



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Estrés hídrico y deficiencia de nutrientes en
Fagopyrum esculentum Moench (Polygonaceae);
efectos en el crecimiento y la actividad
fotosintética**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

María Esther Bravo Arteaga



DIRECTOR DE TESIS:

**Dra. María del Rocío Cruz Ortega
2015**

Ciudad Universitaria, D. F.



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.

1. Datos del alumno

Bravo
Arteaga
María Esther
56 03 63 71
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
306201314

2. Datos del tutor

Dra
María del Rocío
Cruz
Ortega

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Clara Leonor
Tinoco
Ojanguren

4. Datos del sinodal 2

Dra.
María Guadalupe
Barajas
Guzmán

5. Datos del sinodal 3

M. en C
Alma Yadira
Martínez Rendón

6. Datos del sinodal 4

M en C.
Roberto
Márquez
Huitzil

7. Datos del trabajo escrito

Estrés hídrico y deficiencia de nutrimentos en *Fagopyrum esculentum* Moench
(Polygonaceae); efectos en el crecimiento y la actividad fotosintética
61 p
2015

*“lo que impulsa la vida es...
una pequeña corriente eléctrica mantenida por el sol”*

Albert Szent-Györgyi

ÍNDICE

Abreviaturas.....	IV
Índice de figuras	VI
Índice de tablas	9
Resumen	10
Introducción.....	1
Estrés.....	2
Factores de estrés	3
Estrés hídrico por deficiencia y sequía.....	3
Estrés por deficiencia de nutrientes.....	5
Breve introducción a la fotosíntesis.....	6
Componentes del aparato fotosintético	7
Fotosíntesis.....	9
Fluorescencia de la clorofila <i>a</i>	10
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench (Polygonaceae).....	12
Descripción.....	12
Ciclo de vida.....	14
Origen de <i>F. esculentum</i>	14
Usos de <i>F. esculentum</i>	14
Antecedentes de <i>F. esculentum</i>	15
Preguntas clave	16
Hipótesis.....	16
Objetivos.....	17
Objetivo general.....	17

Objetivos particulares	17
Estrés hídrico y sequía.....	17
Deficiencia nutricional	17
Materiales y métodos.....	18
Material biológico y condiciones de crecimiento	18
Preparación del sustrato	18
Germinación	18
Riego	19
Medición de fluorescencia	20
Diseño experimental	22
Análisis de crecimiento.....	23
Variables y bases del análisis del crecimiento clásico	23
Análisis de fluorescencia de la clorofila <i>a</i> y sus variables	26
Variables de la fluorescencia de la clorofila <i>a</i>	26
Resultados.....	28
Estrés Hídrico	28
Análisis de Crecimiento	28
Análisis de fluorescencia de la clorofila <i>a</i>	34
Estrés nutricional por deficiencia de nitrógeno	36
Análisis de crecimiento	36
Análisis de fluorescencia.....	40
Experimento con suelo natural pobre en nutrientes	41
Análisis de crecimiento	41
Análisis de fluorescencia.....	46

Discusión	49
Crecimiento Relativo de <i>Fagopyrum esculentum</i>	49
Efecto del estrés hídrico y nutricional en el análisis de Fluorescencia de la clorofila <i>a</i>	51
Conclusiones.....	56
Bibliografía.....	57

ABREVIATURAS

AGR.- Siglas en inglés de tasa de crecimiento absoluto (absolute growth rate)

ATP .- Adenosín trifosfato

CA.- Coeficiente alométrico

Ca.- Calcio

CC.- Capacidad de campo

CE.- Conductividad eléctrica

Chl .- Clorofila (del inglés chlorophyll)

Chl*.- Clorofila en su estado excitado (del inglés chlorophyll)

Cl.- Cloro

CO₂.- Dióxido de carbono

Cu.- Cobre

Cyt_{b6f}.- Citocromo b6f

DSH.- Diferencia Significativa Honesta

Fd.- Ferredoxina

Fe.- Hierro

Fm.- Fluorescencia máxima

FNR.- Ferredoxina-NADP reductasa

Fo.- Valor de origen de la fluorescencia

Fv .- Fluorescencia variable

Fv/Fm.- Máxima eficiencia del fotosistema II

FW.- Siglas en inglés de peso fresco (fresh weight)

H₂O.- Agua

K.- Potasio

LA.- Siglas en inglés de área foliar (leaf area)

LAR.- Siglas en inglés de relación de área foliar(leaf area ratio)

lnLA₁.- Logaritmo natural de área foliar inicial

lnLA₂.- Logaritmo natural de área foliar final

LW.- Siglas en inglés de peso foliar (leaf weight)

LW₁.- Peso foliar inicial

LW₂.- Peso foliar final

lnW₁.- Logaritmo peso inicial

lnW₂.- Logaritmo peso final

LWR.- Siglas en inglés de relación del peso de la hoja (leaf weight ratio)

Mg.- Magnesio

Mn.- Manganeseo

Mo.- Molibdeno

N.- Nitrógeno

NADP⁺.- Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato oxidada

NADPH⁺.- Nicotinamida adenina dinucleótido fosfato reducida

NAR.- Siglas en inglés de tasa de asimilación neta (net assimilation rate)

Ni.- Níquel

P.- Fósforo

PC.- Plastocianina

pH.- Potencial hidrógeno

Pheo.- Feofitina (pheophytin)

PQ.- Plastoquinona

PSI.- Fotosistema I (del inglés photosystem I)

PSII.- Fotosistema II (del inglés photosystem II)

QA.- Plastoquinona A

QB.- Plastoquinona B

RGR.- Siglas en inglés de tasa de crecimiento relativo (relative growth rate)

RuBisCo.-Ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa

RW.- Siglas en inglés de peso de raíz (root weight)

S.- Azufre

SLA.- Siglas en inglés de área específica foliar (specific leaf area)

SW.- Siglas en inglés de peso del tallo (stem weight)

T¹- Tiempo 1

T²- Tiempo 2

W₁- Peso en tiempo 1

W₂ Peso en tiempo 2

Zn.- Zinc

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 <i>Dinámica de respuesta de las plantas frente a factores de estrés. Tomado y adaptado de Buchanan et al., 2000</i>	2
Figura 2.- <i>Esquema de la estructura de un cloroplasto y sus componentes</i>	7
Figura 3.- <i>Esquema de la disposición en el espacio de la ATP sintasa, Cyt_{b6f}, del PSII y PSI en las regiones apiladas y no apiladas de las membranas tilacoidales (Tomado de Taiz y Zeiger, 2010).</i>	8
Figura 4.- <i>Cadena transportadora de electrones y esquema Z en la membrana tilacoidal de los cloroplastos. Tomado de Voet y Voet (2006)</i>	9
Figura 5.- <i>Relación de la cadena transportadora de electrones con la fluorescencia de la clorofila a del PSII. O es el valor mínimo de la fluorescencia (F_o) y se presenta cuando todos los centros de reacción están oxidados (cerrados). J está relacionada con la reducción parcial de la Q_A. I se refiere a la reducción parcial de Q_A y Q_B. P es el valor máximo de la fluorescencia (F_m), se alcanza cuando todos los centros de reacción están reducidos (abiertos). Tomado de González, et al., 2008</i>	11
Figura 6.- <i>Esquema de distribución de la energía en una hoja, cuando los factores de estrés llegan a modificar la eficiencia de la fotosíntesis la energía usada en procesos fotosintéticos es menor y la energía disipada es mayor (flechas de punto y guión), en cambio en una hoja sana la mayor parte de la energía se ocupa en procesos fotosintéticos y por tanto la energía disipada en fluorescencia es menor (flechas de puntos). Tomado y modificado de Operations Manual Setup, Installation & Maintenance Handy PEA, Pocket PEA&PEA Plus Software. Hansatech Instruments Ltd. Version 1.0, 2006).</i>	12
Figura 7. <i>Fotografías de <i>F. esculentum</i>, A; muestra las hojas aovadas, B; muestra hoja sésil debajo de los corimbos, C; muestra una flor blanca, D; parte de una de las inflorescencias así como frutos en maduración. Esquema tomado de PROTA, disponible en: http://www.prota4u.info/</i>	13
Figura 8. <i>Fotografía del monitoreo de humedad del sustrato</i>	19

Figura 9. *Fotografías de medición de fluorescencia de la clorofila a, A; muestra el acomodo de los clips en los primeros dos niveles de la planta sobre las hojas cotiledonarias, B; muestra el fluorímetro y el sensor de fluorescencia e iluminador, C; muestra el cómo se tomaron las mediciones de fluorescencia.* 21

Figura 10.- *Gráfica de peso de órganos en gramos. Se observa que las plantas de tratamiento de ¼ de CC generaron una menor cantidad de biomasa en los órganos aéreos y una cantidad similar de biomasa en raíz en todas las plantas sometidas a estrés Los datos son el promedio de 7 repeticiones (N = 7). Las barras muestran el error estándar. Se realizó un ANOVA de 1 vía con prueba de Tukey ($F_{(3,24)} = 9.76; P < 0.0002$). Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes.....* 31

Figura 11. *Gráficas de los parámetros morfológicos del análisis de crecimiento clásico. Los datos son el promedio de 7 repeticiones (N = 7). Las barras muestran el error estándar. A; tasa de crecimiento absoluto (AGR) ($F_{(3,24)} = 109.62; P < 0.000001$). B; tasa relativa de crecimiento (RGR) ($F_{(3, 24)} = 88.46; P < 0.00001$). C; coeficiente alométrico (CA) ($F_{(3,24)} = 19.74; P < 0.00001$) y D; distribución de biomasa en raíz, tallo, hojas y flores por tratamiento. Se realizó un ANOVA de 1 vía con prueba de Tukey. Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes.* 30

Figura 12. *Gráficas de los parámetros fisiológicos del análisis de crecimiento clásico. Los datos son el promedio de 7 repeticiones (N = 7). Las barras muestran el error estándar. A; tasa de asimilación neta (NAR) ($F_{(3, 24)} = 12.950; P < 0.00003$). B; área específica foliar (SLA) ($F_{(3,24)} = 4.046; P < 0.02$). C; proporción del peso foliar (LWR) $F_{(3,24)} = 1.471; P < 0.24$) y D; proporción del área foliar (LAR) ($F_{(3,24)} = 4.159; P < 0.01$). Se realizó un ANOVA de 1 vía con prueba de Tukey. Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes.* 33

