

31967 /



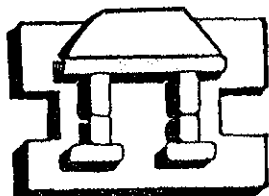
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

"EFECTO DE LA SEQUIA SOBRE LAS VARIABLES HIDRICAS, FOTOSINTETICAS Y MORFOMETRICAS EN 3 ESPECIES DE AMARANTO"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN BIOLOGIA DE RECURSOS VEGETALES PRESENTA GUMERCINDO H. DE LA CRUZ GUZMAN



IZTACALA

ENERO 2002

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



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.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Morfología y Función, Laboratorio de Ecofisiología Vegetal y Control de Plagas; donde se realizó esta investigación y actualmente laboro. **Gracias!!!!**

Al comité de revisión de este trabajo de tesis, integrado por:

Dr. Sergio González Moreno
Dr. Ignacio Peñalosa Castro
M. en C. Alberto Arriaga Frías
M. en C. Ernesto Aguirre León
M. en C. Gerardo Ortiz Montiel

Gracias por sus acertados y valiosos comentarios!!!!

A mi director de tesis:

M. en C. Alberto Arriaga Frías

Gracias por la confianza brindada y por tu excelente dirección!!!!

A mis compañeros y amigos:

Alberto Arriaga Frías, Manuel Mandujano Piña, Gerardo Ortiz Montiel y
Guadalupe Eugenia Daleth Guedea Fernández.

Gracias, por la confianza y apoyo brindado durante la realización de este trabajo!!!!

DEDICATORIAS

A mi Esposa: Silvia Pérez García

Gracias por nuestras hijas y por tu apoyo!!!!!!

A mis preciosas hijas:

 **Silvia Monserrat** 

Y

 **Cinthia Sadunashí** 

Gracias por compartir conmigo cada instante de su
existencia!!!!

Su tierna sonrisa, su espontaneidad, creatividad y deseos
por descubrir nuevas cosas; son un estímulo a la constante
superación, a fin de cubrir en la medida de lo posible todos
sus requerimientos!!!!!!

A mi Padre, Trinidad de la Cruz (q.e.c.)
y mi Madre, Jovita Guzmán.

De quienes conservo las enseñanzas básicas que me han sido
de gran utilidad en la vida!!!!

A mis Hermanos:

Jaime, Yolanda, Elidia, Leodegario, Marilú, Cirenio y Dionisio

A todos mis sobrinos y todas mis sobrinas!!!!

A la gente sencilla de mi pueblo, ubicado en la Montaña de Guerrero!!!

LA VIDA PASA...

¡Oh flores que portamos,
oh cantos que llevamos,
nos vamos al Reino del Misterio!
¡Al menos por un día
estemos juntos, amigos míos!
¡Debemos dejar nuestras flores,
tenemos que dejar nuestros cantos:
y con todo la tierra seguirá permanente!
¡Amigos míos, gocemos: gocémonos, amigos!

Cant. Mex., f. 35 v., lin. 16 ss. Anónimo de Chalco.

INDICE

1. RESUMEN	01
2. INTRODUCCIÓN	03
3. ANTECEDENTES	05
3.1 Importancia del Amaranto	05
3.2 Descripción del género <i>Amaranthus</i>	06
3.3 Descripción por tipos	07
3.3.1 <i>Amaranthus hypochondriacus</i> , tipo Azteca	07
3.3.2 <i>Amaranthus hypochondriacus</i> , tipo Mercado	07
3.3.3 <i>Amaranthus hypochondriacus</i> , tipo Nepal	08
3.3.4 <i>Amaranthus caudatus</i>	08
3.3.5 <i>Amaranthus cruentus</i>	09
3.4 Resistencia a sequía	09
3.5 Importancia del agua para las plantas	11
3.6 Respuestas de las plantas ante el estrés hídrico	12
3.7 Variables hídricas	17
3.7.1 Transpiración	17
3.7.2 Acumulación de prolina	23
3.7.3 Parámetros hídricos evaluados en condiciones de sequía	24
3.8 Variables fotosintéticas. Eventos primarios	28
3.8.1 Absorción de luz por la clorofila	29
3.8.2 Operación del esquema Z	31
3.8.3 Fluorescencia de la clorofila a en fotosistema II	35
3.8.4 Parámetros de fluorescencia	36
3.8.5 Efectos del estrés hídrico y otros estreses sobre las variables fotosintéticas	40

3.9. Variables morfométricas	45
3.9.1 Respuestas de los parámetros morfométricos ante el estrés hídrico	46
3.10 Criterios para interpretar algunas de las variables evaluadas	48
4. OBJETIVOS	51
4.1 Objetivo general	51
4.2 Objetivos particulares	51
4.2.1 Parámetros hídricos	51
4.2.2 Parámetros fotosintéticos	52
4.2.3 Parámetros morfométricos	52
4.2.4 Parámetros ambientales	52
5. DISEÑO EXPERIMENTAL	53
5.1 Material biológico	53
5.2 Sitio de trabajo	53
5.3 Siembra del material biológico y ajuste de la humedad	54
5.4 Fase fenológica evaluada	54
5.5 Parámetros evaluados	54
5.5.1 Ambientales	54
5.5.2 Hídricos	55
5.5.3 Fotosintéticos	55
5.5.4 Morfométricos	56
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	57
6.1. Variables hídricas	59
6.1.1 Transpiración	59
6.1.2 Temperatura foliar	63
6.1.3 Contenido relativo de agua	65
6.1.4 Distribución de prolina	68
6.2 Variables fotosintéticas	72
6.2.1 Concentración de clorofila	72
6.2.2 Parámetros de fluorescencia	74
6.3 Variables morfométricas	80

6.3.1	Área foliar	80
6.3.2	Número de hojas	81
6.3.3	Distribución de biomasa	82
7.	CONCLUSIONES	86
8.	REFERENCIAS	88
9.	APÉNDICE	100

1. RESUMEN

Se evaluó el efecto de la sequía sobre las variables hídricas, morfométricas y fotosintéticas durante la fase de floración en *Amaranthus caudatus*, *Amaranthus cruentus* y *Amaranthus hypochondriacus* tipos: Azteca, Mercado y Nepal cultivados en unidades experimentales (macetas con 3350g de suelo arenoso y tres plantas) distribuidas al azar bajo condiciones de invernadero. A partir de la germinación, se mantuvieron por 30 días todas las macetas a capacidad de campo. En ese momento se dejaron de regar hasta alcanzar 20% de humedad aprovechable (HA) las unidades experimentales que conformarían el tratamiento de sequía, mientras que las de riego continuaron recibiendo el mismo aporte de agua (100% de HA). La humedad se mantuvo constante hasta la fase de floración mediante el ajuste de peso. En ciclo diurno se evaluaron los parámetros hídricos de transpiración, temperatura foliar y contenido relativo de agua (CRA), encontrando una disminución de la transpiración por efecto de la sequía a las 13:00 horas de 40.26% en *A. cruentus*, considerado bajo este parámetro como tolerante a la sequía. 52.8% en Azteca, 66.7% en Mercado, 70% en *A. caudatus* y 73% en Nepal. Ninguna especie registró diferencias significativas en temperatura foliar, por lo que se descarta como una variable indicadora de sequía, al igual que la concentración de clorofila. Para todas las especies, los valores de CRA disminuyeron en el transcurso de la mañana, alcanzando los menores registros a las 14:00 horas con un restablecimiento al atardecer, tanto en riego como en sequía. A esta hora, *A. caudatus* y Mercado, no registraron diferencias significativas considerándose como tolerantes a la sequía, en contraste; Nepal, *A. cruentus* y Azteca disminuyeron 15.05, 22.6 y 27.9% de CRA respectivamente por efecto de la sequía. Al evaluar la distribución de prolina, *A. hypochondriacus* tipos Nepal y Azteca en sequía, registraron los mayores incrementos en la concentración de este osmolito tanto en raíz, como en tallo y hoja, en cuanto al total acumulado, el tipo Nepal, registró el valor más alto ($47\mu\text{gg}^{-1}$), considerándose como tolerante a la sequía bajo este criterio.

Al evaluar la concentración de clorofila y parámetros de fluorescencia considerados como variables fotosintéticas, se registró un incremento en la

concentración de clorofila total por efecto de la sequía y una disminución en la relación clorofila **a/b**. En todas las especies encontramos un decaimiento y restablecimiento al atardecer en la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/Fm), atribuible a fotoinhibición provocada por los altos valores de radiación fotosintéticamente activa ($1350\mu\text{molesm}^{-2}\text{s}^{-1}$). Sólo *A. hypochondriacus* tipo Mercado registró una disminución significativa en Fv/Fm a las 15:00horas por efecto de la sequía. La menor fotoinhibición se presentó en *A. hypochondriacus* tipo Azteca. En sequía, los *A. hypochondriacus* Mercado y Nepal, registraron valores significativamente menores de Fm, lo cual podría estar asociado con cambios de estado redox de Q_A . Encontramos una relación directa ente el área sobre la curva y Tfmáx, ya que las especies que registraron tiempos cortos, también registraron áreas pequeñas. Bajo el criterio de menor fotoinhibición, consideramos a *A. hypochondriacus* tipo Azteca como la especie tolerante a la sequía.

Con respecto a los parámetros morfométricos, se observó una disminución significativa en el área foliar, siendo menor en *A. caudatus* con 29% y mayor en *A. cruentus* con 46.2%, quedando como intermedios los *A. hypochondriacus* Azteca, Nepal y Mercado respectivamente. El peso seco de raíces, tallos y hojas así como el peso seco total, disminuyó en los tratamientos de sequía. Excepto en *A. caudatus*, la razón vástago/raíz se incrementó en los tratamientos con deficiencia de humedad. Una marcada disminución del peso seco de la parte aérea (9.2 a 3.3g) comparada con una menor disminución en la parte radical (3.3 a 3.0g), fue la causa de la disminución en la relación vástago/raíz en *A. caudatus*, esta respuesta favorece la absorción de agua, ya que en sequía mantiene un volumen radical similar al tratamiento de riego, explorando comparativamente un mayor volumen de suelo. Bajo este criterio, propusimos a *A. caudatus* como la especie tolerante a la sequía en el bloque de parámetros morfométricos.

El gradiente de tolerancia a la sequía en las especies evaluadas depende de la variable a medir, ya que no se observó uniformidad en las respuestas obtenidas, destacándose *A. caudatus* como tolerante bajo el criterio de CRA y respuestas morfométricas.

2. INTRODUCCIÓN

Cuando las plantas colonizaron el hábitat terrestre se enfrentaron a cambios ambientales fluctuantes no sólo a lo largo del día, sino también en cada estación del año en comparación al ambiente acuático donde estos parámetros tienen menor fluctuación. El desarrollo del sistema radical funcionó como sostén, anclaje y sitio de absorción de nutrimentos minerales, apareciendo además un sistema vascular con células especializadas que permitieron el ascenso del agua y sales minerales hasta el dosel.

Uno de los factores fluctuantes en su disponibilidad y limitantes para el crecimiento de las plantas es el agua, razón por la cual desarrollaron una capa de células externas en su superficie foliar llamada epidermis que a su vez esta cubierta por una cutícula cerosa evitando así la pérdida excesiva de este vital líquido a través de la lámina foliar. Hasta aquí parecen estar cubiertos tres requerimientos básicos: Anclaje, absorción y conservación de la turgencia celular, sin embargo; la cutícula cerosa no sólo evitaría la pérdida de agua, si no también la fijación del CO₂ para la producción de biomasa; por lo que otra modificación en la anatomía foliar de las nuevas plantas fue la aparición de poros epidérmicos regulados por dos células especializadas, a lo cual se le llamó complejo estomático que a su vez vino a regular la temperatura de la hoja al actuar la transpiración como un sistema refrigerante disipando el exceso de energía causado por las fluctuaciones ambientales.

Cuando los factores externos ejercen una influencia desventajosa para el crecimiento y desarrollo de la planta, se dice que ésta se encuentra bajo un tipo de estrés (Taiz y Zeiger, 1991). La salinidad y la sequía son los tipos de estrés que se presentan con mayor frecuencia durante el ciclo de vida de las especies cultivadas, afectando la fisiología de las mismas. En México, más del 80% de la superficie del territorio sólo recibe agua de la precipitación pluvial (Muñoz, 1980), por lo que la mayoría de los cultivos se encuentran sometidos a sequía al menos en alguna etapa de su fase fenológica, teniendo consecuencias graves en muchos casos.

Uno de los cultivos que toleran con eficiencia los periodos prolongados de sequía es el Amaranto. Se sabe incluso que su resistencia es superior a la del maíz. La semilla del Amaranto tiene un alto contenido de proteínas (17%) (Espitia, 1991), es rica en lisina, (aminoácido esencial para la nutrición humana), tiene la ventaja de fructificar en regiones con escasa precipitación pluvial, lo que la hace un excelente insumo para zonas temporaleras con deficiencia de humedad. Su potencialidad como alimento, forraje, uso industrial y ornamental, lo han colocado además, en uno de los primeros lugares de plantas útiles para el hombre (Barrales, et al; 1991). La diversidad de tipos y razas existentes en nuestro país asociado a la gran variación de condiciones ambientales hace pensar en la existencia de una amplia gama de respuestas morfológicas y fisiológicas que podrían caracterizar a los distintos materiales como sensibles y/o resistentes a condiciones desfavorables de humedad. Por otro lado, dado que la floración es la fase más sensible a la sequía en las plantas anuales cultivadas y tiene alta correlación con productividad, el objetivo del presente trabajo fue: Evaluar el efecto de la sequía, sobre las repuestas hídricas, fotosintéticas y morfométricas, durante la fase de floración en *Amaranthus hypochondriacus* tipo Azteca, *A. hypochondriacus* tipo Mercado, *A. hypochondriacus* tipo Nepal, *Amaranthus caudatus* y *Amaranthus cruentus* cultivados en invernadero.

3. ANTECEDENTES

3.1 IMPORTANCIA DEL AMARANTO

El Amaranto es conocido en América desde épocas prehispánicas. Era el principal alimento de las civilizaciones precolombinas más importantes de América, quienes también lo utilizaban con fines religiosos, lo cual determinó su prohibición por los evangelizadores. Por esta razón el cultivo quedó relegado a zonas marginales (National Research Council, 1985).

Su excepcional adaptabilidad en regiones áridas o semiáridas, conjuntamente con la cantidad y calidad de proteínas que posee ha conllevado a una atención creciente como un cultivo con posibilidades de éxito en regiones marginadas y/o condiciones de sequía. (Peiretti, 1998 y Arriaga, 1998).

Los granos poseen aproximadamente un 17% de proteína, un poco más alto que el de los cereales tradicionales, por ejemplo: el maíz 9,33%; el arroz 8,77% y el trigo 14,84%. Es de alto valor calórico, carbohidratos, fibras y sales minerales, también estos pequeños granos son ricos en lisina 16,6%, aminoácido esencial que se encuentra en la leche en proporción de 16,5% que junto a otros aminoácidos estos granos son comparables en valor nutricional a la leche (Amaranto 75,5% - Leche 72,2%). Las hojas poseen un alto contenido en calcio, fósforo y vitamina A y C, lo cual genera un buen complemento con los granos, las hojas se recomienda comerlas tiernas y cocidas para evitar algunos agentes antinutricionales como los oxalatos y nitritos. Además, la planta entera puede ser una panacea como especie forrajera para el ganado (Bourges, 1990).

Lo anterior refleja la importancia del Amaranto como un cultivo proveedor no sólo de alimentos, si no como especie ornamental y forrajera con alto potencial de rendimiento en zonas con deficiencia de humedad.

3.2 DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO *Amaranthus*

La familia Amaranthaceae se compone de 60 géneros y alrededor de 800 especies, 60 de estas son cosmopolitas y crecen particularmente en sitios perturbados por el hombre considerándose como malezas. Existe una amplia variabilidad en las diferentes especies del género. Solo tres de ellas son cultivadas: *Amaranthus hypochondriacus* L., originario de México, *A. cruentus*, originario de Guatemala y el sureste de México y *A. caudatus*, cuyo origen es América del Sur. Con base en sus características morfológicas tales como la altura de la planta, tamaño de la inflorescencia, patrón de ramificación y patrones fenológicos como tiempo de floración y maduración, se han descrito diferentes tipos de Amarantos de grano. Los distintos tipos representan complejos adaptativos a diferentes localidades bajo condiciones ambientales y culturales diferentes (Espitia, 1991).

Espitia (1994) considera que la designación más adecuada para estos tipos es la de razas, ya que cada una tiene una distribución definida y ha sido desarrollada bajo condiciones agroclimáticas distintas, lo cual las ha llevado a evolucionar por diferentes caminos. Las razas (tipos) más importantes de *A. hypochondriacus* desarrolladas en México son: Mexicana, Guatemalteca, Azteca, Mercado y Mixteca. Otras razas importantes de la misma especie desarrolladas en otros países son: Africana, Nepal, Picos, Sudamericana y Edulis. Cabe señalar que no todas las poblaciones coinciden completamente con las características de una raza o tipo, pues existe un gran flujo de material genético entre ellas.

3.3 DESCRIPCIÓN POR TIPOS (RAZAS)

3.3.1 *Amaranthus hypochondriacus*. Tipo, Azteca

Incluye las plantas de mayor tamaño del género, llegan a medir hasta 3m de altura, su ciclo biológico es tardío (170 días en Chapingo, Méx.); su tallo es verde con estrías de color púrpura, las hojas son elípticas y de diversos colores. La inflorescencia puede alcanzar hasta un metro de longitud; su color puede ser verde, rosa, rojo y púrpura; las brácteas son largas y puntiagudas por lo que la inflorescencia puede producir un efecto espinoso al tacto. Las semillas son blancas, cafés o negras, se pueden producir más de 100g de semilla por planta, por lo que es considerado como los de mayor potencial de rendimiento. Este tipo es originario de México y se cultiva en las zonas de clima templado como: Tulyehualco, D.F., San Miguel del Milagro, Tlaxcala y algunas zonas aledañas a los volcanes en los estados de Tlaxcala y Puebla. Es sensible al fotoperíodo, ya que a 40° latitud norte (Pennsylvania, EE.UU.) es muy tardío y en la mayoría de los casos no completa su ciclo de vida. Este tipo presenta los menores grados de ramificación lateral (Espitia, 1987).

3.3.2 *Amaranthus hypochondriacus*. Tipo, Mercado

Las plantas de este tipo alcanzan una altura de hasta 2m, su ciclo biológico dura unos 140 días; por lo general presenta tallos y hojas de color verde de forma elíptica. La inflorescencia mide alrededor de 60cm de longitud, desarrolla brácteas cortas y de ápice obtuso por lo que resulta ser suave al tacto. Desarrolla numerosas ramificaciones laterales y adquiere una apariencia arbustiva, sobretodo a bajas densidades de población. Las semillas son blancas, doradas y raras veces negras. El tipo Mercado no se encuentra puro sino mezclado con el tipo Mexicano en las regiones productoras de Morelos y Puebla, ubicadas en las zonas de transición ecológica o tropical (Espitia, 1987).

3.3.3 *Amaranthus hypochondriacus*. Tipo, Nepal

Este tipo se ha desarrollado en Nepal, sin embargo; en México ha tenido muy buena adaptación; sus plantas alcanzan hasta 1.8m de altura, maduran en 135 días aproximadamente y presentan poca ramificación lateral; aunque hay colectas más precoces que maduran en 110 días, las plantas miden 1.2m de altura y algunas no presentan ramificaciones. Las hojas son de forma elíptica y pueden ser de color verde, amarillo, rosa , rojo o púrpuras. El tipo Nepal produce muy buen rendimiento; sus semillas son de muy buena calidad y son de color blanco, dorado, café o negro; es de origen asiático y está ampliamente distribuido en la India y Nepal.

3.3.4 *Amaranthus caudatus*

Plantas anuales, monoicas. Tallos erectos, 0.5-2.0 m de altura, ramificación densa o simple, glabros o densamente pubescentes en la parte superior, pálidos, verdes o rojizos. Hojas lanceoladas a ovadas u ovado-romboides, base aguda a cuneada, ápice generalmente subagudo, el mismo ápice principalmente redondeado o diminutamente hendido con el nervio medio cortamente excurrente, glabras en ambos lados, hojas completamente desarrolladas de 6-20 cm de longitud y 2-8 cm de ancho, comúnmente teñidas de color rojo; pecíolo tan largo como la hoja o más corto, rojo brillante. Inflorescencias grandes, pendientes, en panículas terminales de hasta 1 m de longitud, la forma y arreglo como también el color de las inflorescencias varía grandemente, a menudo rojas, rosadas o amarillentas; inflorescencias densamente agrupadas en cortas espigas, presentes en las axilas u hojas superiores (Eliasson, 1987).

3.3.5 *Amaranthus cruentus*

Planta herbácea, robusta que mide de 1-1.5m, tallos erectos, estriados, rojizos o blanco-verdoso. Hojas alternas grandemente pecioladas, romboides, de unos 8-9cm de largo. Con inflorescencia terminal, rojas o amarillas, el fruto es un pixidio, tépalos agudos, con bracteolas respecto al perianto. Es una especie muy común, de semillas blancas, que es denominada "tipo Mexicano de grano", es uno de los tipos más versátiles. Se pueden hacer muchas selecciones para producir variedades de más rápida maduración (Sánchez, 1980)

Amaranthus cruentus y *A. hypochondriacus* se cultivan extensamente en México. Estos producen los granos que se usan para hacer los dulces llamados "alegrías" que se venden y consumen en todas partes de México. *A. caudatus* es más útil en las regiones andinas del Perú y Bolivia (Sánchez-Marroquín, *et al*, 1990).

3.4 RESISTENCIA A SEQUÍA

Quizenberry (1987) define a la sequía como cualquier periodo durante el cual las deficiencias de la planta y/o de agua afectan el crecimiento y desarrollo de las plantas cultivadas. Estas deficiencias pueden ser consecuencia de un suministro escaso de humedad o de una demanda elevada de la misma. La duración del periodo de sequía determinará la intensidad del daño ocasionado sobre el crecimiento y desarrollo de la planta. EL tipo de ambiente seco donde se desarrolla el cultivo, determina hasta cierto punto, el tipo de mecanismo de resistencia que deberá desarrollarse.

Kramer, 1974; relaciona el término resistencia a sequía, con los distintos medios por los cuales las plantas sobreviven a periodos prolongados de tensión hídrica ambiental, agrega que son resistentes a sequía ya sea por que su protoplasma es capaz de sobrellevar la deshidratación sin sufrir daños permanentes o por que poseen

características estructurales y fisiológicas que tienen por resultado el aplazamiento o la evasión de un nivel letal de desecación.

En un sentido agrícola, se refiere a la capacidad de una planta cultivada para rendir su producto económico con agua disponible limitada. Bajo un contexto evolutivo, sería la capacidad de una planta para sobrevivir y eventualmente reproducirse en condiciones de humedad limitada (Fisher, et. Al., 1984).

Levit, (1972). Menciona tres mecanismos para resistencia a la sequía: Escape, Evasión y Tolerancia.

- a) El escape, tiende a minimizar la interacción de la sequía con el crecimiento del cultivo y su rendimiento, es decir; aceleran su ciclo de vida.
- b) La tolerancia proporciona la capacidad de sobrevivir a pesar de la pérdida de la condición de humedad de la planta.
- c) La evasión incrementa la capacidad para mantener una condición hídrica relativamente alta de la planta, a pesar de la disminución de humedad en el ambiente.

Las plantas anuales cultivadas tienen dos fases fenológicas durante las cuales muestran mayor sensibilidad a la sequía, la primera se presenta inmediatamente después de la germinación, es decir; en el estado de plántula inicial. Una vez que se ha establecido la planta; la resistencia es alta y va disminuyendo conforme se acerca a la floración, en cuya etapa la resistencia es mínima. Muñoz (1980), llama ontogenética a la resistencia variable que se presenta durante el ciclo de vida de un cultivo y filogenética a la resistencia que se obtiene como promedio entre especies, variedades o plantas.

3.5 IMPORTANCIA DEL AGUA PARA LAS PLANTAS

Las propiedades fisicoquímicas exclusivas del agua la hacen un compuesto íntimamente ligado a los procesos biofísicos y fisiológicos de los vegetales. El hidrógeno que forma parte estructural de las moléculas orgánicas es absorbido de la fase líquida del suelo y posteriormente asimilado durante la fotosíntesis, considerándose así como un nutriente para las plantas.

La mayoría de las funciones donde participa el agua son de naturaleza fisicoquímica, siendo el medio en el cual se disuelven y reaccionan sales inorgánicas, azúcares y otras macromoléculas, además de permitir la difusión y el flujo masivo de solutos, razón por la cual es esencial para el transporte y distribución de nutrientes y metabolitos en toda la planta. También es importante a nivel de vacuolas, ya que ejerce presión sobre el protoplasma y pared celular, manteniendo así la turgencia en hojas, raíces y otros órganos de la planta (Azcon-Bieto, 1996). La deshidratación de los tejidos por abajo de un nivel crítico traen como consecuencia cambios irreversibles en la estructura y en condiciones drásticas, la muerte de la planta.

El agua es el componente mayoritario en las plantas, (80-90% del peso fresco en herbáceas y más del 50% en las partes leñosas). Su disponibilidad afecta a la mayoría de los procesos fisiológicos en mayor o menor grado acorde a la plasticidad genética de la especie. Para el caso del Amarantho se esperaría en vista de su relativa domesticación un amplio espectro de respuestas que permitan identificar a especies "tolerantes" y "sensibles" a la sequía.

3.6 RESPUESTAS DE LAS PLANTAS ANTE EL ESTRÉS HÍDRICO

Las primeras respuestas de las plantas ante el estrés hídrico parecen ser mediadas más por eventos biofísicos que por reacciones químicas debidas a la deshidratación. Cuando el contenido hídrico de las células disminuye, las células se colapsan y la pared celular se relaja, conllevando a un bajo potencial de presión y alto potencial osmótico. La membrana plasmática se hace más espesa y comprimida, cubriendo una menor área. Debido a que la pérdida de turgencia es el efecto primario del estrés hídrico, las actividades dependientes de la turgencia celular son las más sensibles al déficit hídrico. Dado que el crecimiento foliar depende de la turgencia celular, el estrés hídrico no sólo limita el tamaño individual de las hojas, sino que también influye en el número de hojas como consecuencia de la reducción del crecimiento de ramas (Taiz y Zeiger, 1991).

A éste respecto, Sgherri, (1993) en su trabajo con plántulas de Coliflor bajo estrés moderado durante 8 días encontró una disminución de todos los parámetros caracterizados en el estado hídrico de la planta, sin embargo, el peso seco se incrementó en un 5.3%. Debido a la disminución de la turgencia celular, observó un decremento en el crecimiento. Encontró en las plantas un ajuste osmótico, debido a la hidrólisis de proteínas en los tilacoides lo que favoreció la acumulación de solutos osmóticamente activos, tales como aminoácidos, sin interrumpir completamente su crecimiento (Navarri-izzo, 1990, 1992 citado por Sgherri, 1993). El decremento en el contenido de proteínas, sugirió una reducción de las membranas tilacoidales, hecho observado para maíz, betabel y frijol expuesto a deficiencia de hierro. La reducción de la red tilacoidal se acompaña por un decremento en los pigmentos de clorofila **a** y **b**, aunque su relación relativa no cambió. La clorofila de plantas se cree esta asociada con proteínas tilacoidales, su pérdida sugiere una reducción en uno o más complejos clorofila-proteína.

Se han investigado los efectos del déficit hídrico a diferentes niveles de organización biológica, desde el macromolecular hasta el ecológico. Desde el punto de vista fisiológico, los tópicos de mayor énfasis han sido, el control del estado hídrico de la planta, los efectos de la sequía sobre la fotosíntesis, así como sobre el crecimiento, la producción y la adaptación de las plantas al estrés hídrico (Turner y Kramer, 1980; citados por Chaves, 1991).

La velocidad de asimilación de CO_2 decrementa con déficits hídricos moderados en la hoja, en tales casos, el control estomático juega un papel importante sobre el control de la fotosíntesis. Cuando los periodos de estrés hídricos son severos, pueden ocurrir cambios en las funciones metabólicas o en distintos niveles de toda la planta, reduciendo el crecimiento y decrementando el área foliar. La notable resistencia del aparato fotosintético a la deshidratación sugiere que la sobrevivencia de la planta a la sequía se debe a que los fotosistemas mantienen su actividad completa, lo que permite una rápida recuperación de la planta después de la deshidratación (Chaves, 1991).

El déficit hídrico en las hojas se manifiesta como disminución de la actividad fotosintética y asimilación de CO_2 , lo cual en algunos casos se atribuye al cierre estomático y al incremento en la resistencia a la difusión de las células del mesófilo (Havaux, 1986).

