	<i>'Azteca'</i>	<i>'Mixteco'</i>
▪ Ciclo de vida	8 meses	10 meses
▪ Hábito de crecimiento	erecto	erecto
▪ Altura de la planta	2.30 m	2.40 m
▪ Etapa vegetativa	corta	larga
▪ Etapa reproductiva	larga	corta
▪ Inicio de la floración	60 días *	100 días *
▪ Largo de la inflorescencia	100 cm	35 cm
▪ Producción de grano	alta	baja
▪ Origen en México	México, D.F. Edo. de México, Morelos, Tlaxcala y Puebla.	Oaxaca y Michoacán

* Tiempo transcurrido después de la germinación.

características fenotípicas similares y una respuesta al fotoperíodo comparable. Por ejemplo, para *Amaranthus hypochondriacus* L. propone los grupos morfológicos "Azteca" y "Mixteco", en lugar de los tipos agronómicos anteriormente descritos.

III.5.1.3.- Distribución

El género *Amaranthus* spp. tiene una amplia distribución, ha sido cultivado en ambientes muy variables que van de tropicales a semiáridos (Fig. 1). Tradicionalmente el amaranto ha sido cultivado en regiones comprendidas entre el ecuador y 30° de latitud, pero también en latitudes mayores dependiendo de la especie (N.R.C. 1984). En nuestro país el amaranto se distribuye en un rango muy amplio desde los 16° a los 28° norte (Reyna, 1986).

Por otra parte, se ha cultivado desde el nivel del mar hasta 3200 m.s.n.m. p. ej. *A. caudatus* L. ha sido encontrado a altitudes superiores a 2500 m.s.n.m. (N.R.C. 1984). Las zonas de México donde se cultiva tienen características altitudinales muy contrastantes: 100-2800 m.s.n.m. como la sierra Madre Occidental y la llanura costera del Golfo de California y del Pacífico, la altiplanicie Mexicana y la sierra Madre del Sur.

III.5.2.- Importancia alimenticia de *Amaranthus hypochondriacus*

El cultivo del amaranto como productor de grano es una de las pocas plantas que no siendo gramínea tiene gran potencial semejante al de los cereales.

La semilla está constituida por el 26 % de germen y salvado, y el 74 % de harina. A su vez, el germen contiene más del 30 % de proteína y cerca del 20 % de aceite y el salvado un alto contenido de fibra, proteína, vitamina y minerales (tabla IV). Sin embargo, su importancia radica no en el contenido sino

Tabla IV. Composición nutricional de la semilla de *A. hypochondriacus* comparada con la de los cereales (en 100 g de peso fresco).

MATERIAL BIOLÓGICO ANALIZADO	ENERGIA	PROTEINAS	GRASAS	CARBOHIDRATOS	
	(Cal.)	(g)	(g)	total (g)	fibra (g)
Cereal (promedio)	342	11.0	2.7	73.0	2.1
<i>Amaranthus hypochondriacus</i>	391	15.3	7.1	63.1	2.9

* Fuente: Composition of foods, Handbook Núm. 8 USDA y Food Composition table for use in Africa (de Granados y López, 1986).

en la calidad de las proteínas de la semilla, principalmente el balance de sus aminoácidos el cual se aproxima más al requerido en la dieta humana que el de las proteínas de otros cultivos. Es notable que el contenido de lisina es alto comparado con otros cereales. Así pues la importancia alimenticia del amaranto radica en el alto nivel de este aminoácido esencial, p. ej. la proteína del maíz es baja en triptofano y lisina mientras que el amaranto tiene altos niveles de estos aminoácidos (N.R.C. 1984).

III.5.3.- Condiciones climáticas para el cultivo

III.5.3.1.- Clima

El clima varía desde zonas calientes a húmedas. De acuerdo a las modificaciones de García (1964) al sistema climático de Köppen particularmente para México el clima predominante es de tipo $A_{w_0}''(w)(i')g$, el cual corresponde a los climas calientes con temperatura media anual mayor a 22 °C, el más seco de los subhúmedos. También es frecuente que se le cultive en climas semicálidos (A) C o bien de tipo C(w)(w)b templados con temperatura media anual entre 12° y 18 °C (Reyna, 1986).

III.5.3.2.- Precipitación

El amaranto para producción de grano se cultiva en condiciones de temporal y en sitios con precipitación anual menor a 400 mm en su mayor parte durante el verano (mayo a octubre). Por el contrario el amaranto para producción de verdura ha sido cultivado en zonas donde la precipitación anual es mayor a 1300 mm como en algunas localidades de Oaxaca, donde el rendimiento es similar o incluso mayor al de maíz (Reyna, 1986).

El agua es un factor limitante en la etapa de germinación

de las semillas pero cuando las plántulas se han establecido su crecimiento se favorece con baja humedad (N.R.C. 1984).

III.5.3.3.- Temperatura

En México el amaranto ha sido cultivado en lugares con alta temperatura uniforme todo el año (alrededor de 29°C) como en Atoyac, Guerrero y en localidades templadas del D.F. como Tulyehualco y Milpa Alta con temperatura media anual de 14°C, inviernos definidos y temperaturas muy bajas que afectan principalmente el follaje y en menor grado la semilla (Reyna, 1986). En relación a esto se conocen especies como *A. hypochondriacus* L. y *A. cruentus* L. que son tolerantes a altas temperaturas pero no resisten heladas ya que el crecimiento se ve interrumpido a los 8°C y las plantas sufren daños irreversibles a menos de 4°C (N.R.C. 1984).

III.5.3.4.- Fotoperíodo

En algunas especies de amaranto el fotoperíodo produce efectos en su ciclo biológico, principalmente en el inicio de la floración: p. ej. *A. hypochondriacus* L. del sur de México no florece en verano (fotoperíodo largo), pero en condiciones de invernadero durante el invierno (fotoperíodo corto) si florece de manera normal (N.R.C., 1984).

III.5.3.5.- Suelo

El amaranto puede ser cultivado en suelos con amplia variedad de contenido de nutrientes. El mejor suelo para el cultivo son los suelos francos bien drenados (Kauffman *et al.*, 1984; Weber *et al.*, 1985) y con pH neutro o básico (mayor de 6). Por otra parte se ha visto que algunas especies aparentemente son tolerantes a la salinidad y a la alcalinidad (N.R.C. 1984).

Aunque el amaranto crece en diferentes tipos de suelos, se prefieren los migajones arenosos y en general los suelos

limosos bien drenados y aireados, no compactos (Sánchez-Marroquín, 1988).

III.5.4.- Características fisiológicas, ecológicas y agronómicas

En términos fisiológicos, el amaranto presenta la vía fotosintética C_4 que le confiere dos ventajas adaptativas importantes: por un lado un mecanismo más eficiente de obtención de CO_2 y por otro una mayor eficiencia de uso de agua.

En la obtención de CO_2 y conservación del agua, la vía C_4 es importante cuando la concentración ambiental de CO_2 es muy baja. Esto ocurre cuando los estomas están casi cerrados como resultado del déficit hídrico. En este caso, el ciclo C_4 puede mantener altas tasas fotosintéticas aún cuando la concentración de CO_2 dentro de la hoja descienda a niveles muy bajos. Las plantas que poseen esta vía ocupan hábitats secos sujetos a altas intensidades de luz y necesitan por tanto conservar el agua, alcanzando bajo estas condiciones altas tasas de crecimiento y productividad biológica (Bidwell, 1979).

Para la concentración de CO_2 , en las plantas C_4 la anatomía Kranz suministra una vía corta para la difusión del CO_2 porque los espacios subestomáticos son más pequeños y el CO_2 se difunde a las células del mesófilo. Los ácidos C_4 que transportan CO_2 a las células de la vaina del haz vascular difunden hacia abajo de altos gradientes mantenidos por una concentración diferencial en sus sitios de síntesis y descarboxilación. El resultado neto es que la concentración de CO_2 en los cloroplastos de la vaina pueden ser del orden de 200-500 ppm. Por lo tanto, el ciclo C_4 sirve para mantener un nivel de CO_2 suficientemente alto en las células de la vaina para la actividad óptima de la enzima Ribulosa Bisfosfato Carboxilasa-Oxigenasa (RUBISCO), la cual utiliza tanto CO_2 y O_2

como sustrato y su aceptor Ribulosa bisfosfato (RUBP) (Castellanos, 1989). Además, incrementa en gran parte la relación CO_2/O_2 en el sitio de la carboxilasa, con lo que se reduce el efecto del oxígeno sobre la fotosíntesis, disminuyendo la fotorrespiración que no es detectable (Bidwell, 1979).

Por otro lado, Sumar (1986) ha analizado algunos procesos fisiológicos que promueven la germinación, sometiendo las semillas a bajas temperaturas y obteniendo plántulas de mayor vigor inicial. Además, Sumar (1986) ha estudiado la respuesta de la germinación a procesos físicos y químicos de escarificación, vernalización (inducción con bajas temperaturas), empleo de luz roja y tratamientos químicos para romper el letargo. De acuerdo con Sumar (1986) algunas de las características que favorecen la germinación son el peso y tamaño de la semilla, el incremento en materia seca de la planta progenitora y la vernalización a 4°C o el tratamiento de la semilla en una solución de nitrato de potasio al 0.2 %. La adaptación ecológica de estas plantas les permite mantener tasas fotosintéticas altas en condiciones de sequía, favoreciendo así el crecimiento en condiciones extremas de luz y baja humedad. Mientras que en bajas intensidades de luz el ciclo C_4 no confiere ventajas debido a su necesidad de energía luminosa adicional.

Otros cultivos C_4 como maíz y caña de azúcar son de los más productivos del mundo, se considera que la fotosíntesis C_4 confiere un alto nivel de productividad biológica.

En términos ecológicos y por lo anteriormente escrito, las especies de amaranto consideradas como ruderales y las domesticadas son muy resistentes a la sequía. Sus hojas anchas y forma de crecimiento proporcionan un denso follaje e indirectamente influyen en el control de malezas. Por otra parte, la abundancia de proteína en hojas y semillas y altas concentraciones de nitratos en vacuolas indican una alta eficiencia en la asimilación de N.

El período de desarrollo vegetativo de *A. hypochondriacus* L. es de 75-80 días después del cual se inicia la etapa

reproductiva que abarca 35 días.

Por otra parte, agronómicamente, de los tipos de amaranto estudiados por Espitia (1986a), el 'Azteca' presenta los rendimientos más altos por planta (58.8 g), el patrón de ramificación lateral es muy variable, mas tardío y con mayor altura (2.5-3 m). Además, *A. hypochondriacus* L. a diferencia de otras especies de amaranto presenta mayor diámetro de tallo, panícula o inflorescencia mas grande y los rendimientos mas altos, así como mayor altura, de acuerdo al mismo autor.

Es importante mencionar que el amaranto presenta una alta plasticidad fenotípica permitiendo obtener altos rendimientos en ambientes muy variados dada su alta capacidad de respuesta para crecer en condiciones desfavorables con baja disponibilidad de nutrientes, agua y luz hasta alcanzar la madurez y reproducirse (Márquez, 1986).

Según Hauptli (1986) los cambios en los siguientes factores determinan el rendimiento agronómico (producción de grano o verdura) de un cultivo en cualquier ambiente, en éste caso el del amaranto:

- Translocación de recursos en la planta
- Cambios ocurridos al iniciarse la floración
- La posición erecta de la inflorescencia
- Tipo de inflorescencia determinada
- Patrón de ramificación
- Area foliar

III.5.5.- Estudios ecofisiológicos del amaranto

En la actualidad no se tienen referencias de especies de amaranto que presenten vía fotosintética C_3 las que se conocen hasta ahora son C_4 . Por lo tanto, los estudios ecofisiológicos entorno a las especies de amaranto se han realizado a nivel comparativo con especies C_3 . Por ejemplo, Bunce (1983)

estudió el efecto que tiene la humedad en la fotosíntesis neta diurna comparando especies C_3 (*Chenopodium album*) y C_4 (*Amaranthus hybridus* y *Portulaca oleracea*) en condiciones de campo, demostrando que la fotosíntesis neta en las especies C_4 no es afectada en condiciones de baja humedad en contraste con la especie C_3 .

En otro estudio Pearcy *et al.* (1981) estudiaron la respuesta fotosintética y de crecimiento a diferentes condiciones de temperatura y humedad del suelo en *Chenopodium album* (C_3) y *A. retroflexus* L. (C_4).

Por otra parte, Bazzaz y Carlson (1984) compararon el crecimiento de especies C_3 (*Polygonum pensylvanicum* L., *Artemisa artemisiifolia* L. y *Abutilon theophrasti*) y C_4 (*Amaranthus retroflexus*) en tratamientos con diferentes concentraciones de CO_2 y cantidades de agua. Los resultados indican que esta especie es mas eficiente en el uso de agua y alcanza un mayor crecimiento a menor concentración de CO_2 y baja humedad del suelo lo que le confiere una mayor capacidad competitiva. De acuerdo con Bazzaz y Carlson (1984) las especies con mayor eficiencia en uso de agua pueden ser mas competitivas en condiciones de baja humedad del suelo que las especies que no lo hacen.

En algunas especies de amaranto se han llevado a cabo estudios relacionados con la respuesta fotosintética a diferentes recursos y condiciones ambientales (luz, agua, temperatura, nutrientes, etc.).

Por ejemplo, Bunce (1982) investigó la respuesta fotosintética y conductancia estomática a bajos niveles de agua en cuatro especies C_4 (*Amaranthus hybridus* L., *A. hypochondriacus* L., *Portulaca oleracea* y *Zea mays*) los resultados demuestran que estas especies al ser sometidas a alta intensidad de luz muestran una saturación parcial o completa de CO_2 en la fotosíntesis y una reducida sensibilidad al cierre estomático inducido por una gran diferencia de presión de vapor del aire en el ambiente.

Ehleringer (1983) describió algunas características fotosintéticas en *Amaranthus palmeri*, anual de verano del

desierto Sonorense. Demostrando que la disminución de la fotosíntesis neta en un período de sequía prolongado puede ser atribuida a la baja conductancia estomática o contenido de proteína en hoja así como al incremento en el déficit de presión de vapor reduciendo a su vez la conductancia foliar.

Öztürk *et al.* (1981) han demostrado que las plantas C₄ en condiciones de competencia presentan alto crecimiento y mayor producción de biomasa en la parte aérea y subterránea cuando el suministro de agua es corto y la intensidad de luz es alta. Hay una tendencia a aumentar en tamaño y peso seco cuando es mayor el déficit hídrico.

III.5.6.- Factores económicos y estudios agroecológicos

Usualmente el amaranto se siembra directamente en el campo, sin embargo cuando es para consumo de verdura, es transplantado en estado de plántula en el campo cuando tiene cuatro hojas verdaderas. La densidad de plántulas depende del método de cultivo previo, en muchos cultivos de *A. hypochondriacus* L. y *A. cruentus* es de 320,000 plantas por Ha para campo considerando un manejo estándar.

El amaranto para producción de grano puede deshierbase mecánicamente hasta que el follaje se cierra. Por otra parte, hay especies que maduran más rápidamente en áreas con lluvias de verano en 4-5 meses, sin embargo en regiones más altas la maduración puede durar hasta 10 meses.

En varios estudios agronómicos se ha enfatizado la habilidad del amaranto para responder a la aplicación de fertilizantes incrementando el rendimiento y la producción de proteínas, de acuerdo con varios autores (*in* Trinidad *et al.*, 1986).

Trinidad *et al.* (1986) ha probado diferentes niveles de N (0-180 Kg N·Ha⁻¹), P (0-120 Kg P₂ O₅·Ha⁻¹) y densidades de población (30-200 mil plantas/Ha) en *A. hypochondriacus* L. y *A.*

cruentus. Demostrando que la fertilización con N da como resultado alto rendimiento y alto contenido de proteína cruda en la semilla a diferencia de los resultados obtenidos con P en los cuales es menor (Trinidad *et al.*, 1986; Alejandr  y G mez, 1986; Morales *et al.*, 1986).

En estudios realizados en el campo se ha observado que al aumentar la densidad del cultivo el patr n de ramificaci n se modifica disminuyendo el n mero de ramas laterales y por lo tanto el n mero de inflorescencias, increment ndose as  el rendimiento de grano al ser mas densa la inflorescencia principal, por otra parte se ha observado que el tama o de la planta tambi n se reduce. De acuerdo con Trinidad *et al.* (1986) la densidad var a de 90 mil o mas plantas por Ha adem s menciona que  sta caracter stica podr a representar una ventaja para la cosecha mecanizada del cultivo.

Las plantas sujetas a bajas densidades de siembra y en condiciones  ptimas de humedad y de nutrientes son m s vigorosas, presentan mayor altura y gran n mero de ramas laterales as  como de panojas (12) aunque de menor tama o. Cuando la densidad de plantas es alta, existe mayor rendimiento de materia seca, las ramificaciones se reducen y la longitud de la inflorescencia es mayor (Morales *et al.*, 1986).

En relaci n al tipo de suelo donde se cultiva Granados y L pez (1986) mencionan que es arenoso y arenoso-cascajo y que las plantas toleran suelos deficientes y perturbados. No obstante, es un cultivo agotador de nutrientes y es necesaria la rotaci n de cultivos, el descanso del suelo o la fertilizaci n. El amaranto como cultivo de temporal tiene un rendimiento de 0.8 a 2 Ton·Ha⁻¹.

El alto contenido de prote na en hojas y semillas y altas concentraciones de nitratos en vacuolas estan indicando alta eficiencia en la asimilaci n de N. Varios autores (*in* Trinidad *et al.*, 1986) mencionan que el porcentaje de prote na es mayor al aumentar la fertilizaci n nitrogenada y puede alcanzar valores de 27 % en las hojas y 16 % por planta, antes de iniciarse la floraci n.

IV. - DESCRIPCION DEL SITIO DE TRABAJO

IV.1. - LOCALIZACION GEOGRAFICA

El presente estudio se realizó en el rancho "San Francisco" (propiedad de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la U.N.A.M.) localizado en el Mpio. Chalco, Edo. de México al sur del valle de México a los 19°14.3' de latitud norte y a 97°57.7' longitud oeste (Fig. 2). El Rancho esta ubicado en la porción centro oeste del municipio, aproximadamente a 3 Km del poblado principal de Chalco, donde la mayor parte de las tierras ocupan una gran planicie con una altitud media de 2250 m.s.n.m.

IV.2. - FISIOGRAFIA Y GEOLOGIA

De acuerdo con Reyna (1989) Chalco es una de las tres subregiones principales en las que se divide la Gran Cuenca, se encuentra en la región Xochimilco y Chalco rodeada por Serranías que se caracterizan por presentar altitudes considerables entre 3000 y 4000 m.s.n.m. (Ajusco al sur, Nevada al este y la de Santa Catarina al norte).

En su mayor parte, el municipio se sitúa en la porción sureste de la cuenca hidrológica de México, región constituida por sedimentos lacustres de los períodos Pleistoceno y Holoceno formados por limos con contenido variable de sales y horizontes de material volcánico.

Los suelos de la región centro y norte del Mpio. Chalco pertenecen al grupo de Fluvisoles (eútrico) y Gleysoles (gleysoles mólicos) con textura arcilloso-arenoso. En la tabla V se muestran los resultados del análisis fisicoquímico de suelo

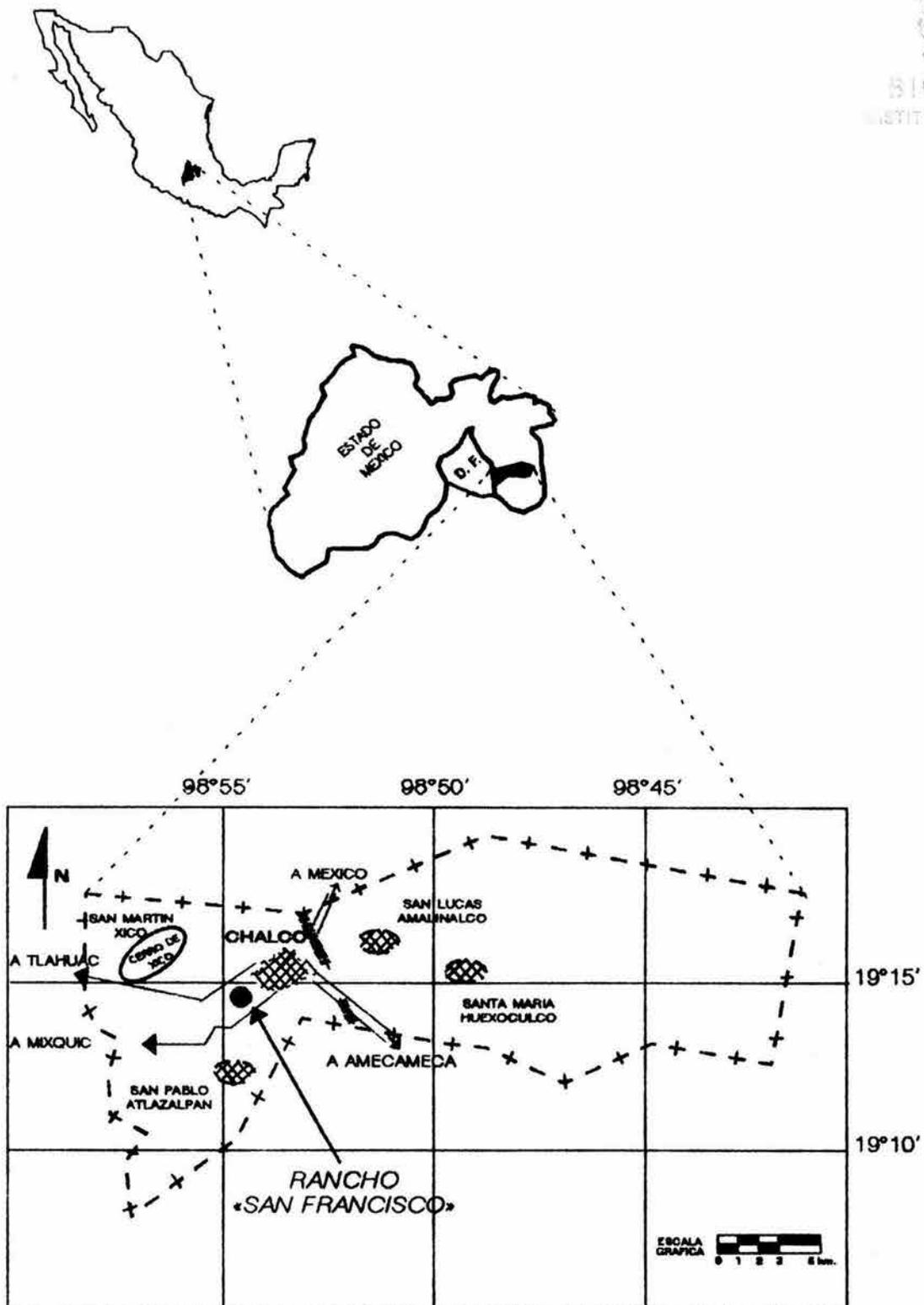


Figura 2. Mapa de localización geográfica del Mpio. Chalco, Edo. de México donde se ubica el rancho "San Francisco".

Tabla V. Resultados del análisis fisicoquímico de tres muestras de suelo del terreno experimental en el rancho "San Francisco", Chalco, Edo. de México.

<i>VARIABLE</i>	<i>MUESTRA 1</i>	<i>MUESTRA 2</i>	<i>MUESTRA 3</i>
D.A. (g · cm ⁻³) *	1.46	1.47	1.46
P H	6.7	7.2	7.1
Materia orgánica (%)	1.6	1.2	1.2
Textura	M. arenoso	M. arenoso	M.arenoso
C.I.C. (meq/100 g)**	10.4	10.4	9.1
Calcio (ppm)	19.8	15.8	17.6
Magnesio "	1.4	0.8	1.0
Sodio "	53.0	48.8	33.1
Potasio "	25.1	25.7	15.0
Nitrógeno "	875.0	680.0	750.0

* Densidad Aparente

** Capacidad de Intercambio Catiónico.

en tres muestras del terreno de cultivo experimental del presente estudio.

IV.3.- CLIMA

Con base en el estudio de climas de la región, Reyna (1989) propone que el clima de la zona de estudio es del tipo C(w₁)b de acuerdo con la clasificación climática de Köppen modificado por García (1988). Este clima corresponde a los templados subhúmedos con lluvias en verano.

La estación meteorológica mas cercana al sitio de trabajo es la de Chalco (3 Km al norte). En ésta se registra una temperatura media anual de 15.1°C y una precipitación total anual de 660 mm, siendo el mes mas frío enero (11.5°C) y el mes mas caliente mayo (18.1°C). En tanto que los meses mas lluviosos del año son junio, julio, agosto y septiembre con 14, 22, 20 y 20 días de lluvia respectivamente, de los cuales julio es el mes mas lluvioso del año como se observa en el climograma (Fig. 3).

Las heladas se presentan en los meses de enero, febrero y diciembre con 17, 10 y 13 días respectivamente, alcanzando una temperatura media mínima de 3°C en enero y diciembre y de 5°C en febrero.

La humedad relativa oscila entre 50 y 60 % entre el día y la noche en la parte baja de la cuenca de Chalco.