Figura 13. *Gráfica del valor Fv/Fm obtenido del análisis de fluorescencia de la clorofila a. A; valor promedio de las plantas de los distintos tratamientos en los tres tiempos. Se indica en el eje X los tiempos 1, 2 y 3, que en días de vida de las plantas corresponden a 39, 44 y 50, y en días de tratamiento para el control, ½ de capacidad de campo y ¼ de capacidad de campo son 24, 29 y 35 respectivamente, mientras que para el tratamiento de sequía son 15, 20 y 26 días de tratamiento ($F_{(6,96)} = 10.45; P < 0.000001$); B, valor promedio de Fv/Fm en tres tiempos*

de todas las plantas del experimento ($F_{(6,96)} = 18.98; P < 0.000001$), C; Valor promedio del índice Fv/Fm de las plantas por tratamiento sin diferencias significativas ($F_{(6,96)} = 1.89; P < 0.13$). Los datos se obtuvieron de 4 plantas con dos mediciones cada una ($N = 96$), las barras muestran el error estándar. Se realizó una ANOVA de 2 vías con prueba de Tukey..... 35

Figura 14. Gráficas de los parámetros morfológicos del análisis de crecimiento clásico. Los datos son el promedio de 12 repeticiones ($N = 12$). Las barras muestran el error estándar. A; tasa de crecimiento absoluto ($F_{(2,33)} = 62.13; P < 0.000001$). B; tasa relativa de crecimiento ($F_{(2,33)} = 64.38; P < 0.000001$). C; coeficiente alométrico ($F_{(2,33)} = 8.98; P < 0.0007$) y D; distribución de la biomasa en raíz, tallo, hojas y flores por tratamiento. Se realizó una ANOVA de 1 vía con prueba de Tukey Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes. 37

Figura 15. Gráficas de los parámetros fisiológicos del análisis de crecimiento clásico. Los datos son el promedio de 12 repeticiones ($N = 12$). Las barras muestran la desviación estándar. A; tasa de asimilación neta ($F_{(2,33)} = 6.53; P < 0.004$). B; área específica foliar ($F_{(2,33)} = 3.37; P < 0.04$). C; proporción del peso foliar ($F_{(2,33)} = 6.04; P < 0.05$) y D; proporción del área foliar ($F_{(2,33)} = 3.37; P < 0.04$). Se realizó un ANOVA de 1 vía con prueba de Tukey. Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes. 39

Figura 16. Gráfica del análisis de fluorescencia. Los datos se obtuvieron del promedio de 5 plantas para T1 ($N = 15$), y para los siguientes tiempos los datos se obtuvieron de 5 plantas con 2 mediciones cada una ($N = 30$), las barras muestran el error estándar. Se realizó una ANOVA de 2 vías con prueba de Tukey donde se encontraron diferencias significativas ($F_{(4, 95)} = 4.23; P < 0.01$). Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes..... 40

Figura 17. Gráficas de parámetros morfológicos del análisis de crecimiento clásico. Los datos son el promedio de 10 repeticiones ($N = 10$). Las barras muestran el error estándar. A; tasa de crecimiento absoluto ($F_{(2,29)} = 21.49; P < 0.000001$). B; tasa relativa de crecimiento ($F_{(2,29)} = 45.45; P < 0.000001$). C; coeficiente alométrico ($F_{(2,29)} = 1.34; P < 0.27$) y D; distribución de biomasa en raíz, tallo, hojas y flores por tratamiento. Se realizó un ANOVA de 1 vía con prueba de Tukey. Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes. 43

Figura 18. Gráficas de parámetros fisiológicos del análisis de crecimiento clásico. Los datos son el promedio de 10 repeticiones ($N = 10$). Las barras muestran el error estándar. A; tasa de asimilación neta ($F_{(2,29)} = 9.16$; $P < 0.00082$). B; área específica foliar ($F_{(2,29)} = 2.95$; $P < 0.12$). C; proporción del peso foliar ($F_{(2,29)} = 4.52$; $P < 0.01$) y D; proporción del área foliar ($F_{(2,29)} = 2.19$; $P < 0.01$). 45

Figura 19. Gráfica del valor F_v/F_m obtenido del análisis de fluorescencia de la clorofila a. A; valor promedio de las plantas de los distintos tratamientos en los tres tiempos ($F_{(8,125)} = 1.1$; $P < 0.3$); B, valor promedio de F_v/F_m en tres tiempos de todas las plantas del experimento ($F_{(4,125)} = 22.4$; $P < 0.000001$), C; Valor promedio del índice F_v/F_m de las plantas por tratamiento ($F_{(2,125)} = 2.9$; $P < 0.5$). Los datos se obtuvieron de 4 plantas con dos mediciones cada una ($N = 140$), las barras muestran el error estándar. Se realizó una ANOVA de 2 vías con prueba de Tukey.. 48

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Concentraciones de nutrientes por tratamiento	20
Tabla 2.- Resultados del análisis de suelo.....	41

RESUMEN

La agricultura en México es una actividad que se desarrolla en casi el 35% del territorio nacional y sin embargo sólo el 11.7% del territorio es apto por sus condiciones edáficas y climatológicas para dicha práctica, por esta razón, el objetivo del presente trabajo fue determinar el efecto del estrés hídrico y nutricional en *Fagopyrum esculentum* durante su ciclo de vida, en la búsqueda de especies que puedan sobrevivir en ambientes hostiles para ofrecer al campo mexicano una alternativa al sector agricultor. Se realizaron tres experimentos de deficiencia hídrica y nutricional, en el primero de ellos se sometió a plantas de trigo sarraceno a un estrés hídrico sostenido a un medio y un cuarto de capacidad de campo de un sustrato de agrolita y peat mos 1:1, a otras plantas se les suspendió el riego por 15 días. Otro de los experimentos consistió en hacer crecer plantas con solo $\frac{1}{4}$ del nitrógeno necesario y sin nitrógeno. El último de los experimentos se realizó con plantas que crecieron en un suelo natural pobre en fósforo esterilizado y no esterilizado. Los resultados mostraron que el crecimiento de las plantas se vio disminuido conforme la severidad del estrés aumentó tanto en deficiencia de nutrientes como de agua, y que las plantas si son capaces de crecer en suelo natural mexicano. El resultado más asombroso sin embargo, fue que las plantas sobrevivieron a 15 días de sequía y lograron desarrollarse sin adición de nitrógeno.

INTRODUCCIÓN

En México la mayor parte del territorio nacional está representado por seis tipos de suelos; leptosoles (28.3%), regosoles (13.7%), feozems (11.7%), calcisoles (10.4%), luvisoles (9%) y vertisoles (8.6%); y un 18.4 % por otros tipos de suelo. De los suelos antes mencionados, sólo los feozems que se caracterizan por ser profundos y fértiles son aptos para las prácticas agrícolas, es decir que el 88.3% del territorio no es apto para la explotación de carácter agrícola, sin embargo, en el informe de la situación del medio ambiente en México del año 2012, se reporta que el 35% del territorio nacional se erosiona por prácticas agropecuarias. Suponiendo que en esta última estimación se incluyera que 11.7% del territorio nacional compuesto de suelos aptos para prácticas de índole agropecuario, el 23.3% restante (del 35% antes mencionado) está siendo sobre explotado (SEMARNAT, 2012).

Aunado a lo anterior, en la nación la precipitación se presenta de forma muy heterogénea sobre el territorio, dando como resultado que a lo largo del año los estados localizados en la zona norte que ocupan cerca de la mitad de la superficie del país, contribuyan con sólo un poco más de 25% del agua que ingresa al país por lluvia (SEMARNAT, 2012).

Dada la geografía del país, existen estados como son Chihuahua, Coahuila, Baja California, Baja California Sur y Nuevo León, y distintas localidades de otros estados distribuidas en todo México que comparten estas condiciones adversas de baja precipitación y suelos no aptos para actividades agrícolas. Por esta razón, es de gran importancia buscar especies vegetales que soporten condiciones ambientales adversas para ofrecer a estas regiones opciones de producción o recuperación y fomento de la formación del suelo.

Por otro lado, para el óptimo crecimiento y desarrollo de una planta son necesarias ciertas condiciones de luz, CO₂, agua y nutrientes minerales, los cuales varían para cada especie. La poca disponibilidad o deficiencia de alguno de estos factores afecta el crecimiento y desarrollo de las plantas (Marschner, 1986), sin embargo, estos organismos pueden presentar frente a condiciones adversas o factores de estrés, mecanismos de evasión o tolerancia que les permiten sobrevivir, crecer y desarrollarse en dicho ambiente.

Estrés

El estrés vegetal puede considerarse como cualquier variación de las condiciones óptimas de una planta, estos cambios generan respuestas en su fisiología, y por lo tanto, afectan su desarrollo e incluso su adecuación (Avedaño, *et al.*, 2008).

Cuando las plantas se encuentran bajo condiciones de estrés, la respuesta que presentan depende de la etapa de desarrollo de la planta y de la intensidad del estrés, o de la combinación de éstos. Cuando las condiciones desfavorables son percibidas por la planta, se inician una serie de señalizaciones para generar una respuesta fisiológica que le permita a la planta hacer frente a este ambiente. Como respuestas, las plantas pueden presentar mecanismos de evasión (la exclusión del factor de estrés, en espacio o tiempo), o bien, la tolerancia al estrés (se presenta cuando el factor de estrés está presente durante el desarrollo y crecimiento de la planta y ésta sobrevive) (Chinnusamy, *et al.*, 2004; Taiz y Zeiger, 2010, Márquez, *et al.*, 2013). Si la planta no presenta ninguno de los mecanismos mencionados se torna más susceptible, y si no es capaz de soportarlo, la planta finalmente puede morir (Figura 1).