Existe una estrecha relación entre la producción de materia seca y disponibilidad de humedad, residiendo ésta en el intercambio de CO_2 por agua a nivel de la hoja. Se ha demostrado que existe variabilidad sobre el control genético en la eficiencia de uso de agua entre especies, así como en cultivares de la misma especie. Evidencias experimentales sugieren que ésta es una característica estable (Hall, et al 1990; Hubick, et al 1988, citados por Bjorn, 1992).

Como respuesta a la sequía, operan factores estomáticos y no estomáticos relacionados con la eficiencia de uso de agua (Bjorn, 1992). Los estomas juegan un papel importante porque la variación de la conductancia estomática es proporcional a la velocidad de transpiración más que a la velocidad de fotosíntesis (la transpiración aumenta linealmente con la conductancia estomática, los niveles de fotosíntesis, pueden darse fuera de los altos valores de conductancia estomática). Otro mecanismo para incrementar la eficiencia de uso de agua es la capacidad de fotosíntesis del mesófilo que permite un incremento de fotosíntesis en las hojas sin afectar la transpiración. La alta capacidad de fotosíntesis del mesófilo puede ser resultado de una óptima anatomía de la hoja minimizando la resistencia a la difusión o presentando una maquinaria fotosintética más eficiente por unidad de área.

La regulación de la apertura estomática restringe el daño del tejido como consecuencia de la deshidratación, así, el cierre estomático es una de las primeras respuestas a la deficiencia de humedad, sin embargo; este comportamiento limita la pérdida de agua pero también disminuye la velocidad de asimilación del CO_2 . A este respecto Levitt, 1980; clasifica a las especies en dos grupos:

Grupo 1. Especies con alto grado de control estomático capaces de mantener un alto potencial hídrico por largos períodos de sequía

Grupo 2. Plantas que mantienen su estoma abierto. capaces de extraer rápidamente el agua del suelo para compensar la pérdida por transpiración, estas plantas pueden presentar grandes raíces o cambios en el potencial hídrico debido a la presión de turgencia o potencial osmótico.

Dado que el control estomático es una de las principales manifestaciones de las plantas en condiciones de estrés hídrico, resulta importante la evaluación de la transpiración y resistencia a la difusión como una forma de monitorear la apertura del poro estomático en especies estresadas.

El estado hídrico y la actividad fotosintética de la planta están estrechamente relacionados, porque el potencial hídrico afecta tanto la apertura estomática como las reacciones de luz-obscuridad en el cloroplasto, de esta manera, la reducción de la fotosíntesis por el estrés hídrico puede deberse tanto a efectos estomáticos como no estomáticos (Farquhar, 1982; citado por Di Marco, 1988).

Di Marco, (1988) sugiere que los efectos del estrés hídrico pueden monitorearse con base en la medición de la fluorescencia de la clorofila del fotosistema II, ya que el aparato fotoquímico puede ser un blanco de éste tipo de estrés, sin embargo, el parámetro F_v/F_m no puede usarse para monitorear este tipo de respuestas en trigo, ya que el fotosistema II y su capacidad para reducir el aceptor primario Q_A no se ve afectada por el estrés hídrico. De ésta forma, atribuye a las alteraciones en la capacidad del mesófilo para asimilar CO_2 como el principal factor de disminución de la velocidad fotosintética.

Muchos trabajos se han enfocado al estudio de la limitación de la fotosíntesis por la sequía. Los primeros trabajos mencionaban que la disminución en absorción de CO_2 por estrés hídrico se debía al cierre estomático, sin embargo, el análisis con nuevas técnicas ha mostrado que componentes no estomáticos pueden dañarse durante la deshidratación, a este respecto, se han estudiado particularmente los efectos sobre los fotosistemas. Boyer *et al*, (citado por Havaux, 1986) demostraron que los cloroplastos aislados de hojas en estrés hídrico perdieron actividad en las reacciones de membrana asociado a transporte de electrones y fotofosforilación, lo que pone mayor énfasis en aspectos no estomáticos sobre la reducción de la fotosíntesis, esta conclusión se obtuvo también de forma indirecta por mediciones de conductancia de la hoja y la no influencia del CO_2 y temperatura sobre la fotosíntesis neta.

Havaux (1992) encontró inhibición del transporte electrónico y fotofosforilación en cloroplastos aislados, sugiriendo un daño reversible en cloroplastos de hojas rehidratadas, al eliminar la posibilidad de daño durante el aislamiento de los cloroplastos.

Nir y Poljakoff-Mayber citados por Genty, (1987) demostraron inhibición del transporte electrónico en cloroplastos aislados de plantas sometidas a sequía. Newton, *et al*, (citado por Genty, 1987) observó en hojas un decremento en la fluorescencia de la clorofila *a* cuando disminuye el potencial hídrico.

Genty, (1987) reporta que el estrés hídrico no tiene ningún efecto sobre el transporte de electrones desde el fotosistema II hasta la plastoquinina (PQ), sin embargo; disminuye el transporte electrónico después de PQ.

Una posibilidad adicional es la referente a la termoestabilidad o termosensibilidad de la clorofila al calor ya que la temperatura foliar se incrementa o decremента en relación estrecha con la transpiración que funciona como termoregulador afectando la fijación de CO₂. El cierre estomático por efecto de estrés hídrico implica aumento de temperatura foliar (Salisbury, 1994).

3.7 VARIABLES HÍDRICAS.

Incluimos aquí aquellas variables asociadas con el estado de turgencia de la planta:

- a) Transpiración
- b) Conductancia estomática
- c) Temperatura foliar
- d) Contenido Relativo de Agua (CRA)
- e) Acumulación y distribución de Prolina

La característica en común de todas las variables hídricas (excepto e), es que son fluctuantes, es decir; su valor depende de los parámetros ambientales que prevalezcan al momento de su evaluación. Durante el ciclo diurno, la respuesta puede tener un comportamiento típico, sin embargo; si la humedad relativa, la temperatura o la intensidad luminosa cambian de manera repentina, se alterarán también los valores de los parámetros hídricos.

La transpiración depende entonces tanto de parámetros ambientales como de factores internos que regulan la apertura del poro estomático y por ende la velocidad de pérdida de agua de la planta. A continuación describimos la teoría básica que comprende los conceptos involucrados en este trabajo.

3.7.1 TRANSPIRACIÓN

El cambio de hábitat de las plantas del medio acuático al continental, trajo consigo una serie de modificaciones al exponerse a ambientes fluctuantes y menos favorables para mantener la turgencia celular. La atmósfera terrestre está lejos de la saturación de humedad, por lo que los nuevos colonizadores se encontraron expuestos a la deshidratación.

La aparición de una cutícula cerosa sobre la superficie foliar resultó una barrera efectiva contra la desecación, favoreciendo la hidratación de la planta. Sin embargo; una barrera protectora total contra la pérdida de agua podría bloquear también el intercambio de CO_2 y O_2 , gases necesarios para la fotosíntesis y respiración respectivamente (Taiz, 1991). Hasta el momento no se conoce un mecanismo de selectividad que permita reducir la pérdida de agua sin tener influencia sobre la absorción de CO_2 o viceversa, por lo que la planta tiene que discriminar entre ambos parámetros. Una solución a este dilema, es la regulación temporal de la apertura estomática, es decir; el cierre parcial de los estomas durante los periodos críticos del ciclo diurno, así; durante la noche cuando la intensidad luminosa es mínima o desaparece, la demanda de CO_2 para la fotosíntesis es nula, bajo estas condiciones el poro estomático, se cierra.

El caso opuesto serían las primeras horas de la mañana cuando la humedad acumulada en el suelo es alta y la intensidad luminosa favorece la fotosíntesis, bajo estas condiciones el poro estomático se abre incrementando la conductancia y por ende la transpiración y fijación de CO_2 . Hacia mediodía cuando el agua del suelo se evapora por efecto de la temperatura y la intensidad luminosa, las plantas que presentan control estomático cierran parcialmente sus estomas para evitar la deshidratación que podría ser letal.

La mayor intensidad transpiratoria coincide con las horas de mayor intensidad luminosa, mayor temperatura y menor porcentaje de humedad relativa, sin embargo; cuando las plantas se encuentran bajo tensión hídrica cierran sus estomas antes de que las condiciones ambientales sean desfavorables como una forma de evitar la pérdida de agua y mantener la turgencia celular.

La luz estimula la apertura del poro estomático en las primeras horas de la mañana alcanzando un máximo valor al mediodía, para luego disminuir en forma gradual en el transcurso de la tarde. Este proceso ocurre por el movimiento de iones potasio (K^+) hacia el interior y exterior de las células guarda respectivamente.

A continuación se describen algunos eventos que ocurren durante la apertura y cierre del poro estomático.

1. Los cloroplastos ubicados en las células guarda captan la luz roja.
2. Un fotorreceptor independiente del cloroplasto, no bien ubicado pero sin exclusividad del estoma, capta la luz azul particularmente.
3. La luz roja estimula la apertura del poro estomático.
4. La luz azul tiene un efecto aditivo a la luz roja. La apertura adicional podría ser independiente de los cloroplastos de las células guarda, ya que los fotorreceptores fueron saturados previamente con luz roja.
5. La luz azul estimula la extrusión de protones hacia el exterior de las células guarda. Es decir; activa un bombeo protónico cuya magnitud depende del tiempo de exposición.
6. La luz roja también induce un bombeo protónico hacia la membrana de la célula guarda, sin embargo; este efecto es bloqueado por inhibidores fotosintéticos, lo cual indica que la respuesta es modulada por los cloroplastos de las células guarda.
7. Existe un buen enlace entre estos dos fotorreceptores para regular la respuesta estomática a la luz.
8. El bombeo protónico da como resultado una separación de cargas y un gradiente protónico haciendo más negativo el potencial de membrana de las células guarda, generando además un gradiente de pH de 0.5 a 1.0 unidad de pH.

9. Lo que ocurre en el paso anterior permite la absorción de K^+ a través de canales particulares para este catión en la membrana.
10. Adicional a la entrada de K^+ ocurre la absorción de Cl^-/H^+ vía simporte a fin de evitar un desequilibrio de cargas en la membrana.
11. Con el mismo fin, en el citoplasma se sintetiza malato a partir de los esqueletos de carbono producidos durante la hidrólisis del almidón en el cloroplasto. El malato $^{2-}$, el K^+ y el cloro son transportados al interior de la vacuola.
12. La concentración de potasio en el interior modifica el potencial osmótico haciéndolo más negativo, lo cual disminuye el potencial hídrico.
13. Dado que el potencial hídrico interno es menor que el de las células subsidiarias, el flujo de agua ocurre hacia el interior de las células guarda, incrementando su turgencia para dar lugar a la apertura del poro estomático.
14. El sentido inverso, es provocado por la disminución de luz, altas concentraciones de CO_2 e incremento de ácido abscísico en las células guarda entre otros.
15. Como consecuencia del paso anterior, sale K^+ , acompañado de otros aniones, lo cual incrementa el potencial osmótico, así como el potencial hídrico. La célula se hace flácida y el poro se cierra.

La energía requerida para la absorción de iones de las células guarda proviene tanto de la respiración como de la fotosíntesis, la luz azul es el tercer proceso bioenergético por el gradiente protónico que crea a través de la membrana tilacoidal (Parvathi K. 1995). Los pasos anteriores se resumen en la figura 1.

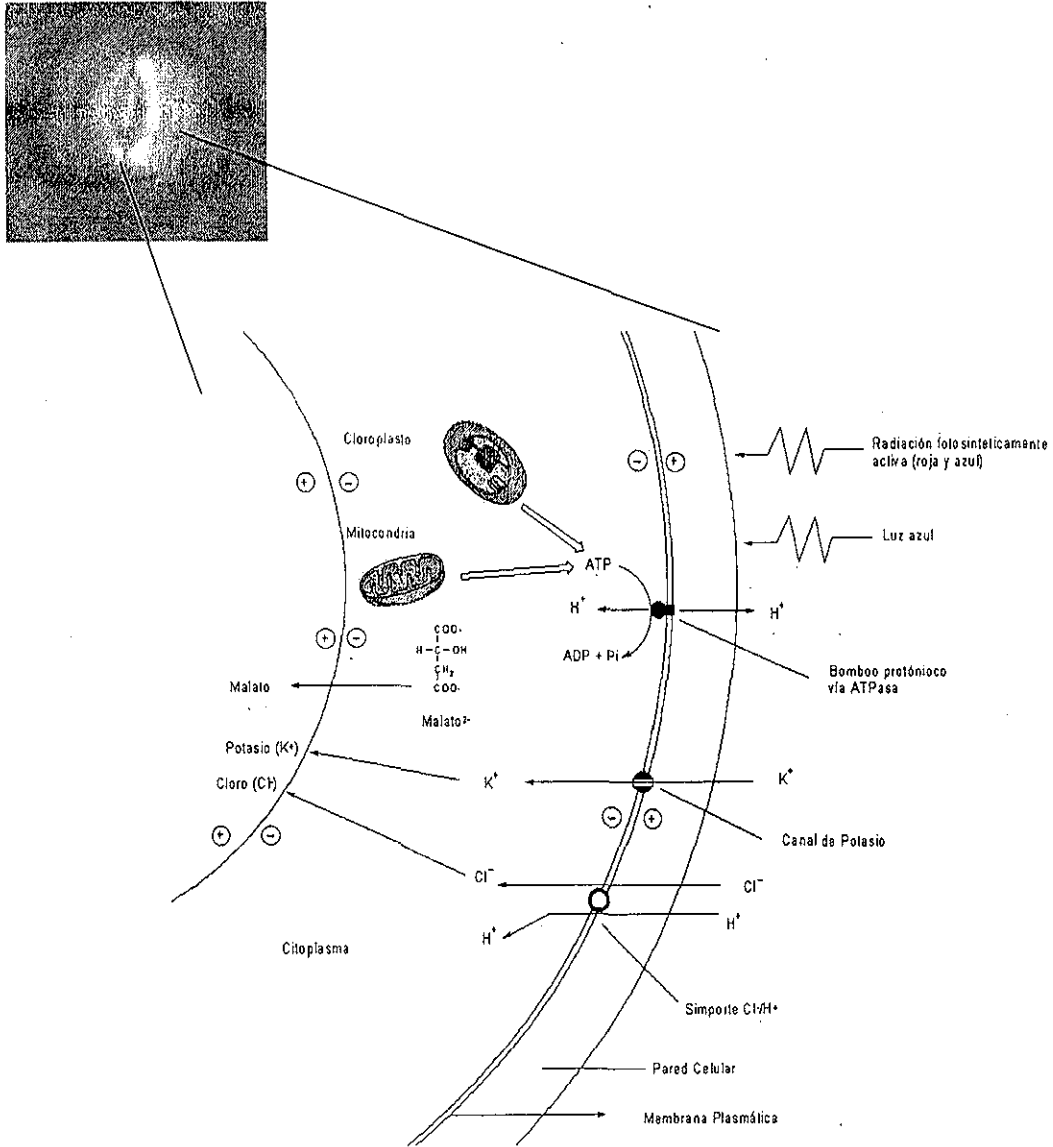


Fig. 1. Eventos que ocurren durante la apertura y cierre del poro estomático. Los cloroplastos de las células guarda captan la luz roja, un fotorreceptor independiente capta la luz azul, lo cual crea un gradiente protónico que favorece la apertura de canales específicos para la entrada de potasio al interior de las células guarda.

Lo anterior significa que por cambios en el potencial hídrico como consecuencia de las fluctuaciones de potasio el estoma puede abrirse o cerrarse el poro dependiendo de la presencia o ausencia de los factores que regulan este proceso.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Un parámetro que está directamente involucrado con este evento es la conductancia estomática, ya que este término se refiere a la resistencia que ofrece el poro para el libre flujo de vapor de agua y CO₂. De hecho, la conductancia es el inverso de la resistencia, por lo que su relación con la apertura del poro estomático y la transpiración es directa; es decir, a mayor apertura, mayor conductancia y por ende mayor transpiración.

$$C_e = 1/Resdif$$

Donde: C_e= conductancia estomática

Resdif= Resistencia a la difusión

La unidad de medición de la conductancia estomática es: cms⁻¹.

La temperatura foliar esta asociada directamente a los parámetros ambientales, de esta forma; cuando se incrementan la intensidad luminosa y la temperatura del ambiente, la humedad relativa desciende. Esta combinación de factores ambientales trae como consecuencia un incremento en la temperatura foliar, la cual puede ser regulada por la transpiración que debido al alto calor latente de vaporización del agua le permite actuar como un sistema refrigerante disipando el exceso de energía hacia la atmósfera.(Salisbury, 1994)

Por otro lado, el Contenido relativo de agua (CRA), se define como la cantidad de agua que la planta o un órgano de la misma tiene al momento de hacer la evaluación con respecto a la toma máxima que pudiera tener, razón por la cual es un buen parámetro para evaluar el estado hídrico de una planta. Al igual que la transpiración es una variable puntual que depende de los factores ambientales. El CRA se calcula a partir de la siguiente fórmula (Del Río, 1988).

$$CRA = (Pf - Ps) / (Pt - Ps) \times 100$$

donde: Pf.- Peso fresco de la muestra

Ps.- Peso seco de la muestra

Pt.- Peso turgente de la muestra

3.7.2 ACUMULACIÓN DE PROLINA

La acumulación de prolina es una respuesta presente en plantas expuestas a muchos tipos de estrés ambientales, particularmente los asociados a salinidad y sequía. Muchas plantas incluyendo las halófitas acumulan osmolitos compatibles tales como prolina (pro), glicinbetaina y azúcares cuando se exponen a sequía o estrés por salinidad (Bohnert y Sheveleva, 1998)

La característica de la prolina es que puede acumularse a altas concentraciones en el citoplasma de la célula sin interferir con las reacciones bioquímicas normales o la estructura celular, actuando como un osmoprotector durante el estrés hídrico (Yoshida, 1997 y Paul E. 1999). La acumulación de prolina es considerada como un agente osmótico protector de enzimas citosólicas y estructura de la membrana. Parece ser el mayor soluto involucrado en el ajuste osmótico (Girousse, *et al*, 1996).

Se acepta generalmente que el incremento en la osmolaridad celular que resulta de la acumulación de prolina modifica el potencial osmótico, disminuyendo el potencial hídrico, lo cual permite un flujo de agua hacia el interior de la célula, contribuyendo de esta forma con la turgencia necesaria para la expansión celular, aunque la tolerancia al estrés es indiscutiblemente dependiente de las complejas interacciones entre varios productos génicos, la acumulación de prolina resulta una buena alternativa para reforzar al menos un aspecto de tolerancia a estrés.

Dado que todas las estructuras subcelulares existen en un ambiente acuoso, la tolerancia a la deshidratación también depende de la capacidad de las células para mantener la integridad de membranas y prevenir la desnaturalización de proteínas (Hare, 1998).

3.7.3 PARÁMETROS HÍDRICOS EVALUADOS EN CONDICIONES DE SEQUÍA

Del Río (1988) evaluó el Contenido Relativo de Agua (CRA) en *Amaranthus hypochondriacus* registrando mayores valores en la parte apical, lo cual lo atribuye a una lenta transpiración y acumulación de metabolitos. El CRA marcador de inicio de daño celular para esta especie lo definió en 42%.

Gamboa, *et al*, (1991) consideraron al CRA en *Amaranthus hypochondriacus* como un estimador indirecto del volumen celular, por lo que evaluaron el efecto del déficit hídrico sobre los niveles de prolina, tanto en hojas *in vitro* como en la planta *in situ*. En hojas aisladas no se observó acumulación a diferencia de la planta completa donde sí aumentó de forma significativa a un CRA de 65%.

Trejo (1992) caracterizó la tolerancia *in vitro* tanto a la salinidad como al déficit hídrico en células de Amarantho (*Amaranthus hypochondriacus*), encontrando entre otras cosas que la acumulación de prolina no puede considerarse como el único agente responsable del descenso del potencial osmótico, asociandola sin embargo con un activo metabolismo y crecimiento celular.

Szente *et al*, (1993) al trabajar con *Amaranthus chlorostachys* y *Helianthus annuus* tanto en asociación como solos, mencionan que el amaranto registró una disminución mayor de la transpiración por efecto del estrés hídrico cuando se le cultivo asociado con girasol, que en cultivo puro. Al medir la fotosíntesis en hojas de amaranto, no se registraron diferencias significativas para ambos cultivos.

Valenzuela, *et al*, (1994) mencionan que en plantas de *Amaranthus hypochondriacus* sometidas a estrés hídrico se incrementa la actividad de la

betaina aldehído deshidrogenasa (BADH, que cataliza la actividad de la glicin-betaina), asociado con un incremento en la presencia de potasio y glicin-betaina.

Lal y Edwards (1996), al trabajar con *Amaranthus cruentus* y *Zea mays*, encontraron que durante la fase inicial de estrés hídrico disminuye la conductancia estomática y los niveles intercelulares de CO₂. Ninguna especie registró cambios importantes tanto en clorofila total como en contenido de clorofila.

Ackerson, *et al*, (1980) encontraron que una declinación en el potencial osmótico de *Sorghum bicolor* más o menos paralelo con una declinación en el potencial hídrico, conlleva a un ajuste osmótico, lo que trae como consecuencia un mantenimiento total o parcial de los procesos fisiológicos.

Girma y Krieg (1991) definen al ajuste osmótico como la disminución del potencial osmótico debido a la acumulación neta de solutos en respuesta al estrés hídrico. Es un mecanismo de tolerancia a la sequía en *Sorghum bicolor*.

Girma y Krieg (1992) mencionan que el estrés hídrico disminuye la conductancia estomática y la fotosíntesis de genotipos de *Sorghum bicolor* cultivados tanto en invernadero como en campo.

Benveniste-Levkovitz *et al*, (1993) al trabajar con *Triticum kotschyi* *Triticum aestivum* Cv. Lakhish en condiciones de sequía, encontraron que el potencial osmótico de la savia disminuyó a la misma tasa en ambas especies a altos estados de deshidratación. La acumulación de prolina se incrementó como consecuencia del estrés hídrico.

Liang (1994) trabajó con *Fagus crenata*, *G. Biloba*, *Alnus firma* con diferente intensidad luminosa, encontrando que los patrones diurnos de

conductancia estomática y fotosíntesis neta son dependientes de la radiación en las primeras horas de la mañana y de la tarde.

Hamerlynck (1994) mencionan que la conductancia estomática declina cuando las especies de *Quercus macrocarpa* se exponen a la sombra, incrementándose cuando se reiluminan.

Girousse, *et al.* (1996) reportan acumulación de prolina en la savia del floema de *Medicago sativa* por efecto de la sequía, tanto en tejidos maduros como en crecimiento.

Tezara, *et al.* (1998) mencionan que el cierre estomático se debe a un decremento en el potencial hídrico de -0.3 a -2.0 Mpa y que la conductancia estomática es sensible al estrés hídrico en especies de *I. carnea*, *Jatropha gossypifolia* y *Capparis odoratissima*.

Verslues y Sharp (1999) encontraron que en *Zea mays*, la concentración de prolina se incrementa en la zona de crecimiento de la raíces primarias de maíz a bajos potenciales hídricos como resultado de un decremento en la tasa de depositación.

Rajendrudu, *et al.* (1999) reportan que la conductancia estomática y la transpiración fueron afectados de manera diferencial significativa (más en uno que en otro) por el estrés hídrico en dos fenotipos de *Tectona grandis*.

Malesewski, *et al.* (1999) reportan que en *Phaseolus vulgaris* la conductancia estomática es mayor con luz azul que con luz roja, los efectos de ambas sobre la apertura estomática son independientes del potencial hídrico de la atmósfera y del medio de la raíz.

Sperry (2000) menciona que la conductancia estomática y la transpiración con frecuencia correlacionan positivamente con la conductancia hidráulica en el continuo suelo-hoja, menciona además que esta interacción ayuda a regular el potencial hídrico de las hojas.

Se reporta de manera general una disminución de la transpiración y la conductancia estomática por efecto de la sequía, además de que la conductancia es mayor cuando se aplican pulsos de luz azul que con luz roja. Los parámetros ambientales, principalmente la luz, tienen una influencia directa sobre el control del poro estomático en las primeras horas de la mañana y la tarde. Con respecto a la resistencia a la difusión, encontraríamos una respuesta inversa, de hecho, uno de los autores menciona que esta se incrementa de manera gradual con el estrés hídrico.

El aumento de la temperatura foliar está asociada con pérdidas de turgencia y por ende disminución del estado hídrico de la planta, lo cual conllevaría a alteraciones en el estado metabólico a nivel enzimático tanto por la disminución en la disponibilidad de agua como por modificación del rango de temperaturas en el cual tienen lugar ciertas reacciones.

En general al contenido relativo de agua (CRA) se le utiliza como un estimador del estado hídrico de la planta y como un evaluador indirecto del volumen celular. Este parámetro es afectado por la sequía en casi toda la planta, registrando la parte apical (meristemo) los valores más altos, quizá por la acumulación de iones y osmolitos en este sitio de crecimiento. Se ha encontrado un incremento en la concentración de prolina por efecto de la sequía, sin embargo; también se menciona que ésta no es la única responsable del descenso del potencial osmótico, ya que se han registrado incrementos en la concentración de betaina aldehído deshidrogenasa, incrementándose la glicin-betaína, azúcares y potasio entre otros (Valenzuela, *et al.*, 1994).

3.8 VARIABLES FOTOSINTÉTICAS. Eventos Primarios.

La vida sobre la tierra depende de la energía proveniente del sol. La fotosíntesis es el único proceso biológico por el que se puede capturar y transformar esta energía.

De todo el espectro electromagnético sólo la luz blanca que incluye los colores violeta, índigo, azul, verde, amarillo, naranja y rojo es capturada por los pigmentos de plantas, algas y cianobacterias. El color verde de las plantas se debe a que la clorofila, pigmento que captura la luz absorbe eficientemente el azul y rojo pero refleja la mayor parte de la luz verde percibida por nuestros ojos.

El tejido fotosintéticamente más activo de las plantas superiores es el mesófilo de las hojas, ya que sus células contienen un gran número de cloroplastos con pigmentos especializados en absorber la luz, las clorofilas. En la fotosíntesis la energía solar es utilizada para oxidar el agua, liberando oxígeno (reacciones de luz) y reduciendo el CO_2 (reacciones de oscuridad) para la formación de compuestos orgánicos. Los productos que se forman en las reacciones de luz son compuestos de alta energía, ATP y NADPH que posteriormente se usarán en el ciclo de fijación de CO_2 para la formación de azúcares.

Hasta la década de los setentas las evaluaciones sobre estrés hídrico en plantas se enfocaron principalmente a parámetros estomáticos, sin embargo; las técnicas actuales permiten determinar "in situ" el comportamiento de otros factores, tales como la eficiencia del transporte de electrones a nivel de fotosistemas. Así, la evaluación de la fluorescencia de la clorofila en el fotosistema II es otra forma de medir el efecto de la sequía sobre las plantas. Esta técnica permite ubicar la eficiencia en el acarreo electrónico a nivel de PSII iniciando con la fotólisis del agua y terminando con la reducción del pool de quinonas (Q_A y Q_B).

3.8.1 ABSORCIÓN DE LUZ POR LA CLOROFILA

Las clorofilas absorben longitudes de onda correspondientes al azul y rojo del espectro visible (figura, 2). Cuando una molécula de este pigmento absorbe luz, pasa de su estado basal a su estado excitado. La absorción de la luz azul excita a la clorofila hasta un estado energético mayor que la luz roja ya que la energía del fotón es mayor cuando la longitud de onda es mas corta. En estado excitado, la clorofila es altamente inestable liberando su energía a los alrededores como calor entrando a un estado de baja excitación donde es estable por varios nanosegundos. En este estado, la clorofila excitada tiene tres vías para disponer de la energía capturada(figura, 2):

- a) Puede reemitir un fotón y recobrar su estado basal, a lo cual se le llama fluorescencia, cuando ocurre esto, la longitud de onda de la fluorescencia es más larga que la longitud de onda absorbida para el mismo estado electrónico ya que una porción de la energía de excitación se pierde como calor. Usualmente la clorofila fluoresce en el rojo y el cambio de longitud de onda desde la absorción hasta la emisión del fotón es del orden de 10 nanómetros.
- b) La clorofila excitada puede regresar a su estado basal liberando la energía de excitación como calor.
- c) Otra posibilidad es usar la energía de excitación para desarrollar trabajo fotoquímico, en el cual la energía de baja excitación se utiliza para una serie de reacciones de oxidación y reducción que inician con la fotólisis del agua y terminan con la reducción del NADP^+ .