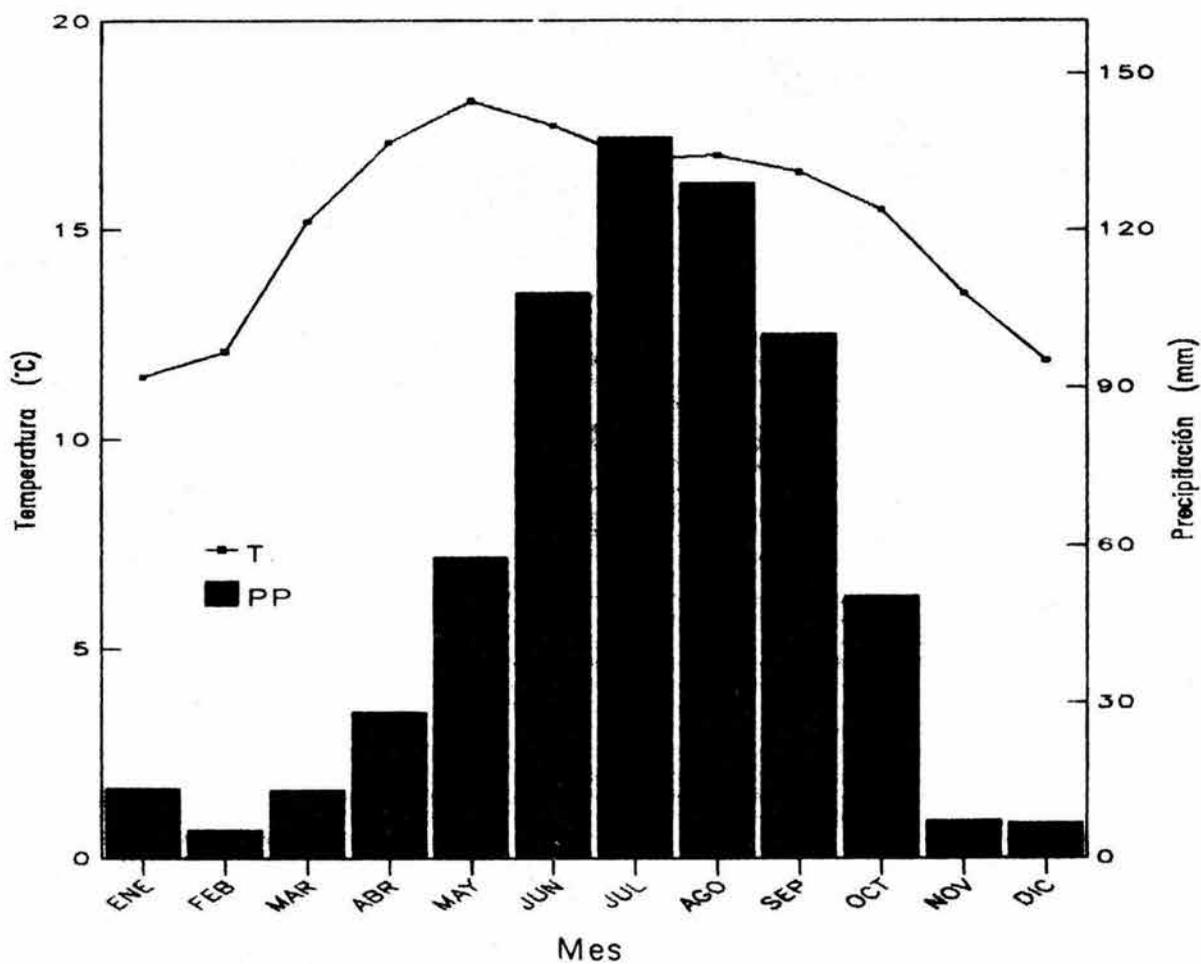


Figura 3. Climograma: datos de temperatura y precipitación de la estación meteorológica de Chalco, Edo. de México con 14 y 20 años de registro respectivamente, anteriores a 1980.

V.- MATERIALES Y METODOS

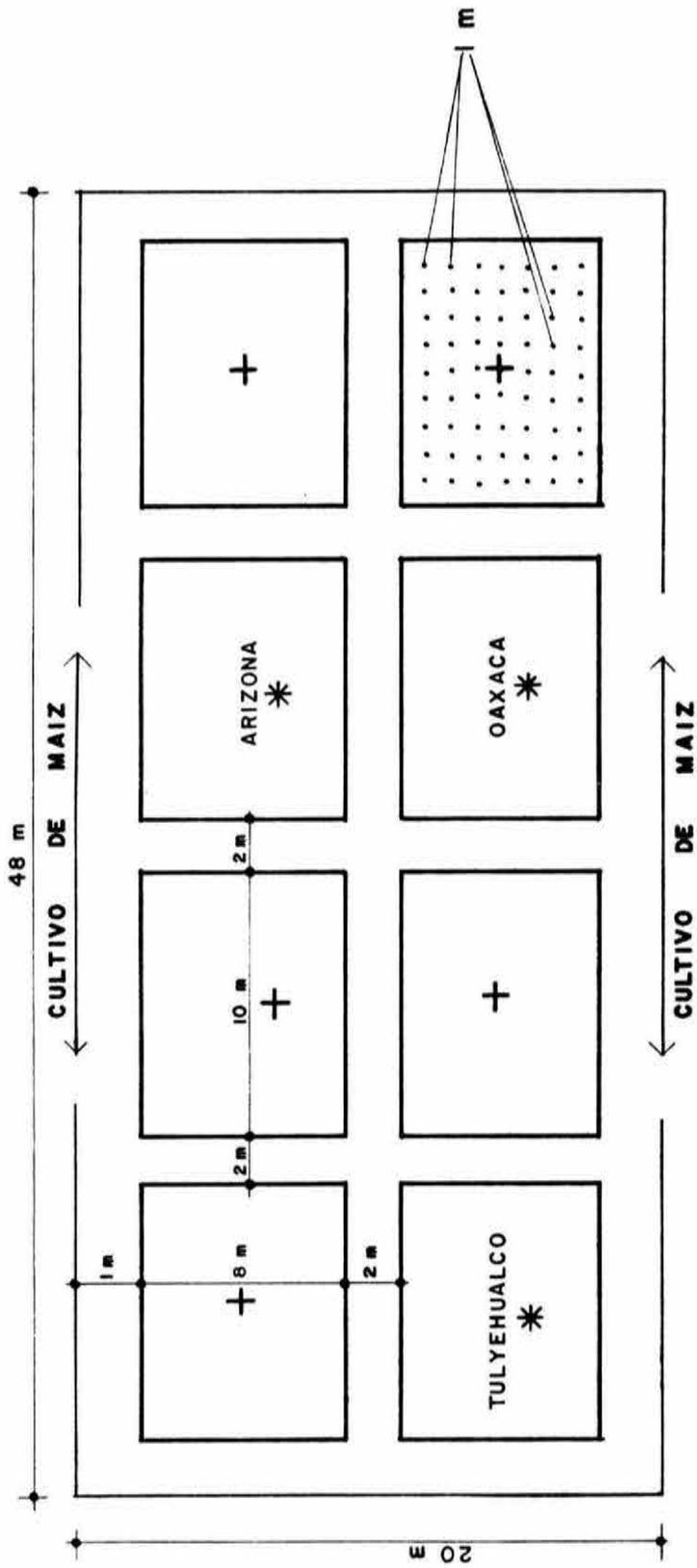
V.1.- MATERIAL BIOLÓGICO

La especie en estudio fue *Amaranthus hypochondriacus* L. Las semillas utilizadas corresponden a tres poblaciones de esta especie procedentes de distintos lugares: tulyehualco de Tulyehualco, Edo. de México, con clave 14855 y arizona con clave 740 que proviene de Arizona, E.U. Esta última es producto de semilla llevada de Tulyehualco a este lugar donde fue cultivada y mejorada. Estas semillas fueron donadas por la M. en C. Cristina Mapes del Jardín Botánico exterior, U.N.A.M. Por otra parte, la población de Oaxaca con clave C-123 proviene de Zimatlán, Oax. y fue proporcionada por el M. en C. Eduardo Espitia de Chapingo.

En este trabajo, se estudiaron dos tipos agronómicos de esta especie considerados como variedades (Espitia, 1986): las poblaciones de tulyehualco y arizona más comparables entre sí corresponden al "tipo azteca" y Oaxaca al "tipo mixteco" (ver descripción en el apartado III.5.2 de ANTECEDENTES).

V.2.- PARCELA EXPERIMENTAL

El área de la parcela experimental fue de 900 m² en total, la cual fue dividida en 8 subparcelas de 80 m² cada una con una distancia de 2 m entre estas. Las subparcelas designadas para la siembra de las tres poblaciones de *A. hypochondriacus* L. fueron seleccionadas aleatoriamente como se muestra en el diseño de la parcela experimental (Fig. 4).



+ SUBPARCELAS CULTIVADAS CON OTRAS ESPECIES DE AMARANTO.

Figura : 4. Diseño de la parcela de cultivo donde se muestran las dimensiones de las subparcelas de tres poblaciones de amaranto estudiadas. (*)

V.3.- SIEMBRA Y TRANSPLANTE

La germinación se llevó a cabo en condiciones de invernadero (Centro de Ecología, U.N.A.M.) para obtener las plántulas y posteriormente transplantarlas al terreno experimental.

Fueron seleccionadas 90 semillas por cada población de acuerdo a un tamaño homogéneo y sembradas una semilla por bolsa de plástico negro (15 x 4 cm) utilizando como sustrato una mezcla de tierra negra y hojarasca suficientemente húmeda (19 de Abril de 1988), es decir se contaba con un total de 180 bolsas sembradas. Diariamente fueron regadas y revisadas para determinar el inicio de la germinación.

El transplante se hizo a los 23 días después de la germinación (14 de Mayo, 1988) cuando las plántulas tenían entre 15-30 cm de altura. En cada subparcela se transplantaron 10 surcos de 6 m de largo con una densidad de siembra de cuatro plantas/m². Es importante señalar que las plantas de los surcos de las orillas no fueron consideradas para las cosechas para evitar el efecto de borde, es decir se contaba en un principio con un total de 40 plantas por subparcela para este estudio.

En las cinco subparcelas restantes se transplantaron otras especies de amaranto para un estudio similar a este (Elenes-Buelna y Castellanos, 1991) en tanto que a los lados del terreno cultivado con amaranto fue sembrado maíz (Fig. 4).

V.4.- MUESTREOS Y OBTENCION DE DATOS

V.4.1.- Datos de campo

Fueron elegidas al azar cinco plantas y marcadas en cada subparcela, a las cuales se hicieron las siguientes mediciones a intervalos semanales, a partir de los 7 días después del transplante hasta el final del ciclo biológico de las plantas, como se muestra en el cronograma de la figura 5.

ACTIVIDAD	MES	ABR				MAY				JUN				JUL				AGO				SEP				OCT				NOV				DIC			
	Semana	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
SIEMBRA				█																																	
GERMINACION				█																																	
TRANSPLANTE								█																													
COSECHA												█				█																					
MEDIDAS DE CRECIMIENTO in-situ																																					

Figura 5. Cronograma: relación cronológica de las actividades realizadas durante la fase experimental, a lo largo del ciclo biológico de las plantas.

- A). Altura.**— Se midió por separado el tallo principal a partir de la cicatriz del primer par de hojas que fue constante hasta el inicio de la reproducción, a partir del cual se tomaron medidas de la longitud de la inflorescencia, sumando posteriormente estas medidas.
- B). Demografía foliar.**— Se realizaron censos de hojas en tallo principal para obtener datos demográficos (natalidad y mortalidad de hojas) y las curvas de sobrevivencia correspondientes.
- Para definir donde empieza y donde termina cada cohorte se marcó la última hoja en emerger tomando como criterio hojas de 3 cm de largo aproximadamente.
- C). Tamaño foliar.**— Se marcó una sola hoja al azar por cada cohorte y se tomaron medidas de largo y ancho cada semana para seguir el crecimiento foliar.

V.4.2.— Cosechas o muestreos destructivos

La cosecha o muestreo destructivo consistió en elegir y sacar aleatoriamente cuatro plantas completas (incluyendo raíz) por población de cada subparcela experimental, realizando un total de ocho cosechas de tulyehualco y arizona, y siete de oaxaca: la primera se llevo a cabo el día que se hizo el transplante (23 días después de la germinación). Los intervalos de tiempo entre cosechas se muestra en la tabla VI.

Una vez realizada cada una de las cosechas de 12 plantas en total, éstas fueron trasladadas al laboratorio (Centro de Ecología, U.N.A.M.) en bolsas de plástico negro. Este material fue separado en sus diferentes componentes: tallo, hoja, peciolo, raíz e inflorescencia del cual se obtuvieron los siguientes datos:

- A). Area foliar.**— Fué utilizado un aparato "Li-cor" en todas las cosechas para medir este parámetro por planta. Además

Tabla VI. Fecha y tiempo correspondientes a cada una de las cosechas realizadas en las subparcelas experimentales de las poblaciones estudiadas.

<i>COSECHA</i>	<i>FECHA</i>	<i>TIEMPO (días)</i>
I	14-MAY-88	23
II	2-JUN-88	42
III	16-JUN-88	56
IV	30-JUN-88	70
V	30-JUL-88	100
VI	6-SEP-88	139
* VII	14-OCT-88	177
VIII	5-DIC-88	237

* Cosecha no realizada en la población oaxaca.

se tomó una muestra de 20 hojas por población (5 hojas por planta), cuya área se midió por separado con el propósito de obtener un índice de correlación entre el tamaño de la hoja (largo y ancho) y el área para estimar el crecimiento foliar en el campo.

- B). *Tamaño foliar.***— Se tomó una muestra de 5 hojas por planta y se midió el largo y ancho de cada hoja.
- C). *Biomasa.***— De tallos, raíces, hojas, peciolo y estructuras reproductoras (flor mas fruto) se obtuvo el peso seco a 80°C durante 48 h siendo el peso seco total por planta la suma de estos valores.
- D). *Contenido de nitrógeno total en el material biológico estudiado.***— Se analizó por separado el tejido seco de raíz, tallo, hoja e inflorescencia triturado en un molino eléctrico previamente, para evaluar el contenido de N por el método Kjeldahl (Industrial Method No. 334-74W/B) en el laboratorio de Análisis Químicos del Centro de Ecología, U.N.A.M. Esto se hizo en tres plantas por población y en cada una de las ocho cosechas.
- E). *Rendimiento.***— Se separó la semilla de la inflorescencia de cuatro plantas por población (tulyehualco y arizona) de la VIII cosecha para obtener la producción promedio de grano por planta, con el propósito de observar alguna diferencia en este parámetro.

V.5.— ANALISIS DE RESULTADOS

V.5.1 Asignación de recursos

A). *Proporción de peso seco*

Se consideró la distribución de materia seca en diferentes partes de la planta como medida de la asignación de recursos durante las distintas etapas del crecimiento. Se

obtuvieron las proporciones de peso seco por partes: raíz, hoja, tallo, peciolo e inflorescencia (PPR, PPH, PPT, PPP y PPI respectivamente), así como el cociente Raíz/Vástago. La fórmula general para calcular estos parámetros es la siguiente:

$$PPO = \frac{PSO \text{ (g)}}{PST \text{ (g)}} \quad R/V = \frac{PSR \text{ (g)}}{PSA \text{ (g)}}$$

Donde:

PPO= proporción de peso seco por órgano (g).

PSO= peso seco de cada componente de la planta (raíz, tallo, hoja, peciolo e inflorescencia).

PST= peso seco total por planta.

R/V= cociente del peso seco radicular entre el peso seco total de la parte aérea de la planta (tallo + peciolo + hoja + inflorescencia).

PSR= peso seco de raíz.

PSA= peso seco de la parte aérea de la planta.

Por otra parte, el parámetro de Peso Foliar Específico (PFE) se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$PFE = \frac{\text{peso seco foliar}}{\text{área foliar}} = \frac{\text{g}}{\text{m}^2}$$

B). Proporción del contenido de N total

Para la distribución del contenido de N de raíz, tallo, hoja e inflorescencia se obtuvieron las proporciones del contenido de N para cada componente del individuo, de manera similar a las proporciones de biomasa obtenidas en el inciso A) utilizando los valores del contenido de N en lugar del peso seco.

C). *Valores porcentuales de asignación para biomasa y nitrógeno*

A partir de las proporciones de biomasa y N obtenidos para raíz, tallo, hoja e inflorescencia por población en cada cosecha se hizo una conversión a valores porcentuales multiplicándolos x 100.

V.5.2.- Pruebas estadísticas

Se aplicó un análisis de varianza (ANDEVA) con $p < 0.05$ de dos vías para evaluar la significancia de las diferencias en los siguientes resultados obtenidos y la prueba de Tukey: Altura/planta, longitud de la inflorescencia, peso seco/planta y por partes, área foliar/planta, contenido de N/planta y por partes, número de hojas en tallo principal y por último los valores porcentuales de biomasa y contenido de N en raíz, tallo, hoja e inflorescencia. Cabe mencionar que fue necesario hacer una transformación a estos valores porcentuales, utilizando la siguiente función matemática: $\text{ARC} \cdot \text{COS} \sqrt{\%/100}$ para poder aplicar una prueba paramétrica normal.

V.5.3.- Parámetros de crecimiento individual y subindividual

Los parámetros de crecimiento por planta y en raíz, tallo, hoja e inflorescencia fueron obtenidos a partir del programa en computadora descrito por Hunt y Parsons (1974 y 1981). Adoptando una forma de análisis de crecimiento funcional mediante el cual se obtienen tasas de crecimiento instantáneas en diferentes tiempos (generalmente mas de dos cosechas) a partir de funciones matemáticas ajustadas a los valores observados del peso seco y el área foliar.

En general, este programa transforma los datos observados en logaritmos naturales y ajusta curvas de crecimiento a las variables dependientes Y y Z (materia seca y área foliar) y X (tiempo) como variable independiente. Proporciona datos ajustados del $\ln Y$ y Z , y parámetros como la tasa de crecimiento relativo de peso seco definida como $(1/Y) * (dY/dX)$ [TCR_p], tasa

de crecimiento relativo del área foliar o $(1/Z) * (dZ/dX)$ [TCR_A], cociente de área foliar o Z/Y [CAF], y por último la tasa de asimilación neta o $(1/Z) * (dY/dX)$ [TAN], con su error estándar y 95 % de límites de confiabilidad (ver apartado III.2 de ANTECEDENTES para una descripción mas detallada de estos parámetros). En el apéndice se explican las bases estadísticas con detalle de este programa.

V.5.4.- Demografía foliar

Las curvas de sobrevivencia fueron obtenidas a partir de los registros de la natalidad y mortalidad de las hojas en el campo, con la siguiente fórmula:

$$l_x = \frac{n_x}{n_0}$$

Donde:

l_x = proporción del número de hojas que sobreviven al inicio del intervalo x .

n_x = número de hojas que sobreviven al inicio del intervalo de edad.

$$L_x = \frac{n_x + n_{x+1}}{2} = \text{número de hojas promedio presentes durante el intervalo de edad que va de } x \text{ a } x+1.$$

V.5.5.- Expansión foliar

A partir del área foliar de una muestra de hojas por cosecha y población, se hizo una estimación del área foliar a partir de las medidas *in situ* de largo y ancho de la hoja realizadas en el campo. Previo a esto se obtuvo el coeficiente de correlación lineal (r^2) del área foliar (variable dependiente) con el producto del largo x ancho de la hoja (variable independiente).

VI. - RESULTADOS

VI.1. - CRECIMIENTO EN ALTURA

VI.1.1. - Altura por planta

Se presentan diferencias en la altura total/planta promedio entre poblaciones (Fig. 6A) de mayor a menor: arizona, tulyehualco y oaxaca (216.5 ± 3.0 ; 213.6 ± 8.2 y 190.3 ± 21.6 , cm respectivamente, $\bar{X} \pm E.E.$ con $n=5$). El tiempo al que fue alcanzado el valor máximo fue distinto, principalmente de arizona y tulyehualco con respecto a oaxaca que fue posterior. Es importante mencionar que entre los 23 y 60 días después de la germinación el crecimiento en altura es muy rápido.

El análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías muestra que las diferencias en la altura/planta entre poblaciones y tiempos son significativas ($p < 0.05$). En la tabla 1 se muestran los resultados del ANDEVA y la prueba de Tukey indicando los grupos homogéneos que se forman.

VI.1.2. - Largo de la inflorescencia

En la Figura 6B se observan diferencias en el largo de la inflorescencia: el valor máximo de arizona y tulyehualco fue mayor que en oaxaca (110 ± 1.8 , 90 ± 6 y 38 ± 6 cm, respectivamente, $\bar{X} \pm E.E.$ con $n=5$) y en las dos primeras poblaciones se alcanza al mismo tiempo (130 d), mientras que en oaxaca aún a los 185 d se incrementa pero muy lentamente. Otra diferencia notoria fue el inicio de la floración la cual marca el inicio de la reproducción: a los dos meses en arizona y tulyehualco, y después de tres meses posteriores a la

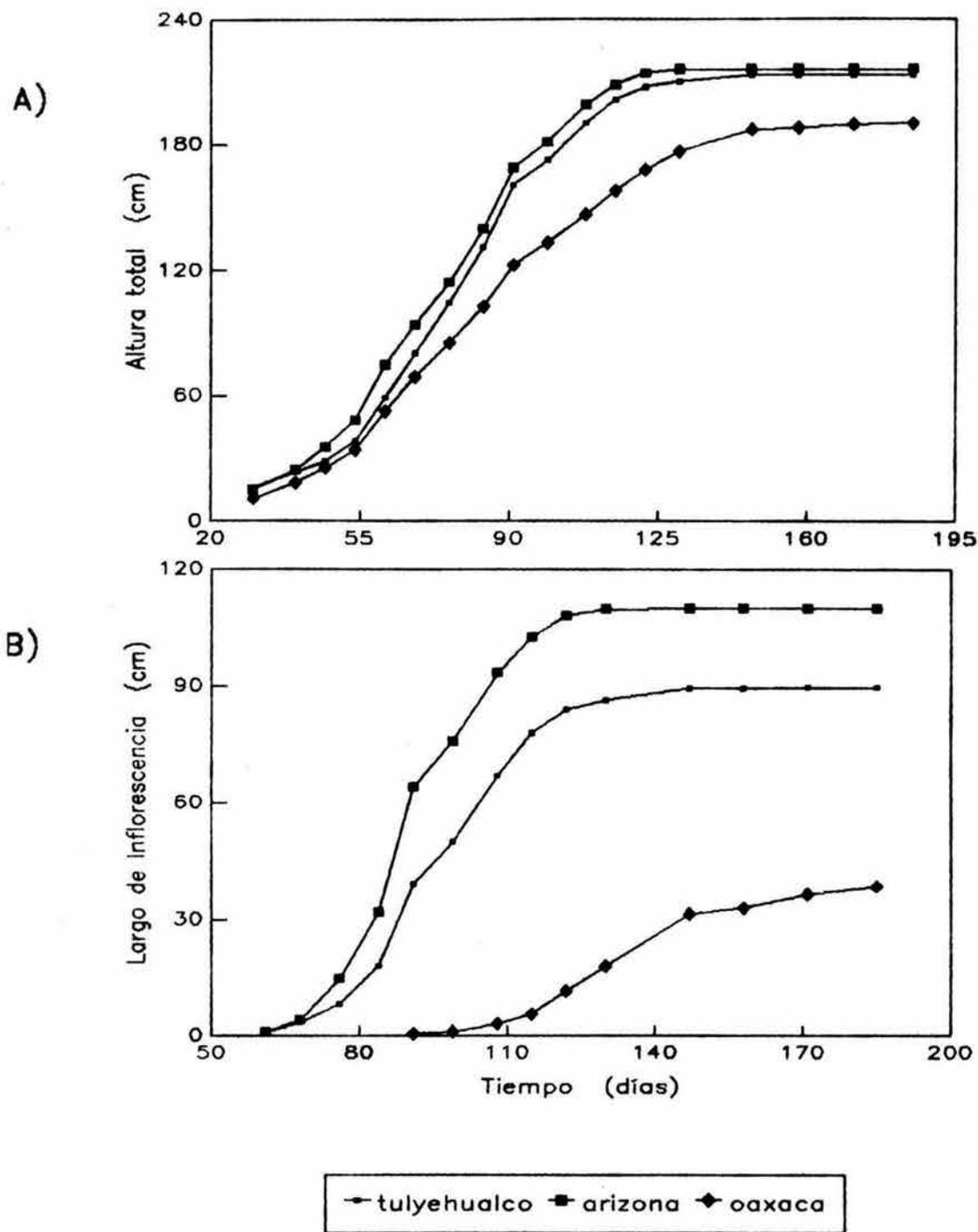


Figura 6. Patrón de crecimiento en altura total promedio (A) y largo de la inflorescencia promedio (B) con $n=5$, de las tres poblaciones durante el ciclo biológico de las plantas.

Tabla 1. Resultados del ANDEVA y prueba de Tukey ($p < 0.05$) para los datos absolutos de altura/planta y largo de la inflorescencia.

TAMARO	F	P	GRUPOS • HOMOGENEOS
	A = 348.986	0.0000	T1 T2 T3 T4 T5 T6 T7 T8 T9 T10 T11 T12 T13 T14 T15
Altura total	B = 76.402	0.0000	oaxaca tulyehualco arizona
	C = 1.804	0.0110	
	A = 232.927	0.0000	T1 T2 T3 T4 T5 T6 T7 T8 T9 T10 T11 T12 T13 T14 T15
Largo de la inflorescencia	B = 433.075	0.0000	oaxaca tulyehualco arizona
	C = 34.640	0.0000	

A = Tiempo, B = Población y C = Interacción entre los factores A-B.

Tiempo	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15
días	30	40	47	54	61	68	76	84	91	99	108	115	122	130	147

germinación en Oaxaca. El ANDEVA de dos vías muestra que las diferencias en el largo de la inflorescencia y entre tiempos son significativas ($p < 0.05$). En la tabla 1 se muestran los resultados del ANDEVA y la prueba de Tukey indicando los grupos homogéneos que se forman.

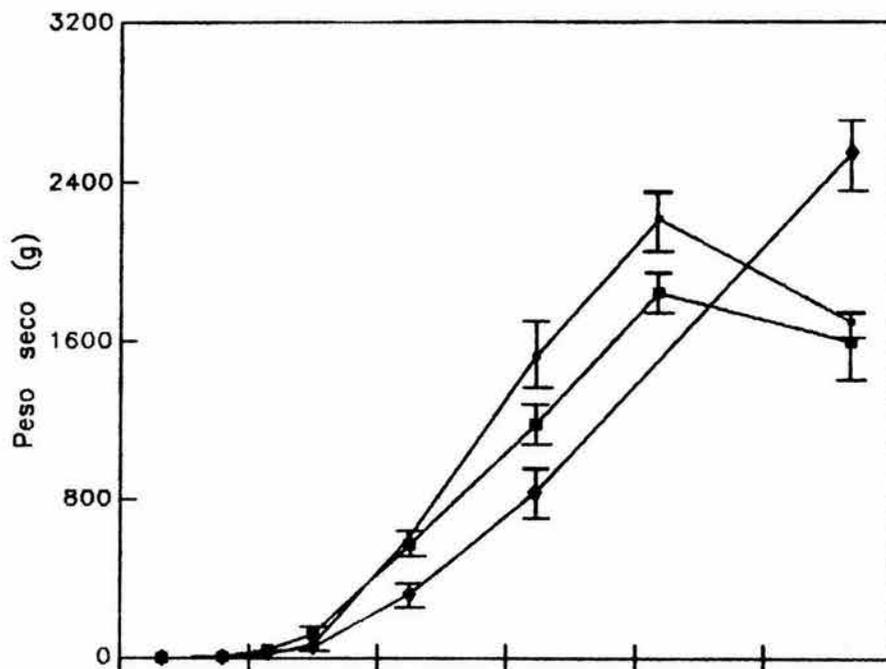
VI.2.- PATRONES DE CRECIMIENTO EN MATERIA SECA

VI.2.1.- Incremento por individuo

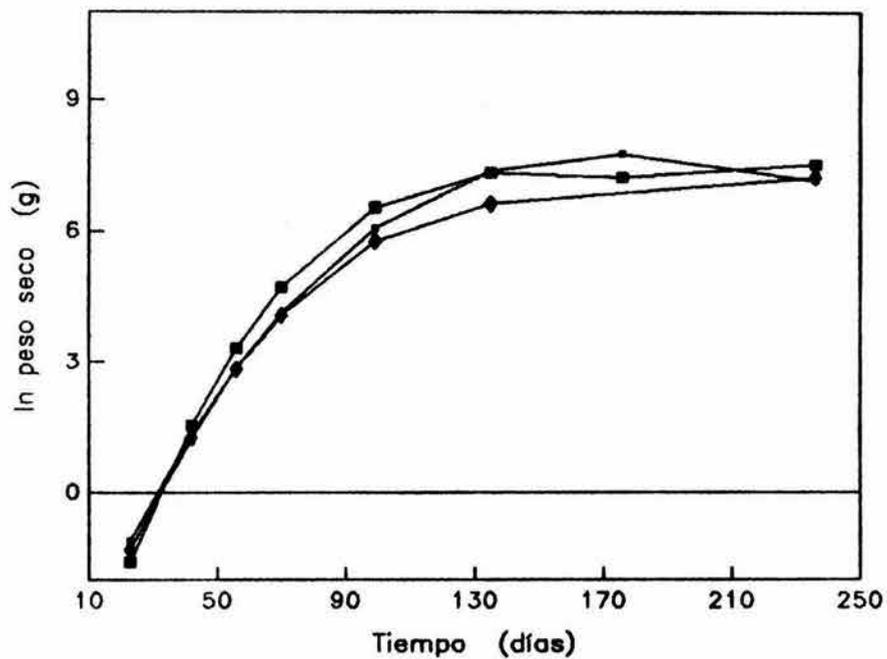
La tendencia en el incremento de materia seca (g) por individuo es similar en las poblaciones Tulyehualco y Arizona comparada con Oaxaca (Fig. 7A). En el primer caso después de alcanzar un valor máximo a los 177 días (2218.3 ± 176.1 y 1849.8 ± 113.4 g, $\bar{X} \pm E.E.$ respectivamente con $n=4$) hay una disminución al final, mientras en Oaxaca su valor máximo (2558.4 ± 209.8 g) lo alcanza a los 237 d y no hay un decremento. De acuerdo al ANDEVA de dos vías las diferencias de peso seco por planta entre tiempos son significativas ($p < 0.05$) y la prueba de Tukey indica los grupos homogéneos que se forman en la Tabla 2, mientras que entre poblaciones no son significativas ($p > 0.05$) estas diferencias.