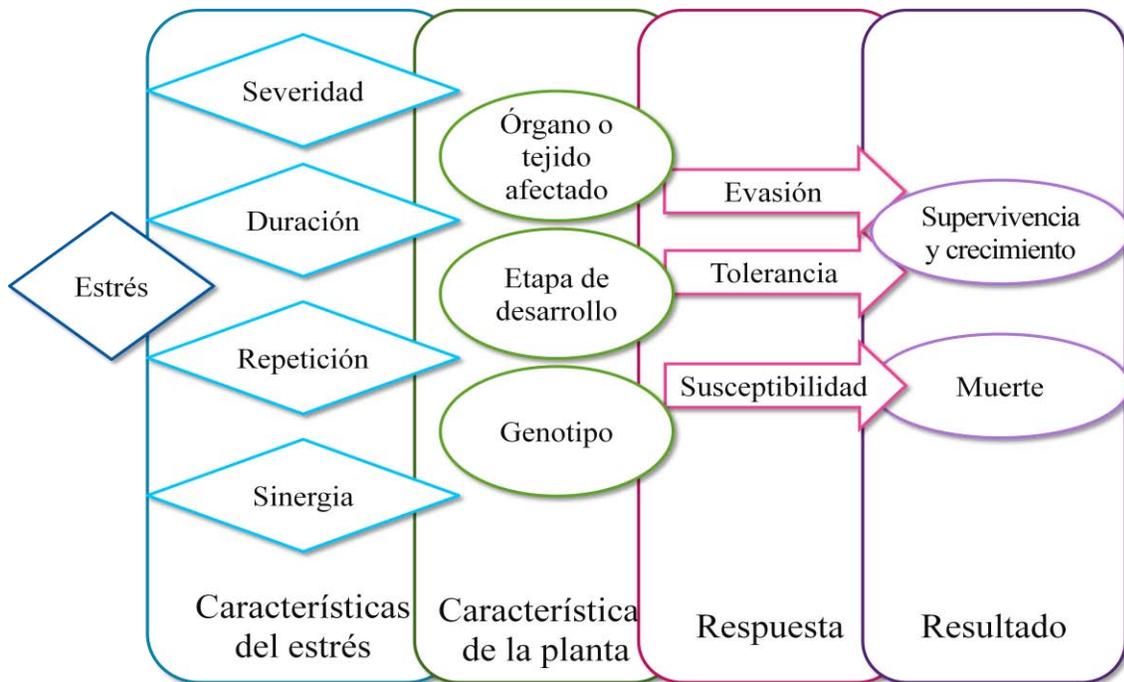


Figura 1 Dinámica de respuesta de las plantas frente a factores de estrés. Tomado y adaptado de Buchanan *et al.*, 2000.

Factores de estrés

Los factores de estrés se han clasificado en dos grandes grupos dependiendo de su origen, los factores de estrés bióticos y los factores de estrés abióticos.

Bióticos

El estrés biótico está dado por todas aquellas alteraciones de origen biológico como lo es el daño mecánico, rupturas de órganos como hojas, flores o ramas o bien rupturas parciales ocasionadas por algún tipo de herbivoría, además del daño causado por enfermedades ya sea por bacterias, hongos, plantas parásitas y virus aún cuando estos últimos no se consideren organismos vivos (Taiz y Zeiger, 2010).

Abióticos

El estrés abiótico es causado por aquellas condiciones ambientales desfavorables para cada especie que se encuentran en un ambiente dado (Taiz y Zeiger, 2010), tal es el caso de la salinidad, exceso o falta de radiación lumínica, falta o exceso de agua en el suelo, deficiencia de nutrientes minerales, pH considerablemente ácido o alcalino, altas concentraciones de metales o contaminantes, baja humedad relativa ambiental, partículas suspendidas en el medio, entre otros.

En el presente trabajo se aplicaron dos tipos de estrés abiótico a las plantas; uno de ellos fue estrés hídrico por deficiencia en dos rubros, baja y nula disponibilidad, el segundo fue deficiencia nutricional. A continuación, se definen los conceptos relacionados a cada tipo de estrés con los que se trabajó.

Estrés hídrico por deficiencia y sequía

El estrés hídrico por deficiencia, se presenta cuando la disponibilidad de agua es menor a la óptima para cada especie de planta, ésta genera como respuesta inmediata un aumento en la temperatura de la hoja, dada por el cierre de estomas y una disminución de la evapotranspiración (Johnes, *et al.*, 2002; López, *et al.*, 2009).

Dado que el término de sequía está asociado a la disminución de la precipitación media y a la pérdida de humedad en el suelo en diferentes definiciones (Valiente, 2001), en este estudio experimental, sequía será entendida como el periodo en el que se suspende totalmente el riego.

Sintomatología del estrés hídrico por deficiencia y sequía así como sus efectos en la actividad fotosintética

La presencia de agua en las plantas es vital, es más del 80 % del peso fresco de una planta, es un componente de suma importancia ya que es el vehículo en donde se transportan los solutos necesarios para su funcionamiento, se requiere para el crecimiento celular, participa en reacciones bioquímicas y es un elemento clave en la fotosíntesis, puesto que entre otras cosas, es la molécula que se disocia en el proceso fotolítico y genera el gradiente necesario para el funcionamiento de la ATP sintasa en la membrana tilacoidal (Voet y Voet, 2006).

Uno de los primeros síntomas en aparecer a corto plazo cuando una planta es expuesta a una deficiencia hídrica es la pérdida de turgencia, incluso cuando se presenta el cierre de estomas. En los estadios tempranos de estrés hídrico, la incorporación de CO₂ por unidad de agua transpirada puede aumentar para hacer más eficiente el proceso de fijación de CO₂, pero cuando el estrés se hace severo, las hojas pueden llegar a tener un alto grado de deshidratación y presentar un aumento de temperatura por lo que la fotosíntesis resulta inhibida (Taiz y Zeiger, 2010).

Evidentemente, al inhibirse la fotosíntesis la cantidad de energía y materia incorporada por este proceso se reduce. Esto, en conjunto con la deficiencia de agua en el suelo que limita la capacidad de las raíces de absorber nutrientes, resulta en un crecimiento de la planta aún más limitado (Lambers, 1998; Chinnusamy, *et al.*, 2004; Taiz y Zeiger, 2010).

Se ha reportado que para contrarrestar los efectos de la deficiencia hídrica a largo plazo y en un proceso de sobrevivencia, el área fotosintética tiende a disminuir (Marschner, 1986), ya que las hojas son el órgano por el que se disipa más agua.

Estrés por deficiencia de nutrientes

El estrés nutricional se presenta cuando uno o más de los nutrientes esenciales para la planta están en concentraciones inferiores a las requeridas, en compuestos no asimilables, o si se encuentran ausentes.

Los nutrientes minerales son aquellos que tienen una función específica y esencial en el metabolismo, se han clasificado por la concentración presente en las plantas en dos grupos; macronutrientes y micronutrientes. Dentro de los macronutrientes se encuentran los elementos N, S, P, Mg, Ca y K, los cuales forman compuestos orgánicos que son parte esencial de la estructura vegetal ya que forman parte de ácidos nucleicos, aminoácidos y proteínas, incluyendo enzimas y sus cofactores; y participan así en el funcionamiento óptimo de la planta (Marschner, 1986; Epstein y Bloom, 2005).

Dentro de los micronutrientes se pueden nombrar a los elementos Fe, Mn, Cu, Zn, Ni, Mo, B y Cl. Estos elementos participan en la regulación de procesos importantes, como cofactores de enzimas, regulación osmótica y equilibrio iónico; también son elementos indispensables en la síntesis de pigmentos y proteínas de membrana. Es importante destacar que los micronutrientes en altas concentraciones son tóxicos (Marschner, 1986; Epstein y Bloom, 2005).

Un efecto directo de la deficiencia de los nutrientes minerales se presenta en la cadena transportadora de electrones en la membrana de los tilacoides, en la detoxificación de radicales libres de oxígeno (ROS) y en la fotofosforilación. Por lo que una mala nutrición mineral fomenta la presencia de ROS tóxicas para la planta, y disminuye la síntesis de ATP, al no lograr el gradiente de protones necesario para el funcionamiento de la ATP sintasa debido a la disminución del transporte de electrones de la fase luminosa de la fotosíntesis (Marschner, 1986).

En la naturaleza, los suelos frecuentemente tienen una menor cantidad de nitrógeno y fósforo, la falta o la baja disponibilidad de estos y otros macronutrientes al igual que de los micronutrientes limita el crecimiento de la planta (Marschner, 1986; Lambers, 1998; North, *et al.*, 2009).

El nitrógeno es un elemento esencial que se encuentra en muchos componentes orgánicos como son los ácidos nucleicos y aminoácidos, los cuales son la parte estructural de todo organismo vivo. Además de lo anterior, cabe destacar que la enzima RuBisCO es considerada la más abundante en la tierra y es la mayor reserva de nitrógeno en las plantas, y es por lo tanto, uno de los elementos que se requiere en mayor cantidad; las formas químicas asimilables de este elemento son el nitrato (NO_3^-) y el amonio (NH_4^+) (Marschner, 1986; Epstein y Bloom, 2005; Taiz y Zeiger, 2010, Márquez, *et al.*, 2013),

Sintomatología de la deficiencia de nitrógeno y su efecto en la actividad fotosintética

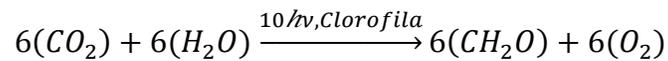
El principal efecto de deficiencia de nitrógeno está asociado a la síntesis de proteínas y crecimiento de la planta. La falta de este elemento provoca que las hojas, comenzando por las de mayor edad, se tornen amarillas o café; las plantas se observan débiles, con falta de vigor e incluso tienden al enanismo; además se reduce la superficie fotosintética ya que la tasa de división y expansión celular disminuye (Taiz y Zeiger, 2010).

En las hojas verdes más del 75% del nitrógeno orgánico total está localizado en los cloroplastos principalmente en enzimas (RuBisCO), por esto, cuando el nitrógeno se encuentra en bajas concentraciones la eficiencia fotosintética disminuye debido a que es un elemento de gran importancia para la síntesis de pigmentos y proteínas estructurales del aparato fotosintético (Assef, *et al.*, 2007). También se disminuye la capacidad de asimilación del CO_2 , el rendimiento cuántico del transporte de electrones del PSII, así como el tamaño de los cloroplastos (Doncheva, *et al.*, 2001).

Breve introducción a la fotosíntesis

Como ya ha sido mencionado, los factores de estrés pueden llegar a modificar la eficiencia de la fotosíntesis, afectando directamente el crecimiento y desarrollo de las plantas. Actualmente existen métodos rápidos de evaluación de este proceso como lo es la determinación de la fluorescencia de la clorofila *a*, que nos permite describir el efecto del estrés en la membrana fotosintética así como su funcionamiento.