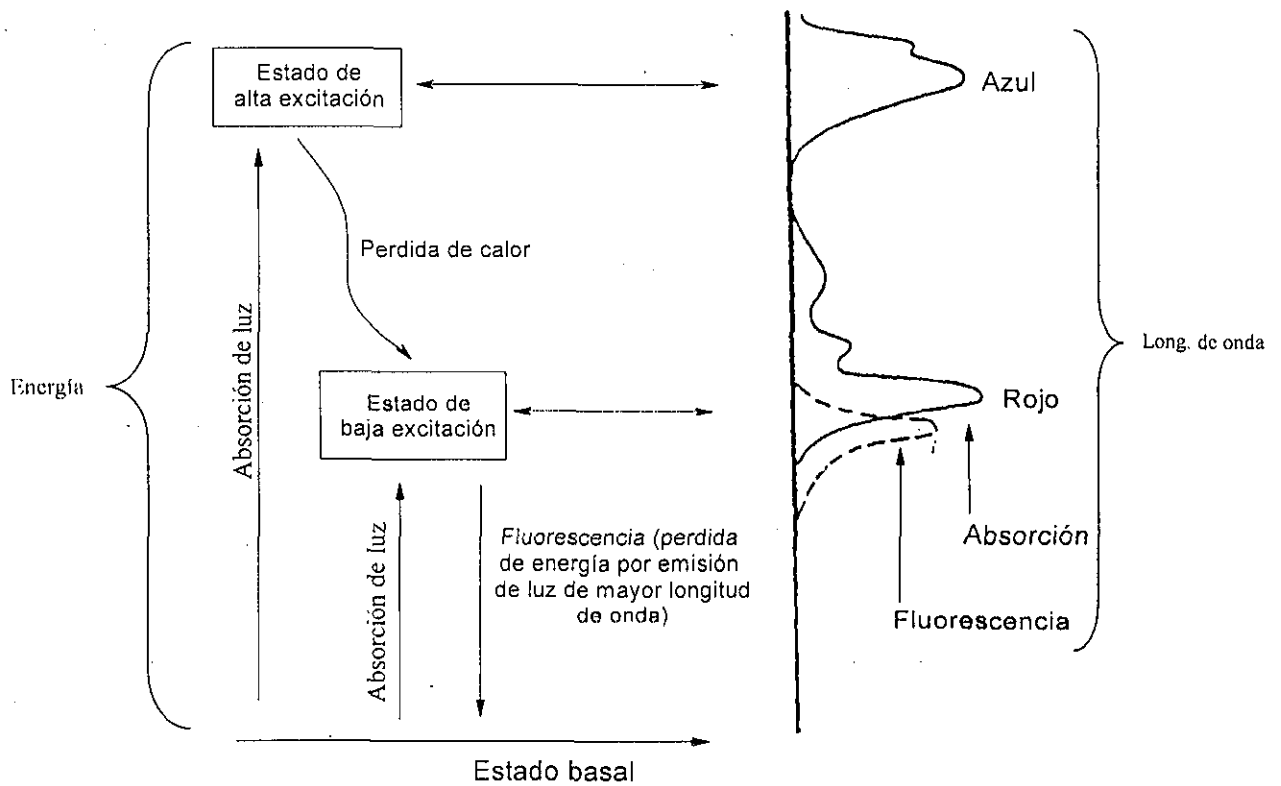


Fig. 2. Estado basal y excitado de la clorofila y las posibles rutas de liberación de energía.

En las plantas existen además de la clorofila **a** otros pigmentos accesorios como la clorofila **b**, xantófila, caroteno y beta caroteno que absorben energía que la clorofila **a** es incapaz de absorber. Los pigmentos accesorios actúan como un complejo cosechador de luz, llamado también complejo antena, el cual conduce la energía por resonancia inductiva (Salisbury, 1992) hacia el centro de reacción formado por un conjunto de clorofilas que absorben eficientemente a 680nm, llamado fotosistema II (PSII) o P680. (figura, 3)

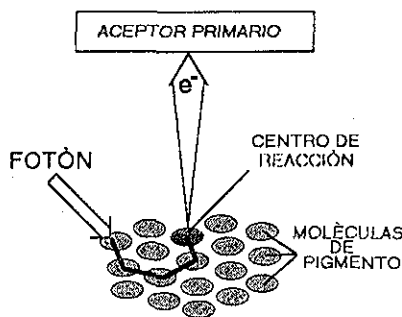


Fig. 3. Complejo cosechador de luz. Los pigmentos accesorios captan la energía del sol transmitiéndola por resonancia inductiva hacia el centro de reacción.

Una vez en el centro de reacción ocurren una serie de reacciones de oxidación y reducción en la membrana tilacoidal, conocido como esquema Z. Existen varios esquemas Z en la literatura, el que a continuación describimos para explicar la transferencia de electrones desde la fotólisis del agua hasta la formación del NADPH es el desarrollado por Wilbert Veit y Govindjee, (2000).

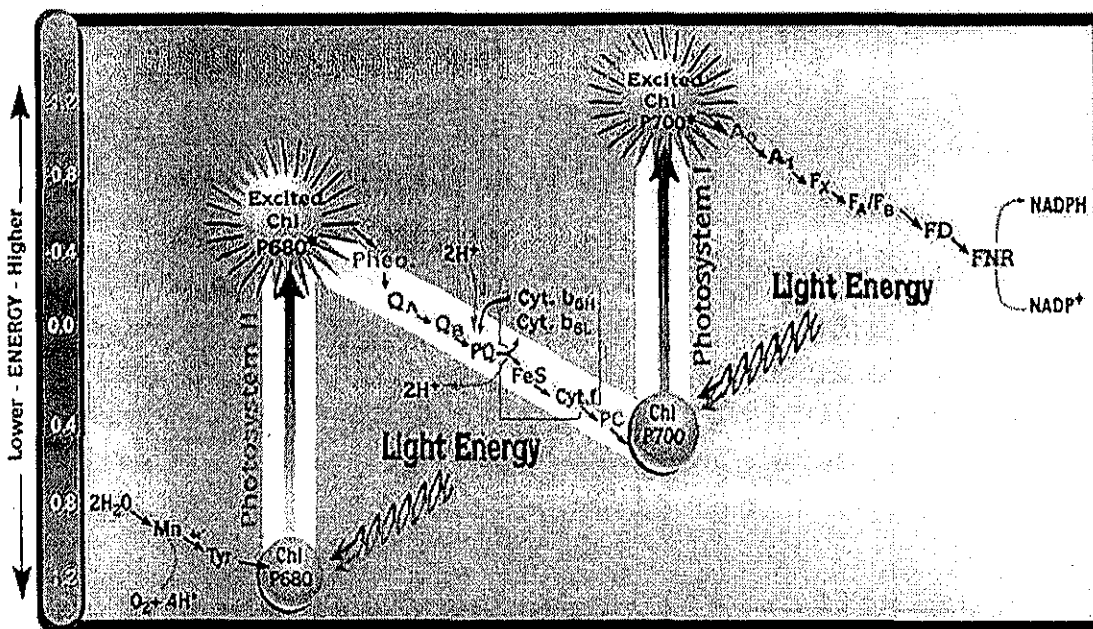


Fig. 4. Esquema Z para representar la transferencia de electrones desde la fotólisis del agua hasta la formación del NADPH, adaptado de Wilbert Veit y Govindjee, (2000).

3.8.2 OPERACIÓN DEL ESQUEMA Z

El proceso fotoquímico comienza con la excitación simultánea del conjunto de clorofilas del fotosistema II (PSII) y el dímero de clorofila a del fotosistema I (PSI). Los fotones pueden ser capturados por las moléculas de clorofila en el centro de reacción o llegar a ella por resonancia inductiva a través del complejo antena. El proceso de excitación dura algunos femtosegundos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Por cada reacción se utilizan 8 cuantos de luz, 4 en el PSII y 4 en el PSI para transferir 4 electrones de 2 moléculas de agua a dos moléculas de NADP^+ , produciendo una molécula de O_2 y dos moléculas de NADPH .

A la izquierda del diagrama (figura, 4) se muestra una escala de energía en términos de potencial de oxido-reducción (E_m) a pH 7, con este valor de pH, E_m equivale a -0.4 volts. Valores por arriba de este valor en el diagrama tienen un E_m más negativo y pueden reducirse fácilmente, es decir; aceptar electrones. Componentes intermediarios del esquema Z por debajo de este valor, estarían en contra de un gradiente o flujo de energía.

Esto es lo que ocurre en la transferencia de electrones (Figura, 4)

1. De la feofitina a P700^+
2. De Ao^- a NADP^+
3. Del H_2O a P680^+

La energía que se requiere para transferir los electrones de P680 a la feofitina y de P700 a Ao proviene de la luz.

La primera transferencia de electrones de P680^* (reducido) a la feofitina genera un P680^+ (oxidado), reduciendo la feofitina (feo^*), casi al mismo tiempo, P700^* transfiere su electrón a Ao (una molécula especial de clorofila), oxidándose P700^+ y reduciendo Ao^* en pocos picosegundos. Estos son los únicos pasos donde la energía lumínica es convertida en energía química, precisamente la energía de oxidación-reducción. Una molécula con carga (+) significa que se ha oxidado y está preparada para recibir otro electrón o átomo de hidrógeno. El resto de los pasos se dan en un modo de energía cuantabaja.

Los pasos de transferencia de electrones. Normalmente, uno describe el esquema Z de izquierda a derecha, como si el agua liberara los primeros electrones, lo cual no es correcto, sin embargo; facilita la descripción de la vía. En esta ocasión, para describir el proceso, se considerarán los tiempos en que ocurre el evento de manera secuencial. La reducción y reversión de $P680^+$ a $P680$ y de $P700^+$ a $P700$ ocurre casi de manera simultánea. $P700^+$ se revierte a $P700$ recibiendo un electrón proveniente de la feofitina a través de los siguientes intermediarios en la cadena de electrones o acarreadores de átomos de hidrógeno. De $Feo \rightarrow Q_A$ (plastoquinona fija) $\rightarrow Q_B$ (Plastoquinona móvil) $\rightarrow PQ$ (plastoquinona móvil) $\rightarrow FeS \rightarrow C_{yt f} \rightarrow PC \rightarrow P700^+$.

Por otro lado, los electrones de $P700$ pasan a Ao y finalmente hasta el $NADP^+$ a través de otros intermediarios. La pérdida del electrón de $P680$ es recobrado a partir de la molécula de agua, vía tirosina y un átomo de manganeso tetranuclear. Estas reacciones requieren de pocos milisegundos.

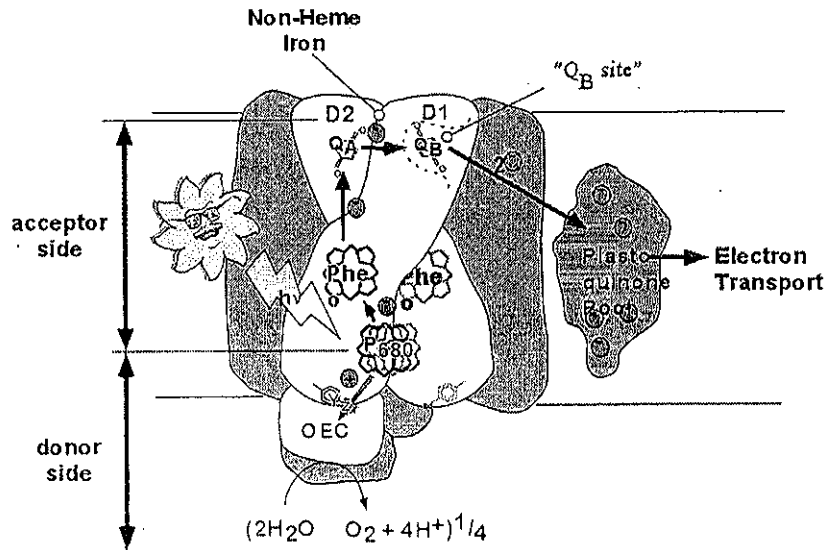


Fig. 5. Estructura del PSII. En esta vecindad ocurren los eventos primarios de la fotosíntesis, desde la fotólisis del agua hasta la doble reducción de Q_B . Esta parte de la cadena transportadora de electrones puede ser monitoreada *in situ* con medidor de fluorescencia de la clorofila en el PSII.

P680 absorbe un fotón y pasa a un estado excitado $P680^*$ el cual es rápidamente transferido a la feofitina vecina en 200 o 400 picosegundos. La plastoquinona Q_A acepta los electrones de la feofitina y los transfiere a Q_B en 200 μ s. Después de una doble reducción por Q_A , la plastoquinona Q_B se convierte en plastoquinol que es reemplazado por una nueva plastoquinona. Previo a la segunda reducción por Q_A , la carga positiva sobre $P680^+$ puede ser transferida a los átomos de manganeso a través de una tirosina conocida como Y_Z , y utilizada para oxidar el agua. La oxidación del agua involucra 5 diferentes estados de oxidación de los átomos de manganeso, conocidos como estados S (reloj oxidativo del agua) y requiere la absorción de cuatro fotones y la reducción de dos plastoquinonas Q_B .

Estructuralmente el PSII está compuesto por menos de 25 polipéptidos rodeado por una gran variedad de proteínas asociadas a clorofilas **a** y **b** (figura, 5) conocidos como complejos cosechadores de luz o complejos antena, cuya función es dirigir la luz hacia el centro de reacción. El núcleo del PSII lo forman dos polipéptidos conocidos como D1 y D2. El par especial de clorofilas, P680, se encuentra entre esos polipéptidos. La feofitina y Q_A se encuentran sobre el polipeptido D2, el residuo de tirosina $-Y_Z-$ y Q_B se encuentran sobre el polipéptido D1. Q_A permanece relativamente fija sobre D2 en comparación con el libre movimiento de Q_B en y fuera de D1. Los inhibidores del transporte de electrones en PSII generalmente compiten por el sitio de Q_B evitando la reducción y anclaje de esta plastoquinona.

Las reacciones de luz producen NADPH y ATP que posteriormente se usan para fijar el CO_2 en las reacciones de oscuridad. La ATP sintetasa produce al ATP usando ADP, P_i y la energía que se obtiene por el gradiente protónico a través de la membrana tilacoidal mediante:

- 1) Los protones que se generan por la oxidación del agua y por los protones dentro del lumen.
- 2) Cuando la plastoquinona es reducida por el PSII recibe electrones provenientes del agua y recoge los del estroma para convertirse a PQH₂. Por un lado, el PQH₂ reduce el Fe-S en el complejo Cyt bf por transferencia de electrones, por el otro, uno de los protones de PQH₂ es depositado en el lumen, lo cual permite la formación de un gradiente protónico a través de la membrana tilacoidal además de la formación de más ATP.

3.8.3 FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA a EN EL FOTOSISTEMA II

La fluorescencia de la clorofila es una herramienta relativamente nueva que se utiliza para hacer mediciones no destructivas **in situ** ya sea en laboratorio, invernadero o campo. Fisiológicamente esta técnica registra la eficiencia de la clorofila **a** en el fotosistema II para capturar la luz (Peterson, 2000), ya que no toda la energía luminosa captada por la planta, es utilizada para desarrollar trabajo fotoquímico.

En condiciones no estresantes, alrededor del 85% es utilizada para la fotoquímica, mientras que el resto es disipado como calor o como fluorescencia. De tal forma que la capacidad de una planta para desarrollar trabajo fotoquímico podría depender entre otros factores de diferentes tipos de estrés causado por condiciones ambientales adversas. La energía en exceso que no se utiliza para la realización de trabajo fotoquímico, puede ser disipada por procesos no fotoquímicos, como la emisión de calor y reemisión de la energía absorbida con una longitud de onda mayor (fig. 2), a esto se le llama fluorescencia. A temperaturas fisiológicas, aproximadamente el 95% de la fluorescencia registrada es emitida por las moléculas de clorofila **a** asociadas con el fotosistema II (PSII) (<http://www.hansinst.co.uk/protect/manual/p9.pdf>); generalmente, cuando la fluorescencia es

alta la disipación de energía por trabajo fotoquímico y calor es baja. Al aplicar un pulso de luz saturante a hojas previamente adaptadas a la obscuridad (10 a 30 minutos), la fluorescencia se eleva de un estado estable (F_o) a su máximo valor (F_m), en esta condición, Q_A , el primer aceptor de electrones del fotosistema II es totalmente reducido, lo cual permite determinar la eficiencia cuántica del PSII dada por la relación $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$. En hojas sanas este valor siempre es cercano a 0.8, independientemente de la especie estudiada. Valores por debajo de este número sugieren que una proporción de los centros de reacción en el PSII se han dañado, un fenómeno llamado fotoinhibición, con frecuencia observado en plantas bajo condiciones de estrés (Fracheboud Y. 2001).

3.8.4 PARÁMETROS DE FLUORESCENCIA

La determinación de la emisión de fluorescencia de la clorofila *a* en el fotosistema II, proporciona un método rápido para estimar los efectos del estrés hídrico sobre la fotosíntesis, ya que es muy sensible a los cambios en la fluidez, estabilidad y organización de las membranas fotosintéticas del fotosistema II, además de que la fotosíntesis generalmente se reduce bajo condiciones ambientales adversas tales como el estrés térmico, deficiencia de nutrientes, agentes contaminantes y ataque por patógenos entre otros. (Fracheboud, Y. 2001 y ElHani, 1999).

Bolhar, (1993) cita a Kautsky (1934) como el primero en reportar el patrón de emisión de fluorescencia en la clorofila *a* del fotosistema II luego de un pulso de luz saturante a hojas previamente adaptadas en obscuridad. La curva de inducción de la fluorescencia es también llamada *curva de Kautsky* (figura, 6).

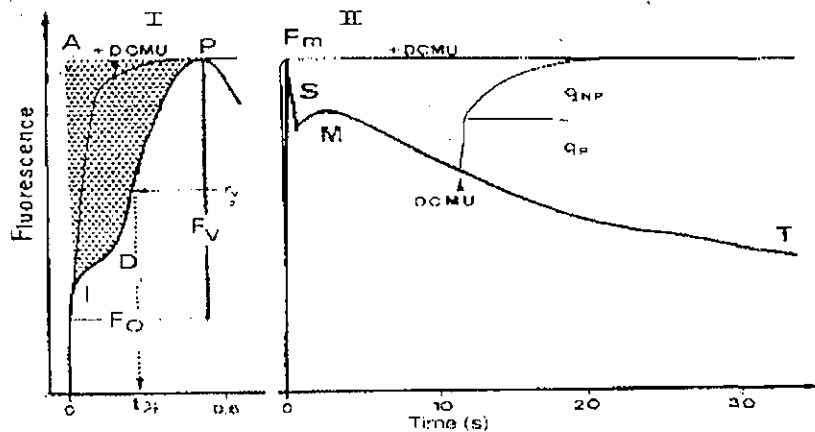


Figura 6. Inducción de la cinética de fluorescencia o *curva de Kautsky*, registrada en una suspensión de *Chlorella* adaptada a la obscuridad. I, cinética rápida; II, cinética lenta; A, área sobre la curva; F_0 , fluorescencia mínima (obscuridad, centros de reacción del PSII abiertos); O, origen; I, inflexión o nivel intermedio; D, depresión o meseta; P, nivel pico; F_v , fluorescencia variable; $t_{1/2}$, tiempo en alcanzar la F_m ; F_m , fluorescencia máxima (obscuridad, centros de reacción del PSII cerrados); S, pendiente; M, máximo secundario; q_{NP} , trabajo no fotoquímico; q_P , trabajo fotoquímico; T, nivel terminal, modificado de Bolhar, (1993).

Las diferentes fases se denotan con las letras: O, I, D, P, S, M, T. La emisión de la curva de O a P, ocurre durante el primer segundo de iluminación y se llama "fase rápida". La fase lenta se presenta después de P y puede durar varios minutos antes de llegar al nivel terminal (figura 6). La fase rápida se asocia con los eventos primarios del fotosistema II, de interés particular en este trabajo, por lo que a continuación describimos los parámetros que incluye esta fase.

F_0 (Fluorescencia mínima)

Nivel de fluorescencia cuando Q_A está totalmente oxidada. Es la primera fluorescencia que se presenta cuando se ilumina el tejido fotosintético, previo a una adaptación a la obscuridad, llamada también fluorescencia mínima. Se consigue cuando la luz ha sido absorbida por la clorofila del complejo antena, antes de que los electrones sean atrapados por el centro de reacción del PSII, dura sólo algunos picosegundos o nanosegundos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Se mide cuando todos los centros de reacción están abiertos. Da un valor de referencia para los otros parámetros de fluorescencia.

F_m (Fluorescencia máxima)

Nivel de fluorescencia cuando Q_A está transitoriamente reducida. Al aplicar un pulso de luz saturante, la fluorescencia se incrementa de F_o, vía un nivel intermedio (I) y con frecuencia, una depresión (D) a un nivel pico (P). Esta elevación refleja un incremento gradual en el rendimiento de la fluorescencia de la clorofila a del PSII a la vez que la disipación (**quenching**) fotoquímica decrementa porque Q_A se reduce cada vez más como el aceptor de electrones más cercano. En el estado I, los electrones comienzan a ser transferidos vía Q_B al pool de plastoquinonas, dando lugar a una reoxidación de Q_A. Después de la depresión se llega a una fluorescencia pico P (figura 6). Si la luz actínica es lo suficientemente intensa, todos los centros de reacción se cierran consiguiéndose la fluorescencia máxima (F_m ó F_m).

F_v. Fluorescencia variable. Parámetro derivado de la cinética de fluorescencia: F_v = F_m-F_o (figura, 6).

F_v/F_m (Eficiencia fotoquímica del PSII)

Máxima eficiencia cuántica del fotosistema II. La relación **F_v/F_m** tiene un rango típico de 0.75-0.85 y es proporcional al rendimiento fotoquímico de la fotosíntesis. Björkman y Demming, citados por Bolhar-Nordenkampf (1993), midieron la relación **F_v/F_m**, en plantas vasculares, encontrando valores de 0.832±0.004 en hojas sanas.

Empíricamente, la eficiencia fotoquímica del PSII tiene una relación lineal (aproximada) al rendimiento cuántico de la fotosíntesis. Esta correlación es altamente reproducible con respecto a la fotoinhibición.

Área sobre la curva

Es el área que se obtiene sobre la curva que describe la cinética de fluorescencia desde F_0 hasta F_m (figura 6) y es proporcional al tamaño del pool de aceptores de electrones sobre el lado reducido del PSII. Si la transferencia de electrones es bloqueada por DCMU entre Q_A y Q_B , el área sobre la curva de fluorescencia puede ser altamente decrementada, ya que no ocurre la reoxidación de Q_A .

$T_{f_{máx}}$. (Tiempo en el que se alcanza la fluorescencia máxima)

Es el tiempo de elevación de F_0 a F_m . Es un estimador del tamaño del pool de plastoquinona. Hojas sombreadas con antenas grandes y pequeño pool de plastoquinona, registran cortos $T_{f_{máx}}$. (lo cual indicaría una pequeña área sobre la curva), comparadas con hojas de sol, las cuales tienen un complejo antena pequeño pero un gran pool de plastoquinona.

Cuando se altera el sistema fotosintético por algún factor estresante se modifica el patrón de emisión de la fluorescencia y/o el valor de los parámetros evaluados, por lo que podrían utilizarse como indicadores de cambios fisiológicos en cultivos que respondan de manera diferencial con deficiencia de humedad.

3.8.5 EFECTOS DEL ESTRÉS HÍDRICO Y OTROS ESTRESSES SOBRE LAS VARIABLES FOTOSINTÉTICAS

Govindjee, *et al*, (1981) mencionan que el estrés hídrico causa varios cambios en el aparato fotosintético de *Nerium oleander*, *Atriplex triangularis* and *Tolmiea menziesii*. Bajos potenciales hídricos, causan un decremento en el rendimiento cuántico en cloroplastos y hojas de girasol, disminuyen también la relación P/O (máximo/mínimo nivel de fluorescencia) en el alga roja *Porphyra sanjuanesis*. La relación P/O es un buen indicador de la actividad fotoquímica del PSII. En este trabajo, los autores presentan datos sobre la relación P/O y el potencial hídrico, encontrando que el estrés hídrico bloquea el flujo de electrones del lado del agua al centro de reacción del PSII.

Sánchez, *et al*, (1983) trabajaron con dos cultivares de *Zea mays*, encontrando que el estrés hídrico reduce los niveles de clorofila, conductancia estomática y fotosíntesis, sin afectar el contenido de nitrógeno en la hoja, lo cual significa que la pérdida de clorofila mediada por el estrés hídrico no esta mediada por la concentración de nitrógeno.

Ehleringer y Cook (1984) reportan que la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática decremantan linealmente con el potencial hídrico de la hoja en plantas de *Encelia farinosa* (arbusto del desierto) sometidas a sequía.

Ohta, *et al*, (1987) encontraron que la concentración de clorofila total no se incrementó significativamente en *Amaranthus tricolor*, sin embargo; la relación clorofila **a/b** se incrementó después de 24 horas de la aplicación de 0.5mM de NaCl.

Bukhov, *et al*, (1990) mencionan que en cloroplastos de *Amaranthus* pretratados a temperatura elevada (>45°C), el nivel de fluorescencia se eleva comparado con el control. Esta elevación sugiere que con un estrés térmico

medio, el aceptor primario de electrones del PSII es más fácilmente reducido que en las muestras controles. Este experimento indica que la elevación de fluorescencia con baja intensidad de luz y estrés térmico, puede no deberse a elevación en los valores de F_0 que por definición parece ser independiente de la concentración de Q_A .

Ferguson y Burke (1991) encontraron que las variables de fluorescencia disminuyen con el incremento en estrés térmico. Los valores de F_v/F_0 fueron siempre bajos en hojas expuestas a altas temperaturas. Los valores de F_v fueron siempre mayores en hojas estresadas que en no estresadas.

Benveniste-Levkovitz, *et al*, (1993), al trabajar con *Triticum kotschy* *Triticum aestivum* Cv. Lakhish encontraron que el decremento en el rendimiento cuántico a potenciales hídricos de -0.9 a -2.3 Mpa no se acompañó por daños en los centros de reacción del PSII, ya que no se registraron cambios en la variable de fluorescencia. Sin embargo; por abajo de -2.3 Mpa el rendimiento de fluorescencia en ambas especies disminuyó, indicando pérdida de la eficiencia intrínseca del PSII.

Meyer y Kouchkovsky (1993) concluyeron que cuando el PSII se inactiva por estrés hídrico, puede no ser una pérdida física de sus centros activos y/o core, sino probablemente se debe a alteraciones proteínicas o cambios conformacionales, lo cual podría ser el resultado de una disminución masiva de lípidos inducido por la sequía en *Lupinus albus* L. Sensible y Resistente a la Sequía.

Sgherri, *et al*, (1993) encontraron que en membranas tilacoidales aisladas de hojas estresadas de *Helianthus annuus* cv. Isabel, disminuye tanto el contenido de proteínas como de clorofila, manteniéndose sin cambios la relación clorofila a/b y la relación proteína/clorofila.

Corlett, *et al*, (1994), al trabajar con dos cultivares de *Sorghum bicolor* L., reportaron que en todas las hojas totalmente expuestas al sol, la eficiencia del PSII disminuye hacia mediodía con una notable recuperación hacia la noche, la magnitud del decaimiento fue acentuado por el estrés hídrico. Las hojas sombreadas no presentaron esta respuesta, por lo que los autores llaman a esta respuesta fotoinhibición. Las hojas adaptadas a la sombra tienen baja tasa de fotosíntesis y baja conductancia estomática cuando se exponen al sol en comparación con las hojas siempre iluminadas.

Naidu y Swamy, (1995) encontraron una correlación positiva entre el contenido de clorofila y la tasa fotosintética neta y/o la producción de biomasa en 7 especies de árboles caducifolios, además de una variación estacional de la concentración de clorofila, mayor en verano que en invierno.

Raghavendra, *et al*, (1995), al trabajar con *Amaranthus caudatus* y *Spinacia oleracea*, C4 y C3 respectivamente, encontraron que la eficiencia del transporte de electrones a través del PSII en cloroplastos fue más alta durante la mínima fluorescencia que durante la máxima, lo cual sugiere que en Amarantho la oxidación fotosintética del agua no ocurre de manera sincrónica con la absorción de carbono como en espinaca. En contraste con espinaca, las oscilaciones fotosintéticas en amaranto están relacionadas con el transporte difusional de fotoasimilados entre el mesófilo y las células del haz de la vaina.

Vidal, *et al*. (1995) mencionan que para *Vicia faba* los parámetros de fluorescencia dan una mejor indicación del daño causado al sistema fotosintético que las mediciones de la fotosíntesis neta.

Lal y Edwards (1996) encontraron que la conductancia estomática y la transpiración disminuyen durante el periodo de estrés hídrico en *Amaranthus cruentus* y *Zea mays*. Inicialmente la concentración interna de CO₂ decremente al caer el contenido relativo de agua sin que disminuya la tasa de asimilación neta de

CO₂, lo cual se explicaría porque en plantas C₄, el CO₂ es tomado por la Rubisco en las células del haz de la vaina, además de que la cantidad de CO₂ interno requerido para saturar la fotosíntesis es mucho menor en plantas C₄ que en C₃. Por otro lado, cuando el CRA disminuye por abajo de 85% en *A. cruentus* y 75% en *Z. mays*, la fotosíntesis se inhibe progresivamente.