La función cuadrática es la que describe el comportamiento de las curvas observadas en la Figura 7B donde se han graficado los valores ajustados del logaritmo de peso seco individual entre poblaciones. En esta gráfica se pueden identificar dos fases que se pueden explicar por la curva general que describe el crecimiento de plantas anuales: en los primeros 60 d se observa un crecimiento exponencial el cual corresponde a la fase vegetativa del ciclo biológico de las plantas; posterior a este período es notable un crecimiento asintótico donde la curva tiende a mantenerse constante o decrecer, el cual coincide con la fase de reproducción.

A)



B)



— tulyehualco — arizona — oaxaca

Figura 7. Comparación del patrón de crecimiento de peso seco promedio por planta ($\bar{X} \pm E.E.$) con $n=4$ (A); y la relación de los logaritmos ajustados de peso seco/planta vs tiempo (B), entre poblaciones.

Tabla 2. Resultados del ANDEVA y prueba de Tukey ($p < 0.05$) para valores absolutos de peso seco por planta.

F	P	GRUPOS•HOMOGENEOS
A = 204.199	0.0000	T1 T2 T3 T4 T5 T6 T8 <hr/>
B = 0.776	0.4648	arizona oaxaca tulyehualco <hr/>
C = 8.014	0.0000	

A = Tiempo, B = Población y C = Interacción entre los factores A-B.

Tiempo	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8
días	23	42	56	70	100	139	177	237

VI.2.2.- Incremento en raíz, tallo, hoja e inflorescencia

En general, la tendencia del incremento en los valores promedios de peso seco de raíz, tallo e inflorescencia es similar en arizona y tulyehualco y diferentes de oaxaca (Fig. 8): presentan un valor máximo entre 140 y 177 d después de la germinación y decrece a los 237 d en contraste con lo que sucede en oaxaca en la etapa final del ciclo de vida donde después del valor máximo no hay un decremento final.

Es importante señalar que el rendimiento en grano para las poblaciones de tulyehualco y arizona es de 283.1 y 212.06 g por planta respectivamente, con una diferencia de 71.04 g.

Por otra parte, el incremento en peso seco de hoja (Fig. 8) es semejante en las tres poblaciones y disminuye al final del ciclo biológico después de presentar un valor máximo, no obstante estas poblaciones difieren en el tiempo de alcanzarlo: tulyehualco y oaxaca a los 137 d y arizona a los 176 d.

En la tabla 3 se muestran los resultados del ANDEVA de dos vías y la prueba de Tukey de los valores absolutos de peso seco por órgano de la planta. Estos resultados indican que entre tiempos las diferencias son significativas ($p < 0.05$) en raíz, tallo, hoja e inflorescencia, y también son significativas entre las poblaciones estudiadas ($p < 0.05$) a excepción de la hoja, donde las tres poblaciones forman un grupo homogéneo (tabla 3).

VI.3.- NITROGENO TOTAL EN TEJIDO VEGETAL

VI.3.1.- Contenido de N por individuo

En la tabla 4 se presentan los resultados promedios del contenido de N por individuo en arizona, tulyehualco y oaxaca.

Al analizar estas diferencias del contenido de N por

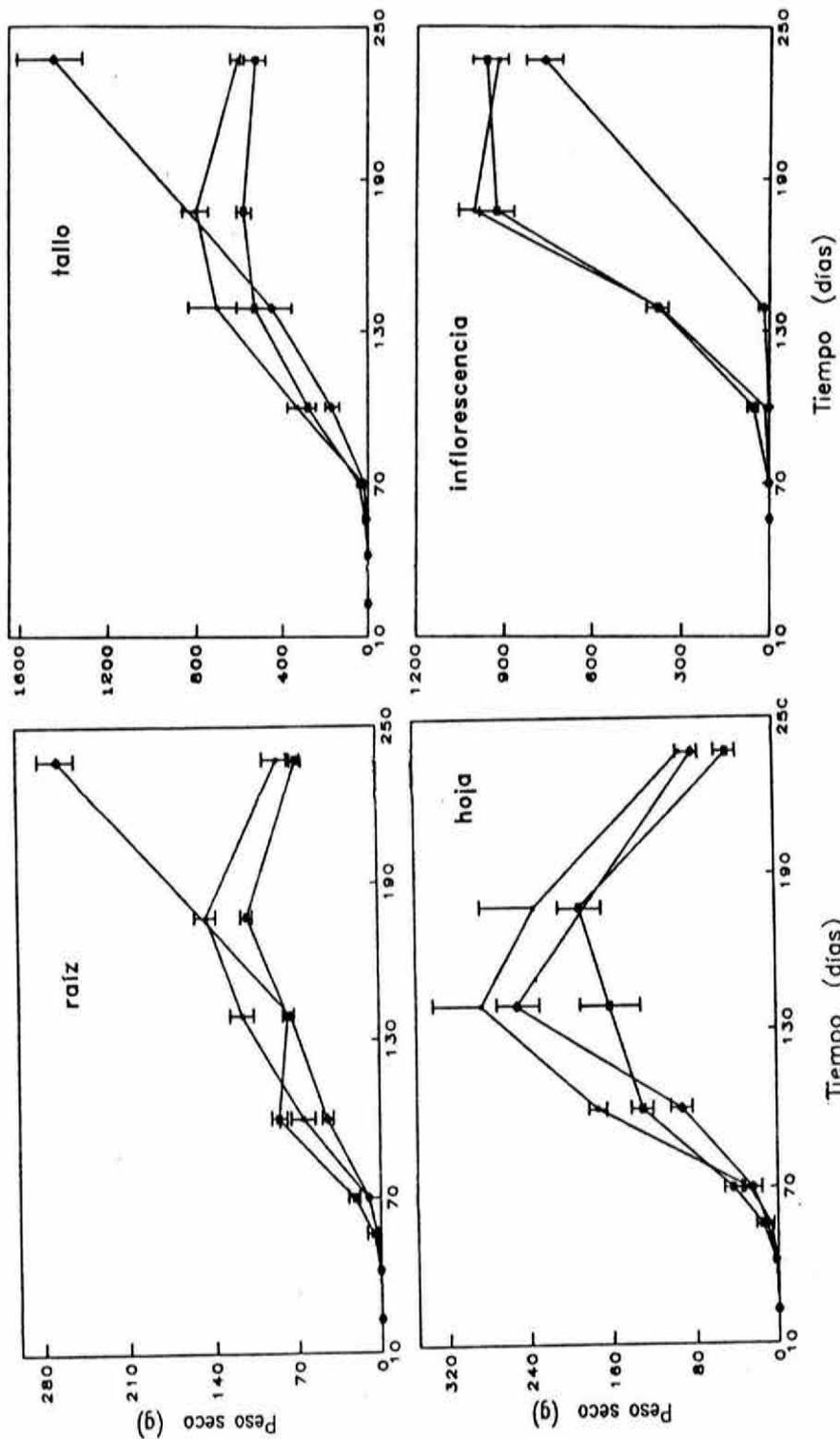


Figura 8. Comparación del patrón de crecimiento de peso seco promedio ($\bar{X} \pm E.E.$) con $n=4$, de raíz, tallo, hoja e inflorescencia vs tiempo entre poblaciones.

Tabla 3. Resultados del ANDEVA y prueba de Tukey ($p < 0.05$) para los valores absolutos del peso seco de cada órgano de la planta.

g PESO	F	P	GRUPOS • HOMOGENEOS
Raíz	A = 163.468	0.0000	<u>T1 T2 T3 T4 T5 T6 T8</u>
	B = 11.174	0.0001	<u>arizona tulyehualco</u> <u>oaxaca</u>
	C = 28.356	0.0000	
Tallo	A = 86.204	0.0000	<u>T1 T2 T3 T4 T5 T6 T8</u>
	B = 2.955	0.0597	<u>arizona tulyehualco</u> <u>oaxaca</u>
	C = 8.874	0.0000	
Hoja	A = 30.439	0.0000	<u>T1 T2 T3 T4 T6 T5 T8</u>
	B = 3.716	0.0300	<u>arizona</u> <u>oaxaca</u> <u>tulyehualco</u>
	C = 1.215	0.2941	
Inflores- cencia	A = 389.613	0.0000	<u>T1 T2 T3 T4 T5 T6 T8</u>
	B = 18.894	0.0000	<u>oaxaca</u> <u>tulyehualco</u> <u>arizona</u>
	C = 7.641	0.0000	

A = Tiempo, B = Población y C = Interacción entre los factores A-B.

Tabla 4. Resultados del contenido de nitrógeno total promedio (mg) por planta ($\bar{X} \pm E.E.$) con n=3, en las tres poblaciones estudiadas.

<i>COSECHA</i>	<i>ARIZONA</i>	<i>TULYEHUALCO</i>	<i>OAXACA</i>
I	8 ± 3	12 ± 1	10 ± 3
II	178 ± 18	111 ± 22	136 ± 25
III	1043 ± 103	545 ± 86	480 ± 199
IV	2755 ± 197	1881 ± 210	1445 ± 179
V	11419 ± 571	12681 ± 1498	4416 ± 640
VI	22416 ± 3250	14818 ± 5690	15234 ± 1754
VII*	27780 ± 1732	51119 ± 9624	
VIII	16983 ± 2055	31517 ± 1462	48847 ± 5390

* Cosecha no realizada en la población oaxaca.

individuo de un tiempo a otro y entre poblaciones (factores de interacción) durante el ciclo biológico de las plantas por medio del ANDEVA de dos vías y la prueba de Tukey se muestra que las diferencias entre tiempos son significativas ($p < 0.05$) como se muestra en la tabla 5 donde se indican los grupos homogéneos que se forman. Por otro lado las diferencias no son significativas entre las poblaciones ($p > 0.05$).

VI.3.2.- Contenido de N subindividual: raíz, tallo, hoja e inflorescencia

En la tabla 6 se presentan los resultados promedio ($\bar{X} \pm E.E.$, con $n=3$) del contenido de N en raíz, tallo, hoja e inflorescencia en arizona, tulyehualco y oaxaca en las cosechas realizadas.

Por otra parte en la tabla 7 se muestran los resultados del ANDEVA de dos vías y la prueba de Tukey ($p < 0.05$). Estos indican que las diferencias analizadas del contenido de N en cada órgano de la planta entre tiempos y poblaciones son significativas en la raíz y tallo ($p < 0.05$) formándose los grupos homogéneos que se observan en la tabla 7, mientras que en la hoja e inflorescencia no son significativas ($p > 0.05$) entre poblaciones.

VI.4.- ASIGNACION DE RECURSOS

VI.4.1.- Asignación de biomasa

Etapa vegetativa. En esta etapa la asignación de biomasa en arizona (Fig. 9A) durante el periodo de la cosecha I a la IV presenta mayor porcentaje de peso seco en hoja (55-40 %) y tallo (30-35 %), y menor en raíz y peciolo (15-25 %). En tulyehualco,

Tabla 5. Resultados del ANDEVA y prueba de Tukey ($p < 0.05$) para los valores del contenido de nitrógeno (mg) por planta.

F	P	GRUPOS•HOMOGENEOS
A = 81.955	0.0000	T1 T2 T3 T4 T5 T6 T8 <hr/>
B = 1.513	0.2312	arizona tulyehualco oaxaca <hr/>
C = 8.411	0.0000	

A = Tiempo, B = Población y C = Interacción entre los factores A-B.

Tiempo	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8
días	23	42	56	70	100	139	177	237

Tabla 6. Resultados de los valores promedios del contenido de N (mg) de cada órgano de la planta en las tres poblaciones estudiadas ($\bar{X} \pm E. E.$) con n=3.

ORGANO	COSECHA	ARIZONA	TULYEHUALCO	OAXACA
Raíz	I	0.8 ± 0.3	1.2 ± 0.1	1.4 ± 0.6
	II	24 ± 6	16 ± 2	21 ± 4
	III	151 ± 13	79 ± 8	65 ± 27
	IV	451 ± 35	197 ± 47	227 ± 17
	V	1047 ± 152	1431 ± 132	614 ± 68
	VI	1159 ± 201	2367 ± 424	691 ± 82
	VII	1307 ± 22	2563 ± 399	—
	VIII	494 ± 98	958 ± 151	3836 ± 365
Tallo	I	1.2 ± 0.4	2.6 ± 0.2	2.0 ± 0.6
	II	28 ± 2	17 ± 2	24 ± 3
	III	277 ± 23	143 ± 18	115 ± 37
	IV	849 ± 132	502 ± 35	352 ± 8
	V	4033 ± 103	5680 ± 825	1813 ± 317
	VI	8027 ± 2108	8687 ± 2187	6298 ± 1114
	VII	4877 ± 94	9590 ± 2442	—
	VIII	4088 ± 960	7971 ± 452	22542 ± 1857
Hoja	I	6.4 ± 2.0	8.0 ± 0.7	6.5 ± 2.0
	II	125 ± 13	78 ± 20	91 ± 18
	III	623 ± 69	321 ± 60	300 ± 135
	IV	1427 ± 146	1168 ± 150	865 ± 176
	V	4646 ± 663	4993 ± 861	1970 ± 325
	VI	4859 ± 1608	5164 ± 1296	7523 ± 712
	VII	3960 ± 420	3956 ± 248	—
	VIII	440 ± 133	2516 ± 657	2409 ± 510
Inflor escen- cia	V	1694 ± 129	577 ± 217	19 ± 12
	VI	8370 ± 424	6154 ± 669	722 ± 68
	VII	17636 ± 1459	35009 ± 1082	—
	VIII	11960 ± 1650	20071 ± 1260	20060 ± 4344

* Cosecha VII no realizada en la población oaxaca.

Tabla 7. Resultados del ANDEVA y prueba de Tukey ($p < 0.05$) para valores absolutos del contenido de N de los órganos de la planta.

mg N	F	P	GRUPOS • HOMOGENEOS
Raíz	A = 56.484	0.0000	T1 T2 T3 T4 T5 T6 T8
	B = 5.881	0.0054	arizona tulyehualco oaxaca
	C = 22.754	0.0000	
Tallo	A = 61.334	0.0000	T1 T2 T3 T4 T5 T6 T8
	B = 6.247	0.0040	arizona tulyehualco oaxaca
	C = 14.735	0.0000	
Hoja	A = 32.982	0.0000	T1 T2 T3 T4 T5 T6 T8
	B = 0.335	0.7174	arizona oaxaca tulyehualco
	C = 2.251	0.0248	
Inflores- cencia	A = 75.650	0.0000	T1 T2 T3 T4 T5 T6 T8
	B = 0.860	0.4303	oaxaca arizona tulyehualco
	C = 3.670	0.0008	

A = Tiempo, B = Población y C = Interacción entre los factores A-B.

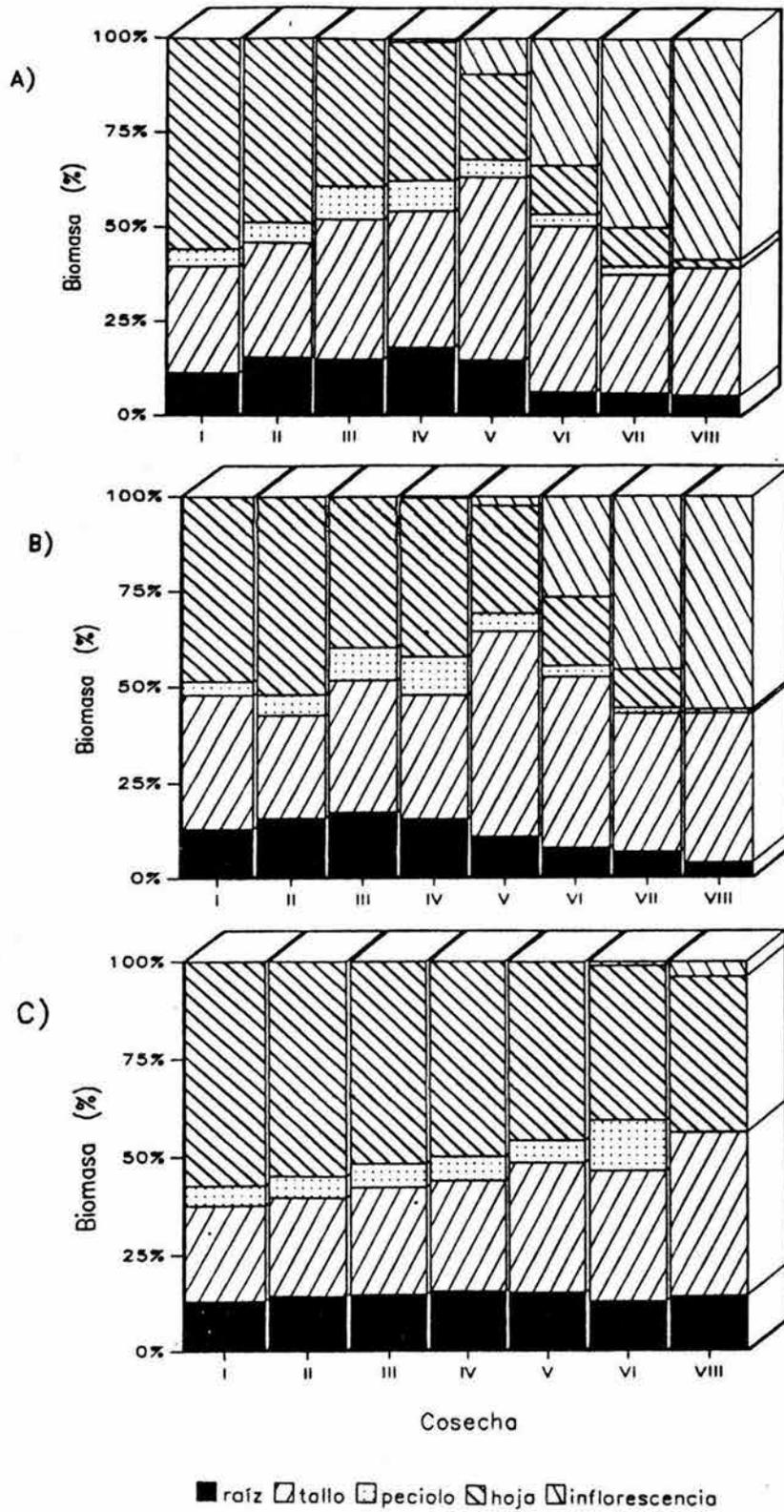


Figura 9. Patrón de asignación de biomasa (%) en raíz, tallo, peciolo, hoja e inflorescencia, en cada población: arizona (A), tulyehualco (B) y oaxaca (C), en cada cosecha realizada.

la mayor asignación es de hoja (40-35 %) y tallo (30-25 %) y menor en raíz (15-20 %) y peciolo (5-10 %) (Fig. 9B). En la Fig. 9C se observa que la etapa vegetativa es más larga en Oaxaca ocupando la hoja (60-45 %) y tallo (25-35 %) el mayor porcentaje, y menor en raíz (15-20 %) y peciolo (5 %) en relación al porcentaje total por planta.

Etapa reproductiva. Existen marcadas diferencias en la asignación de biomasa entre poblaciones principalmente en la etapa reproductiva (Fig. 9) que comprende las cosechas V-VIII en las poblaciones de Arizona y Tulyehualco. En la primera población (Fig. 9A) se observa una mayor asignación de biomasa a estructuras de reproducción (10-60 %) y disminución en tallo (48-32 %), hoja (22-2 %) y raíz (20-6 %). También se presentan cambios similares en Tulyehualco (Fig. 9B) donde la inflorescencia (1-60 %) y tallo (55-35 %) tienen la mayor asignación de peso seco y hoja (30-1 %) y raíz (14-4 %) disminuyen al final.

Por su parte, Oaxaca (Fig. 9C) tiene un patrón de asignación diferente al anterior donde el inicio de la reproducción es posterior (cosecha VI) y no hay cambios importantes en las diferentes estructuras: el mayor porcentaje de peso seco sigue siendo de hoja (40 %) y tallo (35-40 %), y la raíz (15 %) e inflorescencia (1-15 %), contrario a Arizona y Tulyehualco que presentan la menor asignación.

En la tabla 8 se muestran los resultados del ANDEVA de dos vías y prueba de Tukey ($p < 0.05$) para los valores porcentuales de peso seco de cada órgano de la planta. Estos resultados indican que entre tiempos las diferencias son significativas ($p < 0.05$) en cada órgano mientras que entre poblaciones las diferencias son significativas ($p < 0.05$) en raíz, hoja e inflorescencia en tanto que en el tallo no lo son (tabla 8).

Tabla 8. Resultados del ANDEVA y prueba de Tukey ($p < 0.05$) para valores porcentuales del peso seco de cada órgano de la planta.

% PESO	F	P	GRUPOS • HOMOGENEOS
Raíz	A = 10.441	0.0000	T4 T3 T2 T1 T5 T6 T8 _____
	B = 3.982	0.0237	oaxaca arizona tulyehualco _____
	C = 1.122	0.3598	
Tallo	A = 31.344	0.0000	T5 T6 T8 T3 T4 T1 T2 _____
	B = 0.140	0.8993	tulyehualco oxaca arizona _____
	C = 4.458	0.0000	
Hoja	A = 163.520	0.0000	T1 T2 T3 T4 T5 T6 T8 _____
	B = 7.867	0.0009	oaxaca tulyehualco arizona _____
	C = 2.748	0.0048	
Inflores- cencia	A = 412.781	0.0000	T8 T6 T5 T4 T3 T1 T2 _____
	B = 73.536	0.0000	arizona tulyehualco oxaca _____
	C = 16.043	0.0000	

A = Tiempo, B = Población y C = Interacción entre los factores A-B.

VI.4.2.— Asignación de nitrógeno

Etapa vegetativa. En la figura 10 se observa la variación en el patrón de asignación de N en los distintos órganos de la planta. En la etapa vegetativa (cosechas I-IV) todas las poblaciones asignan más N hacia hojas, tallo y finalmente en raíz. En arizona (Fig. 10A) se presentan los siguientes cambios: en hoja (75-50 %), tallo (15-30 %) y raíz (10-20 %) los cuales son semejantes en tulyehualco (Fig. 10B) donde la mayor asignación de N es a hoja (70-60 %) y tallo (20-25 %), y en raíz varía un 10 %. En Oaxaca (Fig. 10C) la mayor asignación de N es hacia hoja (70-60 %) y tallo (20-25 %), y menor en raíz (10-15 %).

Etapa reproductiva. Posterior a la IV cosecha la asignación de N a inflorescencia en arizona se incrementa al final del ciclo de vida (12-70 %) mientras que en hoja decrece marcadamente (40-2 %) y menos en tallo (35-25 %); en raíz existen pocos cambios al final. La asignación de N a estructuras reproductoras se incrementa en la última cosecha en tulyehualco (Fig. 10B) (5-60 %), la hoja disminuye notablemente (40-5 %) y el tallo (45-20 %) y raíz (10-2 %) decrecen también. Oaxaca (Fig. 10C) asigna más N a la inflorescencia (1-40 %) y tallo (40-45 %) y menor en raíz (10-15 %) y hoja (5 %).

El patrón de asignación de N en la etapa vegetativa y reproductiva es similar en las tres poblaciones, aunque en el caso de Oaxaca la etapa vegetativa es más larga (cosecha I-V) a diferencia de arizona y tulyehualco (cosecha I-IV), sin embargo en la etapa de reproducción se sigue una misma tendencia en las tres poblaciones.