La fotosíntesis es un proceso fotoquímico en el que las plantas a partir de dióxido de carbono y agua producen glucosa, que es la molécula fundamental de la glucólisis para la producción de ATP necesario para distintos procesos bioquímicos que le permiten a la planta su crecimiento y desarrollo (Taiz y Zeiger 2010). La ecuación general de la fotosíntesis se presenta como:



Ecuación 1

Componentes del aparato fotosintético

El aparato fotosintético se encuentra en los cloroplastos, dentro de éstos hay una gran cantidad de membranas internas que reciben el nombre de tilacoides, en estos sitios se ubica la parte del aparato fotosintético encargada de la absorción de luz y de la cadena transportadora de electrones. Cuando los tilacoides se encuentran apilados se reconocen con el nombre de grana y los que no lo están, se les conoce como lamelas del estroma; el estroma a su vez es la región del cloroplasto que rodea a los tilacoides y en este espacio es donde se llevan a cabo las reacciones de reducción del carbono (Figura 2).

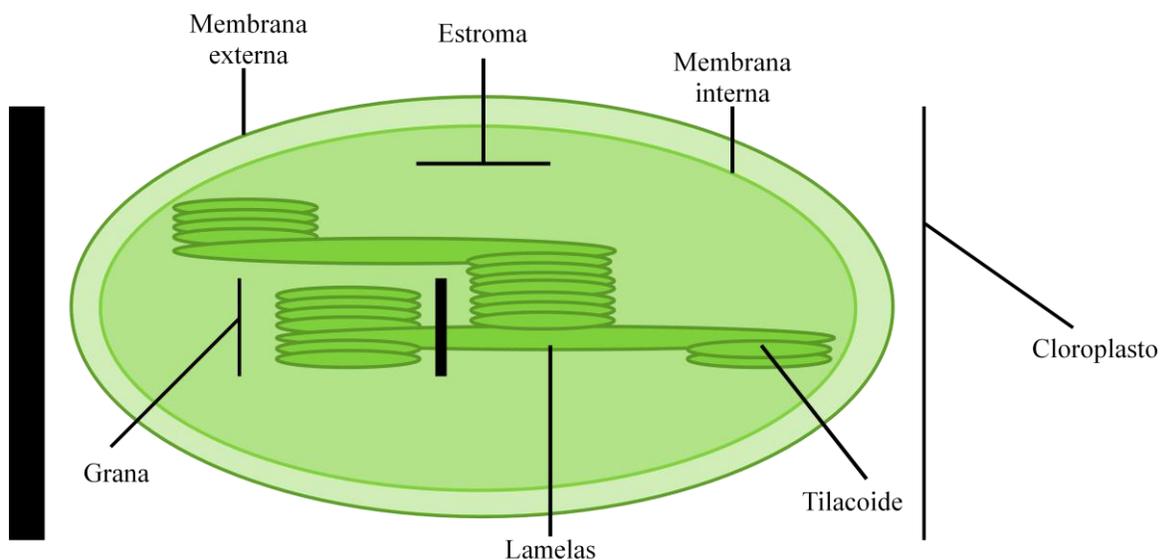
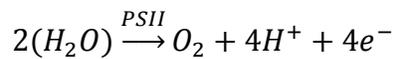


Figura 2.- Esquema de la estructura de un cloroplasto y sus componentes

En las membranas tilacoidales se ubican los fotosistemas I y II que actúan en serie para realizar las reacciones iniciales de almacenamiento de energía de la fotosíntesis (Taiz y Zeiger 2010).

El fotosistema II (PSII) se encuentra principalmente en la región de los grana (Figura 3), es un oxidante muy fuerte capaz de oxidar el agua, cuya fotólisis es el primer paso en el proceso de fotosíntesis. El PSII posee un centro de reacción compuesto de clorofilas que tienen una máxima y preferencial absorción de luz a 680 nm (rojo en el espectro visible), de ahí que se les llame a las clorofilas P680. La reacción de oxidación del agua es la siguiente:



Ecuación 2

El fotosistema I (PSI) se encuentra principalmente en la región de las lamelas del estroma (Figura 3), éste absorbe energía radiante preferencialmente a longitudes de onda mayores de 680 nm (rojo lejano), es un reductor fuerte capaz de reducir $NADP^+$ a NADPH para lograr completar el transporte de electrones. También posee su centro de reacción compuesto de clorofilas que tienen una máxima absorción a 700 nm de ahí que se les denomine a las clorofilas y al centro de reacción P700 (Taiz y Zeiger 2010).

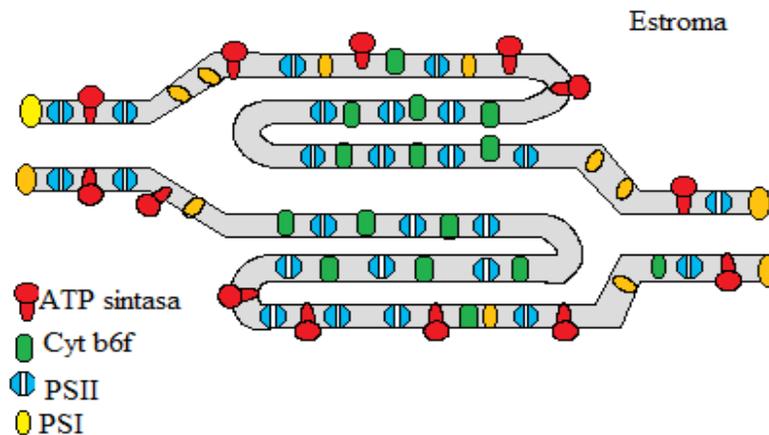


Figura 3.- Esquema de la disposición en el espacio de la ATP sintasa, Cyt_{b6f} , del PSII y PSI en las regiones apliadas y no apliadas de las membranas tilacoidales (Tomado de Taiz y Zeiger, 2010).

Además de los fotosistemas, existen transportadores oxidoreductores que ayudan al acarreo de electrones como son: la plastoquinona (PQ), el citocromo_{b6f} (Cyt_{b6f}), la plastocianina (PC), la ferredoxina (Fd) y la flavoproteína ferredoxina-NADP reductasa (FNR) (Taiz y Zeiger 2010), (Figura 4).

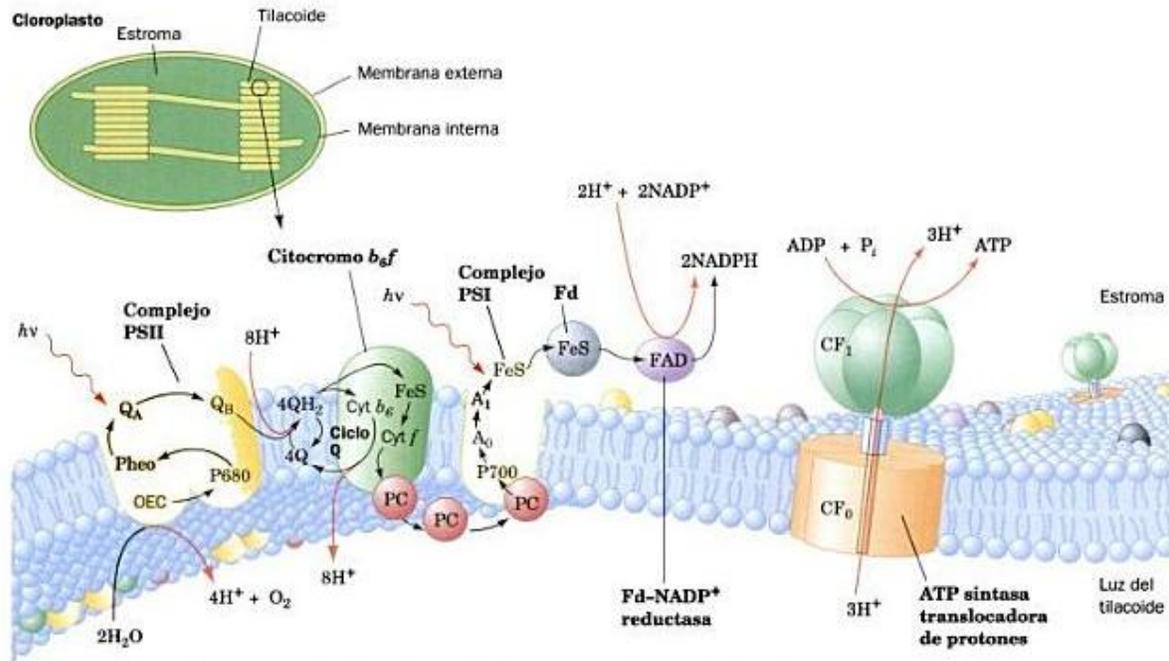


Figura 4.- Cadena transportadora de electrones en la membrana tilacoideal de los cloroplastos. Tomado de Voet y Voet, (2006)

Fotosíntesis

La fotosíntesis es un proceso en cadena que puede dividirse en dos grandes grupos de reacciones que se describen a continuación:

Reacciones lumínicas

En las reacciones llamadas lumínicas de la fotosíntesis, la energía solar es capturada y transformada por las plantas en energía química que queda almacenada en los enlaces de las moléculas de ATP y NADPH.

Este proceso se lleva a cabo en las membranas tilacoideales, donde los PSII y PSI participan en el transporte de electrones que finalmente acaban en la reducción de NADPH, oxidando el agua y generando la fuerza protón motriz necesaria para sintetizar ATP. Es esta fase de la

fotosíntesis la que puede ser evaluada a partir de la fluorescencia de la clorofila *a* (Voet y Voet, 2006; Taiz y Zeiger, 2010).

Reacciones oscuras

En las reacciones oscuras o reacciones de fijación del carbono, se emplean los productos obtenidos durante las reacciones lumínicas

Estas reacciones se realizan en el estroma del cloroplasto, donde el NADPH y el ATP que se produjeron en las reacciones lumínicas se usan para reducir una molécula de tres carbonos (gliceraldehído 3-fosfato) en plantas C3 y en plantas C4 se forma un compuesto de cuatro carbonos (fosfoenol piruvato). Cualquiera que sea la vía empleada, los carbohidratos entran al Ciclo de Calvin, en el que participa la enzima RuBP carboxilasa/oxidasa (RuBisCO) que combina una molécula de dióxido de carbono con un azúcar de cinco carbonos (ribulosa difosfato), en cada ciclo que se completa se incorpora una molécula de CO₂, así transcurridos seis ciclos, se puede formar una molécula de seis carbonos (Voet y Voet, 2006; Taiz y Zeiger, 2010).