Ramanjulu, (1998) reportó que la sequía decreta el potencial hídrico, la tasa de fotosíntesis neta y la conductancia estomática, de la hoja de *Morus alba* Tolerante y sensible a la sequía, siendo mayor la magnitud en el cultivar sensible. La actividad del PSII disminuyó significativamente sólo con estrés severo en ambos cultivares.

Cechin (1998) encontró que para *Sorghum bicolor* Moench, el cociente Fv/Fm es una medida de la eficiencia potencial del fotosistema II adaptado a la obscuridad.

Basu *et al*, (1998) encontraron que la tasa de fotosíntesis neta (P_N) decreta en plantas de papa, *Solanum tuberosum* L. cv. *Kufri Sindhuri* bajo estrés hídrico y saturadas con radiación fotosintéticamente activa >500 μmol m⁻² s⁻¹. El rendimiento fotoquímico (Fv/Fm), la tasa relativa de transporte de electrones y la disipación fotoquímica (Qp) registró una declinación paralela con la radiación. Las hojas deshidratadas registraron un incremento en la cantidad de azúcares solubles totales. Después de 24h de rehidratar a las plantas, los valores de P_N y Fv/Fm se restablecieron con los controles, al mismo tiempo, disminuyó la concentración de azúcares totales soluble.

Cechin (1998) encontró que la tasa de fotosíntesis neta (P_N), la conductancia estomática (g_s) y la tasa de transpiración disminuyen en plantas estresadas de *Sorghum bicolor* Moench. (Híbridos C51 y C42), sin embargo las plantas crecidas con altas concentraciones de nitrógeno registraron valores mayores con respecto a las de baja dosis de nitrógeno. El análisis de la fluorescencia de la clorofila mostró que el PSII fue tolerante al estrés impuesto. El

estrés hídrico causó un ligero decremento en la eficiencia de captura del centro de reacción del PSII (Fv/Fm). En condiciones de estrés, el trabajo fotoquímico se decrementa, mientras que el no fotoquímico se incrementa.

Marmor y Martin (1998), al trabajar con *Lycopersicon esculentum* No registraron diferencias significativas en fotosíntesis y relaciones hídricas en tres niveles de sequía.

Kouril, *et al*, (1999) reportan que para plantas superiores, la relación clorofila a/b, se usa para caracterizar el estado de desarrollo del aparato fotosintético y que la relación clorofila a/b es estable en hojas verdes totalmente extendidas (aproximadamente 3) de plantas superiores. Este valor varía dependiendo del estado fisiológico de la planta, registrándose valores mayores cuando la hoja está verde y menores al aproximarse a la senescencia.

De manera general, se reporta una disminución de la fotosíntesis por efecto del estrés hídrico. Particularmente se menciona un bloqueo del flujo de electrones desde la fotólisis del agua hasta el centro de reacción del PSII, lo cual lleva a un decremento en la actividad de este fotosistema y se concluye que cuando el PSII se inactiva por el estrés hídrico, puede no ser una pérdida física de sus centros activos o **core**, sino que ocurre probablemente debido a cambios conformacionales atribuyéndose a un decremento masivo de lípidos inducido por la sequía. La relación Fv/Fm se considera como un buen un indicador de la eficiencia potencial del PSII adaptado a la obscuridad. En plantas deshidratadas se ha encontrado una disminución de este parámetro, restableciéndose a los valores iniciales después del riego de recuperación, también en hojas expuestas al sol se ha encontrado una disminución de la eficiencia del PSII hacia mediodía, restableciéndose a los valores iniciales hacia la noche. Este patrón de respuesta no se observa en hojas sombreadas, por lo cual; tal evento recibe el nombre de fotoinhibición.

3.9 VARIABLES MORFOMÉTRICAS

- a) Área foliar (AF)
- b) Número de hojas (NH)
- c) Rendimiento Biológico, considerado como la Biomasa seca parcial y total.
 - Peso Seco de Hojas (PSH)
 - Peso Seco de Tallo (PSTa)
 - Peso Seco de Raíces (PSR)
 - Peso Seco Total (PSTo)
 - Razón Vástago/Raíz (V/R)

Las primeras respuestas de la planta ante la sequía parecen ser más biofísicas que fisiológicas, registrando inicialmente una disminución en el contenido relativo de agua y con ello de la turgencia celular, lo que a su vez conlleva a posibles alteraciones a nivel metabólico, ya sea para del transporte de electrones, la fijación de CO₂ o para la disipación de energía por el fenómeno transpiratorio entre otros. Estas alteraciones finalmente se reflejan con un menor crecimiento y menor producción de biomasa en las plantas estresadas al compararse con las bien regadas. De esta forma, la mayoría de las publicaciones reportan de manera general disminución en la velocidad de crecimiento y producción de biomasa para las plantas en sequía. Cabe aclarar sin embargo que la magnitud en la respuesta es propia de cada especie, dependiendo si es sensible o tolerante a la sequía.

Las variables morfométricas o de biomasa se acumulan como resultado de los procesos morfológicos y fisiológicos que la planta realiza durante su fase fenológica, disminuyendo por efecto de la sequía.

3.9.1 RESPUESTAS DE LOS PARÁMETROS MORFOMÉTRICOS ANTE EL ESTRÉS HÍDRICO

Cavagnaro, (1985) al aplicar déficit hídrico severo (DS) y moderado (DM) en *Amaranthus edulis*, *Amaranthus caudatus*, *Amaranthus cruentus* y *Amaranthus hypochondriacus*, reportó un rendimiento de 86% para DM y 52% para DS con respecto al testigo (100%). El déficit hídrico no afectó la relación V/R en ninguna de las especies. *A. cruentus* registró el mayor rendimiento de semillas bajo DS.

Pulido, (1987) evaluó diferentes dosis de nitrógeno en cultivos de *Amaranthus hypochondriacus* y *Amaranthus cruentus*, encontrando en *A. hypochondriacus* mayor rendimiento y mayor área foliar que *A. cruentus* con alto nivel de nitrógeno y humedad (375kg y 23% respectivamente).

Villasana, (1988) trabajó con 3 niveles de humedad (20, 40 y 100%) sobre *Amaranthus hypochondriacus*, no encontrando diferencias significativas en CRA, frecuencia estomática, crecimiento de hoja y área foliar entre 20% y 40%, pero sí entre estos y el 100%, lo cual daría la posibilidad de trabajar sólo dos niveles de humedad; 20 y 100%, es decir; riego y sequía.

Sgherri, *et al.* (1993) encontró que plántulas de girasol (*Helianthus annuus* cv. Isabel) sometidas a estrés hídrico moderado (0.1Mpa) reducen su crecimiento entrando en juego el ajuste osmótico.

Tello, (1994) evaluó el efecto de la sequía en plantas de *Amaranthus hypochondriacus*, en la etapa de floración y llenado de grano, no encontrando diferencias significativas en la distribución de biomasa (raíz, tallo, hojas y panoja), ni en la relación vástago/raíz entre los tratamientos de riego y sequía. La producción de grano fue 42.11% menor en sequía.

Piha, (1995) comparó el efecto de la sequía, tanto en Amaranto de grano como en Maíz, encontrando que, el rendimiento del Maíz fue sensiblemente más afectado que el de Amaranto, por lo cual se le considera a este último como un buen candidato para áreas secas.

Muthuchelian, *et al.* (1997) reportan que el estrés hídrico reduce significativamente la tasa de crecimiento del tallo en *Erythrina variegata* Lam. mientras continúa el crecimiento de raíces de plántulas bajo estrés hídrico. El contenido de clorofila **a**, decrementa más que el de clorofila **b**.

Arriaga, (1998) evaluó algunas variables morfométricas en *Amaranthus caudatus* y *Amaranthus hypochondriacus* tipo: Azteca, cultivados con deficiencia de humedad, concluyendo que *A. caudatus* es superior a *A. hypochondriacus* tipo Azteca en cuanto a la producción de biomasa, por lo cual considera a *A. caudatus* como una especie mejor adaptada a la falta de agua.

Muchos trabajos en amaranto se han enfocado a evaluar las variables morfométricas y de biomasa aplicando más de dos niveles de humedad, llamando a uno moderado y el otro severo, la conclusión sin embargo es que el déficit moderado, (cercano al 100% de humedad aprovechable) no reporta diferencias significativas con el testigo, razón por la cual en este trabajo utilizamos sólo dos niveles de humedad (20% sequía y 100% riego).

Uno de los autores reporta un decremento mayor del contenido de **clorofila a**, con respecto a la **clorofila b** en plantas bajo estrés hídrico, teniéndola más como explicación que como regla. Algunos reportes indican que no existen diferencias significativas en la relación vástago/raíz por efecto del estrés hídrico, lo cual podría sugerir una disminución proporcional de la biomasa tanto en la parte aérea como en la radicular, reflejándose en un mismo cociente para ambos tratamientos (Riego-Sequía).

3.10 CRITERIOS PARA INTERPRETAR ALGUNAS DE LAS VARIABLES EVALUADAS

La variabilidad dentro de una misma especie, como concepto lleva inherente la idea de la individualidad. Así, la interacción de los componentes del entorno con la expresión de características fenotípicas se convierten en unidad si en el proceso de selección y adaptación tales individuos mantienen su ciclo vital a través de la reproducción exitosa y con ello la preservación de su especie.

La segregación e infiltración de caracteres a nivel de una subespecie, raza, tipo o una línea determinada una vez que han interactuado con un entorno adverso, se constituyen en una mezcla compleja de oportunidades traducibles en éxito reproductivo o eliminación de alguna de las subdivisiones de dicha biosistemática.

En la producción de una especie vegetal, la parte de ésta, que es objeto de interés económico, ecológico o recreativo, la interpretación del papel de una característica(s) específica en coadyuvar a su supervivencia, se constituye en objeto de selección consciente porque se sabe que ésta(s) correlacionan con su "punto de cosecha" o usufructo en cuanto al beneficio proporcionado (alimento, uso industrial, medicinal, estético...)

Cada característica corresponde a un nivel de organización determinado como el fisiológico, morfológico, citológico o bioquímico por dar algunos ejemplos. De forma particular, los aspectos morfofisiológicos de importancia para la selección de plantas resistentes a sequía presentan dos vertientes en cuanto a la forma de interpretarlos como son la **tolerancia y la evasión a la sequía** (Levit, 1972).

Es deseable que la resistencia a la sequía correlacione con supervivencia y sobre todo con rendimiento económico. En este contexto, la evasión de la sequía, es decir, el mantenimiento del aporte de agua vía radical o bien por medio de la reducción o inhibición de la pérdida de agua sobre todo por vía foliar, sería la principal forma de selección de características asociadas. Sin embargo, la tolerancia a la sequía, si bien no correlaciona necesariamente con productividad rentable (beneficio > insumo invertido) si lo puede hacer con supervivencia en condiciones extremas y con ello es fuente de genes de resistencia, vía tolerancia a la desecación.

La forma de interpretación en la selección para resistencia a sequía con una estrategia de evasión depende de la naturaleza del carácter fisiológico o morfológico analizado. A saber:

Ajuste osmótico (prolina): valores superiores al control con riego porque la prolina, al ser un osmolito muy activo favorece la hidratación de los sitios donde este aminoácido se concentra.

Transpiración: El control estomático es un elemento importante en la regulación de la pérdida de agua. Sin embargo, una reducción drástica implica disminución en el flujo de CO₂, por otro lado; una excesiva conductancia estomática resulta en pérdida de agua y por tanto en riesgo de muerte celular si alcanza valores críticos de Contenido Relativo de Agua. Probablemente un cierto grado de sensibilidad estomática, es decir, máxima apertura en condiciones de humedad atmosférica y apertura parcial (regulación parcial de temperatura para protección de sistemas enzimáticos y clorofila) o bien cierre con baja humedad relativa. El balance final, dependerá del nivel de acumulación de CO₂ a lo largo del ciclo de cultivo.

Area foliar. La economía del agua se puede relacionar con la magnitud del área total de la hojas. Así, una reducción hace suponer menor superficie

transpiratoria y por ende menor pérdida de agua por este mecanismo. La repercusión en términos de productividad sería que una baja incidencia de luz solar podría repercutir en la eficacia del aparato fotosintético para transducir la energía necesaria empleada en la acumulación de biomasa. El fenotipo deseable requeriría alta eficiencia fotosintética por unidad de superficie para contrarrestar la disminución del área foliar.

Rendimiento biológico y rendimiento económico. Se esperaría que la producción de biomasa fuese, merced al sostenimiento de la actividad fotosintética, similar a su control con riego.

Raíces. Ya sea expresada longitud, ramificación, biomasa o profundidad, la raíz es el primer ente que enfrenta el déficit de humedad. Así la sobreexpresión de cualquiera de estas características se interpreta como un signo de resistencia a sequía atribuyéndole la probabilidad de mayor capacidad de absorción de agua. Sin embargo, ello es más válido si se asocia con características como ajuste osmótico o impedancia mecánica de penetración de suelo.

El primer "frente de defensa" de la productividad es la evasión de la sequía y, cuando las condiciones del medio son adversas en extremo, el último recurso es la tolerancia a la deshidratación (protoplásmica, enzimática, a nivel de membrana).

De lo anterior se presume la importancia de evaluar teniendo como referente el ideotipo morfológico o fisiológico para efectos de selección de materiales o bien en la identificación de estos mismos para enriquecer los bancos de germoplasma con los atributos de resistencia a sequía.

4. OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de la sequía sobre las variables hídricas, fotosintéticas y morfométricas durante la fase de floración en *Amaranthus caudatus*, *Amaranthus cruentus*, *A. hypochondriacus* tipo Azteca, *A. hypochondriacus* tipo Mercado y *A. hypochondriacus* tipo Nepal, cultivados en invernadero; a efecto de ubicar a las especies como tolerantes y/o sensibles a la sequía.

4.2 OBJETIVOS PARTICULARES

4.2.1 PARÁMETROS HÍDRICOS

Evaluar en ciclo diurno a partir de lecturas directas en el porómetro de difusión, Li-1600 Steady State Porometer -Marca Li-Cor- la transpiración y temperatura foliar en las especies de Amaranto antes mencionados.

Evaluar en ciclo diurno el contenido relativo de agua (CRA) en hojas de Amaranto.

Determinar la concentración de prolina en raíz, tallo y hoja de *A. caudatus*, *A. cruentus* y *A. hypochondriacus* tipos: Azteca, Mercado y Nepal.

4.2.2 PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS

Evaluar **in situ** los parámetros de fluorescencia de la clorofila del PSII, Fluorescencia mínima o basal (F_o), Fluorescencia Máxima (F_m), Fluorescencia Variable (F_v), Eficiencia fotoquímica del PSII (F_v/F_m), Área sobre la curva y el tiempo en alcanzar la fluorescencia máxima ($T_{f_{máx}}$) como posibles blancos del estrés hídrico en las especies mencionadas.

Determinar la concentración de clorofila en los Amarantos mencionados.

4.2.3 PARÁMETROS MORFOMÉTRICOS

Evaluar el número de hojas y el área foliar en las especies de Amaranto ya mencionadas.

Evaluar el rendimiento biológico (peso seco de raíces, tallos, hojas y peso seco total), además de la razón vástago/raíz.

4.2.4 PARÁMETROS AMBIENTALES

Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR), Humedad Relativa (HR) y Temperatura ambiental durante el ciclo diurno de evaluación.

5. DISEÑO EXPERIMENTAL

5.1 MATERIAL BIOLÓGICO

Las semillas de *A. caudatus*, *A. cruentus*, *A. hypochondriacus* tipo Azteca, *A. hypochondriacus* tipo Mercado y *A. hypochondriacus* tipo Nepal fueron donadas por el Dr. Antonio Trinidad Santos del departamento de Edafología en el colegio de postgraduados, Montecillo, México.

5.2 SITIO DE TRABAJO

El diseño del experimento consistió en una distribución completamente al azar, con humedad controlada, bajo invernadero. Cada especie se sometió a 2 tratamientos, uno con 100% de humedad aprovechable (HA) considerado como riego y el otro con 20% de HA, considerado como sequía. El número de repeticiones por tratamiento fue de 5 unidades experimentales (UE) como a continuación se muestra.

	Azteca	Mercado	Nepal	<i>A. caudatus</i>	<i>A. cruentus</i>	Total
Riego UE	5	5	5	5	5	25
Sequía UE	5	5	5	5	5	25
Total UE	10	10	10	10	10	50

El trabajo se realizó en el invernadero de la Unidad de Morfofisiología Vegetal de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM con parámetros ambientales fluctuantes en cada ciclo diario.

5.3 SIEMBRA DEL MATERIAL BIOLÓGICO Y AJUSTE DE LA HUMEDAD

La siembra se realizó en forma directa en unidades experimentales (bolsas de polietileno negro) de 3350g de suelo arenoso, manteniéndose a capacidad de campo durante los primeros 30 días, fecha en que se realizó el aclareo (dejando sólo 3 plantas por unidad experimental), se fertilizó agregando 100ml de solución, preparada diluyendo 100g de triple 17 en 20 litros de agua. Se dejó de regar hasta alcanzar la humedad en los porcentajes establecidos, manteniéndose así hasta el final de las evaluaciones mediante el ajuste continuo del peso de cada unidad experimental.

5.4 FASE FENOLÓGICA EVALUADA

Las evaluaciones hídricas, fotosintéticas y morfométricas se realizaron durante la fase de floración (90 días después de la germinación), la cual coincide con la etapa más sensible a la sequía en todas las especies anuales cultivadas.

5.5 PARÁMETROS EVALUADOS

5.5.1 AMBIENTALES

Se evaluaron en ciclo diurno:

- a) Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR) con el radiómetro ubicado en el sensor del porómetro de difusión, Marca Licor-Cor, Modelo Li-1600.
- b) Humedad Relativa (HR)
- c) Temperatura ambiental

5.5.2 HÍDRICOS

- a) En ciclo diurno se evaluó Transpiración y Temperatura foliar en la décima hoja, contada del ápice hacia la base , utilizando porómetro de difusión, marca Li-Cor, modelo LI-1600.
- b) El Contenido Relativo de Agua (CRA) se evaluó en las hojas 9, 10 y 11 contadas del ápice hacia la base, mediante el peso de 10 discos foliares de 5mm de diámetro, para luego colocarlos en agua destilada por 4 horas y en obscuridad con el fin de alcanzar su turgencia máxima. El cálculo se realizará con la fórmula:

$$\text{CRA} = (\text{Pf}-\text{Ps}) / (\text{Pt}-\text{Ps}) \times 100$$

donde:

Pf = peso fresco

Ps = peso seco

Pt = Peso turgente

- c) Prolina en raíz, tallo y hoja por la técnica descrita en, Gutiérrez, *et al*, (1995).

5.5.3 FOTOSINTÉTICOS

- a) Se evaluó en ciclo diurno e **in situ**, la fluorescencia de la clorofila **a** en el PSII que incluye los parámetros: Fluorescencia basal (Fo), Fluorescencia máxima (Fm), Fluorescencia Variable (Fv), Eficiencia fotoquímica del PSII (Fv/Fm), Area sobre la curva desde Fo hasta Fm y tiempo en alcanzar la fluorescencia máxima (Tf_{máx}) con medidor de fluorescencia portátil, Plant Efficiency Analyser (PEA), Hansatech. Las mediciones en cada unidad experimental (5 repeticiones por tratamiento) se realizaron previa adaptación a la obscuridad durante 20 minutos colocando una pinza (incluida en el equipo portátil) en la parte media lateral de la décima hoja,

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

contadas del ápice hacia la base. Para hacer la medición, el sensor del PEA se colocó sobre la pinza, se deslizó la lámina metálica de la pinza para exponer el sitio oscurecido y se presionó un botón que activó un pulso de luz, con una longitud de onda de 660nm, equivalente a $3000\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, durante 5 segundos. Con tales condiciones se aseguró alcanzar la fluorescencia máxima (Fm) en todos los tratamientos. Los parámetros de fluorescencia se calcularon automáticamente por un microprocesador interno y fueron mostrados en la pantalla del equipo, el cual puede almacenar hasta 80 lecturas.

- b) La cuantificación de la clorofila **a**, **b** y total, se determinó de acuerdo a la técnica descrita en Hipkins, (1986) que incluye la extracción con acetona al 80% y lectura en espectrofotómetro a 645 y 663nm respectivamente.

5.5.4 MORFOMÉTRICOS

- a) Área foliar, con integrador de área foliar LI-COR, LI-3000A
- b) Número de Hojas
- c) Peso seco de raíces
- d) Peso seco de tallo
- e) Peso seco de hojas
- f) Peso seco total
- g) Razón vástago/raíz

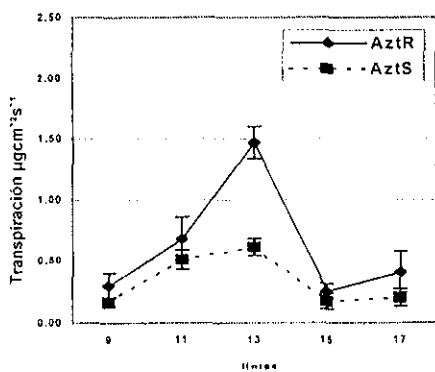
Los pesos secos se obtuvieron deshidratando el material a 96°C durante 24 horas.

6.

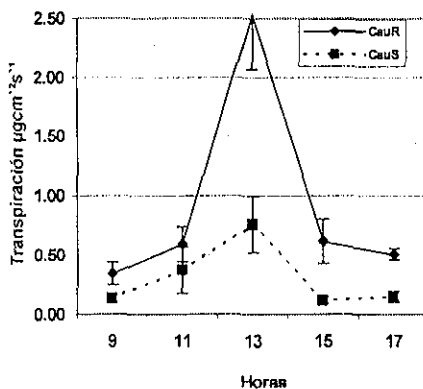
RESULTADOS

Y

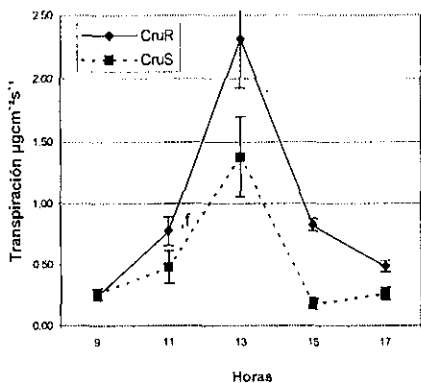
DISCUSIÓN



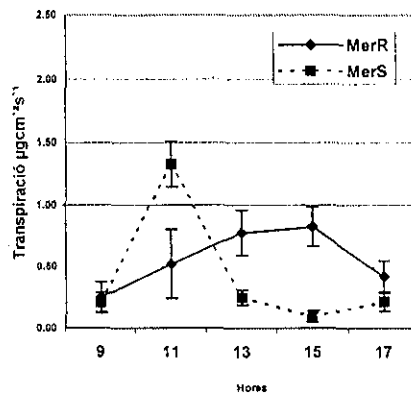
a



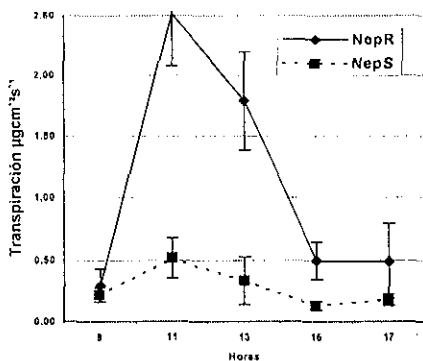
b



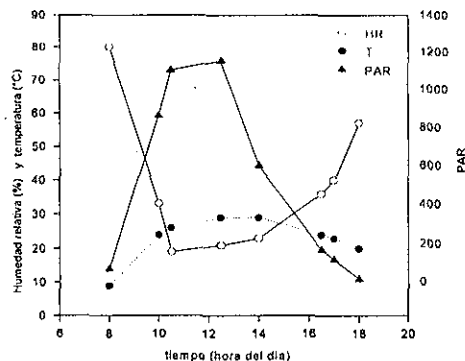
c



d



e



f

Fig. 7. Efecto de la sequía sobre la transpiración en ciclo diario de 3 especies de Amaranth cultivadas y evaluadas en invernadero. a, *A. hypochondriacus* tipo Azteca; b, *A. caudatus*; c, *A. cruentus*; d, *A. hypochondriacus*; tipo Mercado y e, *A. hypochondriacus* tipo Nepal. Nótese la mayor separación entre tratamientos alrededor de las 13:00 horas. Las barras indican desviación standard. f, parámetros ambientales.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

En los resultados correspondientes a transpiración, temperatura foliar, contenido relativo de agua y parámetros de fluorescencia de la clorofila *a* del fotosistema II, se hace la interpretación gráfica de todo el ciclo diurno, destacando de manera particular la tercera evaluación, ubicada entre las 13 y las 15:00 horas, debido a la mayor separación (ya sea de incremento o disminución) en ambos tratamientos, lo que a su vez se asocia con la combinación de los factores ambientales registrados en ese momento (figuras 7, 8, 9 y 11). A estos resultados se les aplicó un análisis estadístico, prueba de ANOVA con comparaciones múltiples de Tuckey ($P < 0.05$), realizado con el paquete STATISTICA 6.0, a fin establecer o no diferencias entre medias para los tratamientos **riego y sequía** en cada especie.

Con el propósito de evaluar el efecto de la deficiencia de humedad sobre las variables en cuestión (hídrica, fotosintética o morfométrica), se calculó a partir de los promedios correspondientes el porcentaje de disminución o incremento del tratamiento en sequía con respecto al de riego, obteniendo de esta manera un espectro de respuesta cuya amplitud dependió del parámetro evaluado y la especie en cuestión.

La magnitud del decaimiento, aunado entre otros a los conceptos de resistencia a sequía descritos por Levit, (1972) nos sirvieron para establecer un gradiente de tolerancia a la sequía en las especies y tipos evaluados.

6.1 VARIABLES HÍDRICAS

6.1.1 TRANSPIRACIÓN

En la figura 7, se observa una disminución de la transpiración por efecto de la sequía, presentando ambos tratamientos el mismo comportamiento gráfico, es decir; la transpiración se incrementó durante la mañana, alcanzando los máximos

valores hacia mediodía, con diferencias significativas entre tratamientos a las 13:00 horas, disminuyendo al atardecer a valores similares a los registrados a las 9:00 horas (por debajo de $0.5\mu\text{molesm}^{-2}\text{s}^{-1}$), tanto en riego como en sequía.

Para *A. hypochondriacus* tipo Mercado, cabe destacar que el tratamiento, de sequía alcanzó el mayor valor a las 11:00 horas (antes que el tratamiento de riego), sin embargo; disminuye drásticamente a las 13:00 horas (por abajo del los registros de riego) para mantenerse así hasta el final de las evaluaciones, una posible explicación a esta respuesta podría ser que durante la mañana, la tasa de apertura estomática sea más rápida en el tratamiento estresado como reporta Maleszewski (1999) para *Phaseolus vulgaris*. Otra opción, sería un efecto de sombreado inadvertido sobre estas unidades experimentales al momento de registrar la evaluación, ya que el estoma presenta una respuesta rápida ante fluctuaciones en el nivel de luz, a este respecto, Hamerlynck, (1994) reporta una disminución en la conductancia estomática en hojas de encino cuando se expusieron a la sombra.

En *A. hypochondriacus* tipo Nepal, el tratamiento de sequía presentó un comportamiento casi lineal (por debajo de $0.5\mu\text{molesm}^{-2}\text{s}^{-1}$) durante el ciclo diurno y mayores diferencias significativas con respecto a las otras especies, lo que se tradujo en una baja producción de biomasa para esta especie al igual que *A. hypochondriacus* tipo Mercado (figura 16).

Por otro lado, *A. cruentus* en sequía alcanzó valores de transpiración cercanos a $1.5\mu\text{molesm}^{-2}\text{s}^{-1}$ a las 13:00 horas, el porcentaje de disminución por efecto de la sequía en esta especie fue de 40.26% (cuadro 1).

Pereira (1993), menciona que la tasa de transpiración es abatida por el déficit hídrico. En ciclo diurno éste se presenta hacia mediodía, ya que durante la mañana la luz estimula la apertura estomática y la tasa transpiratoria, mientras que el incremento de temperatura por lo común, provoca el cierre de estomas, lo

cual puede atribuirse a una respuesta indirecta del estrés hídrico o a un aumento en la tasa respiratoria provocando un incremento en el CO_2 interior de la hoja, lo que conllevaría al cierre de estomas. Sin embargo, en algunas especies, las temperaturas elevadas provocan la apertura de los estomas, lo cual conduce a un aumento en la transpiración y disminución de la temperatura foliar (Salisbury, 1994). De cualquier manera, la planta hacia mediodía entra en un déficit hídrico provocado por la combinación de factores ambientales ya que las altas temperaturas causadas por la alta radiación, disminuyen la humedad relativa, lo cual acelera la evapotranspiración disminuyendo la disponibilidad de agua en el suelo.