Los resultados del ANDEVA y prueba de Tukey (tabla 9) indican que existen diferencias significativas ($p < 0.05$) para los valores porcentuales del contenido de N de cada órgano de la planta en el tiempo. En relación a las diferencias entre poblaciones estas son significativas en tallo e inflorescencia

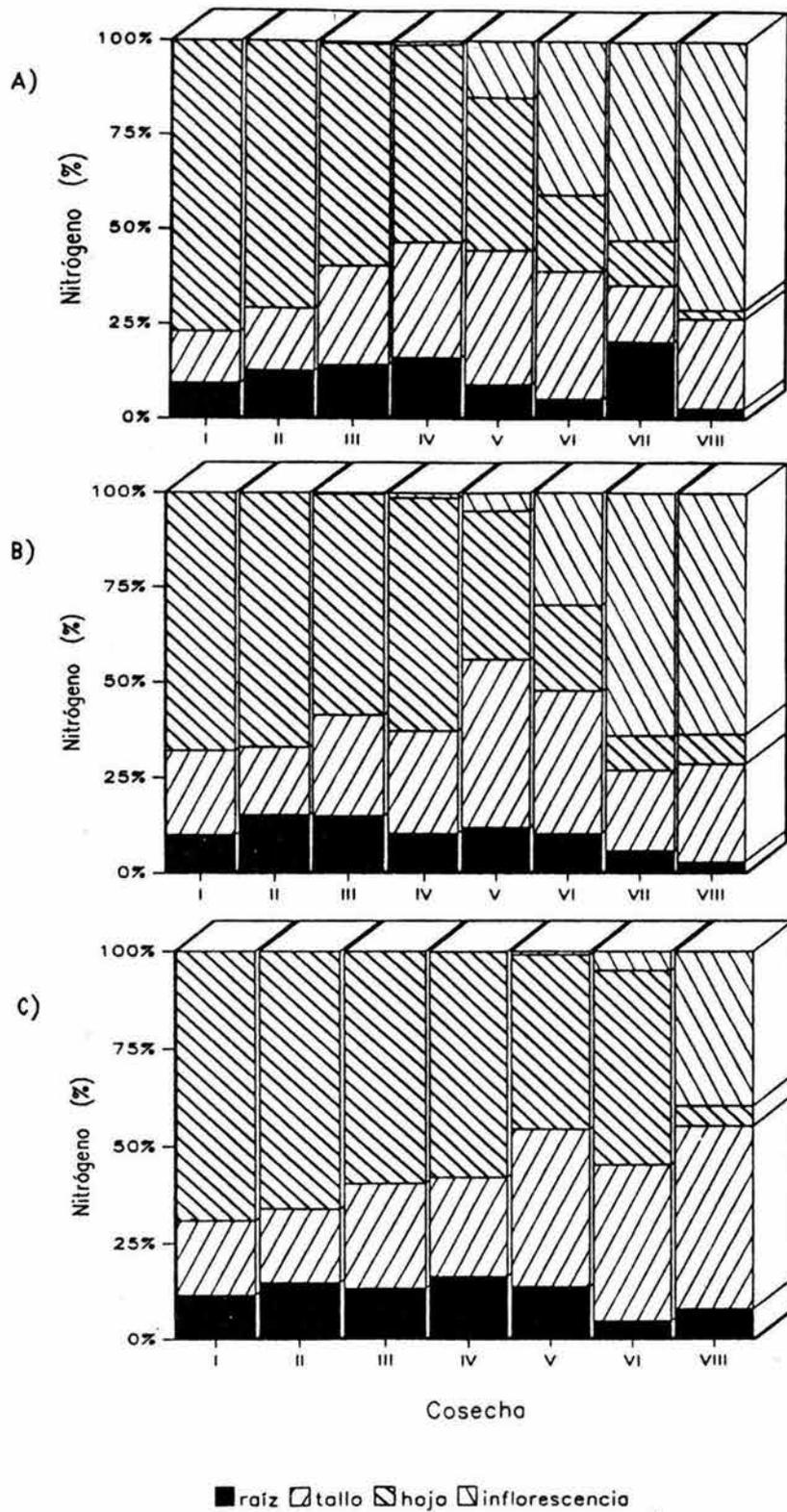


Figura 10. Patrón de asignación de nitrógeno (%) en raíz, tallo, hoja e inflorescencia, en cada población: arizona (A), tulyehualco (B) y oaxaca (C), en cada cosecha realizada.

Tabla 9. Resultados del ANDEVA y prueba de Tukey ($p < 0.05$) para valores porcentuales del contenido de N de los órganos de la planta.

% N	F	P	GRUPOS • HOMOGENEOS
Raíz	A = 20.951	0.0000	<u>T3 T2 T4 T5 T1 T6 T8</u>
	B = 2.839	0.0690	<u>oaxaca tulyehualco arizona</u>
	C = 2.644	0.0091	
Tallo	A = 17.581	0.0000	<u>T5 T6 T8 T4 T3 T1 T2</u>
	B = 3.991	0.0254	<u>oaxaca tulyehualco arizona</u>
	C = 2.012	0.0455	
Hoja	A = 145.850	0.0000	<u>T1 T2 T3 T4 T5 T6 T8</u>
	B = 2.693	0.0786	<u>oaxaca tulyehualco arizona</u>
	C = 3.923	0.0004	
Inflores- cencia	A = 226.111	0.0000	<u>T8 T6 T5 T4 T3 T2 T1</u>
	B = 38.187	0.0000	<u>arizona tulyehualco oxaca</u>
	C = 7.090	0.0000	

A = Tiempo, B = Población y C = Interacción entre los factores A-B.

($p < 0.05$) formándose los grupos homogéneos que se muestran en la tabla 9, mientras que en raíz y hoja estas diferencias no son significativas ($p > 0.05$).

VI.4.3.- Cociente Raíz/Vástago

En la Figura 11 se observan los cambios en el cociente Raíz/Vástago o R/V (root/shoot). En los primeros 70 d este parámetro tiene los valores más altos, lo que indica que el crecimiento de la parte aérea de la planta en relación a la subterránea es menor. Posterior a los 70 d este cociente tiende a decrecer (237 d) donde oaxaca es mayor que arizona y tulyehualco (Fig. 11). El decremento en este parámetro coincide con la etapa reproductiva lo cual indica que la proporción de biomasa de la parte aérea es mayor a la subterránea acompañado de recambio foliar importante en este período.

VI.5.- PARAMETROS DE CRECIMIENTO POR INDIVIDUO

VI.5.1.- Tasa de crecimiento relativo en peso seco

La tasa de Crecimiento Relativo en peso seco (TCR_p) por individuo presenta una tendencia similar durante el ciclo de vida al comparar las tres poblaciones (Fig. 12A). El valor mas alto de este parámetro corresponde a la etapa inicial del crecimiento de la planta y disminuye en el tiempo hasta llegar a valores negativos al final del experimento. Durante la etapa vegetativa se observa la TCR_p mas alta en cada población (23 d), presentándose en orden decreciente: arizona (0.1885 ± 0.0087 , $\bar{X} \pm E.E.$ con $n=4$), oaxaca (0.1618 ± 0.0152) y tulyehualco (0.1427

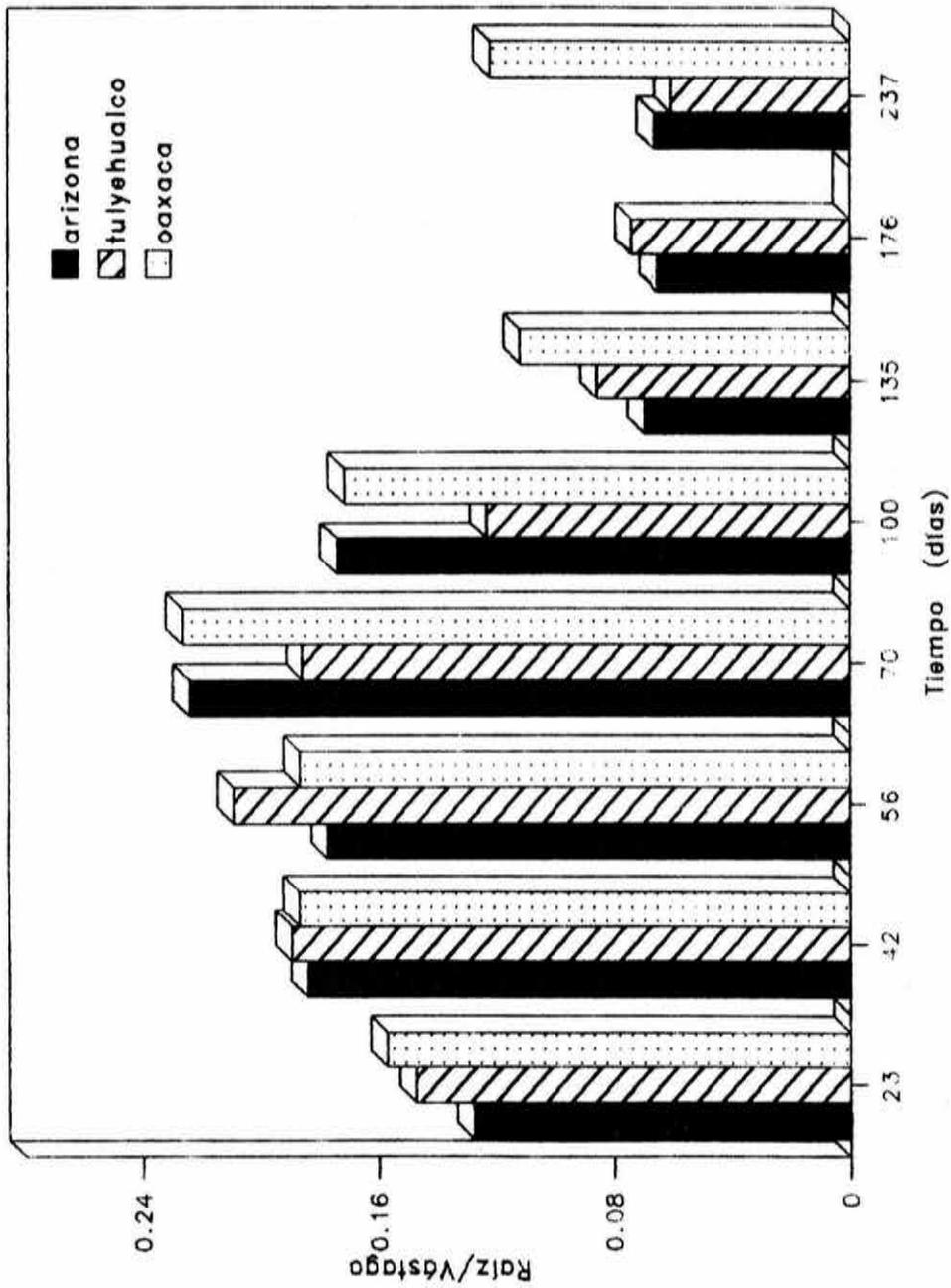


Figura 11. Cambios en el cociente Raíz/Vástago (R/V), durante el ciclo biológico anual de las plantas en las tres poblaciones estudiadas.

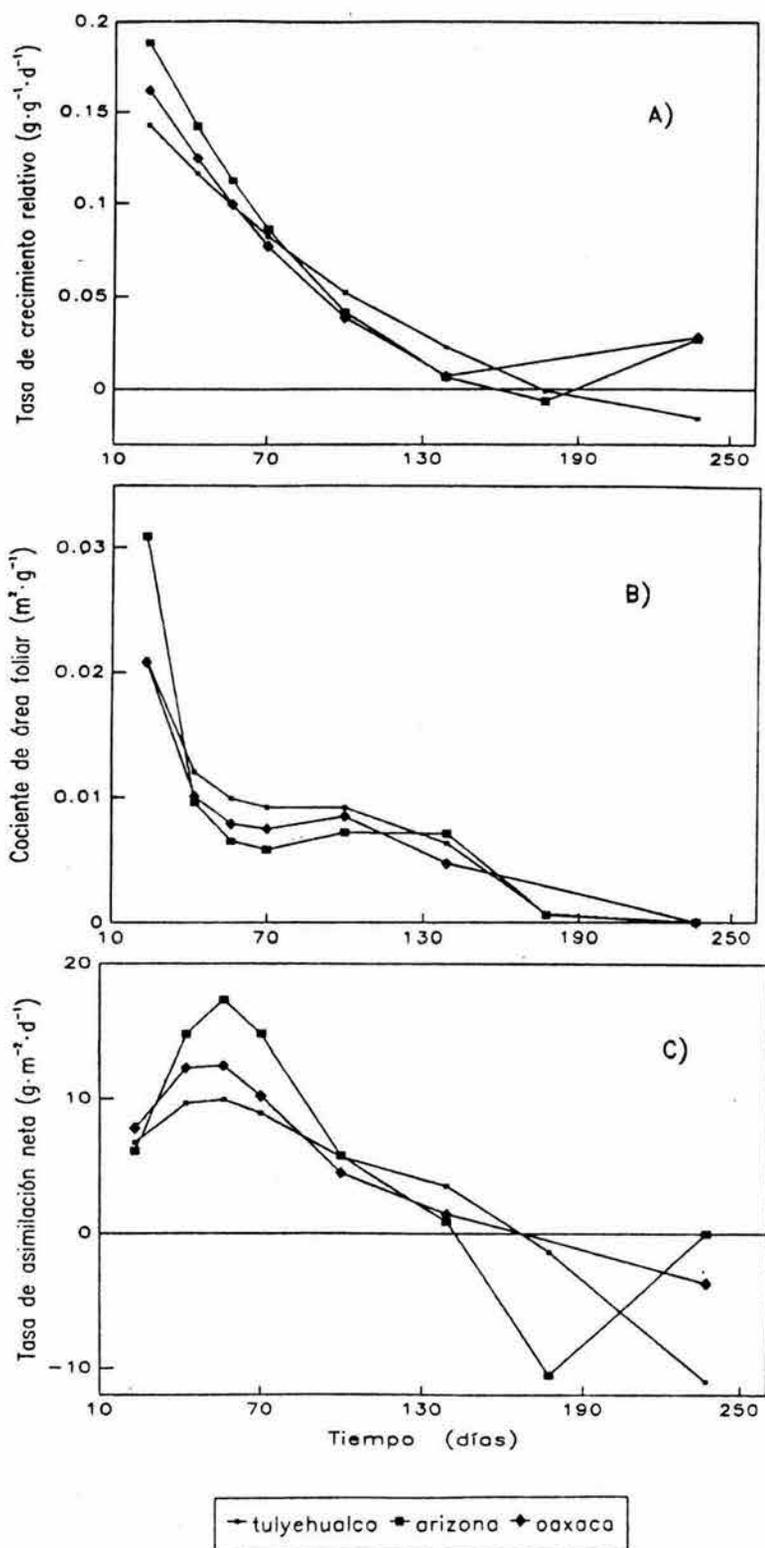


Figura 12. Comparación entre poblaciones de los parámetros del crecimiento individual vs tiempo: Tasa de crecimiento relativo en peso seco (A), Cociente de área foliar (B) y Tasa de asimilación neta (C).

± 0.0094) $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{d}^{-1}$. Después de los 60 d (durante la etapa reproductiva) disminuye este parámetro al transcurrir el tiempo hasta llegar incluso a valores negativos en arizona y tulyehualco. Después de una TCR_p negativa en arizona hay un ligero incremento y es positiva al final del ciclo, mientras en oaxaca no llega a cero, lo que explica a su vez porque en este periodo aún hay incremento en materia seca de las distintas partes de la planta.

VI.5.2.- Tasa de Crecimiento Relativo en área foliar

Al igual que el parámetro anterior, la tasa mayor de Crecimiento Relativo en área foliar (TCR_a) se presenta en la etapa vegetativa a los 23 d (tabla 10) observándose en orden decreciente: oaxaca (0.106 ± 0.015 , $\bar{X} \pm \text{E.E.}$ con $n=4$), arizona (0.104 ± 0.019) y tulyehualco (0.102 ± 0.012) $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$. Después de los 60 d en la etapa de reproducción este parámetro disminuye y llega a valores negativos entre los 100 y 176 d al final del ciclo de vida.

VI.5.3.- Cociente de Area Foliar

En relación al Cociente de Area Foliar (CAF) tiene un comportamiento similar en las tres poblaciones durante el ciclo de vida (Fig. 12B). El valor mas alto en la etapa vegetativa a los 23 d lo presenta arizona (0.0309 ± 0.0089 , $\bar{X} \pm \text{E.E.}$ con $n=4$) $\text{m}^2\cdot\text{g}^{-1}$ mientras que entre tulyehualco (0.0211 ± 0.0037) y oaxaca (0.0208 ± 0.0052) $\text{m}^2\cdot\text{g}^{-1}$ las diferencias son mínimas. Después de este valor el CAF disminuye rápidamente (42 d) manteniéndose constante después del inicio de la reproducción (100 d), posteriormente este parámetro decrece lentamente hasta el final del ciclo biológico a cero en las tres poblaciones.

Tabla 10. Resultados de la tasa de crecimiento relativo del área foliar por planta ($m^2 \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) en los tiempos de las cosechas realizadas de las tres poblaciones ($\bar{X} \pm E.E.$) con $n=4$.

<i>TIEMPO (días)</i>	<i>ARIZONA</i>	<i>TULYEHUALCO</i>	<i>OAXACA</i>
23	0.104 ± 0.019	0.102 ± 0.012	0.106 ± 0.015
42	0.102 ± 0.012	0.097 ± 0.007	0.099 ± 0.009
56	0.096 ± 0.008	0.089 ± 0.005	0.090 ± 0.005
70	0.086 ± 0.005	0.080 ± 0.003	0.078 ± 0.004
100	0.052 ± 0.005	0.051 ± 0.003	0.041 ± 0.005
139	-0.012 ± 0.006	-0.002 ± 0.004	-0.033 ± 0.005
176	-0.117 ± 0.005	-0.084 ± 0.003	-0.308 ± 0.017

VI.5.4.- Tasa de Asimilación Neta

En la figura 12C se observa la tendencia de la tasa de asimilación neta (TAN) por planta en las tres poblaciones; en la etapa vegetativa después de los 23 d se incrementa (56 d) alcanzando el valor más alto en arizona (17.302 ± 2.939 , $\bar{X} \pm E.E.$ con $n=4$) $g \cdot m^{-2}d^{-1}$ con respecto a oaxaca (12.468 ± 2.169 $g \cdot m^{-2}d^{-1}$) y tulyehualco (9.932 ± 1.115 $g \cdot m^{-2}d^{-1}$). Posterior a la TAN máxima hay un decremento paulatino durante toda la etapa de reproducción hasta llegar a cero en las tres poblaciones, al final de esta etapa arizona alcanza este valor antes (140 d) que tulyehualco y oaxaca (160 d). Es conveniente señalar que la TAN de tulyehualco (135 d) se mantiene por arriba de las otras poblaciones contrario a lo que sucede a los 56 d del crecimiento en que es menor de arizona y oaxaca.

VI.6.- CRECIMIENTO Y DEMOGRAFIA DE HOJAS

VI.6.1.- Incremento en área foliar por individuo

En la figura 13A se muestra el incremento en área foliar por planta entre poblaciones donde se observa que tulyehualco (5.48 ± 1.262 m^2 , $\bar{X} \pm E.E.$ con $n=4$) y arizona (3.214 ± 0.678 m^2) después de alcanzar este valor máximo a los 139 d decrece (177 d) siendo similar esta tendencia al incremento de materia seca por individuo mientras que oaxaca tiene un valor máximo (4.37 ± 0.708 m^2) y no decrece. Es importante señalar que estos valores máximos son posteriores al inicio de la floración y el decremento que se observa esta ocurriendo cuando hay una mayor asignación de biomasa y N a las estructuras reproductoras en arizona y tulyehualco. Los resultados del ANDEVA de dos vías y

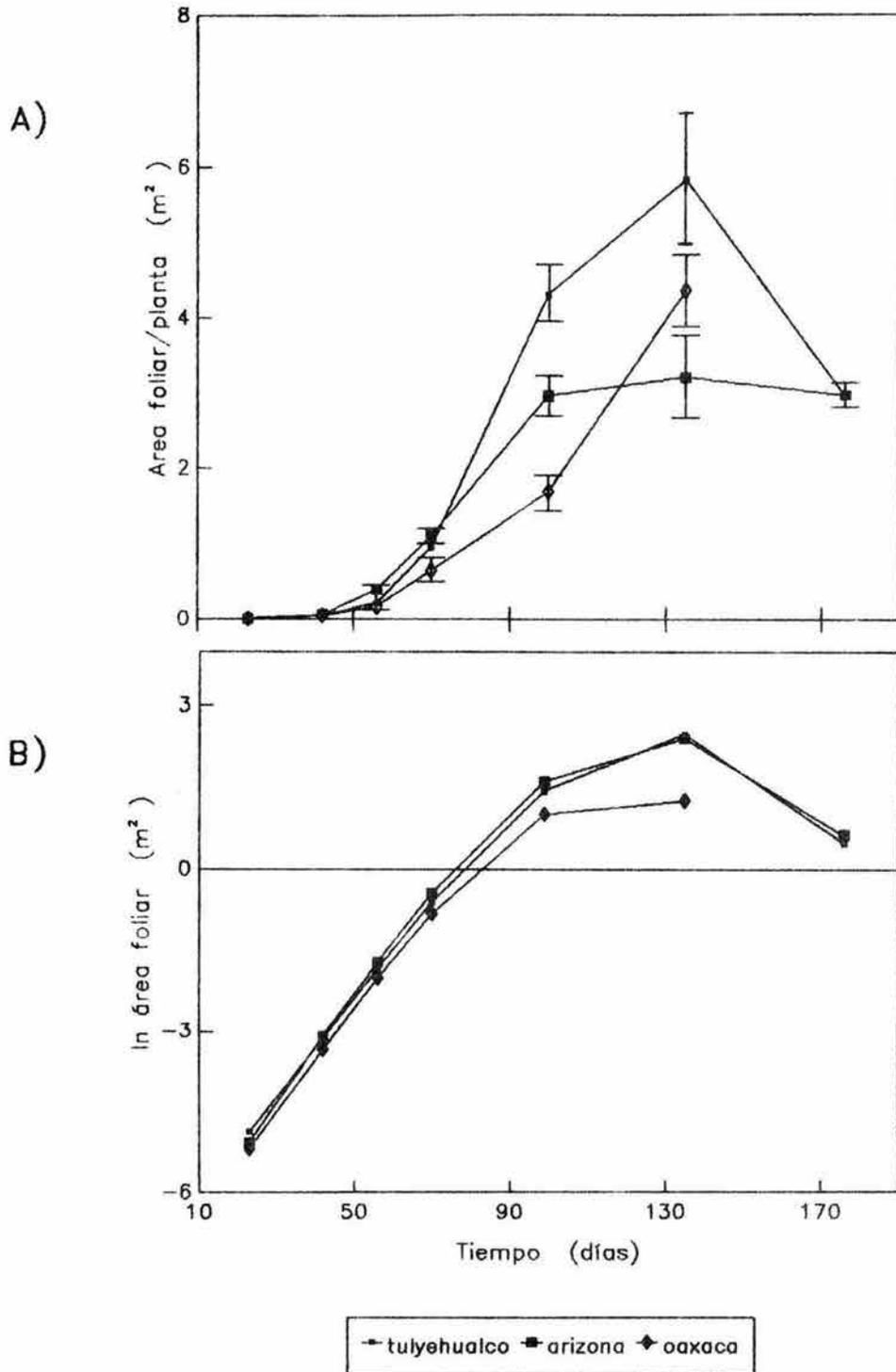


Figura 13. Comparación del patrón de crecimiento de área foliar promedio por planta ($\bar{X} \pm E.E.$) con $n=4$ (A); y la relación de los logaritmos ajustados de área foliar/planta vs tiempo (B), entre poblaciones.

prueba de Tukey (tabla 11) indican que las diferencias observadas en área foliar/planta son significativas entre tiempos y poblaciones ($p < 0.05$) y la formación de grupos homogéneos se muestra en la tabla 11.

En la figura 13B se observan los logaritmos ajustados del área foliar entre poblaciones, donde el crecimiento en la etapa vegetativa es explicado por una función exponencial en un periodo de 70 d y posterior a este el crecimiento entra en una fase decreciente o asintótica que coincide con la etapa de reproducción.

Es importante mencionar que este tipo de comportamiento en área foliar puede ser explicado por funciones matemáticas, en este caso la función lineal explica esta tendencia (70 d) pero si se incluye la etapa final el comportamiento de la variable es explicada por una función cuadrática.

VI.6.2.- Número de hojas en tallo principal

Durante el ciclo de vida el número promedio de hojas en tallo principal cambia en las tres poblaciones (Fig. 14) en la etapa de crecimiento vegetativo (antes de los 60 d) se observa la mayor producción de hojas: arizona y oaxaca (70 ± 6 ; 68 ± 5 hojas respectivamente, $\bar{X} \pm E.E.$ con $n=5$) y tulyehualco (47 ± 5 hojas) además también se inicia el recambio foliar hasta el final del ciclo biológico.

Después del inicio de la floración ya no existe producción de hojas y el número máximo tiende a ser constante con poca variación hasta los 120 d de edad de la planta y empieza a decrecer. Cabe mencionar que cuando el número de hojas tiende a disminuir arizona y tulyehualco alcanzan la altura máxima por individuo entre 120-130 d y oaxaca a 170 d. Lo anterior indica que tulyehualco y arizona tienen semejanzas tanto en el inicio de la floración como en el tiempo de alcanzar la altura máxima a diferencia de oaxaca que es posterior. Sin embargo, el ANDEVA

Tabla 11. Resultados del ANDEVA y prueba de Tukey ($p < 0.05$) para los valores absolutos del área foliar por planta.

F	P	GRUPOS•HOMOGENEOS
A = 66.508	0.0000	T8 T1 T2 T3 T4 T5 T6 <hr/>
B = 5.004	0.0097	oaxaca arizona tulyehualco <hr/>
C = 2.974	0.0025	

A = Tiempo, B = Población y C = Interacción entre los factores A-B.

Tiempo	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8
días	23	42	56	70	100	139	177	237

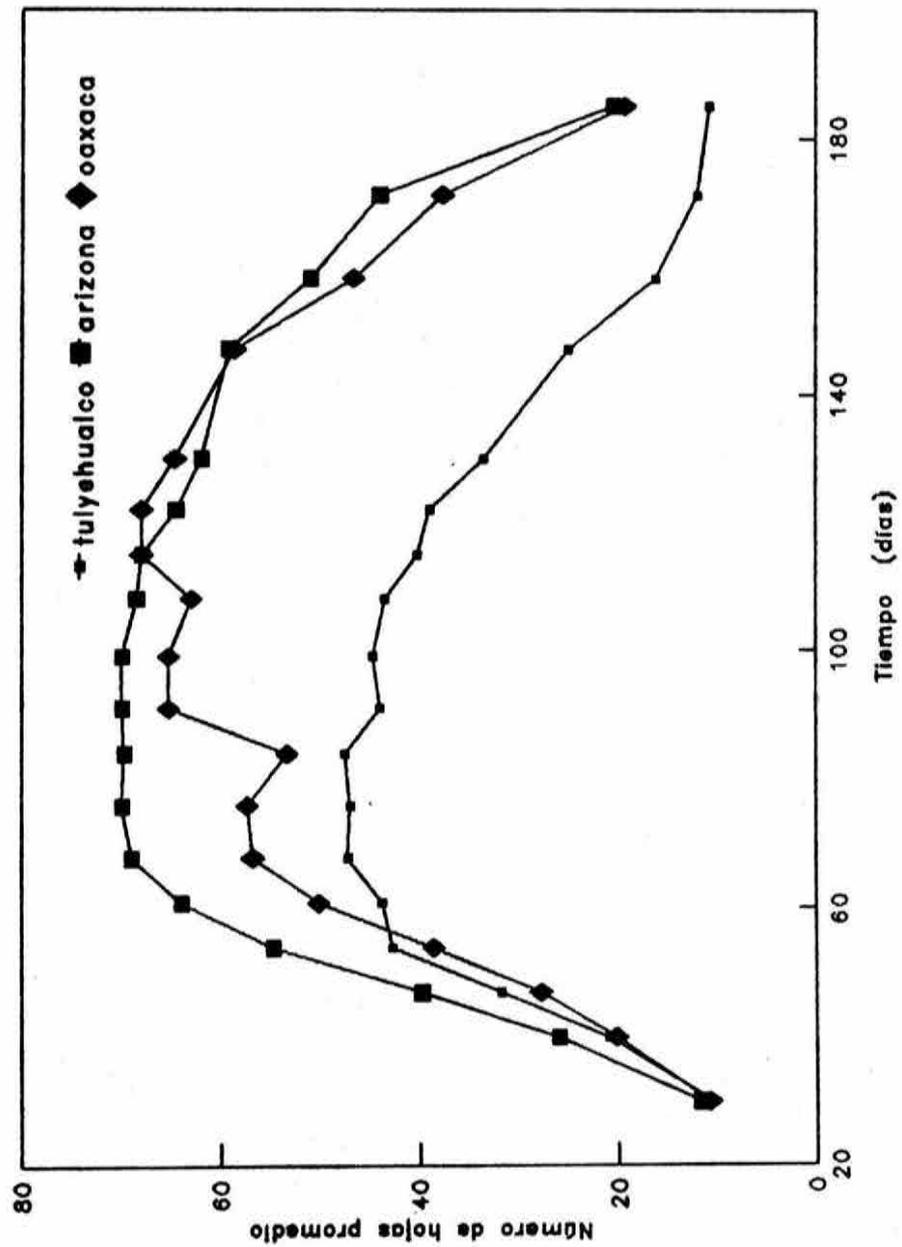


Figura 14. Comparación del número de hojas promedio (n=5) en el tallo principal de las tres poblaciones de *A. hypochondriacus* durante el ciclo biológico de las plantas.

de dos vías y la prueba de Tukey (tabla 12) indican que estas diferencias son significativas entre poblaciones y durante el ciclo biológico formándose varios grupos homogéneos principalmente en el período inicial, intermedio y final del crecimiento de las plantas como se indica en la tabla 12.