Fluorescencia de la clorofila *a*

La clorofila en su estado basal o de mínima energía (Chl) absorbe un fotón de luz ($h\nu$) y la molécula de clorofila pasa a un estado excitado o de mayor energía (Chl*), la ecuación se representa de la siguiente manera:



Ecuación 3

Las moléculas de clorofila excitadas son altamente inestables, y deben disipar ese exceso de energía en el que las moléculas de clorofila tienen 4 procesos alternativos para hacerlo: 1) La clorofila excitada puede remitir un fotón y así volver al estado de mínima energía, este proceso se le denomina **fluorescencia**. Durante este proceso la longitud de onda fluorescente es ligeramente más larga que la longitud de onda de absorción, ya que parte de la energía se convierte en calor antes de que el fotón sea emitido por fluorescencia. 2) La clorofila en estado excitado puede volver al estado basal por conversión de su energía de

excitación en calor sin reemitir el fotón. 3) La clorofila excitada puede ceder su energía a otra molécula en un proceso conocido como transferencia de energía. 4) La energía del estado excitado se puede ocupar en procesos fotoquímicos, estos procesos son de las reacciones más rápidas de la fotosíntesis ya que debe competir por emplear la energía en realizar la fotosíntesis y evitar la pérdida por disipación (Maxwell y Johnson, 2000; Taiz y Zeiger 2010).

Cuando el PSII se adapta a la oscuridad, los centros de reacción se re-oxidan y son capaces de realizar procesos fotoquímicos, cuando éstos son iluminados ocurre un aumento polifásico rápido (1 s) de la fluorescencia de la clorofila seguido de un lento (2 min) decline de la intensidad de la fluorescencia, este fenómeno recibe el nombre de **fenómeno de Kautsky** (Krause y Weis, 1991; Maxwell y Johnson, 2000; Strasser, *et al.*, 2000; González, *et al.*, 2008), (Figura 5).

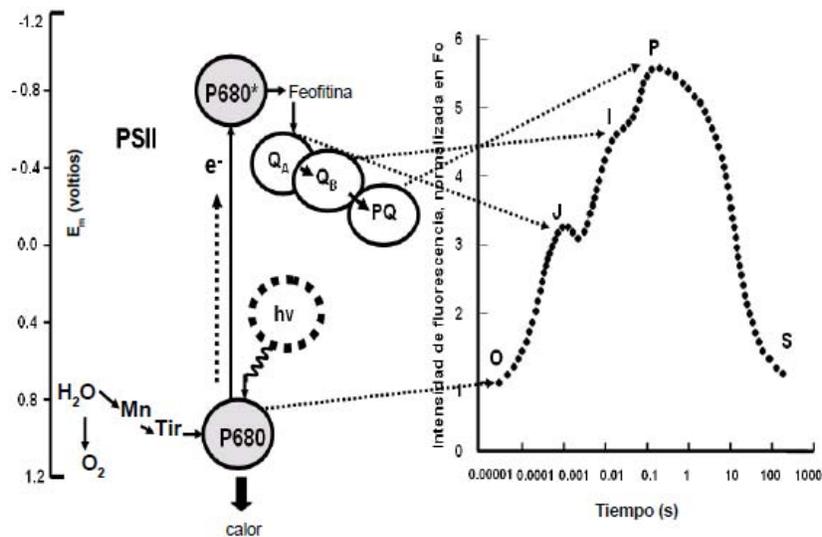


Figura 5.- Relación de la cadena transportadora de electrones con la fluorescencia de la clorofila a del PSII. **O** es el valor mínimo de la fluorescencia (F_0) y se presenta cuando todos los centros de reacción están oxidados (abiertos). **J** está relacionada con la reducción parcial de la Q_A . **I** se refiere la reducción parcial de Q_A y Q_B . **P** es el valor máximo de la fluorescencia (F_m), se alcanza cuando todos los centros de reacción están reducidos (cerrados). Tomado de González, *et al.*, 2008

Los factores de estrés limitan las capacidades de las hojas en su respuesta fotosintética, lo que se refleja en el aumento de disipación de energía, por lo que al medir esta disipación se pueden inferir los cambios en la eficiencia de los procesos fotoquímicos (ver Figura 6).

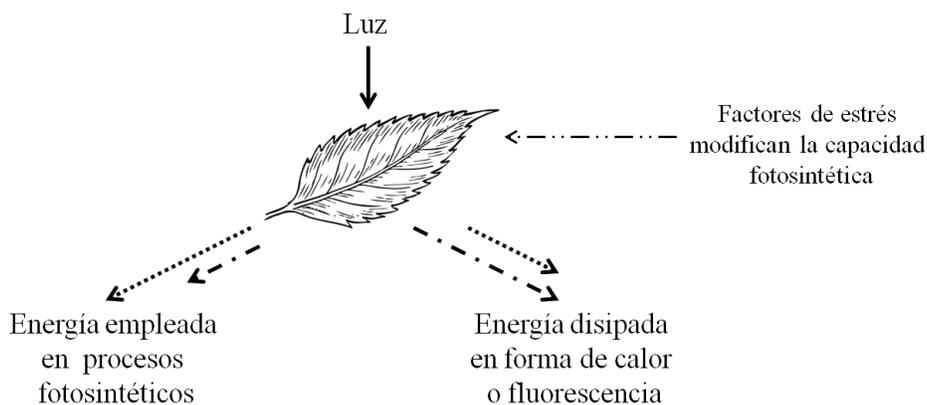


Figura 6.- Esquema de distribución de la energía en una hoja, cuando los factores de estrés llegan a modificar la eficiencia de la fotosíntesis la energía usada en procesos fotosintéticos es menor y la energía disipada es mayor (flechas de punto y guión), en cambio en una hoja sana la mayor parte de la energía se ocupa en procesos fotosintéticos y por tanto la energía disipada en fluorescencia es menor (flechas de puntos). Tomado y modificado de *Operations Manual Setup, Installation & Maintenance Handy PEA, Pocket PEA&PEA Plus Software. Hansatech Instruments Ltd. Version 1.0, 2006*.

***Fagopyrum esculentum* Moench (Polygonaceae)**

El trabajo de investigación se realizó utilizando la herbácea *Fagopyrum esculentum*, en esta sección se describe a la especie y los antecedentes que de ella se conocen.

Descripción

F. esculentum o trigo sarraceno, es una planta herbácea dicotiledónea con germinación epigea, su tallo ramificado crece hasta 1 m de altura, presenta hojas pecioladas de forma aovada-triangular o triangular de 2-8 cm de largo con puntas agudas y base cordada o astada, las hojas superiores son pequeñas y sésiles en la base de la inflorescencia. Las inflorescencias son terminales, axilares, ramificadas. La flor puede ser de color blanco o rosa, de hasta 6 mm de diámetro, el pedicelo mide de 2-3 mm de largo, son articuladas, el perianto es de 3 mm de largo, posee 8 nectarios amarillos, los estambres son alternados y

heterostilos y el estigma es capitado. El fruto es en forma de aquenio y madura en diferentes tiempos (Campbell, 1997; Cawoy, *et al.*, 2009) (Figura 7).

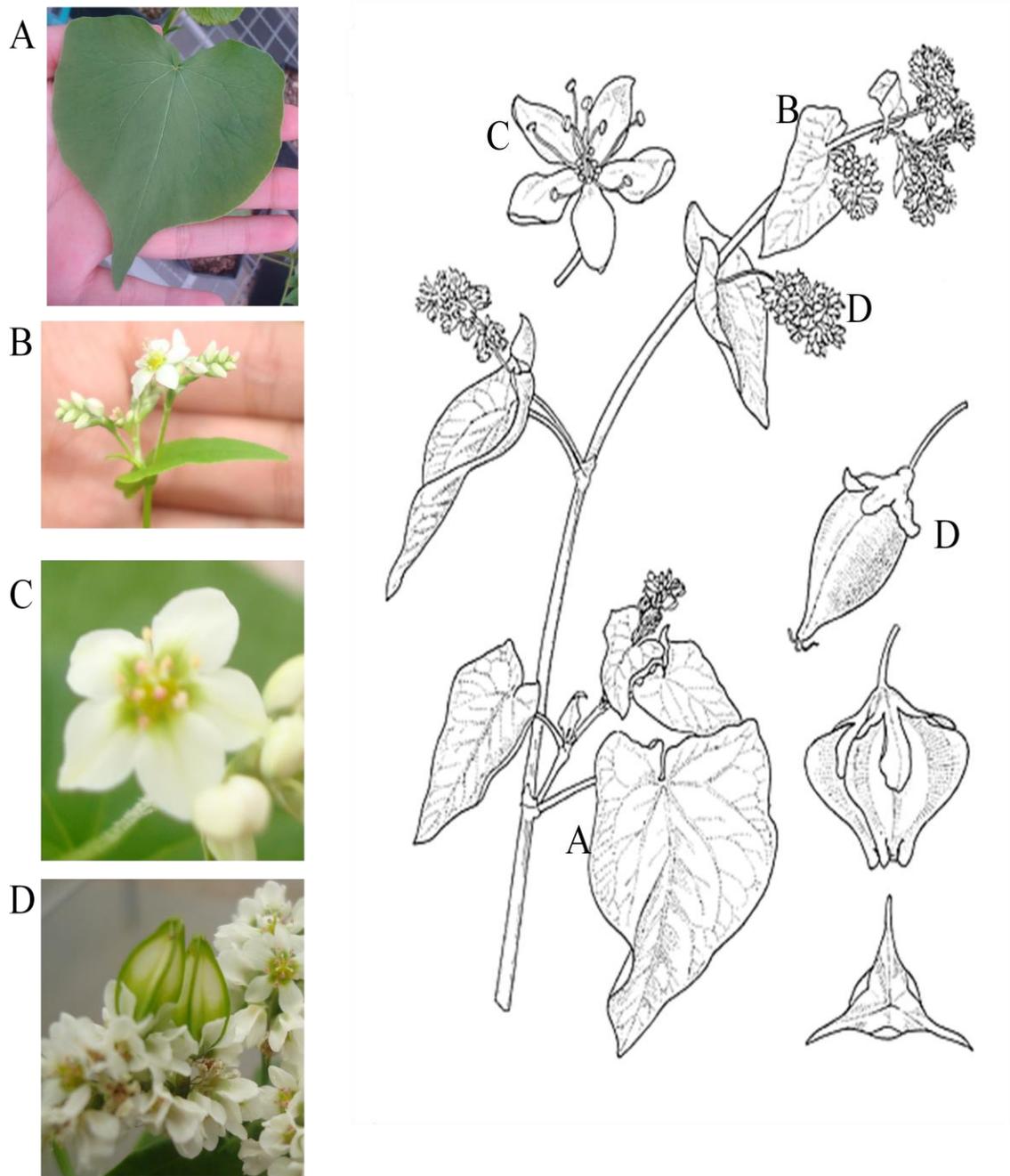


Figura 7.- Fotografías de *F. esculentum*, A; hojas aovadas, B; hoja sétil debajo de los corimbos, C; flor blanca, D; parte de una de las inflorescencias así como frutos en maduración. Esquema tomado de PROTA, disponible en: <http://www.prota4u.info/>