Liang, (1994) encontró que los patrones diurnos de conductancia estomática son dependientes de la radiación en las primeras horas de la mañana, por otro lado, Hamerlynck (1994) reportó que la conductancia estomática en *Q. macrocarpa*, disminuye cuando se exponen a la sombra y se incrementa cuando se iluminan otra vez, destacando así la importancia de los factores ambientales como modificadores de la transpiración.

La deficiencia de humedad en el suelo es otro factor que altera la transpiración, Szente, *et al* (1993) y Lal, (1996) reportaron una disminución de éste parámetro en Amarantho por efecto del estrés hídrico, Girma, (1991) reporta un efecto similar para *sorgum bicolor*. Por otro lado, Nogueira, (2000) menciona que el comportamiento estomático durante el período de estrés depende más del potencial hídrico y la tensión de humedad en el suelo que de otros factores ambientales, En nuestro caso, la disminución de la transpiración en los Amarantos evaluados la atribuimos a la deficiencia de humedad en el suelo, más que a factores ambientales, ya que excepto en *A. hypochondriacus* tipo Mercado, los registros durante el ciclo diurno siempre fueron menores en los tratamientos de sequía. La magnitud en cuanto al porcentaje de disminución a las 13:00 horas, fue diferente para cada especie y tipo evaluado, como se observa en el cuadro 1.

<i>A. cruentus</i> R	Azteca R	Mercado R	<i>A. caudatus</i> R	Nepal R
40.26% s	58.2% s	66.7% s	70% s	73% s
<i>A. cruentus</i> S	Azteca S	Mercado S	<i>A. cruentus</i> S	Nepal S

Cuadro 1. Porcentaje de disminución en la transpiración de los tratamientos en sequía con respecto a los de riego para cada especie. Nepal fue el más abatido, con un decremento del 73%, en el lado opuesto, *A. cruentus* registró un 40.26% de disminución. La **s** indica diferencias significativas entre tratamientos de riego y sequía.

Quisenberry, (1982) consideró que la transpiración es un parámetro que puede ser utilizado como selección de genotipos tolerantes a la sequía. Un criterio de selección en base a la transpiración, sería considerar como tolerantes aquellas especies que registraran los menores valores de transpiración en comparación con el tratamiento de riego, de tal forma que *A. hypochondriacus* tipo Nepal sería la especie tolerante, sin embargo; la disminución de este parámetro reduce también la producción de biomasa debido a un decremento en la fijación de CO₂, por cierre estomático parcial durante el día (figura 7). Dado que el objetivo de esta investigación fue explorar la posible existencia de gradientes de tolerancia a la sequía, cuyo fin último (aunque no evaluado en éste trabajo) sería el rendimiento, consideramos como especies tolerantes aquellas que disminuyeron su transpiración en menor magnitud con respecto al tratamiento de riego, esperando así una mejor correlación con la productividad. Bajo este criterio las especies fueron ordenadas de tolerantes a sensibles como se observa en el cuadro 1.

6.1.2 TEMPERATURA FOLIAR

En la figura 8, se observa que la temperatura foliar inicial osciló entre 21.7°C y 23.4° C, alcanzando para efectos de comparación los valores más altos (36.7°C a 40.9°C) alrededor de las 15:00 horas, este incremento en la temperatura, puede atribuirse a una alta resistencia a la difusión (datos no mostrados) lo cual coincide con lo reportado por Nogueira (2000) en genotipos de Pitanga, el mismo autor menciona que en plantas de Pitanga mantenidas bajo régimen hídrico normal, la variación en la temperatura foliar fue por la demanda evaporativa, mientras que en las plantas bajo estrés, influyó también la disponibilidad de humedad en el suelo asociado al comportamiento estomático. Es decir; el incremento en la temperatura a las 15:00 horas puede atribuirse a una disminución en la transpiración como consecuencia de una alta resistencia a la difusión, trayendo como consecuencia una elevación en la temperatura foliar por menor disipación de energía vía calor latente de vaporización, de esta forma, consideramos como tolerantes aquellas especies cuya temperatura foliar resultó similar al tratamiento de riego.

En el cuadro 2 se muestra el efecto de la sequía sobre la temperatura foliar en las especies de Amarantho evaluadas, los porcentajes negativos indican valores mayores en riego que en sequía, mientras que en los positivos los registros de temperatura foliar fueron mayores en sequía que en riego.

<i>A. caudatus</i> R	<i>A. cruentus</i> R	Mercado R	Nepal R	Azteca R
-2.35%	-0.5%	-0.39%	2.11%	4.33%
<i>A. caudatus</i> S	<i>A. cruentus</i> S	Mercado S	Nepal S	Azteca S

Cuadro 2. Porcentaje de disminución o incremento de la temperatura foliar en los Amaranthos evaluados. el signo negativo indica que la temperatura foliar fue mayor en riego que en sequía.

Esta variable de respuesta no fue considerada como indicadora de sequía dado su estrecho gradiente de respuesta por efecto del estrés hídrico, de -2.35% a 4.33% (cuadro 2).

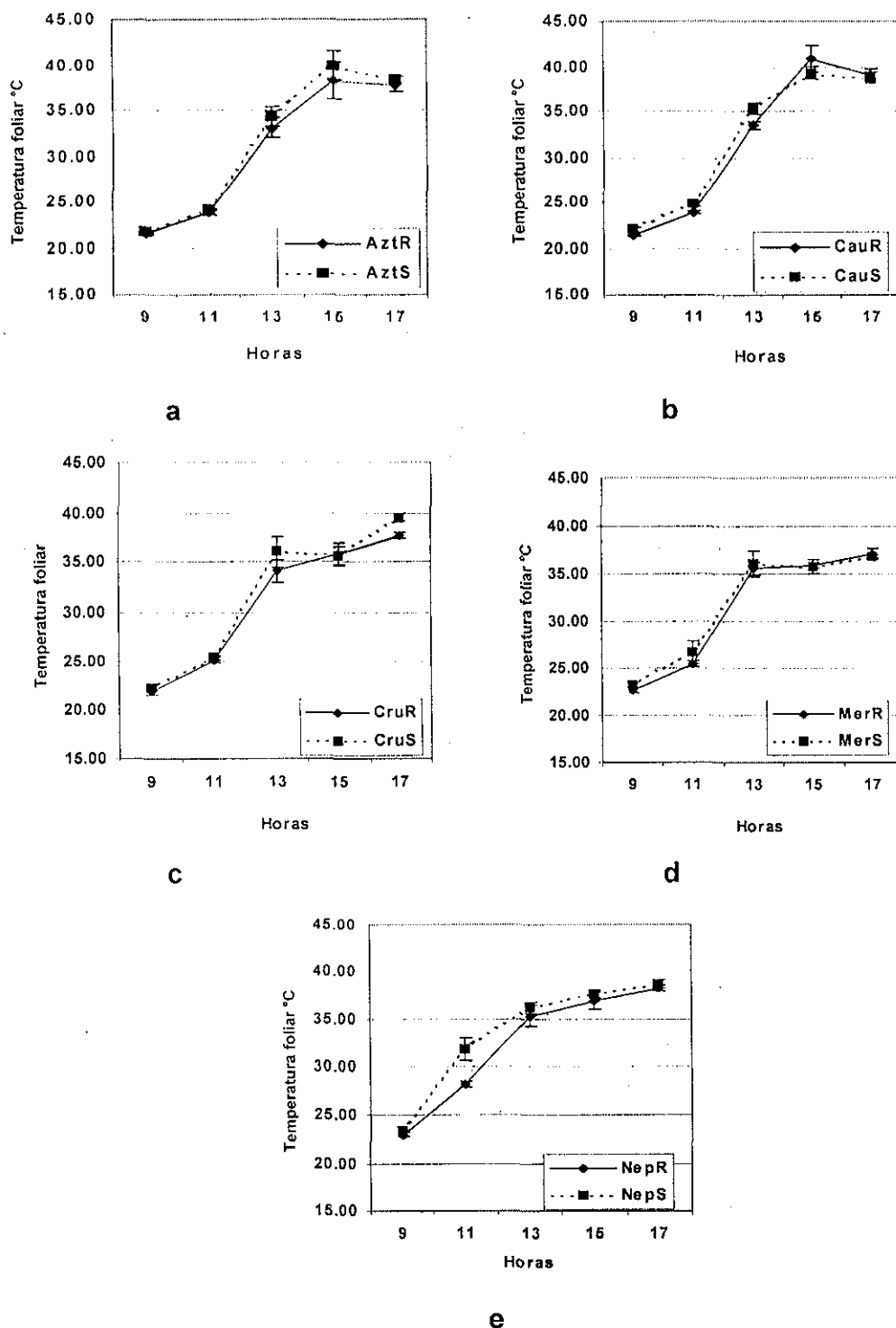


Fig. 8 Efecto de la sequía sobre la temperatura foliar en 3 especies de amaranto evaluadas en ciclo diurno durante la fase de floración. a, *A. hypochondriacus* tipo Azteca; b, *A. caudatus*; c, *A. cruentus*; d, *A. hypochondriacus*, tipo Mercado y e, *A. hypochondriacus* tipo Nepal. Las barras indican desviación standard.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

6.1.3 CONTENIDO RELATIVO DE AGUA (CRA)

En la figura 9, se observa que el contenido relativo de agua disminuyó durante la mañana, alcanzando su menor valor a las 14:00 horas, lo cual puede atribuirse a un déficit hídrico creciente provocado por una alta temperatura, y baja humedad relativa. A las 18:00 horas, los 3 *hypochondriacus* registraron una recuperación del contenido relativo de agua similar a la primera evaluación (9:00 horas) tanto en riego como en sequía. Sin embargo; tanto en *A. caudatus* como en *A. cruentus* los tratamientos estresados no registraron recuperación del contenido relativo de agua, manteniendo ambos valores ligeramente superiores al 60% de contenido relativo de agua. Cabe mencionar que este valor es superior al 42% que implicaría inicio de daño celular, según Del Río, (1988); lo cual hace suponer que estas especies recuperan su turgencia durante el transcurso de la noche (cuando la temperatura desciende y la humedad relativa se incrementa) alcanzando en la mañana, valores de contenido relativo de agua similares al tratamiento de riego (figura, 9). Gamboa, *et al.* (1991). Consideraron al contenido relativo de agua en *Amaranthus hypochondriacus* como un estimador indirecto del volumen celular, por lo que sería un buen indicador de resistencia a sequía midiendo su intensidad de respuesta en diferentes especies.

Los *A. hypochondriacus* Azteca y Nepal así como *A. cruentus* en sequía disminuyeron hasta 55% su contenido relativo de agua a las 14:00 horas, manteniéndose con valores superiores a 60% *A. caudatus* y *A. hypochondriacus* tipo Mercado (figura, 9). Como se mencionó antes, estos porcentajes son superiores a 42% considerado como inicio de daño celular.

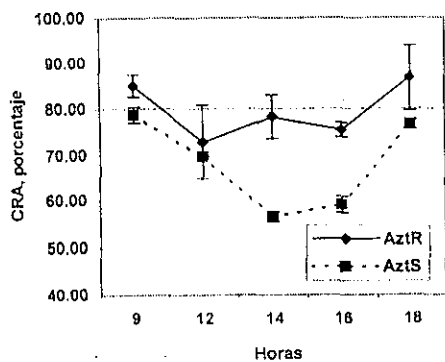
Dado que la mayor separación entre tratamientos se registró a las 14:00 horas, se utilizó este tiempo para evaluar el abatimiento del contenido relativo de agua por efecto de la sequía expresado como porcentaje de disminución de las medias en sequía con respecto a las medias en riego (consideradas como el 100%, cuadro, 3).

<i>A. caudatus</i> R	Mercado R	Nepal R	<i>A. cruentus</i> R	Azteca R
0.99% ns	7.9% ns	15.05% s	22.6% s	27.9% s
<i>A. caudatus</i> S	Mercado S	Nepal S	<i>A. cruentus</i> S	Azteca S

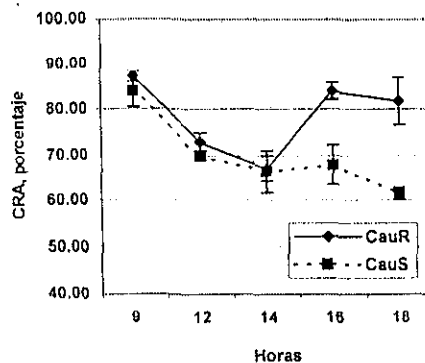
Cuadro 3. Porcentaje de disminución sobre el CRA de los tratamientos en sequía con respecto a los de riego, ordenados de menor a mayor efecto, **ns**, indica diferencias no significativas, **s** indica diferencias significativas (apéndice, 9.1.3).

A. caudatus fue la especie con menor abatimiento del contenido relativo de agua por efecto de la sequía, seguido por *A. hypochondriacus* tipo Mercado, Nepal, *A. cruentus* y *A. hypochondriacus* tipo Azteca como se observa en el cuadro 3.

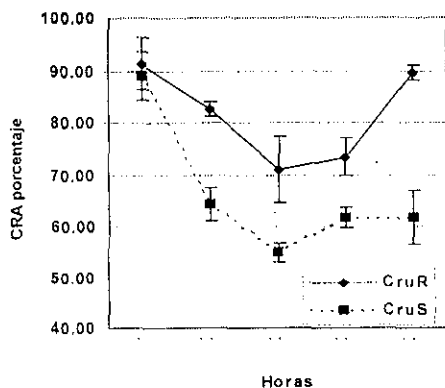
Mientras menor sea el porcentaje de abatimiento de las especies en sequía, la hidratación de sus tejidos se parecerá más a su correspondiente tratamiento en riego, lo cual favorecería a la planta para cubrir su ciclo fenológico y ofrecer un rendimiento agronómico aceptable, de allí que bajo este criterio; aquellas especies con menor porcentaje de abatimiento del contenido relativo de agua se consideraron como tolerantes a la sequía, en el cuadro 3 aparecen ordenadas de tolerantes a sensibles.



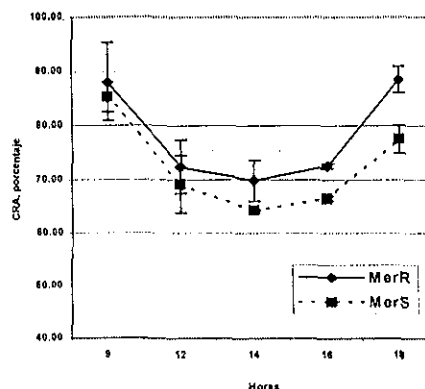
a



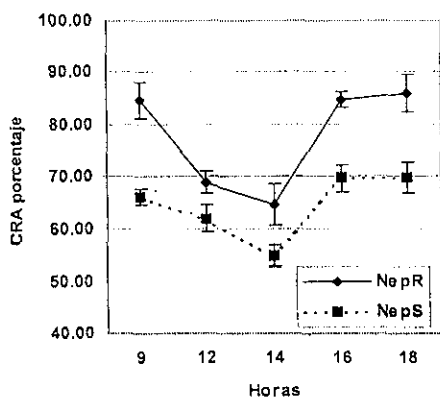
b



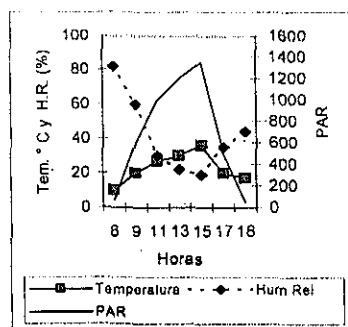
c



d



e



f

Fig. 9. Efecto del estrés hídrico sobre el CRA en 3 especies de Amarantho evaluadas en ciclo diurno durante la fase de floración. a, *A. hypochondriacus* tipo Azteca; b, *A. caudatus*; c, *A. cruentus*; d, *A. hypochondriacus*, tipo Mercado y e, *A. hypochondriacus* tipo Nepal. Las barras indican desviación standard. f, parámetros ambientales.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

6.1.4 DISTRIBUCIÓN DE PROLINA

La respuesta ante el estrés hídrico de las especies y tipos evaluados, fue un incremento en la concentración de prolina para los tratamientos en sequía, tanto en raíz como en tallo y hoja (figura, 10), lo cual está acorde con lo reportado por Stewart (1997), quien menciona que el déficit hídrico disminuye la tasa de oxidación de la prolina a ácido glutámico, reflejándose con un incremento en la concentración de éste aminoácido en órganos estresados. Girousse, *et al.* (1996) y Benveniste-Levkovitz, *et al.* reportan también acumulación de prolina como consecuencia del estrés hídrico.

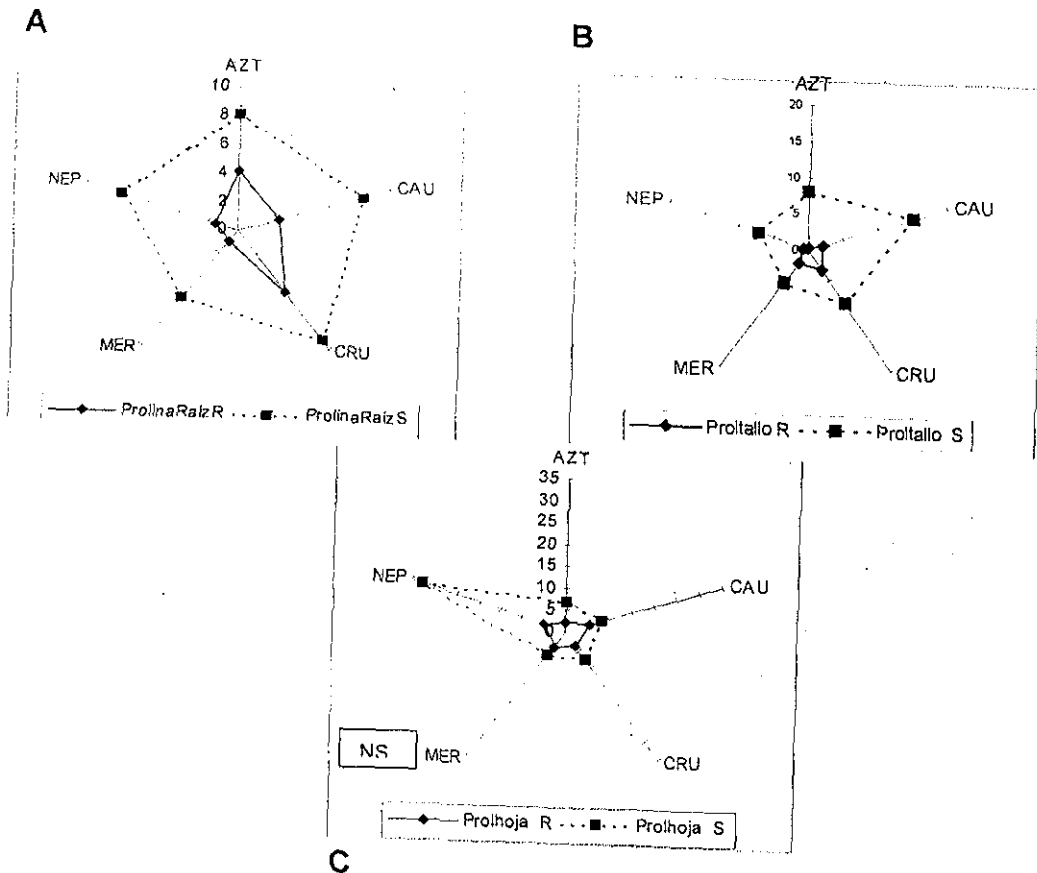


Fig. 10. Distribución de prolina en raíz (A), tallo (B) y hoja (C) durante la fase de floración de 3 especies de amaranto cultivados en sequía. AZT, *A. hypochondriacus* tipo Azteca; CAU, *A. caudatus*; CRU, *A. cruentus*; MER, *A. hypochondriacus*, tipo Mercado y NEP, *A. hypochondriacus* tipo Nepal. NS indica diferencias No Significativas, la ausencia de marcadores indica diferencias significativas, (apéndice 9.1.4).

Con el fin de evaluar el efecto de la sequía sobre la acumulación y distribución de prolina en cada especie, se calculó el porcentaje de incremento de los tratamientos estresados con respecto a los irrigados. En este caso en particular, los promedios de los tratamientos en sequía para cada especie fueron considerados como el 100%, de esta forma; los promedios en riego representaban el porcentaje de disminución con su correspondiente tratamiento en sequía para cada especie. Tomemos a manera de ejemplo la acumulación de prolina en hoja de *A. hypochondriacus* tipo Nepal:

Promedio en Sequía 33.25 =100%

Promedio en riego 5.0 = 15.037%

Considerando al promedio en sequía como el 100%, el promedio en riego representaría el 15.037%. Lo que a continuación se hizo fue: 100% - 15.037%, obteniéndose 84.97%, a lo cual se le llamó porcentaje de incremento en la acumulación de prolina del tratamiento en sequía con respecto al riego como se observa en el cuadro 4.

Raíz	Mercado	Nepal	<i>A. caudatus</i>	Azteca	<i>A. cruentus</i>
%de Incremento	83.8 s	80.23 s	67 s	48 s	44.4 s
Tallo	Azteca	Nepal	<i>A. caudatus</i>	<i>A. cruentus</i>	Mercado
% de incremento	97 s	89.6 s	86.02 s	63.36 s	61.6 s
Hoja	Nepal	Azteca	<i>A. cruentus</i>	<i>A. caudatus</i>	Mercado
% de Incremento	84.97 s	68.19 s	50.85 s	33.7 s	33.6 ns

Cuadro 4. Efecto de la sequía sobre la distribución y acumulación de prolina en cada especie. Los números en porcentaje indican incremento de prolina en el tratamiento de sequía con respecto al de riego. la **s** indica diferencias significativas; **ns** diferencias no significativas (apéndice 9.1.4).

A. hypochondriacus tipo Azteca, en sequía registró el mayor incremento de la concentración de prolina en el tallo, 97% con respecto al testigo, en la hoja el incremento fue de 68%, y en raíz de 48% con respecto al tratamiento en riego (cuadro 4, figura, 10).

A. caudatus en sequía, registró la mayor concentración de prolina en tallo, seguido por raíz y hoja. 86.02%, 67% y 33.7% de incremento con respecto a riego respectivamente (cuadro 4, figura, 10).

A. cruentus. Mostró alto incremento de la concentración de prolina en tallo (63.36%), medio en hoja (50.85%) y bajo en raíz (44.4%). (fig. 10, cuadro 4).

A. hypochondriacus tipo Mercado. A diferencia de los cuatro restantes, el mayor incremento en la concentración de prolina con respecto al riego, se observó en raíz, seguido por tallo y finalmente en hoja; 83.8%, 61.6% y 33.6% respectivamente. (cuadro 4, figura, 10)

En cuanto al porcentaje de incremento en la concentración de prolina con respecto al tratamiento de riego, *A. hypochondriacus* tipo Nepal resultó similar en raíz, tallo y hoja, sin embargo; cabe mencionar que mantuvo la tendencia de mayor incremento en el tallo que en la raíz y la hoja 89.6, 80.23 y 33.6% respectivamente (cuadro 4, figura, 10).

Excepto para *A. hypochondriacus* tipo Mercado en hoja, los tratamientos en sequía registraron incrementos significativos en la concentración de prolina con respecto a los de riego para cada especie y órgano evaluado (cuadro 4). Los *hypochondriacus* Nepal y Azteca, registraron los mayores incrementos de este osmolito tanto en raíz como en tallo y hoja (cuadro 4). Roa, (1978) citado por Rincones, (1997) menciona que la concentración de prolina es un parámetro confiable para distinguir entre variedades tolerantes y susceptibles en base a su grado de acumulación en condiciones de deficiencia de humedad, mientras que éste último propone, que las variedades consideradas como tolerantes a la sequía correlacionan con mayor acumulación de prolina cuando se someten a condiciones de déficit de humedad y que las variedades susceptibles, tienden a disminuir la acumulación de este aminoácido bajo las mismas condiciones. Considerando esta propuesta sumamos la concentración de prolina registrada en

raíz, tallo y hoja de los tratamientos en sequía a fin de obtener el total acumulado por especie y tipo evaluado como se observa en el cuadro 5.

Especies y tipos	Nepal	<i>A. caudatus</i>	<i>A. cruentus</i>	Azteca	Mercado
Prolina acumulada μgg^{-1}	47	31.66	25.58	22.94	17.36

Cuadro 5. Cantidad de prolina acumulada en las especies y tipos estresados al sumar los valores registrados en raíz, tallo y hoja.

De esta forma, ordenamos a las especies de tolerantes a sensibles a la sequía, como se observa en el cuadro 5. Sin embargo; el mecanismo de resistencia a sequía no puede estar condicionado por un solo parámetro, si no por varios factores que pueden coincidir o no con el ordenamiento observado en este cuadro.

El ideotipo deseable en sequía con respecto a la distribución en la concentración de prolina sería raíz<tallo<hojas lo que favorecería la creación de un gradiente de $\Psi_{\text{raíz}} > \Psi_{\text{tallo}} > \Psi_{\text{hoja}}$, manteniendo así la hidratación de los tejidos.

6.2 VARIABLES FOTOSINTÉTICAS

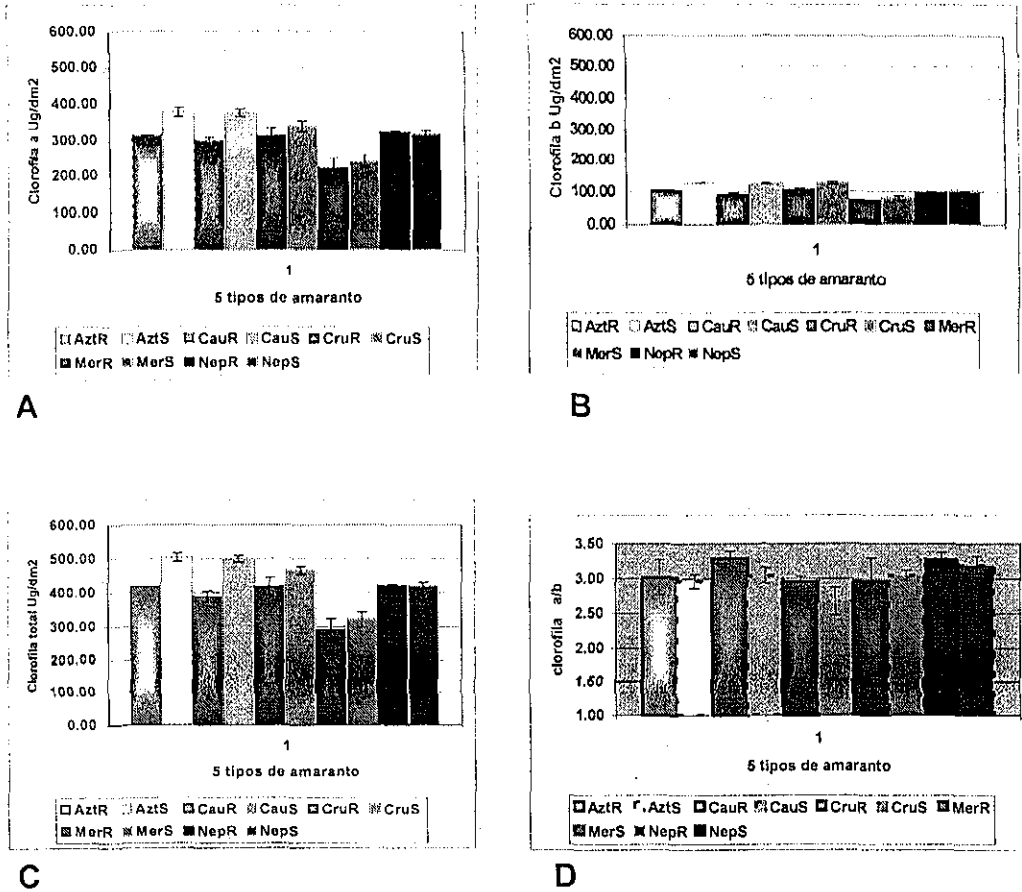


Fig. 11. Efecto de la sequía sobre la concentración de **clorofila a** (A), **b** (B), **total** (C) y **relación a/b** (D) en 3 especies de amaranto evaluadas durante la fase de floración. Azt, *A. hypochondriacus* tipo Azteca; Cau, *A. caudatus*; Cru, *A. cruentus*; Mer, *A. hypochondriacus* tipo Mercado; Nep, *A. hypochondriacus* tipo Nepal, las barras indican desviación standard.

6.2.1 CONCENTRACIÓN DE CLOROFILA

Se registraron valores mayores de clorofila a, b y total en los tratamientos de sequía con respecto a los de riego (figura, 11). Los valores de la relación clorofila a/b oscilaron entre 2.67 y 3.29, típicos en plantas de sol, según Gratani (1998). No se registraron diferencias significativas entre tratamientos, lo cual coincide con lo reportado por Pereira, (1993) y Sgherri, *et al* (1993) en *Vitis vinifera* y *helianthus annuus* bajo estrés hídrico respectivamente. En el cuadro 6 se observa el porcentaje de incremento para la clorofila total y porcentaje de

disminución en la relación clorofila **a/b** de los tratamientos en sequía con respecto a los de riego. Los valores negativos en *A. hypochondriacus* tipo Nepal, significa que se registró mayor cantidad de clorofila total en riego que en sequía, mientras que en Mercado, quiere decir que en sequía hubo un incremento en la relación clorofila **a/b**.