VI.6.3.- Sobrevivencia de hojas

Para el análisis demográfico como ya se mencionó, únicamente se consideraron las hojas del tallo principal por individuo como unidad poblacional. Los resultados indican que de acuerdo a los tres tipos generales de curvas de sobrevivencia hipotéticas (ver Krebs, 1978) la curva de sobrevivencia de la cohorte 1 corresponde a una curva de tipo II en arizona (Fig. 15A) donde el índice de mortalidad es constante independientemente de la edad del individuo, mientras que las cohortes de la 2-8 son semejantes a una curva de tipo I en la que hay poca mortalidad o recambio foliar. Las curvas de sobrevivencia de todas las cohortes en tulyehualco y oaxaca (Figs. 15B y 15C, respectivamete) corresponden a un punto intermedio entre los tipos I y II, explicado por un frecuente recambio en las etapas juveniles de los individuos que modifican estos tipos teóricos de curvas. Es importante señalar que todas las cohortes tienen patrones intermedios a los tipos de curvas propuestos.

Durante la etapa vegetativa de arizona y tulyehualco (antes de los 60 d) se presenta poca mortalidad o lo que es igual alta sobrevivencia mientras que en oaxaca donde esta etapa es mas larga (100 d) la sobrevivencia es menor y por tanto la mortalidad es alta. En la etapa de reproducción la sobrevivencia tiende a ser menor y la mortalidad se acentúa en tulyehualco y arizona (cohortes 2-7) y en oaxaca (2-8) hasta los 180 d.

Tabla 12. Resultados del ANDEVA y prueba de Tukey ($p < 0.05$) para los datos del número de hojas en el tallo principal de las plantas.

F	P	GRUPOS•HOMOGENEOS
A = 22.715	0.0000	T1 T2 T3 T4 T15 T5 T14 T13 T6 T9 T7 T8 T10 T12 T11
B = 73.618	0.0000	tulyehualco oaxaca arizona
C = 1.779	0.0127	

A = Tiempo, B = Población y C = Interacción entre los factores A-B.

Tiempo	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9	T10	T11	T12	T13	T14	T15
días	30	40	47	54	61	68	76	84	91	99	108	115	122	130	147

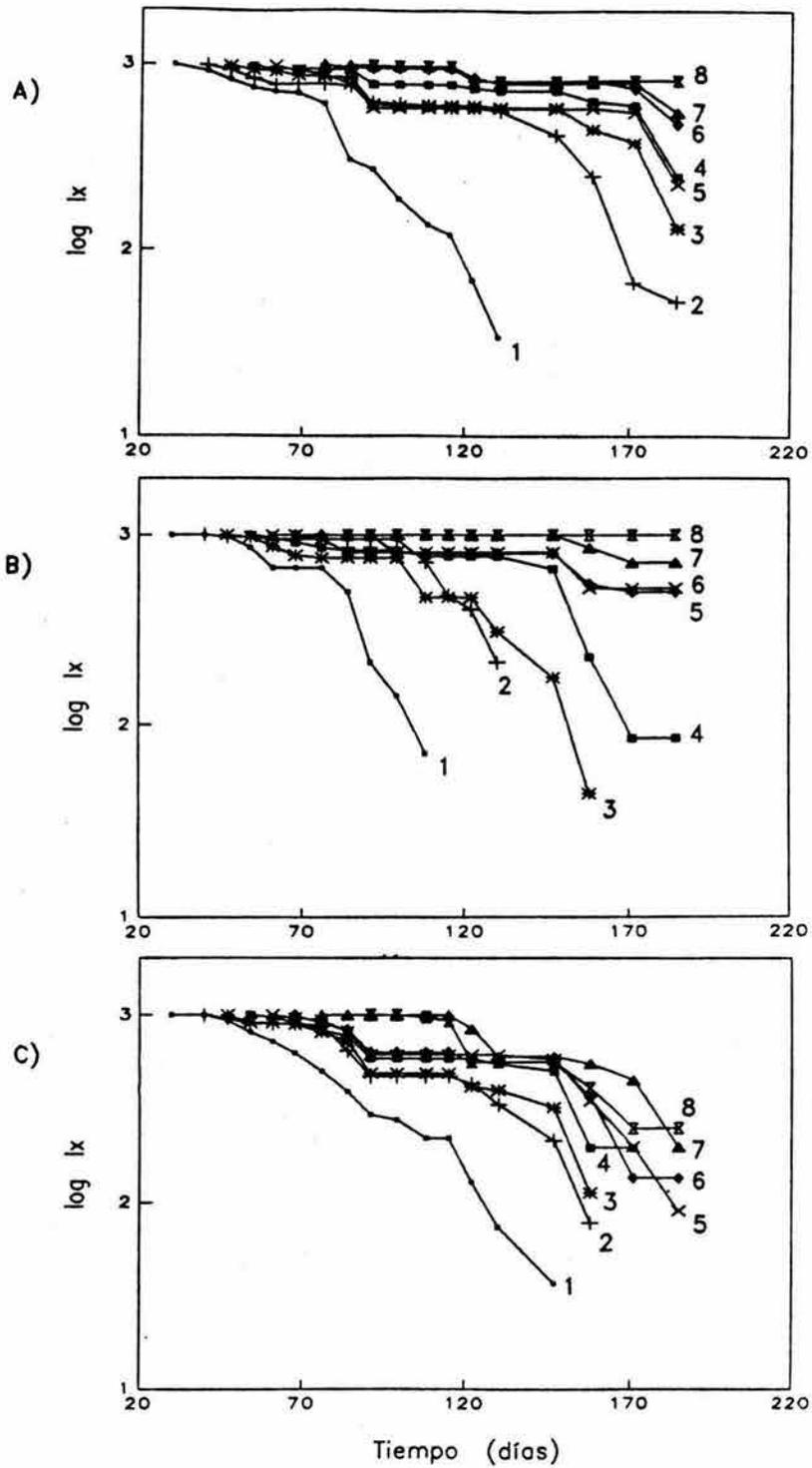


Figura 15. Curvas de sobrevivencia (lx) en ocho cohortes, obtenidas a partir del censo poblacional de hojas en el tallo principal, realizado en el campo a intervalos de una semana: arizona (A), tulyehualco (B) y oaxaca (C).

VI.6.4.- Expansión de área foliar

En base al análisis de regresión se obtuvo el coeficiente de correlación ($r^2=0.99$) del área foliar en función del largo x ancho de la hoja para estimar el área foliar en el campo (Fig. 16). En la figura 17 se compara el crecimiento o expansión del área foliar de ocho hojas (una marcada por cada cohorte de hojas del tallo principal) en área foliar por población.

Al comparar las poblaciones se observan diferencias en la velocidad de expansión foliar y en el área máxima entre y dentro de cada población. Tulyehualco (Fig. 17B) tiene más hojas con rápido crecimiento (2, 3, 4 y 5) de 40-80 d, le sigue arizona (Fig. 17A) y Oaxaca (Fig. 17C) con dos hojas (2 y 3). La población arizona tiene el valor más alto en área foliar (160 cm^2) y Tulyehualco (140 cm^2) y Oaxaca (120 cm^2) menor valor. Dentro de cada población hay diferencias en las hojas que fueron producidas tanto en la etapa vegetativa como en la de reproducción en las tres poblaciones: en la primera etapa las hojas a excepción de la #1 tienen mayor área foliar y son de rápido crecimiento mientras que en la segunda etapa hay menor área y el crecimiento es lento, esto se observa claramente en arizona y Tulyehualco. Aunque no es tan evidente en Oaxaca, la tendencia es similar. Cabe señalar que después de la máxima expansión en área foliar esta se mantiene constante en la etapa reproductiva.

VI.6.5.- Peso Foliar Específico

En la figura 18 se observa la variación en el Peso Foliar Específico o PFE (SLW) entre poblaciones durante el ciclo biológico: en la etapa vegetativa se presentan los valores más bajos concretamente a los 23 d entre 27 y 29 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ aproximadamente sin diferencias significativas entre

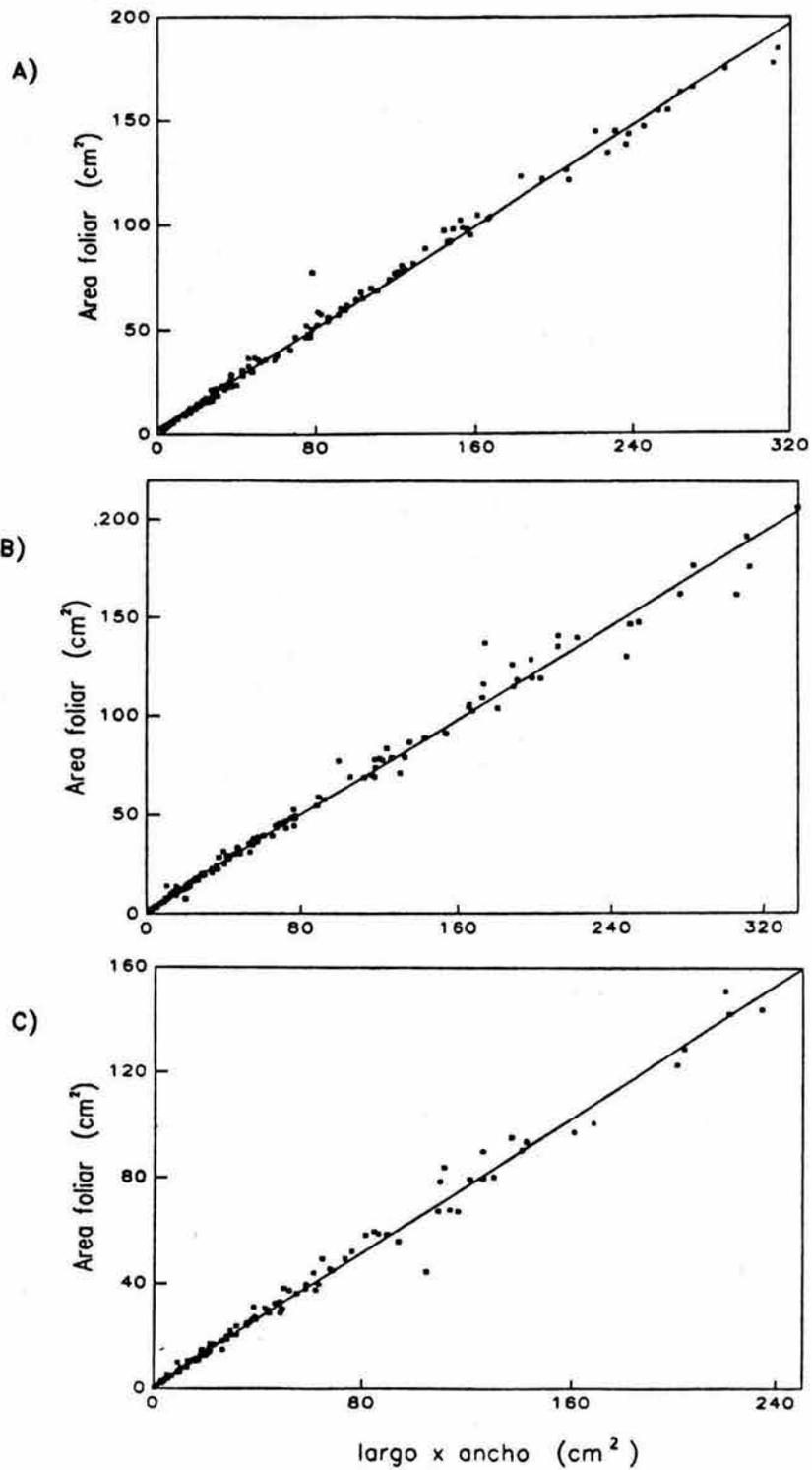


Figura 16. Correlación del área con el largo x ancho (cm²)² de las hojas, para estimar la expansión foliar de las plantas in situ (A=arizona, B=tulyehualco y C=oaxaca).

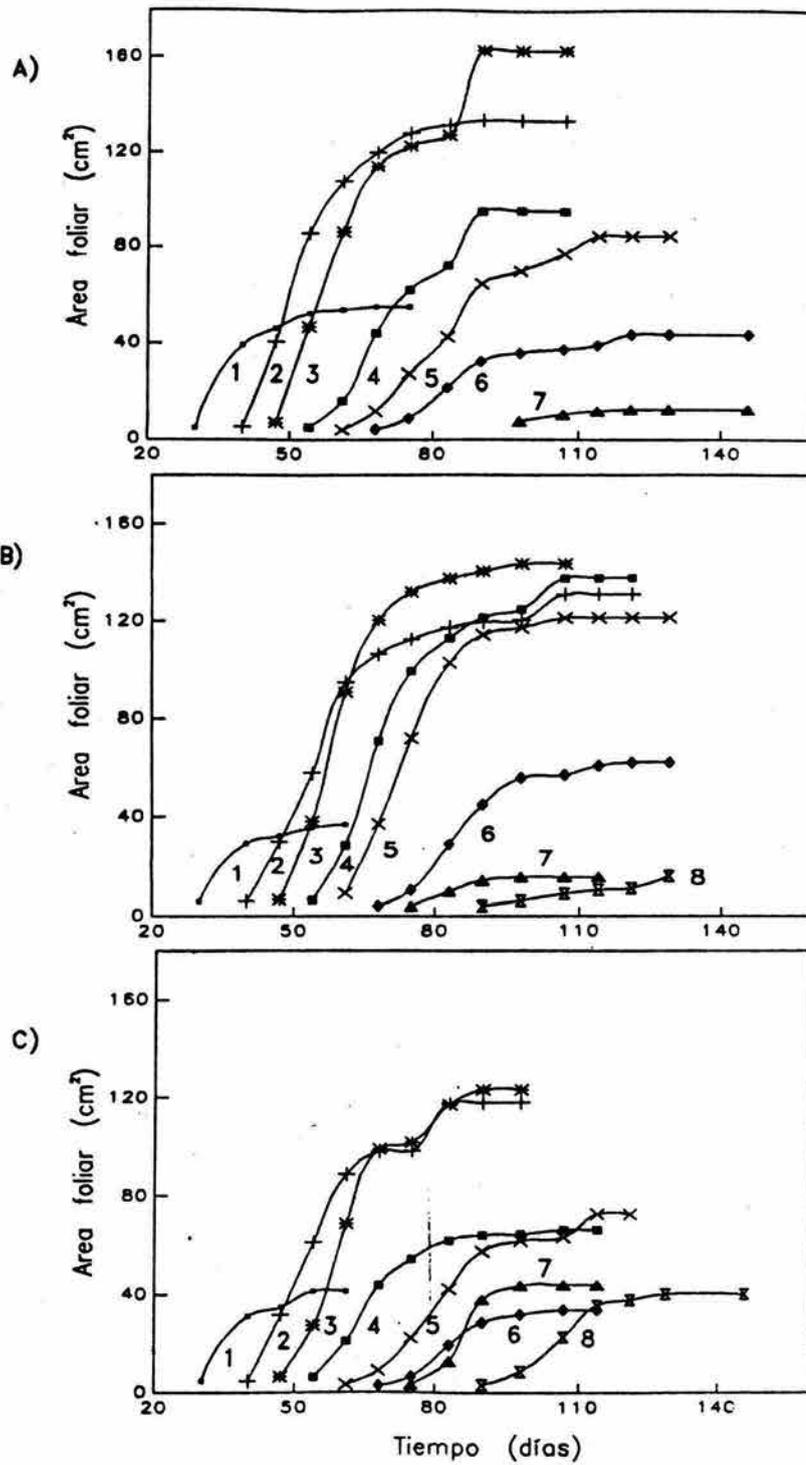


Figura 17. Expansión del área foliar (cm^2) vs tiempo en ocho hojas marcadas en el campo, en cada población: arizona (A), tulyehualco (B) y oaxaca (C).

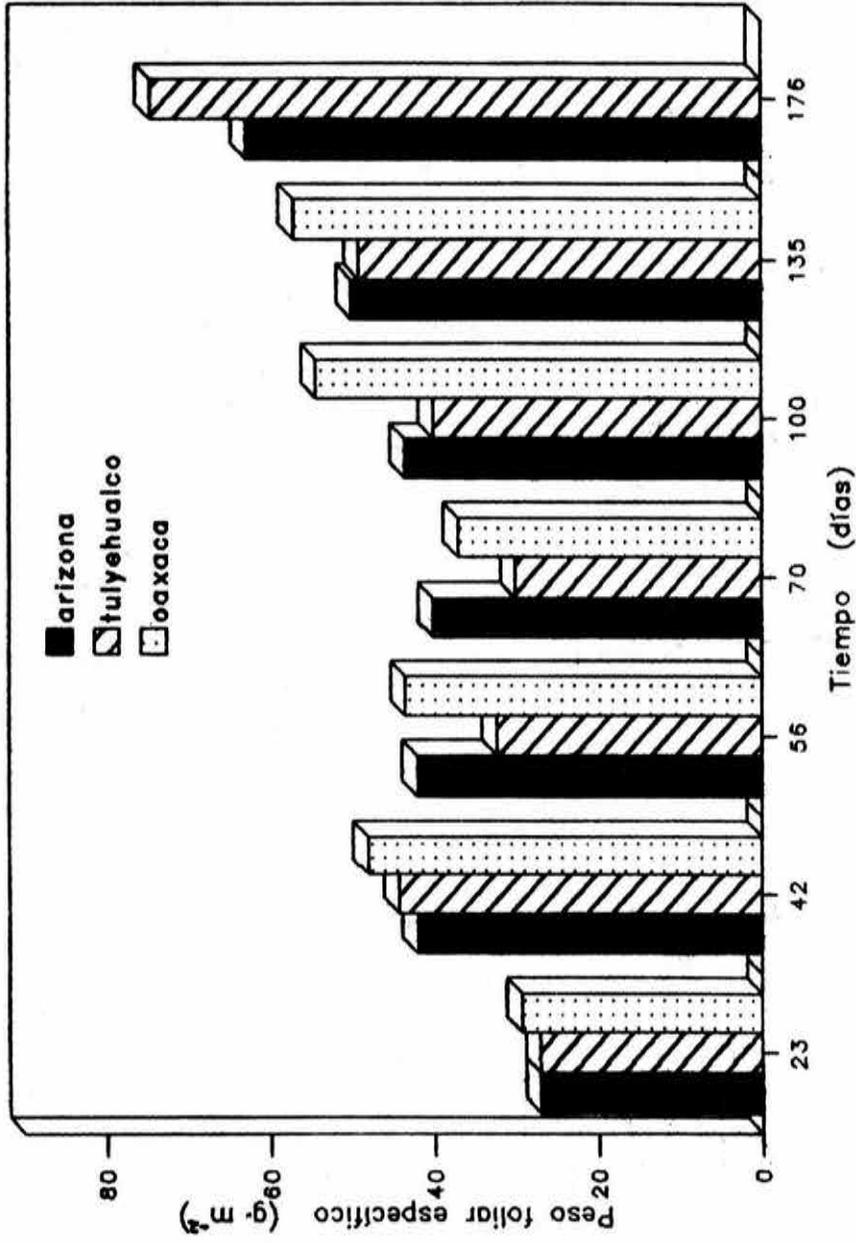


Figura 18. Cambios en el peso foliar específico (P.F.E.), durante el ciclo biológico anual de las plantas en las tres poblaciones estudiadas.

poblaciones; posteriormente hay un incremento a los 42 d y una disminución a los 70 d. En esta fecha tulyehualco tiene el valor mas bajo ($30 \pm 3.9 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$, $\bar{X} \pm \text{E.E.}$ con $n=4$). No obstante, en la etapa de reproducción existe un incremento al final del ciclo de vida (176 d) siendo el PFE de tulyehualco ($74.5 \pm 10 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$) el valor mas alto comparado con el de arizona y oaxaca.

VI.7.- TASA DE CRECIMIENTO RELATIVO SUBINDIVIDUAL

Es importante notar que la tendencia del crecimiento relativo en cada componente de la planta es similar al individual. Existen diferencias en la TCR_p máxima entre las distintas partes del individuo en cada población (Fig. 19). Al comparar las tres poblaciones, arizona presenta la TCR_p máxima durante la etapa vegetativa (23 d) en: raíz (0.208 ± 0.01 ; $\bar{X} \pm \text{E.E}$ con $n=4$), tallo (0.204 ± 0.009) y hoja (0.174 ± 0.01) $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{d}^{-1}$ (Fig. 19), después oaxaca en orden decreciente: raíz (0.181 ± 0.019), tallo (0.171 ± 0.016) y hoja (0.149 ± 0.015) $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{d}^{-1}$ y por último tulyehualco: raíz (0.149 ± 0.009), tallo (0.15 ± 0.012) y hoja (0.136 ± 0.011) $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{d}^{-1}$. Este orden coincide con el valor más alto de cada población pero a nivel de individuo. Es importante hacer notar que cuando la TCR_p de las estructuras vegetativas alcanzan un valor de cero la inflorescencia (Fig. 19) aún presenta una tasa positiva de crecimiento.

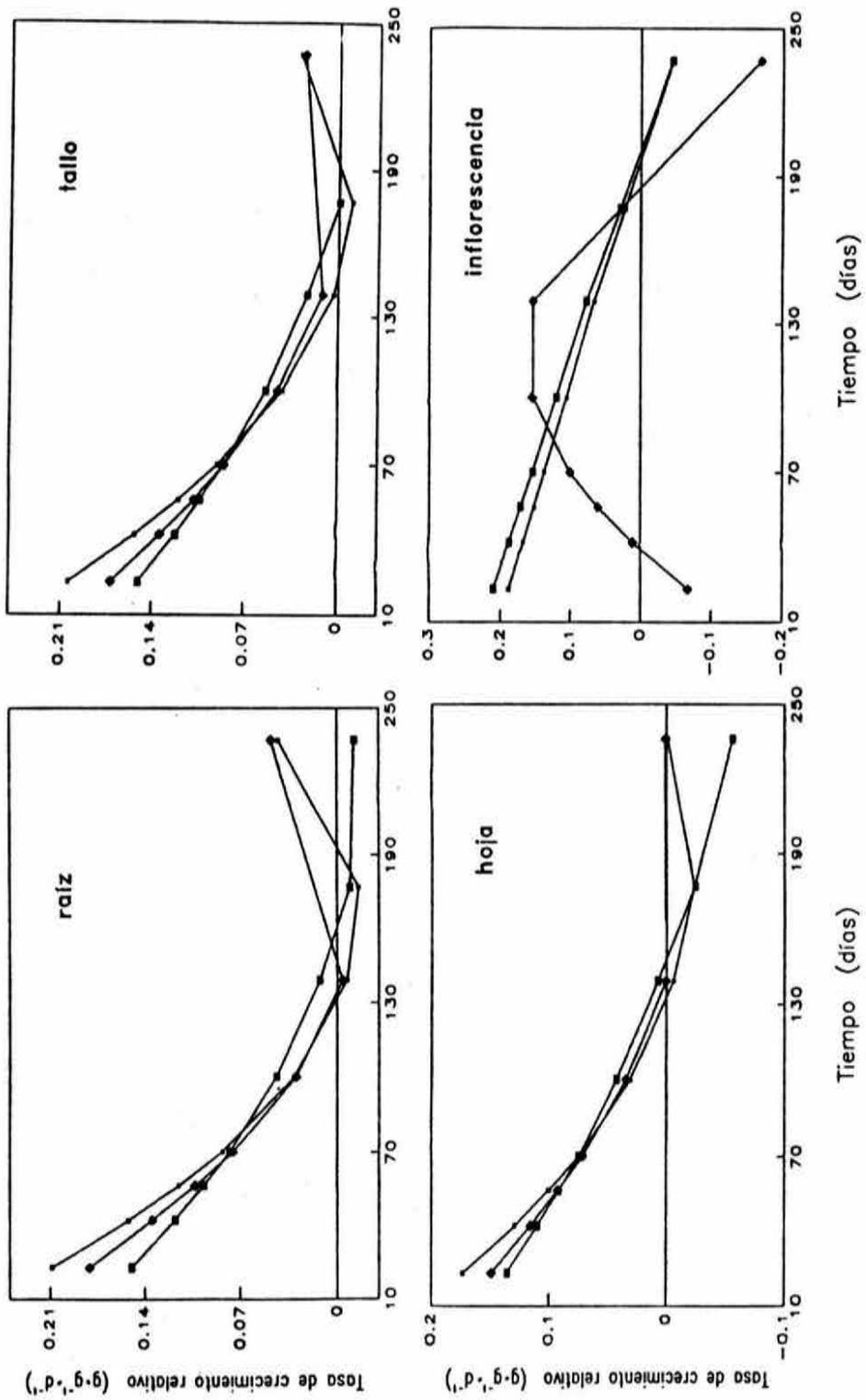


Figura 19. Comparación de la tasa de crecimiento relativo en peso seco ($g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$) entre poblaciones vs tiempo, de raíz, tallo, hoja e inflorescencia.

VII.— DISCUSION

A).— SOBRE LA METODOLOGIA UTILIZADA

En relación al diseño de la parcela del cultivo experimental planteado (Fig. 4) para la evaluación del crecimiento en este estudio, podrían hacerse algunas sugerencias para estudios posteriores, después de las observaciones que se realizaron durante el trabajo de campo:

- 1). En primer lugar es importante mencionar que en la parcela del cultivo experimental establecida para este estudio no consideramos subparcelas con repeticiones, ya que en este caso nuestro objetivo consistía en determinar, precisamente en condiciones naturales de la región de Chalco, la variación morfofisiológica de tres poblaciones de amaranto como resultado de la interacción de factores bióticos y abióticos, lo cual nos refleja la variabilidad genética de *Amaranthus hypochondriacus* L.