Ciclo de vida

Las semillas germinan en un periodo de 48 horas, a la semana emergen por completo y extienden al máximo los cotiledones, a las dos semanas de vida desarrollan por completo las primeras dos hojas verdaderas, hasta la cuarta y quinta semana de vida comienzan a aparecer los primordios de las inflorescencias y empiezan a madurar a la sexta semana; los botones de las flores se abren en diferentes tiempos, se presenta la fertilización y entre la sexta y séptima semana aparecen los primeros frutos; en la octava semana comienzan a aparecer los primeros síntomas de senescencia que pueden extenderse hasta las 12 semanas. Su crecimiento óptimo se presenta a temperaturas que varían entre los 18 y 23°C (Tahir y Farooq, 1988; Campbell, 1997; Cawoy, *et al.*, 2009; Martínez-Rendón, 2013).

Origen de *F. esculentum*

Esta planta es considerada originaria del norte de China y Siberia (Tahir y Farooq, 1988; Campbell, 1997), en donde el clima actualmente, la temperatura promedio máxima anual es de 16.9°C, la temperatura promedio mínima anual es de -19.2°C y la precipitación anual es de 51 mm en verano (<http://www.worldclimate.com/>). Los tipos de suelo que ocupan los lugares de origen de esta planta son principalmente gelysoles para Siberia y parte de China, para éste último país se han reportado suelos alisoles, antrosoles, arenosoles, criosoles, phaozems, podzoles, solonchaks, solonetz y umbrisoles (Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos No. 103. WRB, 2007).

Usos de *F. esculentum*

Las semillas de *F. esculentum* se usan como alimento en la fabricación de harinas y cervezas, sus hojas y flores tienen un amplio uso en medicina tradicional por su contenido de flavonoides, así como también puede ser empleada como forraje para ganado (Tahir y Farooq, 1988; Campbell, 1997).

Antecedentes de *F. esculentum*

Se ha reportado que el trigo sarraceno (*Fagopyrum esculentum* Moench) es capaz de crecer en suelos pobres en nutrientes, genera además una gran biomasa y tiene un ciclo de vida corto (Campbell, 1997). Bajo estrés hídrico esta especie reduce su capacidad reproductiva (Slawinska y Obendorf, 2001; Cawoy, *et al.*, 2006), y las plantas sometidas a estrés hídrico y diferentes intensidades de radiación lumínica disminuyen la tasa de asimilación neta (NAR) y el área específica foliar (SLA) aumenta (Delpérée, *et al.*, 2003). También se ha reportado que *F. esculentum* es una planta acumuladora de Aluminio (Al) en un complejo Al-oxalato en una proporción 1:3 (Shen, *et al.*, 2002) y que además de acumular altas concentraciones de Al, éstas no resultan tóxicas para la planta (Shen y Ma, 2001). También se ha encontrado que contienen catequinas, que son compuestos con una actividad antioxidante mayor que la de los rutósidos (Watanabe, 1998). Dentro de la misma familia Polygonaceae, se tiene el registro de que *Rumex acetosella* L.(Acedorilla) una planta dioica, presenta cambios morfológicos frente a reducida disponibilidad de agua, disminuyen la transpiración y los organismos femeninos disminuyen el área fotosintética.

PREGUNTAS CLAVE

Con base en los antecedentes mencionados, las preguntas del presente proyecto de investigación fueron:

- **¿CUÁLES SON LAS RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE *FAGOPYRUM ESCULENTUM* AL ESTRÉS HÍDRICO Y DEFICIENCIA DE NUTRIENTES?**
- **¿ES *FAGOPYRUM ESCULENTUM* TOLERANTE A CONDICIONES DE ESTRÉS HÍDRICO Y NUTRICIONAL?**

HIPÓTESIS

Con base en las características del sitio de origen y en los antecedentes de *F. esculentum*, para el presente experimento se espera que:

- Las plantas soportarán y sobrevivirán a la baja disponibilidad de nutrientes y agua, incluso a un periodo de sequía.
- Las plantas presentarán cambios en la eficiencia fotosintética.
- Las plantas disminuirán su crecimiento de acuerdo a la severidad del estrés.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar el efecto de estrés hídrico y estrés por deficiencia de nutrientes en el crecimiento y la actividad fotosintética de *F. esculentum* durante su ciclo de vida.

Objetivos particulares

Estrés hídrico y sequía

Evaluar el efecto de tres regímenes de disponibilidad de agua en:

El crecimiento relativo durante el ciclo de vida, mediante un análisis de crecimiento clásico de las plantas.

La actividad fotosintética a través del monitoreo de la fluorescencia de la clorofila *a* en varios tiempos durante el período de estrés.

Deficiencia nutricional

Evaluar el efecto de la deficiencia de nitrógeno en dos niveles controlados, y otro en un suelo natural agrícola pobre en nutrientes sobre:

El crecimiento relativo durante el ciclo de vida de las plantas mediante un análisis de crecimiento clásico.

La actividad fotosintética en varios tiempos durante el periodo de estrés, a través del monitoreo de la fluorescencia de clorofila *a*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico y condiciones de crecimiento

Preparación del sustrato

Se utilizó sustrato de agrolita:peatmoss en proporciones 1:1 y que para el experimento de estrés por deficiencia de nitrógeno fue esterilizado en una autoclave a 121° C y 25 PSI de presión por 3 horas totales de dos rondas de 1 hora 30 minutos cada una.

Para el experimento específico de suelo deficiente en nutrientes, se colectó una muestra compuesta de la localidad El Jagüey (Hidalgo), sitio que en el Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos (2009) se reporta que los suelos predominantes en la localidad son vertisoles y el clima es templado subhúmedo con lluvias en verano de menor humedad. La muestra se procesó hasta lograr que las partículas del suelo pasaran a través de un tamiz #12 (1 mm). Se mezcló en una proporción 2:1 suelo:peatmoss y el sustrato destinado al tratamiento de suelo esterilizado se procesó en una autoclave a 121° C y 25 PSI de presión por 3 horas totales de dos rondas de 1 hora con 30 minutos cada una. Una muestra de suelo fue analizada por el Laboratorio de Edafología Ambiental, Departamento de Edafología, Instituto de Geología, UNAM.

Germinación

Se sembraron 1000 semillas de *F. esculentum* en cajas de Petri con una base de papel filtro y 25 semillas cada una y con 25 ml de agua destilada. Para el experimento de estrés hídrico se colocaron en la oscuridad por 92 horas en un invernadero no controlado, mientras que las semillas del experimento de estrés nutricional se colocaron en la oscuridad pero en una cámara de germinación (LAB-LINE® BIOTRONETTE) por 72 horas a 24°C.

Riego

Durante la fase de establecimiento de las plántulas a las condiciones ambientales del invernadero las macetas se regaron con pequeños volúmenes de agua destilada hasta llegar a capacidad de campo.

En el experimento de estrés hídrico se colocaron 4 gramos de osmocote 15-9-12 por maceta, durante el experimento se regaron las macetas del tratamiento control con volúmenes conocidos hasta capacidad de campo para calcular el volumen de los tratamientos de $\frac{1}{2}$ y $\frac{1}{4}$ de capacidad de campo para los respectivos tratamientos. A los 22 días de edad de las plantas se comenzó la suspensión de riego



Figura 8.- Fotografía del monitoreo de humedad del sustrato

para el tratamiento de sequía que duró 15 días, después de este tiempo se inició con el riego de recuperación. Se monitoreó a lo largo del experimento la humedad del sustrato con un medidor de humedad sav a plant IITM (ver Figura 8) para verificar que los tratamientos conservaran los rangos de humedad deseados en cada caso.

Para el experimento de deficiencia de nitrógeno, los riegos se hicieron con 200 mL de la solución modificada de Hoagland a $\frac{1}{5}$ de su fuerza iónica (Shen y Ma, 2001; Shen, *et al.*, 2002), ajustada a pH 6.84 y correspondiente a cada tratamiento, para mantener la humedad del sustrato a capacidad de campo. Los componentes de las soluciones y sus concentraciones se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. *Concentraciones de nutrientes por tratamiento*

	Nutriente	Control	¼ de N	sin N
Macronutrientes	KNO₃	1mM	0.25mM	-
	KH₂PO₄	-	0.75mM	1mM
	Ca(NO₃)₂*H₂O	1mM	0.25mM	-
	CaSO₄	-	0.75 ml	1mM
	MgSO₄	0.4mM	0.4mM	0.4mM
	NH₄H₂PO₄	0.2mM	-	-
Micronutrientes	FeSO₄*7H₂O*EDTA	20µM	20µM	20µM
	H₃BO₃	3 µM	3 µM	3 µM
	MnCl₂	0.5 µM	0.5 µM	0.5 µM
	CuSO₄	0.2 µM	0.2 µM	0.2 µM
	ZnSO₄*7H₂O	0.4 µM	0.4 µM	0.4 µM
	(NH₄)₆Mo₇O₂₄*4H₂O	0.1 µM	0.1 µM	0.1 µM

Se sustituye el potasio y calcio de los nutrientes KNO₃ y Ca(NO₃)₂* H₂O por KH₂PO₄ y CaSO₄ en las proporciones correspondientes a cada tratamiento para evitar la deficiencia aditiva de potasio y calcio (Reiss, 1994) en el experimento.