Clorofila Total	<i>A. caudatus</i>	Azteca	<i>A. cruentus</i>	Mercado	Nepal
	22.16%	16.93%	10.06%	9.33%	-0.16%
Relación clorofila a/b	<i>A. cruentus</i>	<i>A. caudatus</i>	Nepal	Azteca	Mercado
	9.49%	7.32%	3.04%	1.66%	-3.04

Cuadro 6. Porcentaje de incremento en la concentración de clorofila total y de disminución en relación clorofila **a/b** de los tratamientos en sequía con respecto a los de riego durante la fase de floración de tres especies de Amarantho cultivados en estrés hídrico.

Excepto para *A. hypochondriacus* tipo Nepal (-0.16%), la tendencia a una concentración mayor de clorofila total en los tratamientos de sequía puede atribuirse a un efecto alométrico ya que los bajos valores de contenido relativo de agua asociados a la disminución del área foliar y mayor grosor de las hojas daría como consecuencia mayor concentración de clorofila por unidad de área, es decir; la modificación estructural, es la respuesta a la sequía y no una alteración de las rutas de biosíntesis de la clorofila. Lewandowska, (1977) citado por Naidu, (1995), menciona que el contenido de clorofila en las hojas varía con la longitud del día, la cantidad de radiación, la temperatura y el estado de nutrientes en el suelo, de esta forma la deshidratación de las hojas dada por la combinación de factores ambientales y fisiológicos traería como consecuencia un incremento en la concentración de clorofila debido a un menor contenido de agua en los tejidos.

El incremento en la concentración de clorofila total no se consideró como indicador de sequía debido, al estrecho rango en cuanto al porcentaje de incremento (de 9.33 a 22.16%, cuadro, 6) registrado para las especies y tipos evaluados.

6.2.2 PARÁMETROS DE FLUORESCENCIA

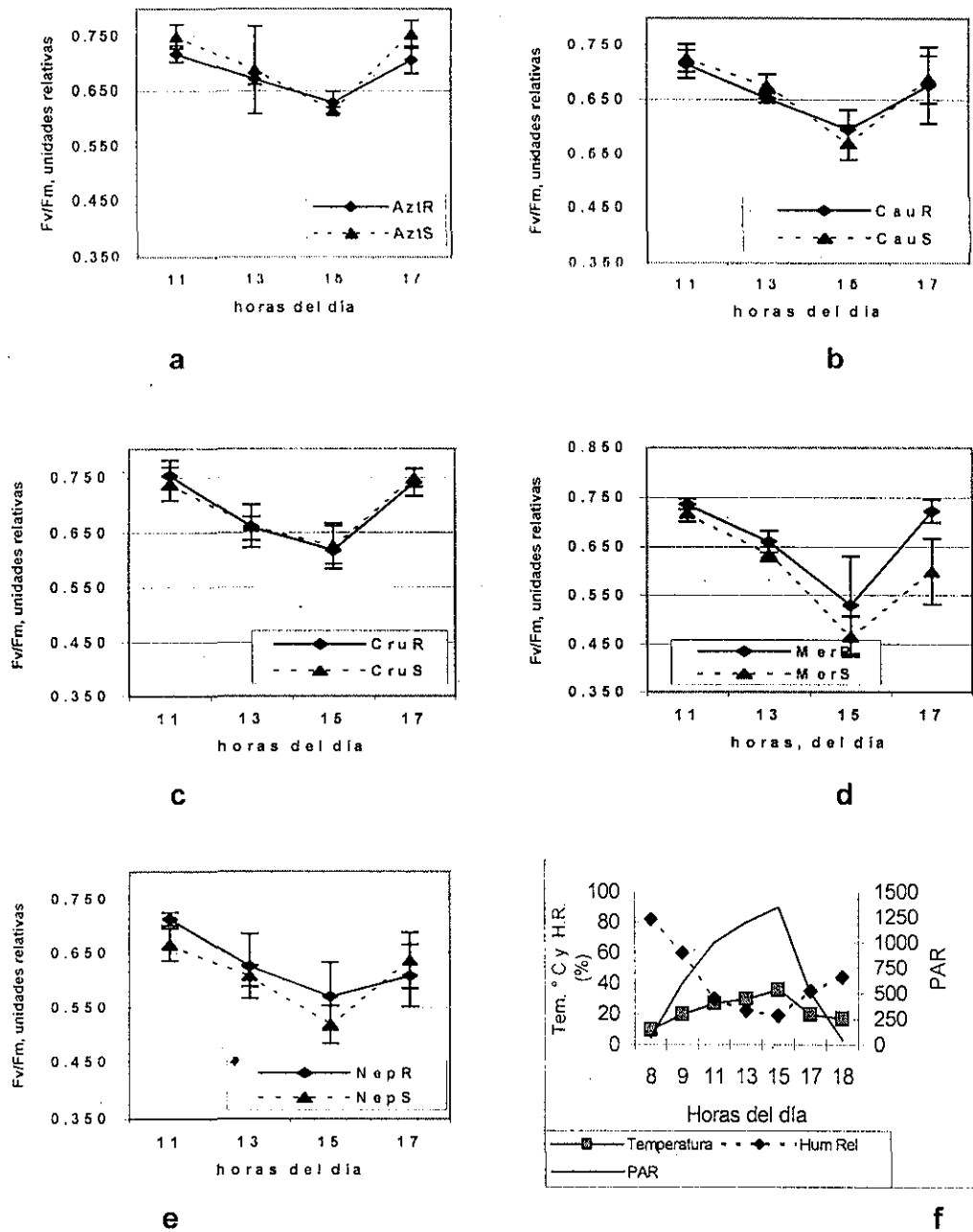


Fig. 12. Efecto de la sequia sobre el rendimiento fotoquímico de la fotosíntesis en 3 especies de Amarantho. a, *A. hypochondriacus* tipo Azteca; b, *A. caudatus*; c, *A. cruentus*; d, *A. hypochondriacus*, tipo Mercado y e, *A. hypochondriacus* tipo Nepal. Excepto en *A. hypochondriacus* tipo Mercado, no se registraron diferencias significativas entre tratamientos a las 15:00 horas (apéndice, 9.2.2). Las barras indican desviación standard. f, parámetros ambientales.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

En condiciones de déficit hídrico algunas plantas se ven afectadas tanto a nivel de procesos enzimáticos como en el transporte electrónico, lo cual evita que vía fotoquímica puedan utilizar toda la luz que son capaces de absorber, sufriendo fotoinhibición. Osmond, (1994); citado por Gray (1996) define a la fotoinhibición como un decremento en la eficiencia de la fotosíntesis dependiente de la luz, siendo más acentuado cuanto mayor es la intensidad luminosa. Sallanon, (1998) menciona que esta respuesta puede expresarse como un decremento en la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/Fm).

En la figura 12, se puede observar un decaimiento en la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (FV/FM), siendo más acentuada a las 15:00horas, cuando los valores de radiación fotosintéticamente activa (PAR) son mayores. Esta respuesta coincide con lo que menciona Osmond. (1994), citado por Gray (1996) y Basu, *et al*, (1998) quienes reportan que la fotoinhibición es más acentuada cuanto mayor es la intensidad luminosa. Excepto en *A. hypochondriacus* tipo Mercado, no se registraron diferencias significativas entre tratamientos para las especies y tipos evaluados durante el ciclo diurno, lo cual sugiere que la sequía no tiene ningún efecto sobre esta variables de respuesta. En la evaluación de las 17:00 horas se observó una recuperación hasta obtener valores similares a los registrados a las 11:00horas en *A. hypochondriacus* tipo Azteca y *A. cruentus*, mientras que en *A. caudatus* y *A. hypochondriacus* tipo Nepal la recuperación tanto en riego como en sequía no alcanzó los valores registrados a las 11:00 horas. Por su parte, *A. hypochondriacus* tipo Mercado, se restablece a los valores iniciales en el tratamiento de riego, pero no en el de sequía. La respuesta gráfica de la eficiencia fotoquímica de la fotosíntesis en el PSII hasta aquí descrita, coincide con lo reportado por Corlett *et al* (1994), quienes encontraron que en hojas de sorgo totalmente expuestas al sol, la eficiencia del fotosistema II disminuye hacia mediodía, recuperándose de manera notable al anochecer. Estos autores también mencionan que la magnitud del decaimiento esta asociado al déficit hídrico, lo cual no ocurre en este trabajo.

Peterson (2000) encontró una disminución en la relación F_v/F_m cuando la luz incidente se incrementó de 800 a $1000\mu\text{molesm}^{-2}\text{s}^{-1}$. En la figura 12 el decaimiento en la eficiencia fotoquímica de la fotosíntesis (F_v/F_m) se atribuye a los altos valores de radiación fotosintéticamente activa ($1350\mu\text{molesm}^{-2}\text{s}^{-1}$) y no a un efecto provocado por el estrés hídrico, a este respecto, Saccardy, *et al* (1998) reportaron que la eficiencia del fotosistema II evaluado con la relación F_v/F_m , se reduce durante la iluminación y se recupera después de un periodo de obscuridad, también encontraron que a bajas intensidades de luz no hay decaimiento de este parámetro. Esto concuerda con un experimento adicional (datos no mostrados) que realizamos en cámara de crecimiento con intensidad luminosa de $150\mu\text{molesm}^{-2}\text{s}^{-1}$ donde los valores de F_v/F_m se mantuvieron constantes durante el día.

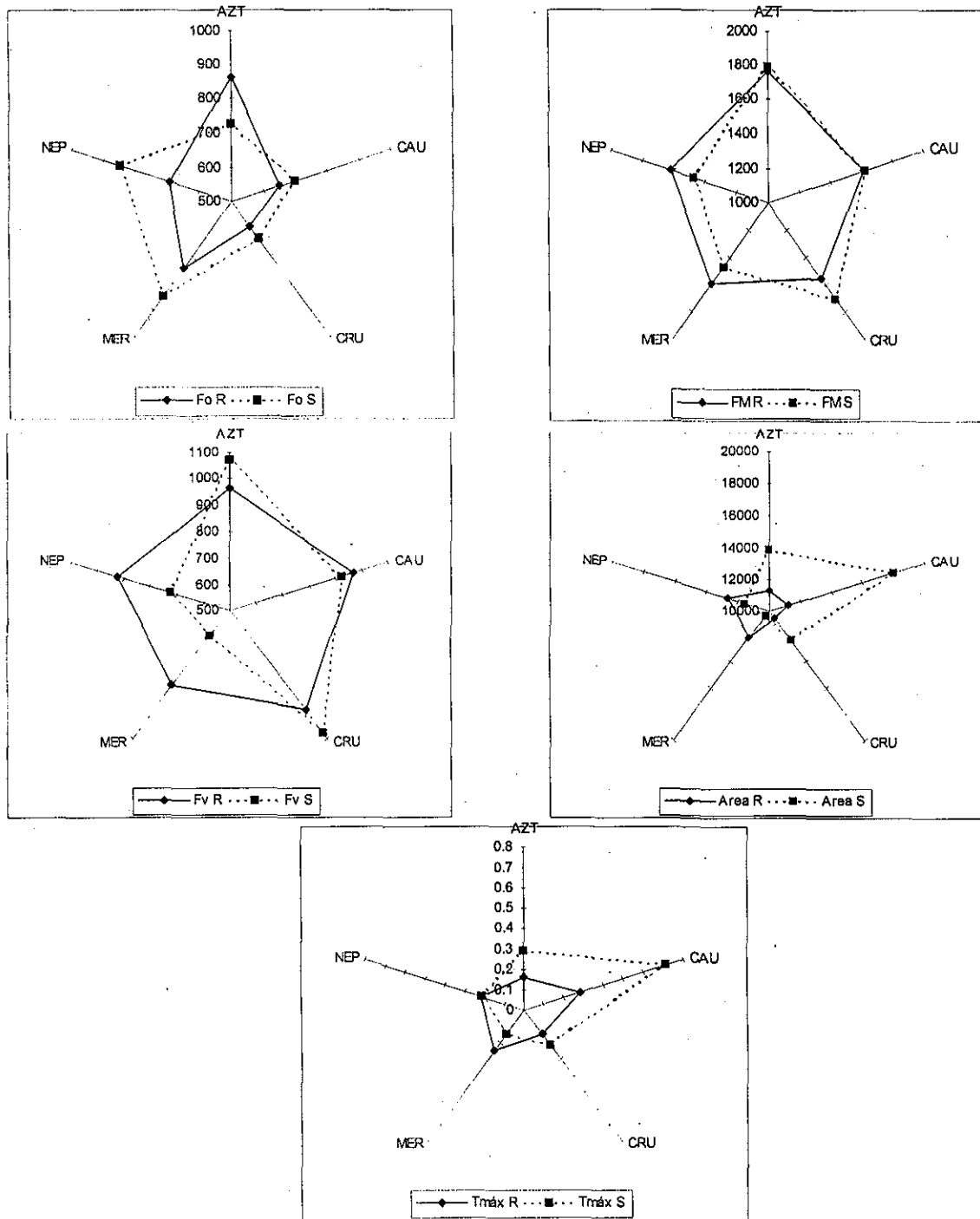
Por otro lado, se registraron diferencias en cuanto a la magnitud de la fotoinhibición. En la figura 12 se observa que *A. hypochondriacus* tipo Azteca y *A. cruentus* registraron la menor fotoinhibición con valores de F_v/F_m de 0.625; seguidos por *A. caudatus* con 0.60; *A. hypochondriacus* tipo Nepal alrededor de 0.55 y finalmente *A. hypochondriacus* tipo Mercado con valores de F_v/F_m entre 0.50 y 0.55 para riego y de 0.45 a 0.50 para sequía. ElHani, *et al* (1999) encontraron en *Triticum durum* una relación altamente significativa entre la producción de grano y la relación F_v/F_m , destacando que aquellos genotipos capaces de limitar en mayor medida la fotoinhibición del fotosistema II fueron más productivos. Aunque esto no se ha demostrado para Amarantho, puede ser un criterio para seleccionar materiales que correlacionen con productividad, considerándose con posibilidades en cuanto a rendimiento aquellas especies que menor fotoinhibición registren. Bajo éste criterio, de tolerantes a sensibles tenemos *A. hypochondriacus* tipo Azteca, *A. cruentus*, *A. Caudatus*, *A. Hypochondriacus* tipo Nepal y *A. hypochondriacus* tipo Mercado respectivamente.

Sólo en *A. hypochondriacus* tipo Mercado, la sequía acentuó el decaimiento de la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (figura, 12), lo cual esta acorde con lo que señalan Corlett, et al (1994), Cecich (1998) y Sallanon, et al, (1998) para diferentes especies, donde el estrés hídrico tiene un efecto directo sobre el decaimiento de la fotoinhibición.

Con el fin de evaluar el efecto de la sequía sobre otros parámetros de fluorescencia (F_o , F_m , F_v , $T_{f\text{máx}}$ y Area sobre la curva) se construyó la figura 13 a partir de los resultados obtenidos a las 15:00 horas. Ninguna especie registró diferencias significativas entre tratamientos (T_{key} , $P < 0.05$; apéndice, 9.2.2) en los valores de F_o , sugiriendo que el estrés hídrico no tiene ningún efecto sobre la captura de luz a nivel de complejo antena del fotosistema II.

Epron, et al, (1992) encontraron que la sequía acentúa el decaimiento de la eficiencia fotoquímica del fotosistema II y que tanto la fluorescencia basal como la fluorescencia máxima disminuyen hacia mediodía, esta disminución podría ser la expresión de ciertos mecanismos de protección que conlleven a una disipación térmica.

Amaranthus hypochondriacus tipo Azteca y *A. cruentus*, no registraron diferencias significativas entre tratamientos con respecto a la fluorescencia máxima (F_m) evaluada a las 15:00 horas, (figura 13, apéndice 9.2.2). En sequía, los *A. hypochondriacus* Mercado y Nepal registraron valores menores de F_m , lo cual podría estar asociado con cambios de estado (oxidación-reducción) de Q_A , ya que al modificarse F_m , se modifica el área sobre la curva desde F_o hasta F_m , cambios similares podrían estar ocurriendo en *A. cruentus*, donde los valores de F_m son mayores en sequía que en riego. Estos cambios de oxidación-reducción, conllevarían a una disipación térmica como mencionan Epron, et al (1992).



Figura, 13. Respuesta de la fluorescencia basal (Fo), fluorescencia máxima (Fm), fluorescencia variable (Fv), área sobre la curva de fluorescencia desde Fo hasta Fm (Área) y el tiempo en alcanzar la fluorescencia máxima (Tmáx) en 3 especies y tipos de Amaranto evaluados a las 15:00 horas durante la fase de floración. AZT, azteca; CAU, *A. caudatus*; CRU, *A. cruentus*, MER, Mercado y NEP, Nepal. R, riego; S, sequía.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La fluorescencia variable disminuyó significativamente por efecto de la sequía en los *A. hypochondriacus* Mercado y Nepal. En las especies restantes no se registraron diferencias significativas entre tratamientos (figura 13 apéndice, 9.2.2). Los altos valores de F_v en Mercado y Nepal, se asocian con bajos valores de F_o y altos registros de F_m .

El Área sobre la curva y el tiempo en alcanzar la fluorescencia máxima ($T_{f\text{máx}}$) se incrementaron en *A. caudatus* por efecto de la sequía. Las especies restantes no registraron diferencias significativas (figura 13). Bolhar-Nordenkampf (1993) menciona que el área sobre la curva es proporcional al tamaño del pool de aceptores de electrones sobre el lado reducido del PSII y que si la transferencia de electrones es bloqueada por DCMU entre Q_A y Q_B , el área sobre la curva de fluorescencia puede ser altamente disminuida, ya que no ocurre la reoxidación de Q_A . De esta forma, en sequía para *A. caudatus* sugiere un incremento en el pool de aceptores de electrones, dicho de otra forma, en esta especie el estrés hídrico parece tener un efecto potenciador de la transferencia de electrones.

En la figura 13 se observa que existe una correlación positiva entre $T_{f\text{máx}}$ y el área sobre la curva, es decir; las especies que registraron tiempos cortos, también registraron áreas pequeñas, lo cual está acorde con lo que reporta Bolhar-Nordenkampf (1993), quien encontró que hojas sombreadas con antenas grandes y pequeño pool de plastoquinona, registraron cortos $T_{f\text{máx}}$ (lo cual indicaría una pequeña área sobre la curva), comparadas con hojas de sol, las cuales tienen un complejo antena pequeño pero un gran pool de plastoquinona.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

6.3 VARIABLES MORFOMÉTRICAS

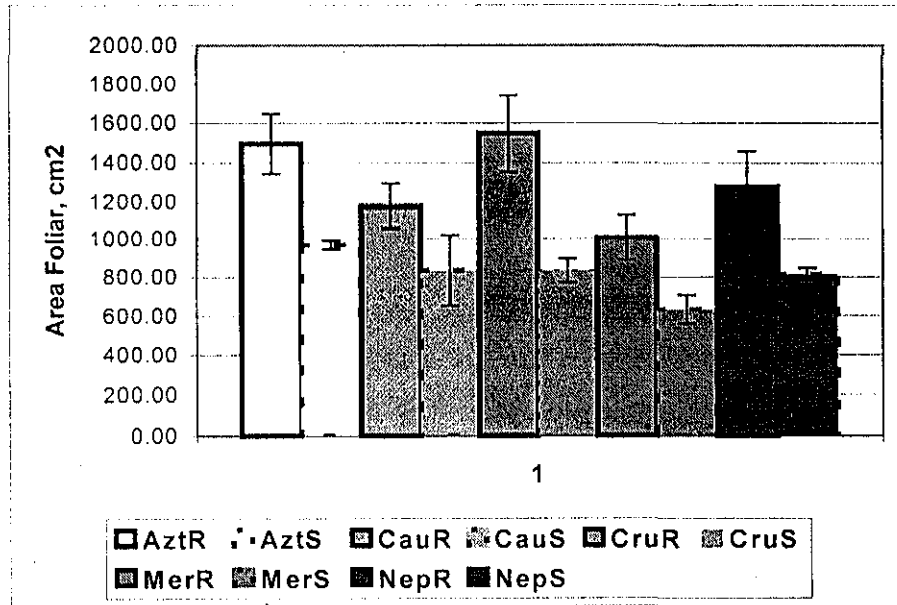


Fig. 14. Efecto de la sequía sobre el área foliar durante la fase de floración en 3 especies de amaranto cultivados en invernadero. Azt, *A. hypochondriacus* tipo azteca; Cau, *A. caudatus*; Cru, *A. cruentus* Mer, *A. hypochondriacus* tipo mercado; Nep, *A. hypochondriacus* tipo Nepal. R, riego; S, sequía. Las barras indican desviación standard.

6.3.1 AREA FOLIAR

Los tratamientos en sequía registraron una disminución significativa del área foliar con respecto a los de riego (figura 14). Al calcular este decremento en porcentaje, considerando los promedios en riego como el 100%, se obtuvieron los valores que se indican en el cuadro 7.

<i>A. caudatus</i> R	Azteca R	Nepal R	Mercado R	<i>A. cruentus</i> R
29% s	35.2% s	36.3% s	37.4% s	46.2% s
<i>A. caudatus</i> S	Azteca S	Nepal S	Mercado S	<i>A. cruentus</i> S

Cuadro 7. Porcentaje de disminución del área foliar de los tratamientos en sequía con respecto a los de riego, ordenados de menor a mayor disminución. Nótese las diferencias significativas en todas las especies y tipos evaluados (apéndice, 9.3).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

A. caudatus fue la especie con menor disminución de área foliar, esta respuesta favorece la eficiencia fotosintética al tener mayor superficie para captar la luz, lo que podría traducirse en un incremento en la biomasa total, bajo este criterio, consideramos con mejores posibilidades de producir con deficiencia de humedad aquellas especies cuya área foliar sea similar a su correspondiente tratamiento de riego como se observa en el cuadro 7 se ordenan las especies de tolerantes a sensibles a la sequía.

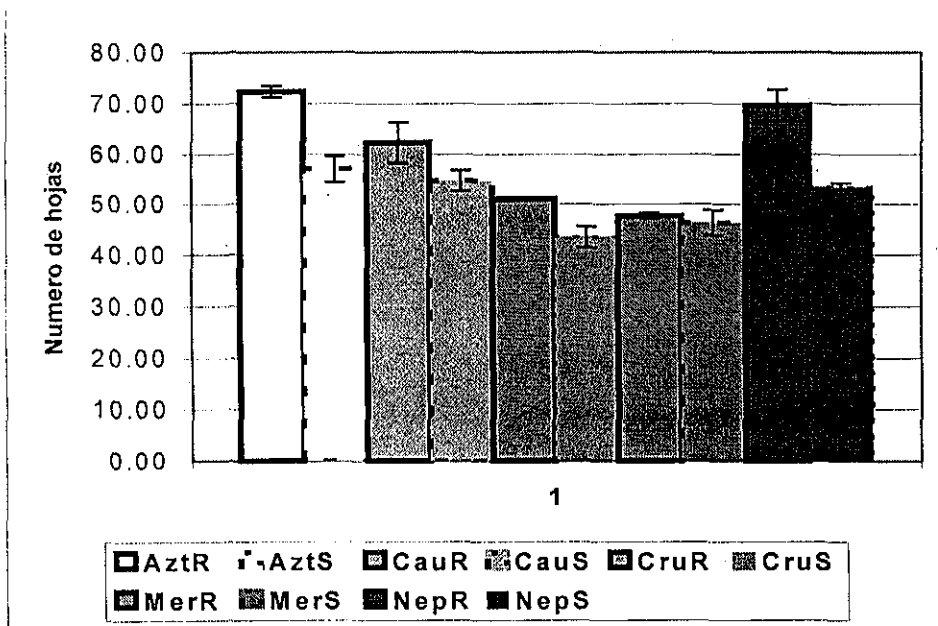


Fig.15 Efecto de la sequía sobre el número de hojas durante la fase de floración en 3 especies de Amarantho. Azt, *A. hypochondriacus* tipo azteca; Cau, *A. caudatus*; Cru, *A. cruentus* Mer, *A. hypochondriacus* tipo mercado; Nep, *A. hypochondriacus* tipo Nepal. R, riego; S, sequía. Las barras indican desviación standard.

6.3.2 NÚMERO DE HOJAS

La respuesta general fue una disminución del número de hojas por efecto de la sequía (figura 15), siendo más acentuada en *A. hypochondriacus* tipo Nepal, con 23.6% y tipo azteca con 20.8%, en el otro extremo se ubicaron: *A. caudatus*, y *A. hypochondriacus* tipo Mercado con 11.3% y 13.7% respectivamente, los cuales

no registraron diferencias significativas entre tratamientos al igual que *A. cruentus* como se observa en el cuadro 8.

<i>A. caudatus</i> R	Mercado R	<i>A. cruentus</i> R	Azteca R	Nepal R
11.3 ns	13.7% ns	16.4% ns	20.8% s	23.6% s
<i>A. caudatus</i> S	Mercado S	<i>A. cruentus</i> S	Azteca S	Nepal S

Cuadro 8. Porcentaje de disminución del número de hojas, por efecto de la sequía durante la fase de floración en tres especies de Amarantho.

Los resultados obtenidos tanto en área foliar como en número de hojas coinciden con los reportados por Villasana (1988), Arriaga (1998) y Muthuchelian, et al, (1997) quienes encontraron una reducción del área foliar por efecto del estrés hídrico en *Amaranthus hypochondriacus* los dos primeros y en *Erythrina variegata* el último.

Amaranthus caudatus fue la especie con mejores posibilidades de producir biomasa en sequía, ya que al tirar menos hojas, mantiene una mayor área foliar para captar la radiación fotosintéticamente activa, en el lado opuesto esta *A. hypochondriacus* tipo Nepal. Bajo el criterio del número de hojas, las especies se ubicaron de tolerantes a sensibles a la sequía como se observa en el cuadro 8.

6.3.3 DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA

Con el fin de evaluar el efecto de la sequía sobre la distribución de biomasa, se construyó la figura 16 donde podemos apreciar los pesos secos de raíces, tallos, hojas, el peso seco total y la razón vástago/raíz de cada especie y tipo estudiado. En esta figura se observa una disminución de los pesos secos de raíces, tallos y hojas por efecto de la sequía, lo cual es un reflejo de la disminución en el crecimiento dado por este tipo de estrés. La disminución del peso seco total fue más acentuada en *A. hypochondriacus* L. tipo Azteca y *A. cruentus* y menos en *A. caudatus*. La magnitud de la disminución dependió de la especie y órgano evaluado como se observa en el cuadro 9.

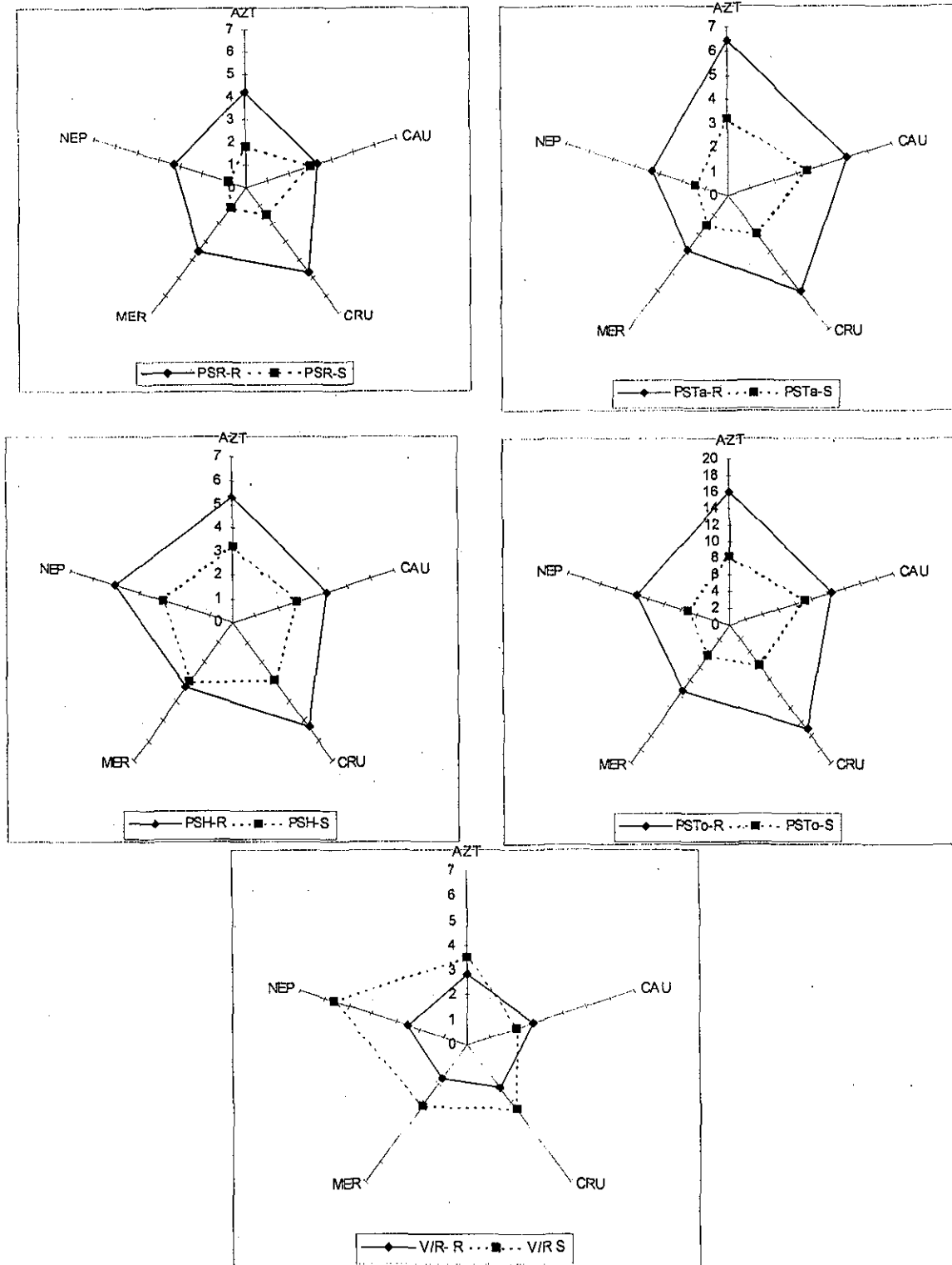


Fig. 16. Efecto de la sequía sobre las variables morfométricas (biomasa) en tres especies de Amaranth, evaluadas durante la fase de floración. PSR, peso seco de raíces; PSTa, peso seco de tallo; PSH, peso seco de hojas; PSTo, peso seco total; V/R, razón vástago/raíz. R, riego; S, sequía.