- 2). A pesar de que se planeó el establecimiento de un número total de plantas por población suficiente para tomar una muestra óptima de individuos (de 6 a 8), esto no fue posible porque las plantas presentaron manifestaciones de daño que afectaron su crecimiento e incluso no llegaron a la etapa de madurez biológica. Estas observaciones coinciden con los síntomas de algunas plagas y enfermedades reportadas por Espitia (1986c) en amaranto; como la incisión en la base del tallo producida por larvas de *Lixus truncatulus* F., al hacer una serie de galerías en la base

del tallo principalmente, ya que también se observaron estos síntomas pero en todo el tallo hasta el ápice de la inflorescencia causado por otro barrenador de tallo (que aún no ha sido identificado). En casos severos el tallo queda completamente hueco motivo por el cual se presenta un alto porcentaje de acame, en otros casos la planta se marchita y muere. La incidencia de esta plaga es de julio a octubre.

Otro síntoma fue el daño tanto a hojas jóvenes como a las semillas inmaduras causado por una chinche (*Lygus lineolaris* P. de Beau). En México se le encuentra en todas las zonas productoras de amaranto. Por otra parte, los primordios florales presentaron signos de daño producidos por la plaga del gusano verde (larva de Lepidóptero).

También observamos el enverdecimiento de la inflorescencia, de acuerdo con Espitia (1986c) este es una enfermedad y se presenta cuando la planta llega a la madurez biológica: la inflorescencia en lugar de secarse enverdece e inicia un segundo crecimiento, las brácteas y los tépalos se convierten en pequeñas hojas. Por otra parte y de acuerdo con Grubben y Sloten (1981) la chinche y el barrenador de tallo son las plagas que mas afectan al amaranto.

En estudios posteriores, considero muy importante tomar en cuenta estas observaciones, ya que los daños causados al amaranto por estas plagas y enfermedades son preocupantes y deberían tomarse mas en cuenta en las zonas productoras de amaranto.

- 3). Seguir un método de siembra directo porque es el mas utilizado en las regiones donde se cultiva el amaranto, sin embargo cuando es para consumo de verdura, es transplantado en el campo cuando la plántula presenta cuatro hojas verdaderas.
- 4). Es conveniente realizar otros estudios comparativos

intraespecíficos (similares a esta tesis) y también interespecíficos, donde se evalúe el crecimiento de más poblaciones de amaranto para tener una mayor variabilidad genética representada dentro de una especie, por un lado; así como de varias especies de amaranto, para tener mayor representación de la variabilidad genética de *Amaranthus* spp., por otro lado.

- 5). En relación al manejo del cultivo experimental, se podría incrementar la distancia entre plantas para evitar principalmente algún efecto de competencia por luz en la parte aérea (follaje), ya que en este caso la densidad de siembra de 4 plantas/m² (Fig. 4) fue insuficiente por la gran altura promedio alcanzada del individuo y el alto grado de ramificación (Fig. 6 A).

Durante la etapa experimental de este estudio y considerando las condiciones naturales en que se realizó, fue difícil el control de algunas variables y su interacción como la herbivoría, la interacción directa a nivel de raíces entre los individuos estudiados y las condiciones microclimáticas de las plantas, son algunos de los problemas a los que nos enfrentamos cuando se desean hacer estudios en condiciones naturales. Cabe mencionar que el daño causado por la herbivoría en el amaranto puede ser considerado como tema de estudio en investigaciones posteriores.

Es importante mencionar, entre otras posibles fuentes de error asociadas con el método de muestreo destructivo de las plantas (cosechas), fué la relacionada con el tiempo de transportar las plantas del campo al laboratorio después de la cosecha, ya que durante este tiempo la biomasa decrece por respiración, representando una pérdida en el peso por individuo. Al respecto lo más indicado sería contar con un medidor de área foliar en el campo, así como separar y secar ahí mismo el material biológico fresco para tratar de aminorar este problema.

Otra fuente de error, fué la pérdida de biomasa de raíz

debido a lo difícil de obtener la raíz completa debido a la profundidad que alcanzaron las raíces primarias y secundarias tan delgadas que conforman el sistema radicular de las plantas de amaranto en el campo.

Por tanto es importante considerar estos factores como fuente de error, en el análisis e interpretación de los resultados obtenidos y tratar siempre de reducir estos errores en la medida que sea posible.

B) .- SOBRE LOS RESULTADOS

Los resultados que arrojan las diferentes formas de análisis del crecimiento a nivel de individuo y subindividual utilizadas en este estudio, revelan una gran variación morfofisiológica en las plantas de tres poblaciones de *A. hypochondriacus* L. estudiadas, que puede explicarse en términos agroecológicos y fisiológicos.

1.- Crecimiento en altura

En relación a las diferencias significativas del crecimiento de altura/planta y el largo de inflorescencia entre poblaciones ($p < 0.05$) durante el ciclo biológico (Tabla 1), estas podrían estar relacionadas con el manejo del cultivo, por un lado, y por las formas de utilización de cada población por otro; ya que Oaxaca presenta inflorescencias muy cortas y por tanto menor producción de semilla y mayor de follaje, mientras Arizona y Tulyehualco con mayor producción de semilla relacionada con inflorescencias más largas.

Estos resultados coinciden con los reportados por Espitia (1986a) y Kauffman (1992). Donde el tipo 'Azteca' (Arizona y Tulyehualco) y el 'Mixteco' (Oaxaca) alcanzan alturas superiores a los 2 m. Estas diferencias básicamente están asociadas al manejo del cultivo de amaranto. Es decir, que a bajas densidades

de siembra, como en este caso de 4 plantas/m² (Fig. 4), en condiciones óptimas de humedad y de nutrientes, las plantas son más vigorosas, presentan mayor altura y gran número de ramas laterales así como de inflorescencias aunque de menor tamaño.

En la definición de Bradshaw (1965) de la plasticidad fenotípica como "una medida en que la expresión de características individuales de un genotipo cambian por el efecto de la variación ambiental", queda excluida la variación originada por factores internos que influyen en el desarrollo del individuo, como su estado ontogénico, la relación alométrica entre dos o más variables, el desarrollo de órganos, etc. De acuerdo a ésta definición, los resultados del crecimiento en altura/planta deben ser la expresión de la plasticidad fenotípica de *A. hypochondriacus*, en respuesta al manejo del cultivo.

2.- Patrón de crecimiento en materia seca

Los modelos de crecimiento en materia seca/planta de tipo cuadrático, obtenidos por el programa en computadora de Hunt y Parsons (1981) a partir de la transformación logarítmica de los datos de peso (Fig. 7 B), permitieron comparar las poblaciones estudiadas. Estos indican que la velocidad del crecimiento es alta en los primeros 90 días y muy similar el valor máximo de crecimiento en las poblaciones hasta el final del ciclo biológico.

Además es importante observar que no hay diferencias notorias entre poblaciones debido a que los modelos ajustados reducen la variación de los datos originales, lo que permite generalizar la respuesta de las poblaciones estudiadas y compararlas. Por ejemplo, la respuesta de curvas ajustadas permite determinar si las diferencias entre las curvas reales (Fig. 7 A) se deben a la variabilidad del material genético o a errores de muestreo.

En lo referente a las diferencias de materia seca/planta,

estas no son significativas entre poblaciones (Tabla 2), lo que coincide con la poca variación mostrada en las curvas ajustadas de las poblaciones estudiadas.

En relación al patrón de crecimiento de materia seca/planta de tulyehualco y arizona (Fig. 7 A) es similar al reportado por Díaz-Ortega *et al.* (1990) de *A. hypochondriacus*, en que tiende a alcanzar un valor máximo de producción de materia seca y desciende al final del ciclo biológico.

El patrón de incremento en materia seca/planta puede estar relacionado con la duración del ciclo biológico de las poblaciones, que es de 10 meses de acuerdo con Espitia (1986a). Es posible que el ciclo biológico de Oaxaca sea más largo, ya que la producción de materia seca sigue aumentando al final del experimento (237 días), a diferencia de Arizona y Tulyehualco donde esa disminución al final podría indicar que su ciclo biológico ha concluido.

Es importante mencionar que en Oaxaca se hicieron siete cosechas y no ocho, la que faltó es precisamente a los 177 días después de la germinación (Tabla VI), debido a que no fue suficiente el número de plantas programado por las razones arriba mencionadas, en que Tulyehualco y Arizona alcanzaron el promedio de peso seco más alto por planta. Y puede ser que en Oaxaca haya tenido también la mayor producción de materia seca a los 177 días y que este haya disminuido a los 237 días en que supuestamente es el valor máximo. Considerando que en el momento de la última cosecha las plantas tenían 8 meses de edad.

Por otra parte, la tendencia del incremento de materia seca por planta es similar a la de órganos a excepción de hoja (Fig. 9), la cual podría tener la misma explicación. Resultados similares han sido reportados por Díaz-Ortega *et al.* (1990) en *A. hypochondriacus* en que la tendencia en el incremento de materia seca de raíz, tallo y hojas después de alcanzar la mayor producción desciende al final del ciclo biológico, no así en inflorescencia; cuyo patrón descrito por estos autores es diferente, ya que al final del período experimental tiene la mayor producción de biomasa y esta no disminuye.

En relación al rendimiento de semilla obtenido para arizona (212 g) y tulyehualco (283 g), este es muy alto comparado con el reportado por Espitia (1986a) para *A. hypochondriacus* tipo 'Azteca' (58.8 g). Estos resultados muy posiblemente estén relacionados con el manejo del cultivo, ya que este autor no menciona a que densidad de siembra obtuvo este resultado, mientras que los resultados de estas poblaciones fueron obtenidos a una densidad de 4 plantas/m².

Considerando que es muy similar el clima del lugar de origen de la población oaxaca (templado subhúmedo) al de Chalco reportado por Reyna (1989), se esperaría obtener resultados semejantes a los de ésta tesis, si se realizara un estudio similar en la región de Oaxaca de donde proviene. Sin embargo sería interesante estudiar la respuesta de esta población en zonas de clima seco y determinar si los resultados de oaxaca son la expresión de características genéticas seleccionadas en *A. hypochondriacus* por el hombre o son la respuesta a condiciones ambientales, o ambas razones.

3.- Contenido de nitrógeno total

Los resultados del contenido de nitrógeno/planta indican que los valores máximos de N de arizona y tulyehualco se presentan en la cosecha VII y de oaxaca en la cosecha VIII (Tabla 4). Sin embargo, estas diferencias entre poblaciones no son significativas, pero en el período de 70 a 237 días las diferencias son significativas (Tabla 5).

Estas diferencias en el tiempo, posiblemente están relacionadas con los cambios ocurridos al inicio de la floración (60 días después de la germinación en arizona y tulyehualco y a los 108 días en oaxaca), como la retranslocación de N a las estructuras reproductivas.

En relación a las diferentes formas en que se encuentra el N en plantas, Millard (1988) plantea que en respuesta al suministro de N (p. ej. en terrenos de cultivo), el N es acumulado al formar la estructura de la planta en contraste con

el almacenamiento de N en el tejido, el que implica ser reutilizado posteriormente para el mantenimiento o crecimiento de estructuras vegetativas o reproductivas. En consecuencia la acumulación de N afecta la tasa de crecimiento de las plantas, a diferencia del almacenamiento que no la altera.

Por ejemplo, en un cultivo experimental de *A. hypochondriacus* fertilizado con N da como resultado alto rendimiento y contenido de proteína en la semilla (Trinidad *et al.* 1986; Alejandr  y G mez, 1986 y Morales *et al.*, 1986). As  mismo varios autores (*in* Trinidad *et al.* 1986) reportan que el porcentaje de prote na es mayor al aumentar la fertilizaci n nitrogenada y puede alcanzar valores de 27% de N foliar y 16% por planta, antes de iniciarse la floraci n. Lo que indica que *A. hypochondriacus* es muy eficiente en la absorci n de N, relacionada con la capacidad fotosint tica de especies C₄.

En relaci n al costo de N en la econom a de las plantas, Schmitt y Edwards (1981 *in* Millard, 1988) concluyen que en especies C₄ (como *Amaranthus* spp.) este costo es m s bajo que en especies C₃, debido al mecanismo m s eficiente de concentraci n de CO₂ de la fotos ntesis C₄. De acuerdo con Huffaker (1982), esto est  relacionado con el menor contenido de RUBISCO en especies C₄ (de 4-10% del total de prote na soluble), comparado con las especies C₃ (40-80%) (*in* Millard, 1988).

Considerando la definici n de Chapin (1980) de la eficiencia en el uso de nutrientes como la cantidad de materia seca producida por gramo de nutriente, p. ej. N (g peso seco/g N), es importante en investigaciones futuras sobre el uso eficiente de nutrientes en amaranto, comprobar si realmente la abundancia de prote na en hojas y semillas as  como altas concentraciones de nitratos, determinan su eficiencia en el uso de n trgeno, relacionada con las caracter sticas fotosint ticas de *Amaranthus* spp. (especies C₄).

4.- Asignación de recursos:

4.1.- Patrón de asignación de biomasa

En lo referente al patrón de asignación de biomasa en arizona y tulyehualco, donde existe mayor asignación de biomasa a tallo y hojas durante la etapa vegetativa (Fig. 9), este puede estar relacionado con el crecimiento absoluto de materia seca de estos órganos en la fase exponencial del crecimiento de las poblaciones (Fig. 8). Esto se explica por la función que realiza el tallo, principalmente como órgano de soporte y conducción, mientras que la hoja o fuente sintetiza los fotosintatos necesarios para la actividad metabólica de estructuras de demanda y en general del individuo. En algunos estudios como Antonovics (1980); Sicher (1986); Harper (1989) y Chiariello *et al.* (1989) es utilizada esta terminología fisiológica en plantas.

Sin embargo, en la etapa de reproducción la asignación a estructuras reproductivas es mayor de 50% del total de materia seca. Lo que indica que tulyehualco y arizona poseen un alto esfuerzo reproductivo dado por la alta proporción de biomasa de inflorescencia en relación a la biomasa/planta. En este caso, probablemente las hojas proveen recursos a las estructuras reproductivas a través de la retranslocación de nutrientes y reubicación de fotosintatos.

Un patrón de asignación de biomasa en *A. hypochondriacus* similar ha sido reportado por Díaz-Ortega *et al.* (1990) en que la asignación es mayor a inflorescencia y tallo en la etapa reproductiva debido principalmente por la forma de utilización de esta especie para la producción e semilla. A diferencia de oaxaca con mínimo esfuerzo reproductivo (Fig. 11) y mayor cantidad de biomasa asignada a hoja y tallo. Sin embargo, es posible que el esfuerzo reproductivo de oaxaca si se hubiera prolongado el experimento sea igual a arizona y tulyehualco pero mas tardío.

Este patrón de asignación de biomasa puede explicarse en base a dos factores, por un lado a la selección artificial en el proceso de domesticación de la especie, por la forma de utilización del cultivo, y por la respuesta morfofisiológica a las condiciones ambientales de Chalco, por otro. Resultados similares han sido reportados por Antonovics y Primack (1979 *in* Antonovics, 1980) al estudiar ocho poblaciones de hábitats contrastantes. Estos autores indican que los cambios en el patrón de asignación son explicados por el 22% de variación genética significativa entre poblaciones y un rango de 40-60% en la retranslocación a estructuras reproductivas.

Por lo anterior, puede decirse que arizona y tulyehualco son poblaciones domesticadas en que el interés principal radica en la mayor producción de semillas, en contraste con oaxaca que ha sido seleccionada para verdura. Por lo tanto, la selección artificial probablemente favorece este patrón específico de asignación maximizando el rendimiento agronómico.

Es importante mencionar, que la etapa vegetativa demasiado larga y bajo rendimiento de semilla relacionado con la forma de utilización para verdura de oaxaca, no significa que sea menos domesticada comparada con las otras poblaciones, porque posiblemente si el período experimental se hubiera prolongado, tal vez aumentaría la asignación a estructuras de reproducción y el patrón de asignación de biomasa sería similar al tipo 'Azteca'.

4.2.- Patrón de asignación de nitrógeno

Las diferencias en el patrón de asignación de N en la etapa de reproducción en las poblaciones estudiadas (Fig. 10) puede explicarse porque existe retranslocación de N principalmente de hojas y menor de raíz a estructuras reproductivas. Pitman y Cram (1977) demuestran que disminuye la capacidad de absorción radicular con la edad de las plantas y por tanto, la retranslocación de nutrientes ocurre principalmente de hojas que

senescen hacia el desarrollo y crecimiento de semillas en cereales (*in* Chapin, 1980).

Cabe mencionar que la síntesis de fotosintatos esta sujeta a los requerimientos de las regiones de demanda como raíz y estructuras meristemáticas. En la reproducción casi 3/4 partes del contenido de N total esta asignado a estructuras reproductivas en arizona y tulyehualco, lo que apoya la hipótesis del mayor esfuerzo reproductivo de estas poblaciones, sin embargo oaxaca empieza a asignar mas N a inflorescencia y tallo en la última cosecha. No obstante, es posible que oaxaca alcance igual esfuerzo reproductivo a las otras poblaciones, pero en este caso es tardío como se mencionó en la asignación de biomasa.

Resultados similares han sido reportados por Díaz-Ortega *et al.* (1990) al patrón de asignación de nitrógeno en *A. hypochondriacus* durante la etapa de reproducción donde se asigna mas N a inflorescencia y tallo mientras disminuye drásticamente la asignación a hojas.

Por otra parte, Hirose (1987) plantea que la asignación de biomasa y de N entre órganos, puede estar controlada por la concentración de N de la planta, basandose en un modelo de crecimiento vegetativo con *Polygonum cuspidatum*.

Es importante mencionar que la retranslocación de N a la producción de semilla es generalmente efectuada secuencialmente de hojas más viejas a las más jóvenes (determinando así la longevidad foliar), siendo las enzimas fotosintéticas los primeros compuestos nitrogenados hidrolizados y retranslocados a las regiones de demanda (afectando así la capacidad fotosintética de las hojas) (Castellanos, 1989). Este mecanismo para cubrir los costos incurridos durante la reproducción por el individuo es denominado "autodestructivo" por Sinclair y De Wit (1975) pues requiere la retranslocación de compuestos nitrogenados a partir de la porción vegetativa durante la fase de producción de semillas (*in* Castellanos, 1989).

Al comparar el patrón de asignación de recursos como parte de la historia de vida de cada población estudiada, puede

inferirse que a pesar de las condiciones ambientales contrastantes de donde provienen arizona (Arizona E.U. de clima seco) y tulyehualco (Tulyehualco, Edo. de México de clima templado) presentan características similares, tales como etapa vegetativa corta y reproducción temprana, asignan más recursos a reproducción (Figs. 9 y 10) y probablemente proceden de un ambiente impredecible. Por otra parte, la reproducción de Oaxaca (Edo. de Oaxaca de clima templado subhúmedo) es tardía y asigna menos recursos a estructuras reproductivas y el ambiente de donde proviene posiblemente sea más estable y estacionalmente predecible.

Es probable que diferentes tipos de selección están operando en estas poblaciones. Con base en la terminología de Pianka, se podría ubicar a las poblaciones en un gradiente de estrategias *r* y *k* (ver Begon *et al.*, 1986), donde arizona y tulyehualco corresponderían a la selección-*r* mientras Oaxaca a la selección-*k*.

En relación a la historia de vida de las poblaciones estudiadas, los cambios en el patrón de asignación son el resultado de la selección natural o artificial. En este caso *A. hypochondriacus* ha sido cultivada y por tanto sujeta a la selección artificial. En el caso de arizona y tulyehualco, se ha maximizado la asignación a estructuras reproductivas económicamente más importantes (Figs. 9 y 10) y en Oaxaca ha sido seleccionada la asignación al crecimiento vegetativo y se ha minimizado la asignación a estructuras reproductoras, por su forma de utilización como verdura.

Resultados similares han sido reportados por Khan, *et al.*, 1976, Khan & Bradshaw, 1976 (*in* Antonovics, 1980) en dos cultivos de *Linum usitatissimum*, donde se ha seleccionado de manera independiente la producción de fibra y la producción de semilla. Por lo tanto, la selección favorece este patrón específico de asignación maximizando el rendimiento agronómico.

4.3.- Cociente Raíz/Vástago

Otra forma de estudiar los patrones de asignación de recursos, es por medio del cociente Raíz/Vástago (R/V). Durante los primeros 70 días (Fig. 11), el cociente R/V en las poblaciones estudiadas, indica mayor asignación de biomasa subterránea y menor asignación de biomasa aérea de las plantas. Esto puede explicarse porque de acuerdo con Brouwer (1966 *in* Hirose, 1987) y Chapin (1980) el crecimiento radicular es fomentado bajo estrés hídrico y de nutrientes. Por tanto, este cociente es sensible a las condiciones de déficit de agua y/o nutrientes.

Sin embargo, en este caso las condiciones de humedad de las poblaciones estudiadas fueron óptimas, ya que durante la fase experimental (antes de la lluvia) se hicieron riegos manuales. Por lo tanto, la variación del cociente R/V posiblemente esta relacionada con características seleccionadas en el lugar de origen de cada población.

No obstante, los cambios en el cociente R/V pueden ser el resultado de la interacción con factores ambientales de la región de Chalco, donde según el climograma de la estación meteorológica de Chalco (Fig. 3) de mayo a julio la temperatura fluctúa de 16-18 °C precisamente en el periodo de 23-70 días donde se observan los valores mas altos del R/V (Fig. 11) en las poblaciones y la biomasa aérea es mayor que la subterránea (Fig. 10). Estos resultados coinciden con lo reportado por Blackman (1968) para *G. urbanum* donde la parte aérea tiende a incrementarse mientras que la biomasa del sistema radicular disminuye al final del ciclo biológico.

Por otro lado, podría decirse que la respuesta del cociente R/V es el resultado de la interacción entre luz y nutrientes, no obstante en este estudio no se evaluó la respuesta a estos factores. Por tanto estos cambios pueden estar relacionados con los mecanismos de asignación de recursos y la dinámica foliar durante el ciclo biológico de las plantas.

En este sentido, Hunt y Nicholls (1986) han demostrado que

las especies tolerantes al estrés que crecen en condiciones de déficit de nutrientes, en especial las especies ruderales translocan mas biomasa a su sistema radicular (*in* Hirose 1987).

Lo anterior confirma la importancia de la relación del sistema radicular con la parte aérea de la planta, en la obtención de nutrientes como N, por la raíz y la síntesis de fotosintatos en las hojas.

5.- Parámetros de crecimiento individual

El comportamiento de la tasa relativa de crecimiento en peso seco (TCR_p) es similar en las tres poblaciones estudiadas (Fig. 12 A). Este comportamiento puede explicarse por la curva general del crecimiento, en que el valor mas alto de TCR_p que se presenta en la etapa vegetativa coincide con la fase exponencial y la disminución de TCR_p que se presenta en la etapa reproductiva corresponde a la fase sigmoïdal o asintótica (ver Hunt, 1978b y Salisbury, 1978).

La tendencia de este parámetro es muy similar a la reportada por Díaz-Ortega *et al.* (1990) en *A. hypochondriacus* L., Elenes-Buelna y Castellanos (1991) en *Amaranthus* spp. y Sivakumar y Shaw (1978) en *Glycine max* L. (soya).

Por otra parte, al comparar los valores máximos de la TCR_p en cada población (Fig. 12) con la TCR_p promedio obtenida por Elias y Chadwick (1979) en gramíneas comerciales como *Lolium perenne* (centeno blanco) la $TCR_p=0.163-0.186$ g g⁻¹d⁻¹ y en *Trifolium repens* (trébol blanco) $TCR_p=0.156-0.186$ g g⁻¹d⁻¹ se muestra poca variación. Sin embargo, para una misma especie (*Trifolium repens*) dos autores obtuvieron tasas de TCR_p muy diferentes (Grime y Hunt, 1982) $TCR_p=0.18$ g g⁻¹d⁻¹ y (Burdon y Harper) $TCR_p=0.096$ g g⁻¹d⁻¹. Sin embargo, los valores máximos obtenidos estan por abajo de los reportados para *A. hypochondriacus* ($TCR_p=0.354$ g g⁻¹d⁻¹) por Díaz-Ortega *et al.* (1990).

El significado biológico de los valores altos de la TCR_p ,

al inicio de la etapa vegetativa, se explican porque existe mayor eficiencia en la producción de biomasa total por gramo de materia seca/planta, la cual tiende a decrecer al final del ciclo biológico. Los resultados de la TCR_p en condiciones naturales y en plantas anuales son los esperados de acuerdo con Blackman (1968), donde el valor máximo se presenta al inicio del crecimiento vegetativo y el mínimo en el estado de madurez reproductiva (Fig. 12 A). Además, indican que los factores ambientales de Chalco fueron favorables para el crecimiento de estas variedades procedentes de diferentes lugares por no producir un efecto adverso en TCR_p .

Por otra parte, el comportamiento del CAF es similar en las tres poblaciones (Fig. 12 B), es decir en la etapa vegetativa se presenta el valor máximo de este parámetro y decrece al final del experimento. Esta tendencia es comparable con los resultados reportados por Koller *et al.* (1970) en soya (*Glycine max* L.) y por Díaz-Ortega *et al.* (1990) en *A. hypochondriacus* L.

En relación a ésta tendencia, Voldeng y Blackman (1973a) señalan que la edad del cultivo es un factor muy importante que determina la variación del CAF, la cual esta relacionada con sus dos componentes (área foliar específica y la relación de peso foliar).

Por otra parte, los resultados del valor máximo del CAF de las tres poblaciones estudiadas son similares a los reportados por Díaz-Ortega *et al.* (1990) en *A. hypochondriacus* L. ($CAF=0.031 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$); el CAF de arizona ($0.0309 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$) es muy similar, mientras que el CAF de tulyehualco ($0.0211 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$) y de Oaxaca ($0.0208 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$) son diferentes.

Las diferencias iniciales en el CAF de las poblaciones estudiadas, probablemente corresponden a diferencias morfológicas de las plantas determinadas genéticamente, lo que indica un rasgo de diferenciación genética de arizona con respecto a las otras poblaciones; sin embargo el patrón general es similar, ya que las condiciones de luz fueron homogéneas.

El significado biológico del CAF, puede explicarse porque la proporción de área foliar en relación a la biomasa de la

planta (CAF) es alta, la cual tiende a disminuir al aumentar la biomasa del tejido no fotosintético así como por la disminución de biomasa de hojas a los 237 días (Fig. 8).

En relación a la TAN, la tendencia en las poblaciones estudiadas es muy similar (Fig. 12 C) presentando el valor mas alto en la etapa vegetativa. Esta tendencia coincide con la descrita por Thorne (1960 *in* Blackman, 1968) en algunos cultivos como cebada y pepino, y también por Díaz-Ortega *et al.* (1990) en *A. hypochondriacus* L., en estas especies después de alcanzar un valor máximo de TAN, este decrece paulatinamente al final de la reproducción hasta llegar a valores negativos.