Medición de fluorescencia

Se seleccionaron cuatro plantas al azar para el experimento de estrés hídrico y cinco plantas para el experimento de estrés nutricional de cada tratamiento para todas las mediciones, con un fluorímetro (Handy PEA Chlorophyll Flurimeter, Hansatech Instruments, Ltd) cada semana se tomaron las plantas seleccionadas de cada tratamiento y se colocaron los clips (para adaptar a la oscuridad un fragmento de las hojas) en las primeras hojas verdaderas (los primeros dos niveles, ver Figura 9A), se seleccionaron los lugares de la hoja donde el número de venas fuera el menor posible y se dejaron en la oscuridad durante 45 minutos. Posteriormente se realizó la lectura y se repitió el proceso hasta cubrir la población seleccionada para registrar las mediciones de fluorescencia.

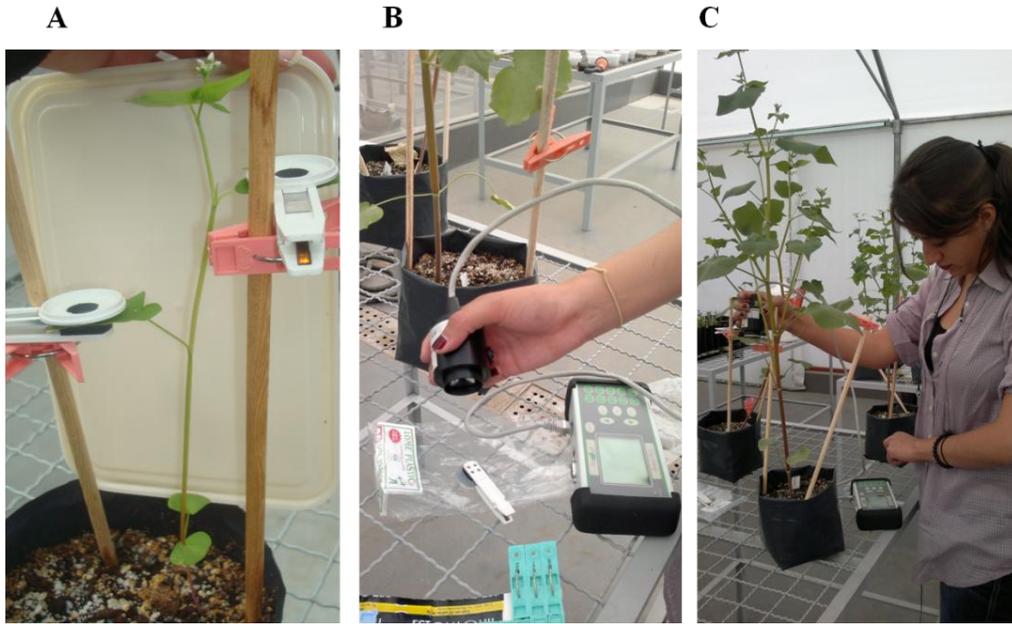


Figura 9.- *Medición de fluorescencia de la clorofila a, A; colocación de los clips en los primeros dos niveles de la planta sobre las hojas cotiledonarias, B; fluorímetro y el sensor de fluorescencia e iluminador, C; toma de las mediciones de fluorescencia.*

Diseño experimental

El experimento de estrés hídrico, el diseño experimental fue completamente al azar. Se realizó en el invernadero no controlado del Instituto de Ecología de la UNAM.

Se trasplantaron las plántulas de tamaño similar (4 días de edad) a macetas de 2-3 L de capacidad. Inicialmente se trasplantaron 3 plántulas en cada maceta y posteriormente se aclareó y se dejó una plántula por maceta.

Se aplicaron cuatro tratamientos con 7 repeticiones por tratamiento y una planta por maceta.

- Control. Riego a capacidad de campo.
- Riego a $\frac{1}{2}$ de capacidad de campo.
- Riego a $\frac{1}{4}$ de capacidad de campo.
- Periodo sin riego de 15 días y posteriormente riego a capacidad de campo.

Para el experimento de estrés por deficiencia de nitrógeno el diseño experimental fue completamente al azar. Éste se realizó en el invernadero controlado del Instituto de Ecología de la UNAM.

Se aplicaron tres tratamientos con 12 repeticiones por tratamiento y una planta por maceta.

- Control con solución de Hoagland completa.
- Riego con $\frac{1}{2}$ de nitrógeno de la solución completa de Hoagland .
- Riego sin nitrógeno de la solución de Hoagland.

Para el experimento de estrés en suelo pobre en nutrientes el diseño experimental fue completamente al azar. Éste se realizó en el invernadero controlado del Instituto de Ecología de la UNAM.

Se aplicaron tres tratamientos con 10 repeticiones cada uno.

- Tratamiento control con solución completa de Hoagland
- Suelo pobre en nutrientes esterilizado
- Suelo pobre en nutrientes no esterilizado

Análisis de crecimiento

Se ha mencionado ya, que los distintos factores de estrés pueden llegar a modificar el crecimiento de las plantas, y una forma de evaluar el efecto de un factor de estrés es a través de un modelo de crecimiento clásico; del cual a continuación se describen las variables calculadas (Hunt, *et al.*, 2002).

Variables y bases del análisis del crecimiento clásico

El análisis de crecimiento clásico es un tipo de análisis del que se obtiene información sobre el crecimiento de las plantas a partir de un tiempo inicial hasta uno final.

AGR

La tasa absoluta de crecimiento AGR por sus siglas en inglés (Absolut Growth Rate) indica en incremento de biomasa en el tiempo, y se calcula con la fórmula:

$$AGR = \frac{W_2 - W_1}{T_2 - T_1}$$

Ecuación 4

Donde W_2 es el peso seco final, W_1 el peso seco inicial, T_2 el tiempo final y T_1 el tiempo inicial y sus unidades finales son $g \text{ día}^{-1}$

RGR

La tasa relativa de crecimiento RGR por sus siglas en inglés (Relative Growth Rate) indica la biomasa seca adquirida por unidad de biomasa total en el tiempo, se calcula con la fórmula:

$$RGR = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{T_2 - T_1}$$

Ecuación 5

Donde $\ln W_2$ es el logaritmo natural del peso seco final total, $\ln W_1$ es el logaritmo natural del peso seco inicial total, T_2 el tiempo final y T_1 el tiempo inicial y sus unidades finales son $g \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$

NAR

La tasa de asimilación neta NAR por sus siglas en inglés (Net Assimilation Rate), es el parámetro fisiológico que indica la tasa de producción de biomasa por unidad de área foliar por unidad de tiempo, se calcula con la fórmula:

$$NAR = \frac{W_2 - W_1}{T_2 - T_1} \frac{\ln LA_2 - \ln LA_1}{LA_2 - LA_1}$$

Ecuación 6

Donde W_2 es el peso seco final total, W_1 el peso seco inicial total, T_2 el tiempo final y T_1 el tiempo inicial, $\ln LA_2$ es el logaritmo natural del área foliar final, $\ln LA_1$ es el logaritmo natural del área foliar inicial, LA_2 es el área foliar final y LA_1 es el área foliar inicial y sus unidades son $\text{g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$.

SLA

El área foliar específica SLA por sus siglas en inglés (Specific Leaf Area) indica el área foliar por unidad de biomasa de hojas y se calcula con la fórmula:

$$SLA = \frac{\frac{LA_2}{LW_2} + \frac{LA_1}{LW_1}}{2}$$

Ecuación 7

Donde LA_2 es el área foliar final, LA_1 es el área foliar inicial, LW_2 es el peso seco final de las hojas y LW_1 el peso seco inicial de las hojas y sus unidades son $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$

LWR

La proporción del peso foliar LWR por sus siglas en inglés (Leaf Weigh Rate) indica el peso seco de las hojas por biomasa total, se calcula con la fórmula:

$$LWR = \frac{\frac{LW_1}{W_1} + \frac{LW_2}{W_2}}{2}$$

Ecuación 8

Donde LW_2 es el peso seco final de las hojas, LW_1 el peso seco inicial de las hojas, W_2 es el peso seco final total y W_1 el peso seco inicial total y sus unidades son $g\ g^{-1}$.

LAR

La proporción del área foliar LAR pos sus siglas en inglés (Leaf Area Rate) indica el área foliar total por biomasa total, se calcula con la fórmula:

$$LAR = \frac{\frac{LA_1}{W_1} + \frac{LA_2}{W_2}}{2}$$

Ecuación 9

Donde LA_1 es el área foliar inicial, LA_2 es el área foliar final, W_1 es el peso seco total inicial y W_2 el peso seco total final y sus unidades son $cm^2\ g^{-1}$.

CA

El coeficiente alométrico CA, indica la relación raíz/parte aérea. Si el valor resultante es 1, indica que hay un crecimiento equivalente entre la parte aérea y la raíz, si el valor es <1 indica que crece más la parte aérea de la planta y viceversa, si el valor es >1 indica que crece más la raíz. Se calcula con la fórmula:

$$CA = \frac{RW}{SW + LW + FW}$$

Ecuación 10

Donde RW es el peso de la raíz, SW es el peso seco del tallo, LW es el peso seco de las hojas y FW es el peso de las flores

Análisis de fluorescencia de la clorofila *a* y sus variables

Como se mencionó anteriormente, la integridad de los fotosistemas y la eficiencia de las reacciones fotosintéticas pueden ser evaluadas a partir de la medición de la fluorescencia de la clorofila *a*. Las variables que son medidas y que reflejan la eficiencia de la fotosíntesis e integridad del PSII se presentan a continuación (Krause y Weiss, 1991).

Variables de la fluorescencia de la clorofila *a*

F_o

F_o es el valor de origen de la fluorescencia, es el parámetro que representa la emisión de energía de la clorofila *a* en su estado excitado de la antena de PSII. El verdadero valor de F_o sólo es observable cuando el primer aceptor de electrones estable del PSII está completamente oxidado, para esto se requiere una previa adaptación a la oscuridad para asegurar que todos los aceptores están completamente reducidos. La F_o es casi inmediata por lo que es imposible medir su valor real, sin embargo es posible estimarla usando una regresión lineal para conocer su valor en el tiempo 0.

F_m

F_m es el valor de la fluorescencia máxima, es un parámetro obtenido de la medición de la fluorescencia durante una continua iluminación de la misma intensidad, este valor sólo puede llegar a un máximo cuando la luz satura todos los aceptores de electrones completamente reducidos.