PSR

<i>A. caudatus</i> R	Azteca R	<i>A. cruentus</i> R	Mercado R	Nepal R
9.9%	57.2%	68.1%	68.6%	75.8%
<i>A. caudatus</i> S	Azteca S	<i>A. cruentus</i> S	Mercado S	Nepal S

PSTa

<i>A. caudatus</i> R	Mercado R	Azteca R	Nepal R	<i>A. cruentus</i> R
33.3%	46.4%	50%	57.6%	60%
<i>A. caudatus</i> S	Mercado S	Azteca S	Nepal S	<i>A. cruentus</i> S

PSH

Mercado R	<i>A. caudatus</i> R	Azteca R	Nepal R	<i>A. cruentus</i> R
0.0	31.7	39.6	41.2	45.3
Mercado S	<i>A. caudatus</i> S	Azteca S	Nepal S	<i>A. cruentus</i> S

PST

<i>A. caudatus</i> R	Azteca R	Mercado R	Nepal R	<i>A. cruentus</i> R
25.9	49.1	52.9	54.3	60.7
<i>A. caudatus</i> S	Azteca S	Mercado S	Nepal S	<i>A. cruentus</i> S

Razón vástago/raíz

<i>A. caudatus</i> R	Azteca R	<i>A. cruentus</i> R	Mercado R	Nepal R
-25%	+25%	+50%	+82%	+124%
<i>A. caudatus</i> S	Azteca R	<i>A. cruentus</i> S	Mercado S	Nepal S

Cuadro 9. Porcentaje de disminución sobre la distribución de pesos secos en 3 especies de Amarantho cultivados en estrés hídrico. En cada caso se ordenan de menor a mayor porcentaje de disminución. El cuadro inferior excepto para *A. caudatus* indica el porcentaje de incremento en la razón vástago/raíz en las especies y tipos evaluados. PSR, peso seco de raíces; PSTa, peso seco de tallo; PSH, peso seco de hojas; PSTo, peso seco total; V/R, razón vástago/raíz. R, riego; S, sequía. El -25% registrado en *A. caudatus* significa disminución en la relación vástago/raíz

Excepto en *A. caudatus*, el incremento en la relación vástago/raíz por efecto de la sequía (porcentajes con signo positivo) se explica por que el peso seco de las raíces disminuyó en mayor proporción comparado con la disminución del peso seco de la parte aérea (tallo+hojas). Esta respuesta coincide con lo que reportan González, *et. al* (1998) quienes registraron un incremento en este cociente en el arbusto *Barleria lupian* cultivado en luz en comparación con el que se cultivó en sombra. Por otro lado, Cavagnaro (1985) encontró que el estrés hídrico no tuvo efecto sobre la relación vástago/raíz en *A. caudatus*, *A. cruentus* y *A. hypochondriacus*, lo cual significa que tanto la parte aérea como la porción radical disminuyeron en la misma proporción.

De manera opuesta, se registró una disminución en la relación vástago/raíz por efecto de la sequía en *A. caudatus*, (figura 16) debido a una marcada disminución de la parte aérea (de 9.2g en riego a 3.3g en sequía) comparada con la parte radical (de 3.3g en riego a 3.0g en sequía). Esta respuesta favorece la absorción de agua en esta especie, ya que en condiciones de sequía, mantiene un volumen radical similar al tratamiento de riego explorando comparativamente un mayor volumen de suelo. Esta condición daría a esta especie atributos para producir biomasa y grano en condiciones de sequía.

El cuadro 10, ubica a las especies y tipos ordenados de mayor a menor tolerancia a la sequía de acuerdo al criterio considerado para cada parámetro morfométrico.

Ubicación de cada especie en base al grado de afectación de variables morfométricas					
Area foliar	<i>A. caudatus</i>	Azteca	Nepal	Mercado	<i>A. cruentus</i>
NH	<i>A. caudatus</i>	<i>A. cruentus</i>	Mercado	Azteca	Nepal
PSR	<i>A. caudatus</i>	Azteca	<i>A. cruentus</i>	Mercado	Nepal
PSTa	<i>A. caudatus</i>	Mercado	Azteca	Nepal	<i>A. cruentus</i>
PSH	Mercado	<i>A. caudatus</i>	Azteca	Nepal	<i>A. cruentus</i>
PST	<i>A. caudatus</i>	Azteca	Mercado	Nepal	<i>A. cruentus</i>
V/R	<i>A. caudatus</i>	Azteca	<i>A. cruentus</i>	Mercado	Nepal

Cuadro 10. Posición que ocupó cada especie en base al grado de afectación expresado como porcentaje de disminución (excepto para V/R) de los tratamientos en sequía con respecto a los de riego. En cada caso están ordenados de mayor a menor tolerancia a la sequía. Nótese que *A. caudatus* es el más tolerante a la sequía en base a los parámetros morfométricos.

Tomando como criterio los parámetros morfométricos, *A. caudatus*, es el más tolerante a la sequía, sin que pueda establecerse con claridad el orden de las otras especies, al parecer *A. hypochondriacus* tipo Nepal y *A. cruentus* son los más sensibles, quedando como intermedios *A. hypochondriacus*, tipo Azteca y tipo Nepal.

7. CONCLUSIONES

1. Todas las especies disminuyeron su transpiración en condiciones de sequía, siendo *A. cruentus* la especie con menor efecto (40.26%). Considerando que el cierre parcial del poro estomático disminuye la pérdida de agua sin evitar la fijación de CO₂ para producción de biomasa, proponemos a esta especie como tolerante a la sequía.
2. La temperatura foliar y la concentración de clorofila no se les asignó valor de importancia para resistencia a sequía.
3. *Amaranthus caudatus* y *A. hypochondriacus* tipo Mercado, no registraron diferencias significativas a las 14:00 horas en el contenido relativo de agua por efecto de la sequía, lo cual indica que el grado de hidratación es similar en ambos tratamientos, sugiriendo posibilidades para cubrir su ciclo de vida y producir biomasa, por tal razón consideramos a estas especies como tolerantes a la sequía.
4. En todas las especies, se incremento la concentración de prolina en raíz, tallo y hoja en los tratamientos de sequía, siendo *A. hypochondriacus* tipo Nepal el que mayor cantidad de este osmolito acumuló, bajo este criterio, consideramos a esta especie como tolerante a la sequía.
5. El aumento de la concentración de clorofila **a**, **b** y **total** en los tratamientos de sequía se atribuyó a cambios alométricos estructurales como grosor del área foliar y cambios de turgencia celular por disponibilidad de agua más que a alteraciones bioquímicas.
6. El decaimiento en la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (Fv/Fm) se atribuyó a fotoinhibición causado por la alta radiación fotosintéticamente activa ($1350\mu\text{molesm}^{-2}\text{s}^{-1}$) y no por efecto del estrés hídrico.

7. Sólo en *A. hypochondriacus* tipo Mercado, registró a las 15:00 horas una disminución de la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (F_v/F_m) en condiciones de sequía.
8. *Amaranthus hypochondriacus* tipo Azteca registró la menor fotoinhibición en cuanto a la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (F_v/F_m), disminuyendo significativamente la fluorescencia basal (F_o) en condiciones de sequía. La última respuesta, sugiere un incremento en la eficiencia de absorción de luz por el centro de reacción del fotosistema II. Tomando como referencia estos parámetros, proponemos a esta especie como tolerante a la sequía.
9. El área sobre la curva y el tiempo en alcanzar la fluorescencia máxima se incrementaron en *A. caudatus* por efecto de la sequía, sugiriendo un incremento en el pool de aceptores de electrones.
10. Con respecto a la biomasa, se observó una disminución del peso seco total en todas las especies, siendo más acentuada en *A. hypochondriacus* tipo Azteca y *A. cruentus*, mientras que *A. caudatus* registró el menor efecto, éste último no registró diferencias en biomasa radical, lo cual sugiere una mayor eficiencia en la absorción de agua en comparación con las otras especies.
11. La relación V/R disminuyó sólo en *A. caudatus*, apoyando la propuesta de mayor absorción de agua, ya que comparativamente, esta especie puede explorar mayor volumen de suelo debido a la mayor biomasa radical.
12. Tomando como criterio las variables morfométricas, consideramos a *A. caudatus* como especie tolerante a la sequía.
13. La tolerancia a la sequía en las especies evaluadas depende de la variable a medir, ya que no se observó uniformidad en las respuestas obtenidas, cabe destacar sin embargo que *A. caudatus* fue considerada como tolerante a la sequía bajo el criterio de contenido relativo de agua y respuestas morfométricas.

8. REFERENCIAS

1. ____2001. Chlorophyll Fluorescence Measurements.
<http://www.hansinst.co.uk/protect/manual/p9.pdf>
2. **Ackerson R.C., Krieg D.R. y Sung J.M. 1980.** "Leaf Conductance and Osmoregulation of Field-Grownd Sorghum genotypes." Crop Sci 20:10-14.
3. **Arriaga Frias A., 1998.** "Caracterización de la respuesta morfofisiológica de *Amaranthus hypochondriacus* y *Sorghum bicolor* a condiciones de sequía." Tesis de Maestría . 75 pp. México.
4. **Azcon-Bieto y M. Talon. 1996.** "Fisiología y Bioquímica Vegetal." Interamericana.McGraw-Hill. España. 581pp.
5. **Barrales-Dominguez, J.S. Garcia-Reyes y Meztiza Hernández C. 1991.** Influencia de precipitación pluvial sobre el desarrollo de Amaranto. 1er. congreso internacional del Amaranto, Oaxtepec Mor. México.
6. **Basu P.S., Sharma A. y Sukumaran N.P. 1998.** Changes in net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress. Photosynthetica. 35(1):13-19.
7. **Benveniste-Levkovitz P., et al. 1993.** "Characterization of drought resistance in a wild relative of wheat, *Triticum kotschyi*." Photosynthesis Research 35:149-158.
8. **Bjorn Martin y Norma A. Ruiz-Torres. 1992.** "Effects of Water-Deficit Stress on Photosynthesis, Its Components and Component Limitations, and Water Use Efficiency in Wheat (*Triticum aestivum* L.)." Plant Physiol. 100:733-739.

9. **Bolhàr-Nordenkamp H.R., Oquist.G. 1993.** "Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research". En *Photosynthesis and Production in a Changing Environment a field and laboratory manual*, Cap.12. 193-206 p. D.O. Hall, J.M.O.Scurlock. H.R. Borlàr-Nordenkampf, R.C.Leegood and S.P.Long Edit. 1993 London.
10. **Bourges R. H. 1990.** Perfil Bromatológico del Amaranto. En: En:Trinidad S. A., Gómez L. F. y Suárez R. G. EL AMARANTO, *Amaranthus* spp SU CULTIVO Y APROVECHAMIENTO. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 331-343.
11. **Bukhov N.G., Sabat S.C. y Mohanty P. 1990.** Analysis of Chlorophyll a Fluorescence changes in Weak light in heat treated *Amaranthus* Chloroplasts. *Photosynthesis Research*. 23:81-87.
12. **Cavagnaro J. B. 1985.** Effect of water stress on growth and dry matter partiotining in four species of *Amaranthus* . University of California . Tesis M.S.
13. **Cechin I. 1998.** Photosynthesis and chlorophyll fluorescence in two hybrids of *Sorghum* under different nitrogen and water regimes. *Photosynthetica* 35(2):233-240.
14. **Corlett J.E., Jones H.G., Massacci A. y Masojidek J. 1994.** "Water deficit, leaf rolling and susceptibility to photoinhibition in field grown sorghum". *Physiologia plantarum* 92:423-430.
15. **Chaves, M. M. 1991.** Effects of Water Deficits on Carbon Assimilation. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 42, No. 234, pp. 1-16.

16. **Del Rio, P. M. 1988.** "El contenido relativo de agua." Tesis, U.N.A.M.-E.N.E.P. Zaragoza. 61pp.
17. **Di Marco Giorgio, Angelo Massacci y Roberto Gabrielli. 1988.** "Drought effects on photosynthesis and fluorescence in hard wheat cultivars grown in the field." *Physiologia Plantarum* 74:385-390.
18. **Ehleringer J.R. and Craig S. Cook. 1984.** "Photosynthesis in *Encelia farinosa* Gray in Response to Decreasing Leaf Water Potential." *Plant Physiol.* 75,668-693.
19. **ElHani S., Rharrabti Y. y Garcia del Moral L. F. 1999.** Variación en los parámetros de fluorescencia rápida de la clorofila en hojas de trigo duro (*triticum durum* Desf.) en dos ambientes con diferente régimen hídrico. XIII Reunión Nacional de la Sociedad Española de la Fisiología Vegetal. VI congreso Hispano-Lujo de Fisiología Vegetal, 19-22 de septiembre.
20. **Eliasson, U. 1987.** *Amaranthus caudatus* In: Flora of Ecuador. Nordic Journ. Bot. 28:33.
<http://www.cab.int.co/cab/biocab/bioflora/especie/amarcaud.001/toc.html>
21. **Epron D., Dreyer E. y Bréda N. 1992.** Photosynthesis of oak trees [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.] during drought under field conditions: diurnal course of net CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Plant Cell and Environment.* 15, 809-820.
22. **Espitia, R. E. 1994.** Breeding of grain amaranth. En: O. Paredes-López (ed.), *Amaranth. Biology, Chemistry and Technology.* crc Press, Boca Ratón. Ann Arbor. Londres.

23. **Espitia, R., E. 1991.** Variabilidad genética e interrelaciones del rendimiento y sus componentes en alegría (*Amaranthus spp*). Tesis. M. en C. Esp. Genética. 104 pp.
24. **Espitia, R.E. 1987.** Evaluación de 30 genotipos de Amarantho en cuatro localidades de la mesa central. Coloquio Nacional del Amarantho. Queretaro Qro., Mex.
25. **Ferguson D. L. y Burke J.J. 1991.** Influence of Water and Temperature Stress on the Temperature Dependence of the Reappearance of Variable Fluorescence following Illumination. *Plant Physiol.* (1991)97, 188-192.
26. **Fisher, K. S., Johnson E. C. y Edmeades, G. O. 1984.** Mejoramiento y selección de maíz tropical para incrementar su resistencia a la sequía. CIMMYT. México. 10 pp.
27. **Fracheboud Y. 2001.** "Using chlorophyll fluorescence to study photosynthesis" www.ab.ipw.agr.ethz.ch/~yfracheb/flex.htm. 17 pp.
28. **Gamboa A., Valenzuela E.M., y Murillo E. 1991** "Biochemical changes due to water loss in leaves of *Amaranthus hypochondriacus* L." *J. Plant Physiol* 137: 586-590 (1991).
29. **Genty B., Jean-Marie B. y Bravo V. J. 1987.** "Effects of drought on primary photosynthetic processes of cotton leaves." *Plant Physiol*, 83:360-364.
30. **Girma F. S. y Krieg D. R. 1991.** "Osmotic adjustment in Sorghum. Relationship to gas exchange rates." *Plant Physiol.* 99, 583-588.
31. **Girma F. S. y Krieg D. R. 1992.** "Osmotic adjustment in sorghum. I. Mechanisms of diurnal osmotic potential changes." *Plant Physiol.* 99,577-582.

32. **Girousse C, Bournoville R. y Bonnemain Jean-Louis 1996.** "Water Deficit-Induced Changes in Concentrations in Proline and Some Other Amino Acids in the Phloem Sap of Alfalfa." *Plant Physiol.* 111:109-113.
33. **González M. E. y Páez A. 1995.** Efecto del déficit hídrico aplicado durante diferentes etapas del desarrollo de *Panicum maximum* Jacq. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)* 1995, 12:79-93.
34. **González M. E., Urdaneta J. A., Paredes D., Tissue D. y Tschaplinski T. 1998.** Índices de crecimiento y formación de compuestos orgánicos en *Barleria lupulina* sometida a dos condiciones de luminosidad. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)*. 15:515-525.
35. **Govindjee, Downton W.J.S., Fork D.C. y Armond P.A. 1981.** "Chlorophyll a fluorescence transient as an indicator of water potential of leaves." *Plant Science letters* 20(1981):191-194.
36. **Govindjee y Govindjee R. 2000.** How Does the "Z" Scheme Operate? En: <http://www.life.uiuc.edu/govindjee/>
37. **Gratani I., Pesoli P., y crescente M.F. 1998.** Relationship between photosynthetic activity and chlorophyll content in an isolated *Quercus ilex* L. tree during the year. *Photosynthetica.* 35(3):445-451.
38. **Gray G. R., Savitch L.V., Ivanov A. G. y Huner N. P. A. 1996.** Photosystem II excitation pressure and development of resistance to photoinhibition. *Plant Physiol.* 110:61-71.
39. **Gutiérrez R. M., San Miguel C. R, Nava S. T. y Larqué S. A. 1995.** Métodos Avanzado en Fisiología Vegetal Experimental. Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados. Montecillo, México.

40. **Hamerlynck E. y Knapp A.K. 1994.** "Stomatal Responses to Variable Sunlight in Bur Oak (*Quercus macrocarpa* Michx.) Leaves With Different Photosynthetic Capacities." *Int. J. Plant Sci.* 155(5):583-587.
41. **HARE P. D., CRES W. A. S. y VAN STADEN J. 1998.** Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environment* 21, 535–553.
42. **Havaux M, Canaaní O. y Malkin S. 1986.** "Photosynthetic Responses of Leaves to Water Stress, Expressed by Photoacoustics and Related Methods." *Plant Physiol*, 82:827-833.
43. **Havaux Michel. 1992.** "Stress tolerance of Photosystem II in vivo." *Plant Physiol*. 100:424-432.
44. **Hipkins M.F., y Baker N.R. 1986.** "Photosynthesis energy transduction a practical approach". IRL Press 199 pp. U.S.A..
45. **Kouril R., Llik P., Naus J. y Benoit Schoefs. 1999.** "On the limits of applicability of spectrophotometric and spectrofluorometric methods for the determination of chlorophyll a/b ratio." *Photosynthesis Research*. 62:107-116.
46. **Kramer P. J. 1974.** Relaciones hídricas de suelos y plantas. Edutex. México, 538pp.
47. **Lal A. y Edwards G. E. 1996.** "Analysis of Inhibition of Photosynthesis under Water Stress in the C4 species *Amaranthus cruentus* and *Zea Mays*: Electron transport, CO₂ fixation and carboxylation capacity." *Aust. J. Plant Physiol*. 23, 403-12.

48. **Levitt J. 1972.** Responses of plants to environment stresses. Vol. II. Water radiation salt and other stress. 2nd. Ed. Academic press. New York. 187-211.
49. **Liang N. y Maruyama K. 1994.** "Comparison of Diurnal Patterns of Leaf Conductance and Photosynthetic Capacity in the Leaves of Seedling of Three Species." *Photosynthetica* 30(1):25-34.
50. **Maleszewski S., Burchaca E., Rakus M, y Kozłowska-Szerenos B. 1999.** "Stomatal Responses of Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Leaves to Changing Irradiance, Air Humidity, and Water Potential of Root Medium." *Photosynthetica* 37(1):39-46.
51. **Marmor M.S., y Martin C.F. 1998.** "Effects of exposure in space on tomato seeds: Photosynthesis, biomass, and water relations of well-watered on drought-stressed plants." *Photosynthetica* 35(4): 589-596.
52. **Meyer S. y Yaroslav de Kouchkovsky. 1993.** "Electron transport, photosystem -2 reaction centers and chlorophyll-protein complexes of thylakoids of drought resistant and sensitive Lupin plants." *Photosynthesis Research* 37:49-60.
53. **Muñoz, O. A. 1980.** "Resistencia a la sequía y mejoramiento genético." *Ciencia y Desarrollo*. Num. 33:26-35.
54. **Muthuchelian K., Murugan C., Nedunchezian N., y Kulandaivelu G. 1997.** "Photosynthesis and growth of *Erythrina variegata* as affected by water stress and triacontanol." *Photosynthetica* 33(2): 241-248,1997.
55. **Naidu C.V., Swamy P.M. 1995.** "Seasonal variation in chlorophyll content and its relationship with photosynthetic rate and biomass production in tropical deciduous tree species" *Photosynthetica* 31(3): 345-350,1995.

56. **National Research Council. 1984.** Amaranth: Modern prospects for an ancient crops. National Academy of Sciences, Washington D.C.
57. **Nogueira R.J.M.C., da Silva J.J.F., Bezerra J.E.F., Lederman I.E., Burity H.A. y dos Santos V.F. 2000.** Comportamiento estomático y tensión de agua en el xilema de dos genotipos de pitanga (*Eugenia uniflora* L.) cultivados bajo estrés hídrico. Invest. Agr. Prod. Prot. Veg. Vol. 15(3).
58. **Ohta D., Matoh., y Takahashi E. 1987.** "Early Responses of sodium-deficient *Amaranthus tricolor* L. plants to sodium application." Plant Physiol. 84, 112-117.
59. **Parvathi K. y Raghavendra A.S. 1995.** "Bioenergetic Processes in Guard Cells related to Stomatal Function." Physiologia Plantarum 93:146-154.
60. **Pereira N. y Herrera A. 1993.** Respuesta estomática de *Vitis vinifera* L. al Déficit hídrico en Invernadero. Revista de Agronomía (LUZ): Vol. 10, No.2, 1993.
61. **Peterson A., Groninger J. W., Seiler J.R. y Mou P. 2000.** Utility and limitations of fluorescence for the determination of growth limitations in trees. En: <http://filebox.vt.edu/forestry/faculty/jopeters/sscfluor.htm>
62. **Pier A. Paul and Gerald A. Berkowitz. 1987.** "Modulation of water stress effects on photosynthesis by altered leaf K^{+1} ." Plant Physiol, 85:665-661.
63. **Piha, M. I. 1995.** "Yield potential, fertility requirements, and drought tolerance of grain amaranth compared with maize under Zimbabwean conditions." Trop. Agric (Trinidad) 72(1): 7-12.

64. **Pulido M. L. 1987.** "El nitrógeno y la humedad en el rendimiento de grano, materia seca y calidad de proteína de *Amaranthus hypochondriacus* y *Amaranthus cruentus*." Tesis, Colegio de Postgraduados. Chapingo, Mex. 142pp.
65. **Quisenberry J.E., Roark B. y McMichael B.L. 1982.** Use of Transpiration decline curves to identify drought-tolerant cotton germoplasm. *Crop Science* 22, 918-922.
66. **Quizenberry, J. E. 1897.** Mejoramiento de la planta para la resistencia a la sequía y el aprovechamiento del agua. en: Christiansen, N. M. Mejoramiento de plantas en Ambientes Poco Favorables. Limusa, Mexico. 233-256.
67. **Ragendrudu G., Naidu C.V. y Mallikarjuna K. 1999.** "Effect of water stress on photosynthesis and growth in two teak phenotypes" *Photosynthetica* 36(4):627-630.
68. **Raghanvendra Agepati S., Gerst Ulvi y Ulrich Heber. 1995.** "Oscillations in photosynthetic carbon assimilation and chlorophyll fluorescence are different in *Amaranthus caudatus*, a C₄ plant, and *Spinacia oleracea*, a C₃ plant". *Planta* (1995) 195: 471-477.
69. **Ramanjulu S., Sreenivasulu N. y Sudhakar. 1998.** "Effect of water stress on photosynthesis in two mulberry genotypes with different drought tolerance." *Photosynthetica* 35(2):279-283.
70. **Rincones C. 1997.** Variación del contenido de prolina en ocho variedades de caña de azúcar a cuatro niveles de humedad en el suelo. *Caña de Azúcar*, V.15, No. 1, 3-16. en: http://www.ceniap.gov.ve/canazucar/ca15_1/prolina.htm

71. **Salisbury F. B. y Ross C. W. 1994.** Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamericana. México. 759pp.
72. **Sallonon H., Berger M., Genoud C., y Coudret A. 1998.** Water stress and photoinhibition in acclimatization of *rosa hybrida* plantlets. In Vitro Cell. Dev. Biol. – Plant. 34:169-172.
73. **Sánchez- Marroquín A., Pérez Gutierrez J.F. Briones y Kuri J. 1990.** Potencialidad de la hoja del Amaranto en la alimentación. En:Trinidad S. A., Gómez L. F. y Suárez R. G. EL AMARANTO, *Amaranthus* spp SU CULTIVO Y APROVECHAMIENTO. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México. 307-320.
74. **Sanchez R.A., Hall A.J., Trapani N., y Cohen de Hunau R. 1993** "Effects of waters stress on the cholrophyll content, nitrogen level and photosyntesis of leaves of two maize geneotypes." Photosynthesis Reseach 4:35-47.
75. **Sánchez S. O. 1980.** La Flora del Valle de México. Ed. Herrero, S.A. México. 519pp.
76. **Sgherri Cristina Luisa M., Calogero Pinzino y Flavia Navari-Izo. 1993.** "Chemical changes and O₂. production in thylakoid membranes under water stress." Physiologia Plantarum, 87:211-216.
77. **Sperry J. S. 2000.** "Hydraulic Constraints on Plant Gas Exchange." Agricultural and Forest Meteorology 104:13-23.
78. **Szente K., Tuba Z., Nagy Z., y Csintalan Zs. 1993.** "Ecophysiological approach to competition between *Amaranthus chlorostachys* and sunflower (*Helianthus annuus*) under drought stress" Weed Research (1993), 33:121-129.

79. **Taiz L. y Zeiger E. 1991.** Plant Physiology. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. California. 565pp.
80. **Tello-García, E. 1994.** "Ajuste osmótico y distribución de materia en plantas de amaranto *Amaranthus hypochondriacus* L., bajo estrés hídrico" Tesis Ingeniero Agrónomo, esp, zonas Aridas. 117 pp. UACH, México.
81. **Tewolde H., A. K. Dobrenz, y L. Voigt. 1993.** "Seasonal trends in leaf photosynthesis and stomatal conductance of drought stressed pearl millet as associated to vapor pressure deficit." Photosynthesis Research 38:41-49.
82. **Tezara W., Fernández M.D., Donoso C. y Herrera A. 1998.** "Seasonal Changes in Photosynthesis and Stomatal Conductance of Five plant Species From a Semiarid Ecosystem". Photosynthetica 35(3):399-410.
83. **Trejo-Calzada R. 1992.** "Caracterización in vitro de la tolerancia al déficit hídrico y a la salinidad en células de *Amaranthus hypochondriacus* L." Tesis Maestría. Colegio de Postgraduados, 121 pp. Montecillo, México.
84. **Valenzuela –Soto Elisa M. Muñoz-Clares R.A. 1994.** "Purification and properties of Betaine Aldehyde Dehydrogenase extracted from detached leaves of *Amaranthus hypochondriacus* L., subjected to water deficit." J.Plant Physiol. 143:145-152.
85. **Veit W. y Govindjee 2000.** The electron transport pathway from water (H₂O) to NADP⁺. En: <http://www.life.uiuc.edu/govindjee/>
86. **Verslues P. E. y Sharp R. E. 1999.** Proline acumulation in Maize (*Zea mays* L.) Primary roots at low water potentials. II. Metabolic source of Increased proline deposition in the elongation zone. Plant Physiology. 119:1349-1360.