El valor mas alto de la TAN de Oaxaca es igual al reportado por Díaz-Ortega *et al.* (1990) en *A. hypochondriacus* L. (TAN=12.4 g m⁻²d⁻¹), mientras que la diferencia es mas notoria al comparar este valor con Arizona y Tulyehualco (Fig. 12 C).

El significado biológico del incremento inicial de la TAN, en la etapa vegetativa se explica por la alta actividad asimilatoria de hojas jóvenes, debido a la demanda de fotosintatos por los tejidos en desarrollo y crecimiento, así como por la baja actividad respiratoria de las diferentes partes de la planta. Por otro lado, la disminución de la TAN con la edad de las plantas ha sido explicada en parte, porque la proporción del tejido respiratorio es mayor al tejido fotosintético y porque disminuye la eficiencia fotosintética por unidad de área relacionada con la longevidad foliar, además la respiración como factor interno puede ser determinante en el período tardío del crecimiento de acuerdo con Williams (1946).

Cabe señalar que las tasas de crecimiento (TCR_p y TAN) negativas que se presentan en las poblaciones estudiadas, pueden explicarse en gran parte a las varias formas de pérdida de biomasa, mencionadas por Körner (1991) (Tabla I), durante el ciclo biológico de las plantas, como el recambio de raíz secundaria, la mortalidad o recambio foliar en la parte aérea de la planta, la translocación de carbono a simbiontes y por los productos de exudación radicular.

Es importante mencionar, que la TAN de la población Arizona

tiende a aumentar después de haber alcanzado un valor negativo en la etapa tardía del ciclo biológico, este hecho tiene que ver principalmente con el control que ejercen algunos tejidos, en este caso las semillas, al demandar productos para su desarrollo y crecimiento.

Otra explicación puede ser el enverdecimiento de la inflorescencia del amaranto, el cual es una manifestación anormal de brácteas y tépalos, puede representar una aportación adicional de fotosintatos que explica el ligero aumento en la TAN. Cabe mencionar que este comportamiento coincide con un incremento de la TCR_p en esta población al final del ciclo biológico (Fig. 12 A).

En términos ecológicos, es importante notar que al presentarse un cambio positivo o negativo producido por algún factor ambiental como luz, la respuesta del CAF y TAN de las poblaciones en el período de 42-100 días (Figs. 12 B y C) altera de alguna forma la TCR_p , ya que a altas intensidades de luz, la TAN tiende a aumentar mientras que CAF disminuye como ocurre en este caso, es decir que la actividad asimilatoria alta compensa de alguna forma la superficie foliar reducida, mientras que la TCR_p tiende a ser constante.

Por otra parte, Chapin (1980) plantea que las plantas que habitan un ambiente deficiente en recursos tienden a presentar tasas de crecimiento más bajas que las plantas de ambientes ricos en recursos, como los terrenos fertilizados para cultivo.

6.- Crecimiento y demografía de hojas

Los modelos de crecimiento de área foliar/planta de tipo cuadrático, obtenidos por el programa en computadora de Hunt y Parsons (1981) a partir de la transformación logarítmica del área foliar (Fig. 13 B), permitieron comparar las poblaciones estudiadas. Estos indican que la velocidad del crecimiento es alta en los primeros 90 días y muy similar el valor máximo de crecimiento en las poblaciones hasta el final del ciclo

biológico.

Además es importante observar que no hay diferencias notorias entre poblaciones debido a que los modelos ajustados reducen la variación de los datos originales, lo que permite generalizar la respuesta de las poblaciones estudiadas y compararlas. Por ejemplo, la respuesta de curvas ajustadas permite determinar si las diferencias entre las curvas reales (Fig. 13 A) se deben a la variabilidad del material genético o a errores de muestreo.

En lo referente a los valores absolutos del área foliar/planta las diferencias son significativas ($p < 0.05$) entre poblaciones (Tabla 11). Es importante mencionar que el parámetro de área foliar responde fundamentalmente a la variación de luz, sin embargo no es el caso de las poblaciones estudiadas, ya que estas crecieron en condiciones homogéneas de luz. Estas diferencias pueden ser la respuesta a las condiciones ambientales de Chalco.

El patrón de crecimiento en área foliar de arizona y tulyehualco (Fig. 13 A) es similar al reportado por Díaz-Ortega *et al.* (1990) en *A. hypochondriacus* en que después de alcanzar la producción mas alta de área foliar desciende al final del ciclo biológico.

El comportamiento de la curva del número de hojas en tallo principal de las poblaciones estudiadas (Fig. 14) es similar al descrito por Stern (1965), es decir, después de alcanzar un valor máximo de producción de hojas este decrece (*in* White, 1979). Por otra parte, Bazzaz y Harper (1977) reportan en *Linum usitatissimum* un incremento exponencial de hojas en la etapa vegetativa hasta alcanzar un máximo y decrece durante la etapa reproductiva.

En general, tanto el número de hojas/planta como la longevidad foliar, decrecen al incrementarse la densidad de siembra (White, 1979). Entendido el número de hojas/planta como el resultado de los nacimiento menos la mortalidad de hojas.

Por otro lado, tulyehualco presentó el menor número de hojas (47), comparado con los resultados reportados por Stern

(1965) en un cultivo de *Trifolium subterraneum*, con la producción máxima de hojas de 35 a una densidad de siembra de 4 plantas/dm².

En relación a la sobrevivencia foliar, en la población arizona las cohortes de la 2-7 presentan curvas de tipo I (Fig. 15 A), donde el recambio foliar se inicia y es lento poco antes de la floración (60 días después de la germinación), y a los 140 días durante la reproducción se acentúa el recambio foliar, principalmente las primeras tres cohortes. Mientras en tulyehualco (Fig. 15 B) el recambio foliar se inicia antes de la floración en las cohortes 2-7 (con patrón intermedio entre los tipos de curvas I y II), pero este se acentúa a los 100 días después de la germinación, durante la etapa reproductiva, sobre todo las primeras cuatro cohortes. Por último, en oaxaca se presenta un patrón intermedio entre los tipos de curvas I y II (Fig. 15 C), donde el recambio foliar se inicia a los 50 días después de la germinación y es lento en las ocho cohortes, y continúa así durante la etapa reproductiva.

Resultados similares a estas poblaciones de *A. hypochondriacus*, principalmente a arizona, han sido reportados por Bazzaz y Harper (1977) en *Linum usitatissimum* con curvas de sobrevivencia de tipo I, donde la esperanza de vida es alta en el período inicial y la mortalidad baja, mientras al final del ciclo biológico de las plantas el recambio foliar es marcado.

En general, todas las cohortes poseen alta sobrevivencia (hojas longevas), principalmente en la etapa vegetativa de las plantas a excepción de la cohorte 1, lo cual es muy importante para la reproducción, por la gran contribución de fotosintatos (por las altas tasas de crecimiento) que son retranslocados de las hojas a las estructuras reproductivas.

En relación al recambio foliar tardío y lento de las poblaciones estudiadas, posiblemente se debe a la baja densidad de siembra (4 plantas/m²) debido al efecto que tiene el manejo del cultivo en la dinámica foliar, como lo demuestran Bazzaz y Harper (1977) en *Linum usitatissimum*. Estos autores reportan que a densidades altas de siembra el recambio foliar es alto y se

inicia antes, mientras que la producción de hojas es lenta. Por otra parte, al reducir la intensidad de luz, la velocidad del recambio foliar es lenta y las hojas son más longevas.

Considerando la expansión foliar, es importante observar otra similitud entre arizona y oaxaca en el comportamiento de las cohortes. Esto se explica por el menor número de hojas con mayor expansión foliar (Fig. 17 A y C) se ve compensado con mayor cantidad de hojas en tallo principal, mientras que en tulyehualco más hojas (Fig. 18 B) con gran expansión compensan la menor cantidad de hojas en tallo principal.

Es importante mencionar que los cambios en la actividad fotosintética con la edad de la hoja, muestra un comportamiento típico, es decir en el inicio del crecimiento foliar la actividad se incrementa hasta llegar a un máximo y desciende con la edad de la hoja.

Ahora es importante mencionar que estos resultados del número y crecimiento de hojas "*in situ*" en las poblaciones estudiadas pueden estar relacionados con la gran plasticidad fenotípica que presentó *A. hpochondriacus*, en respuesta a las condiciones ambientales de Chalco.

Con frecuencia, el recambio foliar está relacionado con el crecimiento y asignación de recursos, de acuerdo con Thomas y Stoddart (1980) la senescencia foliar está asociada con la deficiencia de N, como consecuencia de la retranslocación de N hacia el crecimiento reproductivo (*in* Millard 1988).

Por otra parte, existe una relación entre el tamaño foliar y el tiempo al que son exportados los fotosintatos, de acuerdo con Geiger (1975) la hoja empieza a exportar fotosintatos cuando alcanza el 35-40% de su tamaño total (*in* Harper 1989), y la velocidad a la que alcanza este tamaño parece estar determinada por las relaciones hídricas de la planta (Schulze *et al.* 1983 *in* Harper 1989).

Antes de la senescencia foliar, más del 90% del N total y P de la hoja, son retranslocados a la reproducción antes de la abscisión foliar (Williams, 1948, 1955 y Brady, 1973 *in* Chapin, 1980). Al respecto, la senescencia foliar puede tener

implicaciones ecológicas muy importantes para las plantas, al representar un medio de protección para evitar o resistir el estrés a factores como agua o nutrientes.

En relación al Peso Foliar Específico (PFE) mínimo (Fig. 18), este indica que la proporción del peso foliar es menor y el área foliar es mayor durante la etapa vegetativa de las poblaciones estudiadas, por tanto la alta actividad fotosintética de la lámina foliar esta estrechamente relacionada con las tasas de crecimiento máximas de TAN (Fig. 12 C), TCR_p total (Fig. 12 A), TCR_a (Tabla 10) y la TCR_p de hojas (Fig. 19) y no con el peso foliar, al mismo tiempo, el alto porcentaje de biomasa y N que las plantas asignan a las hojas (Figs. 9 y 10, respectivamente) indica que está relacionado con el área foliar también. Por otra parte, en la etapa reproductiva las tasas de crecimiento mínimas están relacionadas con el alto peso específico de la hoja, es decir que la proporción de peso foliar es mayor y menor el área foliar en esta etapa del ciclo biológico de las poblaciones estudiadas.

Resultados similares han sido reportados por Natr (1975) y Osman *et al.* (1977), los cuales muestran que existe una relación inversa del CAF con el PFE, ya que cuando el CAF aumenta el PFE disminuye y viceversa (*in* Hunt *et al.*, 1985). Esta variación del PFE, de acuerdo con Hirose (1987) esta regulada por la concentración de N foliar, y la TAN depende de la concentración de N por unidad de área foliar.

Esto se puede explicar por los cambios en la actividad fotosintética foliar, ya que se ha demostrado que esta actividad es mayor en hojas jóvenes siendo de gran valor para la planta principalmente en la etapa vegetativa, por ejemplo Harper (1989) muestra que la alta capacidad fotosintética en pepino se mantiene poco tiempo después de la expansión foliar total y con tendencia a disminuir.

Algunos autores como Brouwer (1966 *in* Hirose, 1987) y Chapin (1980) han dado una explicación en términos ecológicos, demostrado que las plantas al estar sujetas a condiciones de estrés hídrico o de nutrientes, el peso foliar por unidad de

área se incrementa mientras se reduce el área de la hojas.

7.- Tasa de crecimiento relativo subindividual

El comportamiento de la TCR_p a nivel subindividual (Fig. 19) es muy similar a la TCR_p de la planta (Fig. 12 A). Esto nos indica que el crecimiento de los órganos presenta un ciclo a la par con el ciclo biológico de las plantas, caracterizado por una fase exponencial y una fase asintótica de acuerdo a la curva general del crecimiento. Una diferencia importante en la TCR_p de raíz y tallo con respecto a hoja al final del período experimental, donde se observa un ligero aumento de esta tasa, lo que puede deberse a la alta producción de biomasa de estos órganos al final del ciclo biológico de las plantas (Fig. 8).

Es interesante observar que los valores de la TCR_p de raíz, tallo y hoja en la población arizona resultan ser los mas altos comparados con las otras poblaciones. Esto coincide a su vez, con los valores mas altos alcanzados por la misma población en las tasas de crecimiento por planta (Fig. 12). Posiblemente esto se deba a que esta población fue llevada de México a Arizona, E.U. donde fue mejorada, lo que permitió que respondiera favorablemente a las condiciones ambientales de Chalco contrastantes con las de Arizona.

Estos resultados coinciden con los reportados por Díaz-Ortega *et al.* (1990) en los diferentes órganos, donde la tendencia de la TCR_p es muy similar, presentando el valor mas alto en la etapa vegetativa el cual disminuye al final. Sin embargo los valores obtenidos por estos autores en *A. hypochondriacus* L. son mas altos que los resultados obtenidos para las poblaciones estudiadas (encontrándose en un rango de $TCR_p=0.246$ a $TCR_p=0.431$ $g\ g^{-1}d^{-1}$, comparado con un rango de $TCR_p=0.174$ a $TCR_p=0.208$ $g\ g^{-1}d^{-1}$ en arizona que obtuvo los valores mas altos). Las diferencias subindividuales en esta tasa de crecimiento, posiblemente esten relacionadas con las diferentes funciones que realiza cada órgano de la planta.

VIII. — CONCLUSIONES

- ▶ 1.- Las poblaciones arizona y tulyehualco ('Azteca') comparten características similares durante el ciclo biológico como altura/planta (mayor de 200 cm), largo de la inflorescencia (100 cm), el inicio de la floración (60 días después de la germinación) y alta producción de semilla; a diferencia de Oaxaca ('Mixteco'): con altura promedio/planta de 190 cm, la inflorescencia de 38 cm de largo, la floración se inicia a los 110 días después de la germinación y la producción de semilla es baja. Estos resultados coinciden con la clasificación de Espitia (1986a) de tipos agronómicos, definidos por características morfofisiológicas y por su uso agronómico, o con los grupos morfológicos propuestos recientemente por Kauffman (1992).

- ▶ 2.- El Análisis de Crecimiento de Plantas puede ser una herramienta útil en el estudio y la comparación del crecimiento de poblaciones de especies de importancia económica como *Amaranthus hypochondriacus* L. A partir de varios índices, que reflejan características morfofisiológicas seleccionadas por el hombre en el proceso de domesticación, y también en respuesta al manejo del cultivo y la variación ambiental.

- ▶ 3.- Los modelos ajustados del crecimiento a nivel de individuo en materia seca y área foliar, indican que la velocidad de crecimiento es alta en la etapa vegetativa de las poblaciones estudiadas, lo que puede explicarse por las altas tasas de crecimiento obtenidas (TCR_p , TCR_m , CAF y la TAN). Estos resultados coinciden con la fase exponencial de la curva general del crecimiento al inicio de la etapa vegetativa, mientras que las tasas de crecimiento mínimas se presentan cuando la velocidad de crecimiento se

estabiliza y el crecimiento es asintótico en la etapa reproductiva del ciclo biológico de las plantas.

- ▶ 4.- Las poblaciones estudiadas de *A. hypochondriacus* presentaron poca variación en los valores máximos de las tasas de crecimiento (TCR_p , TCR_m , CAF y la TAN) durante el ciclo biológico, en respuesta a los cambios ambientales de Chalco, Edo. de México. Esta respuesta es la esperada, porque de acuerdo con Hunt (1982) las poblaciones de una especie tienden a tener tasas de crecimiento similares no así entre especies, debido a que es menor la variabilidad genética intraespecífica que la interespecífica.

- ▶ 5.- Básicamente se presentan dos patrones de asignación de biomasa y de nitrógeno en las poblaciones estudiadas de *Amaranthus hypochondriacus*: arizona y tulyehualco presentan un patrón en que pueden diferenciarse una etapa vegetativa corta y una reproductiva larga, caracterizada por un mayor esfuerzo reproductivo; por otra parte oaxaca presenta un patrón diferente, donde la etapa vegetativa es bastante larga y la reproductiva es tardía, con menor esfuerzo reproductivo.

- ▶ 6.- Estas diferencias en el patrón de asignación de biomasa y de nitrógeno, probablemente han sido el resultado de la selección artificial llevada a cabo por el hombre en el proceso de domesticación de *A. hypochondriacus*, por un lado, y por el efecto de la variación ambiental en las poblaciones estudiadas, por otro. Con el propósito de maximizar la asignación de recursos a estructuras económicamente más importantes para el hombre, como en arizona y tulyehualco donde se asigna más a la producción de semilla, y en oaxaca a la producción de verdura, y por tanto minimizar la asignación a estructuras que no tienen importancia económica.

- ▶ 7.- En relación a la dinámica foliar, la etapa vegetativa de las plantas se caracteriza por presentar alta sobrevivencia de hojas con bajo recambio foliar (a excepción de la cohorte 1), y en la etapa reproductiva la sobrevivencia tiende a disminuir, al mismo tiempo que el recambio foliar se acentúa en las poblaciones estudiadas hasta los 180 días.

- ▶ 8.- Por otra parte, la sobrevivencia de hojas está relacionada con su expansión, ya que cuando el recambio foliar es alto durante la reproducción, la expansión se estabiliza después de los 80 días. El crecimiento foliar es típico, y la actividad fotosintética esta relacionada con la edad de la hoja, es decir que después de alcanzar un valor máximo la expansión foliar la actividad fotosintética tiende a disminuir.

- ▶ 9.- La relación de la dinámica foliar con el crecimiento de las plantas y la asignación de biomasa y nitrógeno, se manifiesta en la senescencia durante el recambio foliar, ya que antes de la abscisión de las hojas existe retranslocación de estos recursos a la producción de semillas.

- ▶ 10.- Necesariamente el desarrollo del follaje es de gran importancia para el rendimiento agronómico o productividad biológica. Al respecto los resultados obtenidos del crecimiento de área foliar/planta, la población de hojas del tallo principal, sobrevivencia de hojas, expansión del área y el peso foliar específico están relacionados con las formas de utilización de las tres poblaciones de *A. hypochondriacus* L. por un lado, y como respuesta a las condiciones ambientales de Chalco, por otro.

IX. — BIBLIOGRAFIA

- Abul-Fatih, H., Bazzaz, F.A. y Hunt, R. 1979. The biology of *Ambrosia trifida* L. III. Growth and biomass allocation. *New Phytologist*, **83**: 829-838.
- Alejandro, G. y Gómez, E. 1986. Ensayo sobre fertilización y densidad de población en amaranto (*Amaranthus hypochondriacus* L.). En: Memoria del Primer Seminario Nacional del Amaranto. Chapingo, Edo. de México. pp. 125-140.
- Bannister, P. 1976. Introduction to Physiological Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London. pp. 273.
- Antonovics, J. 1980. Concepts of resource allocation and partitioning in plants. En: J.E.R. Staddon (ed.). Limits to action: The Allocation of Individual Behavior. Academic Press, New York. pp. 1-35.
- Bardales, S. 1992. Comparación anatómica de dos especies de *Amaranthus*: *Amaranthus hypochondriacus* L. y *A. cruentus* L. (AMARANTHACEAE). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México, D.F. pp. 126.
- Bazzaz, F.A. y Carlson, R.W. 1984. The response of plants to elevated CO₂. 1. Competition among an assemblage of annuals at two levels of soil moisture. *Oecologia*, **62**: 196-198.
- Bazzaz, F.A. y Harper, J.L. 1977. Demography analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. *New Phytologist*, **78**: 193-208.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Sinauer Associates, Inc., Publishers, U.S.A. pp. 876.
- Bidwell, R. 1979. Fisiología Vegetal. A.G.T. Editor, México. pp. 784.
- Blackman, G.E. 1968. The application of the concepts of growth analysis to the assessment of productivity. En: F.E. Eckardt, (ed.). Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level. Proc. Copenhagen Symp. UNESCO. pp. 243-59.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Advances in Genetics*, **13**: 115-155.

- Bunce, J. 1983. Differential sensitivity to humidity of daily photosynthesis in the field en C₃ y C₄ species. *Oecologia*, 57: 262-265.
- Bunce, J. 1982. Low humidity effects on photosynthesis in single leaves of C₄ plants. *Oecologia*, 54: 233-235.
- Carlson, R. y Bazzaz, F.A. 1982. Photosynthetic and growth response to fumigation with SO₂ at elevate CO₂ for C₃ and C₄ plants. *Oecologia*, 54: 50-54.
- Castellanos, A.E. 1989. Fotosíntesis y economía de carbono en plantas superiores. *Bol. Soc. Bot. México*. 49: 41-60.
- Chapin, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- Chiariello, N.R., Mooney, H.A. y Williams, K. 1989. En: R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, A.H. Mooney y P.W. Rundel (eds.). *Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall, London. pp. 327-365.
- Daniel, W. 1990. *Bioestadística*. Limusa, México. pp. 667.
- Díaz-Ortega, A.C., Iriarte, S. y Castellanos, A.E. 1990. Comparación del patrón de crecimiento de especies silvestres y cultivadas de frijol y amaranto en condiciones de invernadero. En: *Memorias del XI Congreso Mexicano de Botánica*. Oaxtepec, Morelos.
- Ehleringer, J. 1983. Ecophysiology of *Amaranthus palmeri*, a Sonoran Desert summer annual. *Oecologia*, 57: 107-112.
- Elenes-Buelna, S. y Castellanos, A.E. 1991. Análisis de crecimiento en cinco especies de amaranto. En: *Memorias del Primer Congreso Internacional del Amaranto*. Oaxtepec, México. p. 28.
- Elias, C.O. y Couston, D.R. 1976. Studies on data variability and the use of polynomials to describe plant growth. *New Phytologist*, 77: 421-430.
- Espitia, E. 1986a. Caracterización y evaluación preliminar de germoplasma de *Amaranthus* spp. Tesis Ing. Agrónomo. Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro". Saltillo, Coah. México. pp. 161.
- Espitia, E. 1986b. Situación actual y problemática del cultivo del amaranto en México. En: *Memoria del Primer Seminario Nacional del Amaranto*. El amaranto: su cultivo y aprovechamiento. Chapingo, Edo. de México. pp. 101-109.
- Espitia, E. 1986c. Plagas y enfermedades del cultivo del amaranto (*Amaranthus* spp.) en México. En: *Memoria del Primer Seminario Nacional del Amaranto*. El amaranto: su

- cultivo y aprovechamiento. Chapingo, Edo. de México. pp. 233-238.
- Evans, G.C. 1972. *The Quantative Analysis of Plant Growth*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Feine, L.B. 1980. A Provisional Key to Some Edible Species of the Family Amaranthaceae. *En: Proceedings of the Second Amaranth Conference*, Rodale Press, Emmaus, PA.
- Feine, L.B., Harwood, R.R., Kauffman, C.S. y Senft, J.P. 1979. Amaranth: Gentle Giant of the Past and Future. *En: G.A. Ritchie (ed.). New Agricultural Crops. American Association for the Advancement of Science Selected Symposium, No. 38*. Westview Press, Boulder, Co. pp. 41-63.
- Fisher, M.J., Charles-Edwards, C.A. y Campbell, N.A. 1980. A physiological approach to the analysis of crop growth data. 11. Growth of *Stylosanthes humilis*. *Ann. of Bot.* 46: 425-434.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 49 ed. Instituto de Geografía, U.N.A.M. México, pp. 217.
- Garnier, E. y Roy, J. 1988. Modular and demographic analysis of plant leaf area in sward and woodland populations of *Dactylis glomerata* and *Bromus erectus*. *Journal of Ecology*, 76: 729-743.
- Gebauer, G., Schuhmacher, M.I., Krstic, B., Rehder, H. y Ziegler, H. 1987. Biomass production and nitrate metabolism of *Atriplex hortensis* L. (C₃ plant) and *Amaranthus retroflexus* L. (C₄ plant) in cultures at different levels of nitrogen supply. *Oecologia*, 72: 303-314.
- Goodwin, T.W. y Mercer, E.I. 1983. *Introduction to Plant Biochemistry*. Pergamon Press, Oxford, England. pp. 677.
- Granados, D. y López, G.F. 1986. "Chinampas: Historia y Etnobotánica de la "alegría" (*Amaranthus hypochondriacus*). Domesticación de verdolaga (*Potulaca lerracea* L.) y romerillo (*Suaeda diffusa* Wats, L.)". *En: Memoria del Primer Seminario del Amaranto*. Chapingo, Edo. de México. pp. 23-55.
- Grime, J.P. y Hunt, R. 1975. Relative Growth Rate: its Range and Adaptive Significance in a Local Flora. *Journal Ecology*, 63: 393-422.
- Grubben, G.J.H. y Van Sloten, D.H. 1981. Genetic Resource of Amaranths: A Global Plan of Action. AGP:IBPGR/80/2. International Board for Plant Genetic Resources, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Italia. 57 p.

- Hardwick, R.C. 1984. Some recent developments in growth analysis. A review. *Annals of Botany*, **54**: 807-812.
- Harper, J. L. 1989. The value of a leaf. *Oecologia*, **80**: 53-58.
- Hauptli, H. 1986. Agronomic potential and breeding strategy for grain *Amaranthus*. *En*: C.S. Kauffman y C. Reider (eds.). Rodale Amaranth Germoplasm Collection. Rodale Press, Inc., Emmaus, Pennsylvania, USA. pp. 71-77.
- Heilmeyer, H., Schulze, E.D. y Whale, D.M. 1986. Carbon and nitrogen partitioning in the biennial monocarp *Arctium tormentosum* Mill. *Oecologia*, **70**: 466-474.
- Hirose, T. 1987. A vegetative plant growth model: Adaptive significance of phenotypic plasticity in matter partitioning. *Functional Ecology*, **1**: 195-202.
- Hirose, T. 1988. Modelling the relative growth rate as a function of plant nitrogen concentration. *Physiologia Plantarum*, **72**: 185-189.
- Hughes, A.P. y Freeman, P.R. 1967. Growth analysis using frequent small harvest. *J. App. Ecol.* **4**: 553-560.
- Hunt, R. 1978a. Demography versus plant growth analysis. *New Phytologist*, **80**: 269-72.
- Hunt, R. 1978b. Plant Growth Analysis. Studies in Biology No.96. Edward Arnold, London. pp. 61.
- Hunt, R. 1981. Mathematics and Plant Physiology. 16. The fitted curve in plant growth studies. *En*: J.F. Sutcliffe y Cronshaw J. (eds.). *Experimental Botany: An International Series of Monographs*, **16**: 283-298.
- Hunt, R. 1982. Plant Growth Curves. The Functional Approach to Plant Growth Analysis. Edward Arnold. pp. 248.
- Hunt, E.R., Weber, J.A. y Gates, D.M. 1985. Effects of Nitrate Application on *Amaranthus powellii* Wats. 1. Changes in Photosynthesis, Growth Rates and Leaf Area. *Plant Physiol.* **79**: 609-613.
- Hunt, R. y Bazzaz, F.A. 1980. The biology of *Ambrosia trifida* L. V. response to fertilizer, with growth analysis at the organismal and sub-organismal levels. *New Phytologist*, **84**: 113-121.
- Hunt, R. y Evans, G.C. 1980. Classical data on the growth of maize: curve fitting with statistical analysis. *New Phytologist*, **86**: 155-80.
- Hunt, R. y Parsons, I.T. 1974. A computer program for deriving growth-functions in plant growth analysis. *Journal of Applied Ecology*, **4**: 553-60.

- Hunt, R. y Parsons, I.T. 1981. Plant growth analysis. Users' instructions for the stepwise and spline programs. En: Natural Environment Research Council Unit of Comparative Plant Ecology. University of Sheffield. 1-48.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1987. Síntesis Geográfica y Anexo Cartográfico del Edo. de México, D.F.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1987. Tomo 1. Anuario Estadístico del estado de Oaxaca. pp. 961.
- Iriarte, S. 1987. Análisis del Crecimiento y la plasticidad fenotípica de plántulas de tres especies arbóreas de una Selva Alta Perennifolia. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. U.N.A.M. México, D.F. pp. 126.
- Kauffman, C.S. 1980. Grain amaranth research: An approach to the development of a new crop. En: Proceedings of the Second Amaranth Conference, Rodale Press, Inc., Emmaus, PA.
- Kauffman, C.S. 1992. The status of grain Amaranth for the 1990's. Food Reviews International, 8(1): 165-185.
- Kauffman, C.S. y Reider, C. 1983. Rodale amaranth germ collection. Rodale Research Report NC-83-2. Rodale Press, Inc., Emmaus, Pennsylvania, USA. pp. 81.
- Korner, Ch., 1991. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. Functional Ecology. : 162-173.
- Koller, H.R., Nyquist, W.E. y Chorush, I.S. 1970. Growth analysis of the Soybean community. Crop Science, 10: 407-412.
- Krebs, C. 1985. Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia. 2ª ed. Harla, Harper & Row Latinoamericana, México. pp. 753.
- Küppers, M., Koch, G. y Mooney, H.A. 1988. Compensating effects to growth of changes in dry matter allocation in response to variation in photosynthetic characteristics induced by photoperiod, light and nitrogen. Aust. J. Plant Physiol. 15: 00-00.
- Kvet, J., Ondok, J.P., Necas, J. y Jarvis, P.G. 1971. Methods of Growth Analysis. En: Z. Sestak, J. Catsky y P.G. Jarvis (eds.). Plant Photosynthetic Production. Junk, The Netherlands. pp. 343-91.
- Leal, G. 1974. Estudio geográfico-económico del municipio de Chalco, Edo. de México. Tesis de M. en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras, U.N.A.M. México, D.F.

- Mapes, C. 1986. Una revisión sobre la utilización del género *Amaranthus* spp. en México. *En: Memoria del Primer Seminario del Amaranto*. Chapingo, Edo. de México. pp. 65-76.
- Mapes, C., Sandoval, E., Bardales, S. y Bye, R. 1988. El Amaranto como quelite: comparación de estrategias de domesticación. *En: Investigaciones recientes sobre amaranto*. Coord. T. Reyna. Instituto de Geografía. U.N.A.M. México, pp. 45-54.
- Medina, E. 1977. Introducción a la Ecofisiología Vegetal. Organización de los Estados Americanos. Washington D.C. pp.97.
- Midmore, D.J. y Prange, R.K. 1992. Growth responses of two *Solanum* species to contrasting temperatures and irradiance levels: Relations to Photosynthesis, Dark Respiration and Chlorophyll Fluorescence. *Annals of Botany*, **69**: 13-20.
- Millard, P. 1988. The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. *Plant, Cell and Environment*, **11**: 1-8.
- Morales, J., Granados, D. y Martínez, J.J. 1986. Respuesta del amaranto (*Amaranthus hypochondriacus*, L.) a la fertilización química y orgánica en condiciones de temporal en dos áreas del estado de Tlaxcala. *En: Memoria del Primer Seminario Nacional del Amaranto Chapingo*, Edo. de México. pp. 152-174.
- Naidu, R. 1982. Metabolismo del carbon fotosintético del amaranto de grano (*Amaranthus hypochondriacus* L.) bajo diferentes niveles de agua. Tesis Ph. D., Universidad de Hyderabad, India.
- National Research Council (N.R.C.) 1984. Amaranth: modern prospects for ancient crop. National Academy Press, Washington, D.C. pp. 80.
- Nieto, C. y Fargas, J. 1987. Análisis del crecimiento de dos especies de *Amaranthus*. *En: El Amaranto y Su Potencial*. Oficina Editorial de Archivos Latinoamericanos de Nutrición, Guatemala. No. 2. pp. 7-9.
- Nilwik, H.J.M. 1981. Growth analysis of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). 2. Interacting effects of irradiance, temperatura and plant age in controlled conditions. *Ann. Bot.* **48**: 137-145.
- Okali, D.U. 1971. Rates of dry-matter production in some tropical forest-tree seedlings. *Ann. Bot.* **35**: 87-97.
- Orea, J. y Trinidad, A. 1986. Respuesta de dos genotipos de *Amaranthus hypochondriacus* L. (verde y rojo) a diferentes dosis de nitrógeno y fósforo en la producción de proteína foliar. *En: Memoria del Primer Seminario de Amaranto*. El

- amaranto: su cultivo y aprovechamiento Chapingo, Edo. de México. pp. 179-185.
- Ortiz, M. 1970. Análisis geográfico-demográfico del municipio de Chalco. Tesis de Licenciatura en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras, U.N.A.M. México, D.F.
- Öztürk, M., Rehder, H. y Ziegler, H. 1981. Biomass Production of C₃- and C₄-plant Species in Pure and Mixed Culture with Different Water Supply. *Oecologia*, **50**: 73-81.
- Pandey, B.N. y Sinha, R.P. 1977. Light as a Factor of Growth & Morphogenesis. II. Effects of Varying Photoperiods on *Crotalaria juncea* L. and *Crotalaria sericea* Retz. *New Phytol.* **83**: 395-400.
- Pandey, B.N. y Sinha, R.P. 1979. Effect of temperature on growth of *Crotalaria juncea* L. and *Crotalaria sericea* Retz. *Ann. Bot.*, **44**: 685-691.
- Pearcy, R.W., Tumosa, N. y Williams, K. 1981. Relationships Between Growth Photosynthesis and Competitive Interactions for a C₃ and a C₄ Plant. *Oecologia*, **48**: 371-376.
- Porter, J.R. 1983a. A modular approach to analysis of plant growth. I. Theory and Principles. *New Phytologist*, **94**: 183-190.
- Porter, J.R. 1983b. A modular approach to analysis of plant growth. II. Methods and Results. *New Phytologist*, **94**: 191-200.
- Reekie, E.G. y Bazzaz, F.A. 1987. Reproductive Effort in Plant. 3. Effect of reproduction of on vegetative activity. *Am. Nat.* **129**: 907-919.
- Reyna, T. 1986. Requerimientos climáticos para el cultivo del amaranto. *En: Memoria del Coloquio Nacional del Amaranto, Querétaro, Gro.* pp. 81-89.
- Reyna, T. 1988. Regionalización potencial para el cultivo de Amaranto en Guanajuato, México. *En: Investigaciones recientes sobre amaranto. Coord. T. Reyna. Instituto de Geografía. U.N.A.M., México.* pp. 17-21.
- Reyna, T. 1989. Aspectos climáticos en la cuenca del valle de México. *En: R. Gio, I. Hernández y E. Sainz (eds.). Ecología Urbana. Vol. Esp. México, Soc. Mex. de Hist. Nat.* pp 25-39.
- Rogers, R. W. 1980. The effect of *Festuca rubra* on size, leaf demography and reproductive capacity of *Vulpia fasciculata*. *New Phytologist*.
- Sánchez-Marroquín. A. 1988. Objetivos económicos de la producción de Amaranto. *En: Investigaciones recientes sobre*

- amaranto. Coord. T. Reyna. Instituto de Geografía. U.N.A.M. México, pp. 61-78.
- Sauer, J.D. 1950. The grain amaranths: A survey of their history and classification. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **67**: 561- 619.
- Salisbury, F.B. y Ross, L. 1978. *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing Company. pp.
- Sicher, R.C. 1986. Sucrose biosynthesis in photosynthetic tissue: Rate-controlling factors and metabolic pathway. *Physiol. Plant.* **67**: 118-121 (Copenhagen).
- Sivakumar, M.V.K. y Shaw, R.H. 1978. Methods of growth analysis in field-growth Soya beans (*Glycine max* L. Merrill). *Ann. Bot.* **42**: 213-222.
- Sumar, L. 1986. Avances en el programa de investigación de *Amaranthus* del CICA-CUSCO, Perú. En: Memoria del Primer Seminario Nacional del Amaranto. El amaranto: su cultivo y aprovechamiento. Chapingo, Edo. de México. pp. 141-151.
- Technicon Industrial Systems. 1977. Technicon Autoanalyzer Methodology. Industrial Method No. 334-74W/B. Tarrytown, N. Y. pp. 1-6.
- Tamayo, J. 1971. Carta general del Estado de México. Escala 1:200 000, México, Toluca.
- Tenhunen, J.D. 1982. The diurnal course of leaf gas exchange of the C₄ species *Amaranthus retroflexus*, under field conditions in a "Cool" climate: comparison with the C₃ species *Glycine max* and *Chenopodium album*. *Oecologia*, **53**: 310-316.
- Trinidad, A., Medina, E.K. y Vera, F. 1986. Utilización de fertilizantes en el cultivo de amaranto (*Amaranthus* spp.). En: Memoria del Primer Seminario Nacional del Amaranto. Chapingo, Edo. de México. pp. 110-117.
- Velázquez, M. I. 1990. Cambio en la concentración de betacianinas bajo estrés hídrico y salino de *Amaranthus* spp. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. U.N.A.M. México, D.F. pp. 104.
- Voldeng, H.D. y Blackman, G.E. 1973a. The influence of seasonal changes in solar radiation and air temperature on the growth in the early vegetative phase of *Zea mays*. *Ann. Bot.* **37**: 553-563.
- Voldeng, H.D. y Blackman, G.E. 1973b. The interrelated effects of stage of development and seasonal changes in light and temperature on the components of growth in *Zea mays*. *Ann. Bot.* **36**: 895-904.

White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 109-45.

Williams, R.F. 1946. The physiology of plant growth with special reference to the concept of Net Assimilation Rate. *Annals of Botany, N.S.* **10**: 41-72.

A P E N D I C E

PROGRAMA DE HUNT

BASES ESTADISTICAS

A.- Funciones de crecimiento

Las funciones de crecimiento obtenidas por el programa de Hunt (utilizado en el presente trabajo de tesis) se basan en dos caracteres Y y Z en función de X. En una aplicación práctica estas variables corresponden a peso seco, area foliar y tiempo, respectivamente.

Los calculos estadísticos consisten en un análisis de regresión de polinomios de orden superior para determinar la función que describe el crecimiento con base en las variables arriba mencionadas.

Para cada característica de la planta Z_1, Z_2, \dots, Z_n existe un punto X_1, X_2, \dots, X_n en una ecuación de regresión: lineal (LIN), cuadrática (CUA) o cúbica (CUB). Por ejemplo, la ecuación cúbica de los datos observados es la siguiente:

$$\ln Z = a + bX + cX^2 + dX^3 + e \quad (1)$$

donde los primeros cuatro términos representan la curva ajustada de los valores observados y "e" representa el error de la observación. Estadísticamente se asume que estos errores son independientes y que se distribuyen normalmente con un promedio de cero y varianza σ^2 .

La ecuación (1) se puede describir de la siguiente forma:

$$\log Z = a_1 + b_1 (\text{LIN}) + c_1 (\text{CUA}) + d_1 (\text{CUB}) + e \quad (2)$$

Donde:

$$\text{LIN} = X + A$$

$$\text{CUA} = X^2 + BX + C$$

$$\text{CUB} = X^3 + DX^2 + EX + F$$

$$A = - \frac{1}{n} \sum X$$

$$B = - \frac{\Sigma X^3 + A \Sigma X^2}{\Sigma X^2 + A \Sigma X}$$

$$C = - \frac{1}{n} (\Sigma X^2 + B \Sigma X)$$

$$D = - \frac{\Sigma X^3 + B \Sigma X^2 + C \Sigma X^3}{\Sigma X^2 + B \Sigma X + C \Sigma X^2}$$

$$E = - \frac{\Sigma X^4 + A \Sigma X^3 + D(\Sigma X^3 + A \Sigma X^2)}{\Sigma X^2 + A \Sigma X}$$

$$F = - \frac{1}{n} (\Sigma X^3 + D \Sigma X^2 + E \Sigma X)$$

Los coeficientes a_1 , b_1 , c_1 y d_1 son estimados por mínimos cuadrados:

Error Estándar

$$\hat{a}_1 = \frac{1}{n} \Sigma(\log Z) \qquad \frac{\sigma^2}{n} \qquad (3)$$

$$b_1 = \frac{\Sigma(\text{LIN}) (\log Z)}{\Sigma(\text{LIN})^2} \qquad \frac{\sigma^2}{\Sigma(\text{LIN})^2} \qquad (4)$$

$$c_1 = \frac{\Sigma(\text{CUA}) (\log Z)}{\Sigma(\text{CUA})^2} \qquad \frac{\sigma^2}{\Sigma(\text{CUA})^2} \qquad (5)$$

$$d_1 = \frac{\Sigma(\text{CUB}) (\log Z)}{\Sigma(\text{CUB})^2} \qquad \frac{\sigma^2}{\Sigma(\text{CUB})^2} \qquad (6)$$

De la misma forma se sigue el procedimiento anterior para Y.

Tabla de análisis de Co-varianza cuando los componentes enlistados son significativos:

FUENTE DE VARIACION	G. L.	SC(LnY)	G. L.	SC(LnZ)
LINEAL	1	$\hat{b}^2_{\vee} \Sigma(\text{LIN})^2$	1	$\hat{b}^2_{\times} \Sigma(\text{LIN})^2$
CUADRATICA	1	$\hat{c}^2_{\vee} \Sigma(\text{CUA})^2$	1	$\hat{c}^2_{\times} \Sigma(\text{CUA})^2$
CUBICA	1	$\hat{d}^2_{\vee} \Sigma(\text{CUB})^2$	1	$\hat{d}^2_{\times} \Sigma(\text{CUB})^2$
RESIDUAL	VAR. <n-4		VAR. <n-4	
TOTAL	n-1	$(\text{LnY}-\bar{a}Y)^2$	n-1	$\Sigma(\text{LnZ}-\bar{a}Z)^2$

El cuadrado medio (CM) residual es calculado a partir de la suma de cuadrados (SC) del residual de los componentes no significativos procediendo en etapas sucesivas (step-wise) y la SC del residual original el cual se divide entre los grados de libertad (G.L.) corregidos.

Los errores estándar de los coeficientes se calculan al sustituir el CM residual en (3), (4), (5) y (6). Al comparar las ecuaciones (1) y (2) se obtiene:

$$d = d_1$$

$$c = c_1 + d_1 D$$

$$b = b_1 + c_1 B + d_1 E$$

$$a = a_1 + b_1 A + c_1 C + d_1 F$$

Pueden agregarse así mismo los errores estándar a los estimadores \hat{a} , \hat{b} , \hat{c} y \hat{d} aprovechando el hecho de que estos no están correlacionados.

La varianza de la ecuación (2) a partir de logaritmos naturales ajustados para la variable Y, esta dada por la expresión:

$$\hat{\sigma}^2_{\vee} \left(\frac{1}{n} \frac{(\text{LIN})^2}{\Sigma(\text{LIN})^2} \cdot \text{YSIG}(1) + \frac{(\text{CUA})^2}{\Sigma(\text{CUA})^2} \cdot \text{YSIG}(2) + \frac{(\text{CUB})^2}{\Sigma(\text{CUB})^2} \cdot \text{YSIG}(3) \right)$$

Donde YSIG(i), $1 \leq i \leq 3$ es 1 si el componente correspondiente es significativo, de otra manera es cero. Al

obtener la raíz cuadrada de la fórmula anterior da como resultado el error estándar de los valores ajustados de log Y.

En el caso de log Z, se sigue el procedimiento anterior pero con ZSIG(i) y σ^2_z .

B.- Parámetros derivados

1. Tasa de crecimiento relativo (TCR) para Y y Z.

$$TCRY = \frac{1}{Y} \cdot \frac{dY}{dX} = \frac{d(\log Y)}{dX} = \hat{b}_{1Y} + \hat{c}_{1Y}(2X + B) + \hat{d}_{1Y}(3X^2 + 2DX + E)$$

$$TCRZ = \frac{1}{Z} \cdot \frac{dZ}{dX} = \frac{d(\log Z)}{dX} = \hat{b}_{1Z} + \hat{c}_{1Z}(2X + B) + \hat{d}_{1Z}(3X^2 + 2DX + E)$$

Varianza de un valor ajustado:

$$\hat{\sigma}^2_Y \left(\frac{1}{\Sigma(\text{LIN})^2} \cdot \text{YSIG}(1) + \frac{(2X + B)^2}{\Sigma(\text{CUA})^2} \cdot \text{YSIG}(2) + \frac{(3X^2 + 2DX + E)^2}{\Sigma(\text{CUB})^2} \cdot \text{YSIG}(3) \right)$$

Para los cálculos de Z se sustituye en esta fórmula Y por Z: ZSIG(i) y σ^2_z . Esto permite calcular los respectivos errores estándar e intervalos de confianza.

2. Cociente de área foliar (CAF):

$$\text{CAF} = Z/Y = \text{antilog} (\log Z - \log Y)$$

Cuando los polinomios ajustados de log Y y log Z son de diferente orden la varianza de Z/Y involucra la covarianza (\hat{C}_0) de los términos de menor orden. Por ejemplo, la varianza es la siguiente si Y es ajustado por una ecuación cúbica y Z por una cuadrática:

$$\left((\hat{\sigma}^2_Y + \hat{\sigma}^2_Z - 2\hat{C}_0) \left[\frac{1}{n} + \frac{(\text{LIN})^2}{\Sigma(\text{LIN})^2} + \frac{(\text{CUA})^2}{\Sigma(\text{CUA})^2} \right] + \hat{\sigma}^2_Y \frac{(\text{CUB})^2}{\Sigma(\text{CUB})^2} \right) \left(\frac{Z}{Y} \right)^2$$

El programa calcula los valores ajustados de Y/Z con error estándar y su intervalo de confianza.

3. La tasa de asimilación neta o tasa unitaria foliar (TAN),

se calcula de la siguiente forma:

$$TAN = \frac{1}{Y} \cdot \frac{dY}{dX} \cdot \frac{Y}{Z}$$

con los componentes $(1/Y) \cdot (dY/dX)$ y Z/Y .

Para polinomios de diferente orden se obtiene la varianza de los valores ajustados por medio de la expresión:

$$\left(\frac{Y}{Z}\right)^2 \left\{ \hat{\sigma}_Y^2 \sum_{i=1}^{K_Y} V_i P_i^2 + \left(\frac{dLogY}{dX}\right)^2 \left(\hat{\sigma}_Z^2 \sum_{i=0}^{K_Z} V_i P_i^2 + \hat{\sigma}_Y^2 \sum_{i=0}^{K_Y} V_i P_i^2 - 2C_0 \sum_{i=0}^{K_Y} V_i P_i^2 \right) - \left(\frac{dLogY}{dX}\right) \left(C_0 \sum_{i=1}^{K_0} V_i P_i^2 - \hat{\sigma}_Y^2 \sum_{i=1}^{K_Y} V_i P_i^2 \right) \right\}$$

Donde:

K_z = orden del polinomio ajustado para $\log Z$ indicado por un valor diferente de cero de $ZSIG(i)$.

K_y = orden del polinomio ajustado para $\log Y$ indicado por valores diferentes de cero de $YSIG(i)$.

K_0 = valor mínimo de K_z y K_y indicado por valores diferentes de cero de $ZSIG(i) \cdot YSIG(i)$.

$$V_i = \frac{1}{n}, (i=0), \frac{1}{\sum(LIN)^2}, (i=1), \frac{1}{\sum(CUA)^2}, (i=2), \frac{1}{\sum(CUB)^2}, (i=3)$$

Para:

$i = 0, 1, 2$ y 3

$P_i = 1, LIN, CUA, CUB$, para $i=0, 1, 2$ y 3 .

$P_i = 1, (2x + B), (3x^2 + 2Dx + E)$, para $i=1, 2$ y 3 .

En general la $C\hat{o}$ se obtiene sumando los productos de $(\log Y - \text{ajustado} * \log Y)$ y $(\log Z - \text{ajustado} * \log Z)$ y dividiendo el total entre los g.l. de menor valor. Cualquier error dado al ajustar esta dentro del error permitido cuando los g.l. mencionados se usan para calcular los límites del intervalo de confianza.

Las pruebas estadísticas utilizadas para determinar el grado de significancia de los resultados son la "t" student y la "F" de Fisher en el análisis de varianza (ANDEVA).

En resumen el procedimiento anterior se lleva a cabo en etapas sucesivas (step-wise) para determinar cual es el orden del polinomio que mejor se ajusta al $\log Y$ y $\log Z$: si el valor de F obtenido para una función CUB no es significativo entonces se suma su correspondiente SC a la SC del residual antes de hacer la siguiente prueba. La prueba F se lleva a cabo por el procedimiento de Fisher utilizando el CM modificado y g.l. del residual.

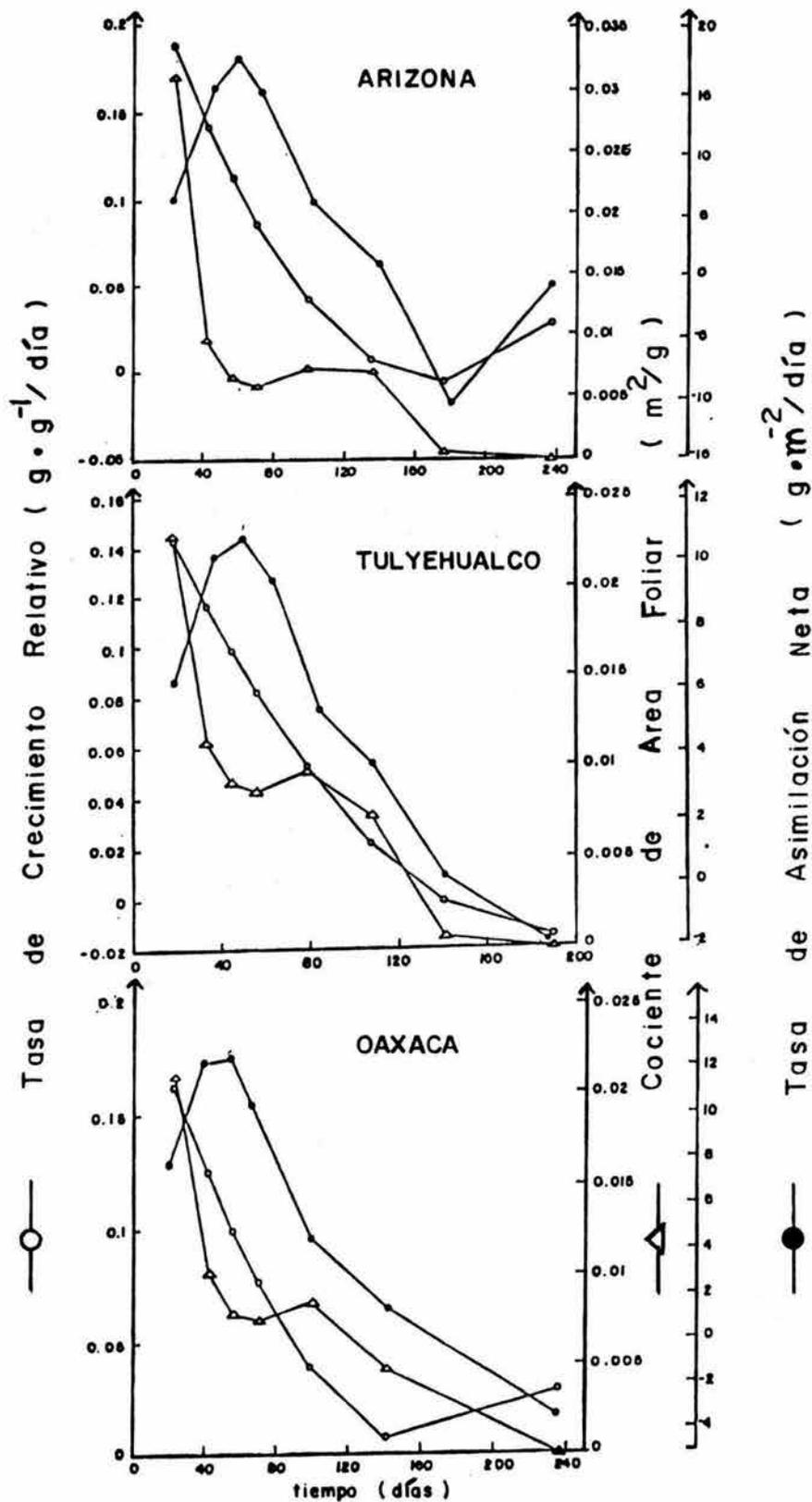


Figura X. Comparación de las tasas de crecimiento en cada población estudiada, donde se muestra una tendencia muy similar durante el ciclo biológico de las plantas: al inicio de la etapa vegetativa se presentan los valores máximos de las tres tasas de crecimiento y un decrecimiento al final de la etapa reproductiva.

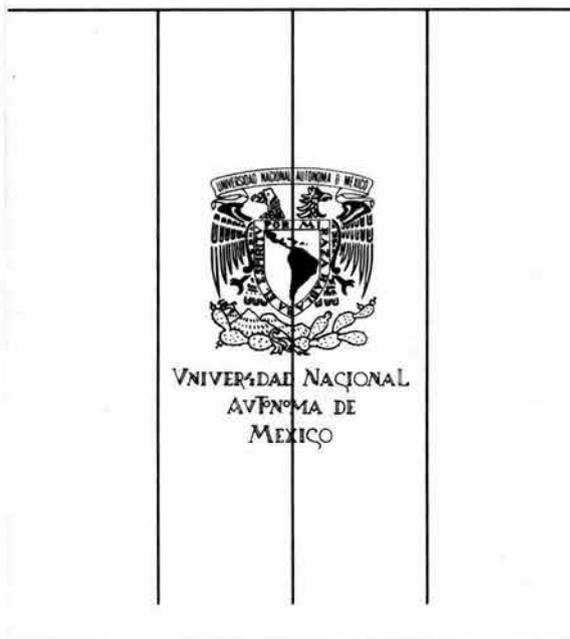
DOA
581L
1994



UNAM

FECHA DE DEVOLUCION

El lector se obliga a devolver este libro antes del vencimiento de préstamo señalado por el último sello.





BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