87. **Vidal D., Martinez-Guijarro J. y Simon E. 1995.** "Chlorophyll fluorescence and photosynthetic O₂ evolution in *Vicia faba* plants treated with methabenzthiazuron." *Photosynthetica* 31(1):9-20.
88. **Villasana, G. F. 1988.** "Características morfológicas y fisiológicas que confieren resistencia a la sequía del amaranto (*Amaranthus hypochondriacus* L.)." Tesis Licenciatura, U.A.CH. México.
89. **Yoshiba Y., Kiyosue T., Nakashima K., Yamaaguchi-Shinozaki K., y Shinozaki K. 1997.** Regulation of leaves of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant Cell Physiol.* 38(10):1095-1102.

9. APÉNDICE

En las siguientes hojas se presenta el análisis estadístico, prueba de Anova con comparaciones múltiples de Tuckey ($P < 0.05$), para los diferentes bloques de variables.

Los números en corchetes del 1 al 10, ya sea de forma horizontal o vertical significan:

- {1} *A. hypochondriacus* tipo Azteca, Riego
- {2} *A. caudatus*, Riego
- {3} *A. cruentus*, Riego
- {4} *A. hypochondriacus* tipo Mercado, Riego
- {5} *A. hypochondriacus* tipo Nepal, riego
- {6} *A. hypochondriacus* tipo Azteca, Sequía
- {7} *A. caudatus*, Sequía
- {8} *A. cruentus*, Sequía
- {9} *A. hypochondriacus* tipo Mercado, Sequía
- {10} *A. hypochondriacus* Nepal, Sequía

Los números en cursivos y negros, indican diferencias significativas. En cada caso, en la imagen especular derecha aparecen 5 cantidades subrayadas independientemente de estar escritos con cursivas o no. Estos indican lo siguiente:

- {1} con {6}, Comparación *A. hypochondriacus* tipo Azteca, Riego con Sequía
- {2} con {7}, Comparación *A. caudatus*, Riego con Sequía
- {3} con {8}, Comparación *A. cruentus*, Riego con Sequía
- {4} con {9}, Comparación *A. hypochondriacus* tipo Mercado Riego con Sequía
- {5} con {10}, Comparación *A. hypochondriacus* tipo Nepal, Riego con Sequía

La variable correspondiente aparece escrita.

9.1 Variables hídricas

9.1.1 Transpiración

TRANSPIRACIÓN

Summary of all Effects; design: (noname.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	15.35799	40	.077880	197.2014	.000000
2	4	2.83088	40	.077880	36.3494	.000000
12	4	.61609	40	.077880	7.9108	.000085

TRANSPIRACIÓN

LSD test; variable VAR3 (noname.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		1.464600	2.528600	2.314200	.7760000	1.790600	6130000	.7600000	1.377800	.2456000	.3354000
1	1 {1}		.000000	.000021	.000357	.072149	.000021	.000272	.625558	.000000	.000000
1	2 {2}	.000000		.231588	.000000	.000153	.000000	.000000	.000000	.000000	.000000
1	3 {3}	.000021	.231588		.000000	.005061	.000000	.000000	.000004	.000000	.000000
1	4 {4}	.000357	.000000	.000000		.000001	.361275	.928221	.001498	.004567	.016769
1	5 {5}	.072149	.000153	.005061	.000001		.000000	.000001	.024428	.000000	.000000
2	1 {6}	.000021	.000000	.000000	.361275	.000000		.409866	.000096	.043823	.123640
2	2 {7}	.000272	.000000	.000000	.928221	.000001	.409866		.001157	.005810	.020857
2	3 {8}	.625558	.000000	.000004	.001498	.024428	.000096	.001157		.000000	.000001
2	4 {9}	.000000	.000000	.000000	.004567	.000000	.043823	.005810	.000000		.613698
2	5 {10}	.000000	.000000	.000000	.016769	.000000	.123640	.020857	.000001	.613698	

9.1.2 Temperatura foliar

TEMPERATURA FOLIAR

Summary of all Effects; design: (noname.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	.15680	40	1.370200	.11444	.736919
2	4	38.86200	40	1.370200	28.36228	.000000
12	4	3.61680	40	1.370200	2.63961	.047795

TEMPERATURA FOLIAR

LSD test; variable VAR5 (noname.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		38.32000	40.90000	35.86000	35.84000	36.90000	39.98000	39.34000	35.68000	35.70000	37.68000
1	1 {1}		.001209	.001912	.001773	.062259	.030556	.175933	.000958	.001035	.392476
1	2 {2}	.001209		.000000	.000000	.000003	.221215	.041419	.000000	.000000	.000092
1	3 {3}	.001912	.000000		.978582	.167802	.000002	.000031	.809142	.829991	.018383
1	4 {4}	.001773	.000000	.978582		.159968	.000002	.000028	.829991	.850966	.017220
1	5 {5}	.062259	.000003	.167802	.159968		.000164	.002063	.107202	.112894	.298393
2	1 {6}	.030556	.221215	.000002	.000002	.000164		.392476	.000001	.000001	.003473
2	2 {7}	.175933	.041419	.000031	.000028	.002063	.392476		.000014	.000015	.030556
2	3 {8}	.000958	.000000	.809142	.829991	.107202	.000001	.000014		.978582	.010075
2	4 {9}	.001035	.000000	.829991	.850966	.112894	.000001	.000015	.978582		.010787
5	{10}	.392476	.000092	.018383	.017220	.298393	.003473	.030556	.010075	.010787	

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

9.1.3 Contenido Relativo de Agua

CONTENIDO RELATIVO DE AGUA

Summary of all Effects; design: (noname.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	872.8571 20		13.15269 66.36337		.000000
2	4	66.3735 20		13.15269 5.04638		.005616
12	4	105.6988 20		13.15269 8.03629		.000494

CONTENIDO RELATIVO DE AGUA

LSD test; variable VAR3 (noname.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		78.32667	67.09333	71.08000	69.85667	64.62334	56.45000	66.42000	54.98333	64.29333	54.89333
1	1 {1}		.001140	.023756	.009672	.000163	.000000	.000670	.000000	.000126	.000000
1	2 {2}	.001140		.193261	.361850	.414058	.001812	.822430	.000571	.355650	.000531
1	3 {3}	.023756	.193261		.683910	.041340	.000079	.131242	.000025	.032895	.000024
1	4 {4}	.009672	.361850	.683910		.092430	.000205	.259478	.000065	.074931	.000061
1	5 {5}	.000163	.414058	.041340	.092430		.012073	.550847	.003961	.912376	.003694
2	1 {6}	.000000	.001812	.000079	.000205	.012073		.003066	.625785	.015409	.604881
2	2 {7}	.000670	.822430	.131242	.259478	.550847	.003066		.000971	.480948	.000904
2	3 {8}	.000000	.000571	.000025	.000065	.003961	.625785	.000971		.005108	.976054
2	4 {9}	.000126	.355650	.032895	.074931	.912376	.015409	.480948	.005108		.004766
2	5 {10}	.000000	.000531	.000024	.000061	.003694	.604881	.000904	.976054	.004766	

9.1.4 Distribución de Prolina

PROLINA RAÍZ

Summary of all Effects; design: (cra5amarntos.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	872.8571 20		13.15269 66.36337		.000000
2	4	66.3735 20		13.15269 5.04638		.005616
12	4	105.6988 20		13.15269 8.03629		.000494

PROLINA RAÍZ

LSD test; variable VAR3 (cra5amarntos.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		78.32667	67.09333	71.08000	69.85667	64.62334	56.45000	66.42000	54.98333	64.29333	54.89333
1	1 {1}		.001140	.023756	.009672	.000163	.000000	.000670	.000000	.000126	.000000
1	2 {2}	.001140		.193261	.361850	.414058	.001812	.822430	.000571	.355650	.000531
1	3 {3}	.023756	.193261		.683910	.041340	.000079	.131242	.000025	.032895	.000024
1	4 {4}	.009672	.361850	.683910		.092430	.000205	.259478	.000065	.074931	.000061
1	5 {5}	.000163	.414058	.041340	.092430		.012073	.550847	.003961	.912376	.003694
2	1 {6}	.000000	.001812	.000079	.000205	.012073		.003066	.625785	.015409	.604881
2	2 {7}	.000670	.822430	.131242	.259478	.550847	.003066		.000971	.480948	.000904
2	3 {8}	.000000	.000571	.000025	.000065	.003961	.625785	.000971		.005108	.976054
2	4 {9}	.000126	.355650	.032895	.074931	.912376	.015409	.480948	.005108		.004766
2	5 {10}	.000000	.000531	.000024	.000061	.003694	.604881	.000904	.976054	.004766	

PROLINA TALLO

Summary of all Effects; design: (amaranto.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	395.5974	20	.639437	618.6656	.000000
2	4	25.9782	20	.639437	40.6266	.000000
12	4	19.9426	20	.639437	31.1878	.000000

PROLINA TALLO

LSD test; variable VAR10 (amaranto.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		.2400000	2.130000	3.220000	2.113333	.7400000	8.090000	15.24000	8.786667	5.500000	7.140000
1	1 {1}		.008959	.000188	.009483	.452738	.000000	.000000	.000000	.000000	.000000
1	2 {2}	.008959		.110607	.979888	.045877	.000000	.000000	.000000	.000047	.000000
1	3 {3}	.000188	.110607		.105594	.001127	.000000	.000000	.000000	.002297	.000007
1	4 {4}	.009483	.979888	.105594		.048288	.000000	.000000	.000000	.000045	.000000
1	5 {5}	.452738	.045877	.001127	.048288		.000000	.000000	.000000	.000000	.000000
2	1 {6}	.000000	.000000	.000000	.000000	.000000		.000000	.298675	.000760	.161179
2	2 {7}	.000000	.000000	.000000	.000000	.000000	.000000		.000000	.000000	.000000
2	3 {8}	.000000	.000000	.000000	.000000	.000000	.298675	.000000		.000064	.020256
2	4 {9}	.000000	.000047	.002297	.000045	.000000	.000760	.000000	.000064		.020703
2	5 {10}	.000000	.000000	.000007	.000000	.000000	.161179	.000000	.020256	.020703	

PROLINA HOJA

Summary of all Effects; design: (noname.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	994.3010	50	5.023100	197.9457	.000000
2	4	415.2147	50	5.023100	82.6610	.000000
12	4	349.8700	50	5.023100	69.6522	.000000

PROLINA HOJA

LSD test; variable VAR3 (noname.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		2.146667	5.450000	3.753333	4.088333	4.843333	6.763333	8.216666	7.626667	6.160000	32.22333
1	1 {1}		.013783	.220158	.139762	.042288	.000805	.000021	.000098	.003161	.000000
1	2 {2}	.013783		.195778	.297715	.641222	.315010	.037418	.098774	.585655	.000000
1	3 {3}	.220158	.195778		.796781	.403594	.024104	.001150	.004280	.068787	.000000
1	4 {4}	.139762	.297715	.796781		.562197	.043904	.002455	.008620	.115674	.000000
1	5 {5}	.042288	.641222	.403594	.562197		.144138	.012008	.036334	.313796	.000000
2	1 {6}	.000805	.315010	.024104	.043904	.144138		.266735	.507715	.643052	.000000
2	2 {7}	.000021	.037418	.001150	.002455	.012008	.266735		.650393	.118270	.000000
2	3 {8}	.000098	.098774	.004280	.008620	.036334	.507715	.650393		.262427	.000000
2	4 {9}	.003161	.585655	.068787	.115674	.313796	.643052	.118270	.262427		.000000
2	5 {10}	.000000	.000000	.000000	.000000	.000000	.000000	.000000	.000000	.000000	

9.2 variables fotosintéticas

9.2.1 Concentración de clorofila

CLOROFILA TOTAL

Summary of all Effects; design: (amaranto.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	22187.04	20	332.9294	66.64188	.000000
2	4	23721.13	20	332.9294	71.24973	.000000
12	4	2928.40	20	332.9294	8.79586	.000288

CLOROFILA TOTAL

LSD test; variable VAR7 (amaranto.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		418.5733	388.3567	418.5767	290.1333	421.6700	503.9067	498.9600	465.4133	319.9900	420.9900
1	1 {1}		.056066	.999824	.000000	.837443	<u>.000013</u>	<u>.000028</u>	<u>.005108</u>	<u>.000002</u>	.872766
1	2 {2}	.056066		.056042	.000002	<u>.036904</u>	<u>.000000</u>	<u>.000002</u>	<u>.000046</u>	<u>.000178</u>	<u>.040510</u>
1	3 {3}	.999824	.056042		.000000	.837615	<u>.000013</u>	<u>.000028</u>	<u>.005110</u>	<u>.000002</u>	.872939
1	4 {4}	.000000	.000002	.000000		.000000		.000000	.000000	<u>.058795</u>	.000000
1	5 {5}	.837443	<u>.036904</u>	.837615	.000000		<u>.000021</u>	<u>.000045</u>	<u>.008166</u>	<u>.000001</u>	<u>.964047</u>
2	1 {6}	<u>.000013</u>	.000000	<u>.000013</u>	.000000	.000021		.743318	<u>.017738</u>	<u>.000000</u>	<u>.000019</u>
2	2 {7}	<u>.000028</u>	.000000	<u>.000028</u>	.000000	<u>.000045</u>	.743318		<u>.035736</u>	<u>.000000</u>	<u>.000040</u>
2	3 {8}	<u>.005108</u>	<u>.000046</u>	<u>.005110</u>	.000000	<u>.008166</u>	<u>.017738</u>		<u>.035736</u>		<u>.000000</u>
2	4 {9}	<u>.000002</u>	<u>.000178</u>	<u>.000002</u>	<u>.058795</u>	<u>.000001</u>	<u>.000000</u>	<u>.000000</u>	<u>.000000</u>		<u>.007371</u>
2	5 {10}	.872766	<u>.040510</u>	.872939	.000000	.964047	<u>.000019</u>	<u>.000040</u>	<u>.007371</u>	<u>.000001</u>	

RELACIÓN CLOROFILA a/ b

Summary of all Effects; design: (amaranto.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	.103253	20	.021157	4.880416	.038993
2	4	.163422	20	.021157	7.724358	.000621
12	4	.033178	20	.021157	1.568221	.221367

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

RELACIÓN CLOROFILA a/b

LSD test; variable VAR8 (amaranto.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		3.013333	3.280000	2.953333	2.956667	3.286667	2.956667	3.040000	2.673333	3.046667	3.186667
1	1 {1}		<u>.036206</u>	.618932	.638432	<u>.032246</u>	<u>.638432</u>	.824616	<u>.009618</u>	.781844	.159957
1	2 {2}	<u>.036206</u>		<u>.012330</u>	.013114	.955792	<u>.013114</u>	<u>.056887</u>	<u>.000054</u>	.063494	.441147
1	3 {3}	.618932	<u>.012330</u>		.977887	<u>.010894</u>	.977887	.474004	<u>.028688</u>	.441147	.063494
1	4 {4}	.638432	<u>.013114</u>	.977887		<u>.011591</u>	1.000000	.490962	<u>.027049</u>	<u>.457397</u>	.067046
1	5 {5}	<u>.032246</u>	.955792	<u>.010894</u>	<u>.011591</u>		<u>.011591</u>	.050903	<u>.000047</u>	<u>.056887</u>	<u>.409733</u>
2	1 {6}	.638432	<u>.013114</u>	.977887	1.000000	<u>.011591</u>		.490962	<u>.027049</u>	.457397	.067046
2	2 {7}	.824616	.056887	.474004	.490962	.050903	.490962		<u>.005808</u>	.955792	.231157
2	3 {8}	<u>.009618</u>	<u>.000054</u>	<u>.028688</u>	<u>.027049</u>	<u>.000047</u>	<u>.027049</u>	<u>.005808</u>		<u>.005113</u>	<u>.000331</u>
2	4 {9}	.781844	.063494	.441147	.457397	.056887	.457397	.955792	<u>.005113</u>		.252302
2	5 {10}	.159957	.441147	.063494	.067046	.409733	.067046	.231157	<u>.000331</u>	.252302	

9.2.2 Parámetros de fluorescencia

FV/FM15:00horas

Summary of all Effects; design: (noname.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	.010982	40	.002327	4.71928	.035810
2	4	.028551	40	.002327	12.26951	.000001
12	4	.002091	40	.002327	.89873	.473808

FV/FM15:00horas

LSD test; variable VAR6 (noname.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		.6296000	.5962000	.6180000	.5302000	.5698000	.6152000	.5714000	.6254000	.4654000	.5182000
1	1 {1}		.280168	.705795	.002291	.056977	.639495	.063635	.891196	.000003	.000747
1	2 {2}	.280168		.479038	.036549	.392022	.536970	.421099	.344266	.000111	.014469
1	3 {3}	.705795	.479038		.006396	.122013	.927334	.134525	.809591	.000012	.002209
1	4 {4}	.002291	.036549	.006396		.201727	.008117	.184470	.003346	.039905	.696165
1	5 {5}	.056977	.392022	.122013	.201727		.144568	.958436	.075873	.001446	.098555
2	1 {6}	.639495	.536970	.927334	.008117	.144568		.158876	.739878	.000016	.002847
2	2 {7}	.063635	.421099	.134525	.184470	.958436	.158876		.084353	.001246	.088883
2	3 {8}	.891196	.344266	.809591	.003346	.075873	.739878	.084353		.000005	.001113
2	4 {9}	.000003	.000111	.000012	.039905	.001446	.000016	.001246	.000005		.091224
2	5 {10}	.000747	.014469	.002209	.696165	.098555	.002847	.088883	.001113	.091224	

F015:00horas

Summary of all Effects; design: (noname.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	1	6116.18	40	15819.05	.386634	.537602
2	4	61372.67	40	15819.05	3.879668	.009361
12	4	21290.93	40	15819.05	1.345904	.269879

F015:00horas

LSD test; variable VAR3 (noname.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		863.0000	650.2000	592.4000	743.8000	694.2000	725.6000	695.6000	636.0000	846.0000	751.0000
1	1 {1}		.010769	.001531	.141855	.040078	.091830	.041672	.006813	.831857	.166861
1	2 {2}	.010769		.471689	.246281	.583248	.348885	.571371	.859222	.018247	.212417
1	3 {3}	.001531	.471689		.064216	.208004	.101836	.201941	.586664	.002780	.053022
1	4 {4}	.141855	.246281	.064216		.536472	.820192	.547980	.182963	.206258	.928331
1	5 {5}	.040078	.583248	.208004	.536472		.695133	.986046	.468648	.063545	.479343
2	1 {6}	.091830	.348885	.101836	.820192	.695133		.708064	.266714	.137994	.751153
2	2 {7}	.041672	.571371	.201941	.547980	.986046	.708064		.458091	.065921	.490175
2	3 {8}	.006813	.859222	.586664	.182963	.468648	.266714	.458091		.011765	.156052
2	4 {9}	.831857	.018247	.002780	.206258	.063545	.137994	.065921	.011765		.239406
2	5 {10}	.166861	.212417	.053022	.928331	.479343	.751153	.490175	.156052	.239406	

FM15:00horas

Summary of all Effects; design: (noname.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	3854.42	40	9222.480	4.1794	.521660
2	4	95417.15	40	9222.480	10.34615	.000008
12	4	37294.57	40	9222.480	4.04388	.007588

FM15:00horas

LSD test; variable VAR4 (noname.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		1760.000	1614.200	1551.800	1595.600	1619.800	1794.400	1622.000	1698.600	1464.600	1474.000
1	1 {1}		.021115	.001422	.009942	.026233	.574303	.028531	.318134	.000018	.000030
1	2 {2}	.021115		.310415	.761012	.926999	.005057	.898458	.172338	.018176	.026233
1	3 {3}	.001422	.310415		.475017	.269571	.000271	.254620	.020302	.158863	.207595
1	4 {4}	.009942	.761012	.475017		.692426	.002197	.666145	.097689	.037083	.052090
1	5 {5}	.026233	.926999	.269571	.692426		.006449	.971286	.201928	.014518	.021115
2	1 {6}	.574303	.005057	.000271	.002197	.006449		.007088	.122606	.000003	.000005
2	2 {7}	.028531	.898458	.254620	.666145	.971286	.007088		.214552	.013275	.019365
2	3 {8}	.318134	.172338	.020302	.097689	.201928	.122606	.214552		.000413	.000653
2	4 {9}	.000018	.018176	.158863	.037083	.014518	.000003	.013275	.000413		.877785
2	5 {10}	.000030	.026233	.207595	.052090	.021115	.000005	.019365	.000653	.877785	

FV15:00horas

Summary of all Effects; design: (noname.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	34584.5	40	23705.13	1.458946	.234191
2	4	151120.9	40	23705.13	6.375030	.000457
12	4	65487.5	40	23705.13	2.762588	.040540

FV15:00horas

LSD test; variable VAR5 (noname.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		962.2000	964.0000	959.4000	851.8000	925.0000	1068.800	926.4000	1062.600	618.6000	723.0000
1	1 {1}		.985344	.977203	.263648	.704465	.280184	.715074	.308708	.001066	.018468
1	2 {2}	.985344		.962557	.256064	.690912	.288267	.701445	.317351	.001011	.017662
1	3 {3}	.977203	.962557		.275763	.725741	.267931	.736463	.295588	.001158	.019788
1	4 {4}	.263648	.256064	.275763		.456616	.031535	.448112	.036426	.021401	.193445
1	5 {5}	.704465	.690912	.725741	.456616		.147572	.988600	.165366	.003116	.044517
2	1 {6}	.280184	.288267	.267931	.031535	.147572		.151452	.949549	.000039	.000999
2	2 {7}	.715074	.701445	.736463	.448112	.988600	.151452		.169608	.002995	.043133
2	3 {8}	.308708	.317351	.295588	.036426	.165366	.949549	.169608		.000048	.001200
2	4 {9}	.001066	.001011	.001158	.021401	.003116	.000039	.002995	.000048		.290086
2	5 {10}	.018468	.017662	.019788	.193445	.044517	.000999	.043133	.001200	.290086	

AREA SOBRE LA CURVA15:00horas

Summary of all Effects; design: (noname.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	35532448	40		2884705	12.31753 .001126
2	4	17976738	40		2884705	6.23174 .000538
12	4	28287250	40		2884705	9.80594 .000013

AREA SOBRE LA CURVA15:00horas

LSD test; variable VAR7 (noname.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		11316.00	11204.00	10568.00	12060.00	12680.00	13920.00	17980.00	12300.00	10418.00	11640.00
1	1 {1}		.917480	.490243	.492553	.211495	<u>.019957</u>	.000000	.365136	.408133	.764502
1	2 {2}	.917480		.557133	.430225	.177074	<u>.015507</u>	<u>.000000</u>	.313716	.468608	.686988
1	3 {3}	.490243	.557133		.172532	.056250	<u>.003345</u>	<u>.000000</u>	<u>.114743</u>	.889645	.324297
1	4 {4}	.492553	.430225	.172532		.567053	.091063	<u>.000002</u>	.824342	<u>.134235</u>	.697878
1	5 {5}	.211495	.177074	.056250	.567053		.255203	<u>.000015</u>	.725380	<u>.041548</u>	<u>.338776</u>
2	1 {6}	<u>.019957</u>	<u>.015507</u>	<u>.003345</u>	.091063	.255203		.000513	.139384	<u>.002278</u>	<u>.040034</u>
2	2 {7}	<u>.000000</u>	<u>.000000</u>	<u>.000000</u>	<u>.000002</u>	<u>.000015</u>	<u>.000513</u>		.000005	.000000	.000001
2	3 {8}	.365136	.313716	.114743	.824342	.725380	.139384	<u>.000005</u>		.087434	.542419
2	4 {9}	.408133	.468608	.889645	.134235	<u>.041548</u>	<u>.002278</u>	<u>.000000</u>	.087434		.262055
2	5 {10}	.764502	.686988	.324297	.697878	<u>.338776</u>	<u>.040034</u>	<u>.000001</u>	.542419	.262055	

TfMáx15:00horas

Summary of all Effects; design: (noname.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	.134888	40	.011536	11.69326	.001456
2	4	.176301	1	.011536	15.28328	.000000
12	4	.102506	40	.011536	8.88614	.000031

TfMáx 15:00horas

LSD test; variable VAR6 (noname.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		.1598000	.2806000	.1472000	.2456000	.2194000	.2868000	.7148000	.2070000	.1470000	.2164000
1	1 {1}		.082948	.853782	.213866	.385510	<u>.068868</u>	<u>.000000</u>	.491164	.851489	.409660
1	2 {2}	.082948		.056525	.609214	.373006	.927731	<u>.000000</u>	.285075	.056172	.350273
1	3 {3}	.853782	.056525		.155246	.294207	<u>.046438</u>	<u>.000000</u>	<u>.383932</u>	.997665	.314456
1	4 {4}	.213866	.609214	.155246		.701761	.547594	<u>.000000</u>	.573043	<u>.154429</u>	.669600
1	5 {5}	.385510	.373006	.294207	.701761		.327052	<u>.000000</u>	.856076	.292890	<u>.964993</u>
2	1 {6}	<u>.068868</u>	.927731	<u>.046438</u>	.547594	.327052		.000000	.247032	<u>.046141</u>	.306245
2	2 {7}	<u>.000000</u>	<u>.000000</u>	<u>.000000</u>	<u>.000000</u>	<u>.000000</u>	<u>.000000</u>		.000000	.000000	.000000
2	3 {8}	.491164	.285075	.383932	.573043	.856076	.247032	<u>.000000</u>		.382359	.890633
2	4 {9}	.851489	.056172	.997665	.154429	.292890	<u>.046141</u>	<u>.000000</u>	.382359		.313077
2	5 {10}		.350273	.314456	.669600	.964993	.306245	<u>.000000</u>	.890633	.313077	

9.3 Parámetros morfométricos

AREA FOLIAR

Summary of all Effects; design: (amaranto.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	1760232.20	14354.42	122.6265	.000000	
2	4	160991.20	14354.42	11.2154	.000062	
12	4	32944.20	14354.42	2.2950	.094855	

AREA FOLIAR

LSD test; variable VAR3 (amaranto.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		1494.813	1176.000	1549.050	1008.877	1279.903	969.2500	835.8933	833.5867	631.8766	815.7567
1	1 {1}		.003929	.585433	.000074	.039981	.000029	.000001	.000001	.000000	.000001
1	2 {2}	.003929		.001088	.103037	.300829	.047323	.002380	.002254	.000019	.001476
1	3 {3}	.585433	.001088		.000021	.012310	.000009	.000000	.000000	.000000	.000000
1	4 {4}	.000074	.103037	.000021		.011800	.689719	.092262	.088295	.000990	.062337
1	5 {5}	.039981	.300829	.012310	.011800		.004753	.000200	.000189	.000002	.000124
2	1 {6}	.000029	.047323	.000009	.689719	.004753		.187963	.180766	.002539	.132318
2	2 {7}	.000001	.002380	.000000	.092262	.000200	.187963		.981422	.050042	.838993
2	3 {8}	.000001	.002254	.000000	.088295	.000189	.180766	.981422		.052446	.857209
2	4 {9}	.000000	.000019	.000000	.000990	.000002	.002539	.050042	.052446		.074799
2	5 {10}	.000001	.001476	.000000	.062337	.000124	.132318	.838993	.857209	.074799	

NÚMERO DE HOJAS

Summary of all Effects; design: (amaranto.sta)

1-VAR1, 2-VAR2

	df	MS	df	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	1	691.2000 20	20.85000	33.15108	.000012	
2	4	404.8458 20	20.85000	19.41707	.000001	
12	4	57.1792 20	20.85000	2.74241	.057305	

NÚMERO DE HOJAS

LSD test; variable VAR4 (amaranto.sta)

Probabilities for Post Hoc Tests

INTERACTION: 1 x 2

		{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
		72.33334	62.33333	51.00000	47.66667	69.66666	57.00000	54.66667	43.50000	46.33333	53.50000
1	1 {1}		.014324	.000013	.000002	.482718	.000541	.000126	.000000	.000001	.000061
1	2 {2}	.014324		.006468	.000821	.063217	.168009	.053032	.000061	.000356	.027998
1	3 {3}	.000013	.006468		.381918	.000068	.123217	.337122	.057925	.225122	.510176
1	4 {4}	.000002	.000821	.381918		.000009	.021080	.075106	.276989	.724368	.133357
1	5 {5}	.482718	.063217	.000068	.000009		.002858	.000666	.000001	.000004	.000321
2	1 {6}	.000541	.168009	.123217	.021080	.002858		.538491	.001703	.009657	.359047
2	2 {7}	.000126	.053032	.337122	.075106	.000666	.538491		.007154	.036973	.757578
2	3 {8}	.000000	.000061	.057925	.276989	.000001	.001703	.007154		.456145	.014324
2	4 {9}	.000001	.000356	.225122	.724368	.000004	.009657	.036973	.456145		.068936
2	5 {10}	.000061	.027998	.510176	.133357	.000321	.359047	.757578	.014324	.068936	

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**