F_v

F_v es el valor de fluorescencia variable que se obtiene de la resta de $F_m - F_o$ es el parámetro que relaciona la capacidad fotoquímica máxima.

F_v/F_m

La razón F_v/F_m indica la máxima eficiencia del PSII, es una medida altamente sensible y puede ser empleada en plantas sujetas a estrés como indicador del estado en el que se encuentra la integridad del PSII, ya que un valor resultante menor a 0.85 representa una reducción de la

capacidad de del fotosistema de emplear la energía luminosa en procesos fotoquímicos y se ve reflejada en un aumento de la F_m .

Para el análisis estadístico de crecimiento clásico se buscaron diferencias significativas a través de un ANOVA de una vía. Para el análisis de fluorescencia de la clorofila a se buscaron diferencias en el parámetro F_v/F_m por un ANOVA de dos vías, usando para ambos el programa STATISTICA 8.0 y una prueba de diferencia significativa honesta (DSH) de Tukey.

RESULTADOS

Estrés Hídrico

A continuación se describen los resultados obtenidos en el experimento del efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y fotosíntesis de *F. esculentum*. Para un mejor detalle de los resultados, éstos se dividieron en tres partes: 1) la descripción de parámetros morfológicos del análisis de crecimiento clásico, 2) la descripción de parámetros fisiológicos del análisis de crecimiento clásico y 3) el análisis de fluorescencia de la clorofila *a*.

Análisis de Crecimiento

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en los parámetros morfológicos del análisis de crecimiento clásico:

En la tasa absoluta de crecimiento (AGR) se encontraron diferencias significativas ($F_{(3,24)} = 109.62$; $P < 0.000001$) entre las plantas de los cuatro tratamientos, se puede ver (Figura 10A) que las plantas de los tratamientos disminuyeron su crecimiento con respecto a las plantas del control, las plantas tratadas con $\frac{1}{2}$ de CC y de sequía tuvieron un valor de casi la mitad con respecto a las plantas del control el cuál presenta la media más alta ($0.3837 \pm 0.0288 \text{ g día}^{-1}$), mientras que las plantas tratadas con $\frac{1}{4}$ de CC fueron las más afectadas, con un crecimiento de casi una tercera parte respecto de las plantas control ($0.2083 \pm 0.0392 \text{ g día}^{-1}$).

Para los valores de la tasa relativa de crecimiento (RGR) también se encontraron diferencias significativas entre las plantas de los diferentes tratamientos ($F_{(3, 24)} = 88.46$; $P < 0.00001$), se observó que el crecimiento de las plantas sometidas a estrés fue más lento con respecto a las plantas del control ($0.1131 \pm 0.0021 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$), en especial las plantas tratadas con $\frac{1}{4}$ de CC (0.0961 ± 0.0055), mientras que las plantas en sequía tras el riego de recuperación tuvieron un crecimiento similar al de las plantas del tratamiento de $\frac{1}{2}$ de CC (Figura 10B).

En la distribución de biomasa por órganos se observó que las plantas destinaron en todos los casos mayor biomasa a la parte aérea, especialmente al tallo seguido de las hojas. En el tratamiento de $\frac{1}{4}$ de CC las hojas y la raíz tuvieron una asignación similar de recursos, en los tratamientos de $\frac{1}{2}$ de CC y sequía, la raíz tuvo una biomasa menor que las hojas al igual que el control, y la biomasa asignada a la parte reproductiva disminuyó en los tratamientos siendo el menor valor el de las plantas sometidas al tratamiento de $\frac{1}{4}$ de CC (Figura 10D).

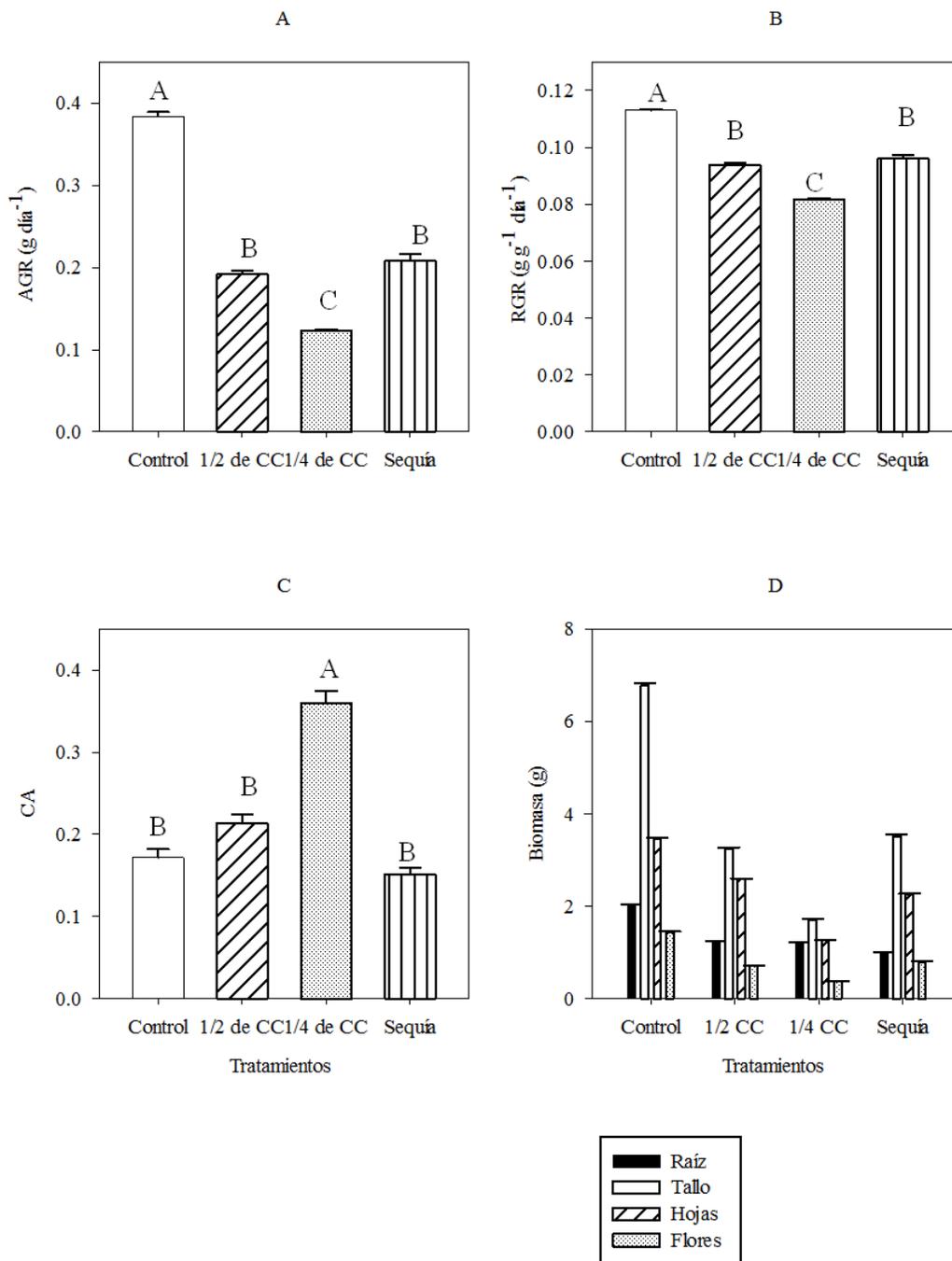


Figura 10.- Parámetros morfológicos del análisis de crecimiento clásico. Las barras representan el promedio de 7 repeticiones ($N = 7$) \pm el error estándar. **A**; tasa de crecimiento absoluto (AGR) ($F_{(3,24)} = 109.62$; $P < 0.000001$). **B**; tasa relativa de crecimiento (RGR) ($F_{(3,24)} = 88.46$; $P < 0.00001$). **C**; coeficiente alométrico (CA) ($F_{(3,24)} = 19.74$; $P < 0.00001$) y **D**; distribución de biomasa en raíz, tallo, hojas y flores por tratamiento. Se realizó un ANOVA de 1 vía con prueba de Tukey. Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes.

Con respecto al coeficiente alométrico (CA), los valores de todos los tratamientos incluyendo el control fueron menores a 1, lo que indica que la planta destina una mayor cantidad de recursos a la parte aérea de la planta (tallo, hojas y flores). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas ($F_{(3,24)} = 19.74$; $P < 0.00001$) entre las plantas de los distintos tratamientos; al comparar los valores de coeficiente alométrico se observó que las plantas que fueron sometidas al tratamiento de $\frac{1}{4}$ de CC presentaron el valor más alto. Para discernir si el valor aumentó por un aumento en la biomasa aérea o radical, se analizaron estadísticamente los pesos de raíz de los órganos aéreos. Se encontró que este valor de coeficiente alométrico se debió a una disminución del peso en la biomasa aérea ($F_{(3,24)} = 9.76$; $P < 0.0002$) puesto que no se encontraron diferencias significativas entre los pesos de las raíces de las plantas sometidas a estrés, (Figuras 10 C y 11).

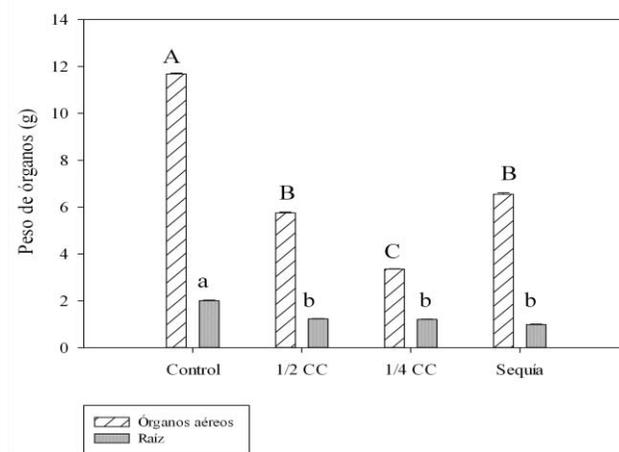


Figura 11.- *Peso de órganos en gramos. Se observa que las plantas tratadas con $\frac{1}{4}$ de CC generaron una menor cantidad de biomasa en los órganos aéreos y una cantidad similar de biomasa en raíz. Las barras representan el promedio de 7 repeticiones ($N = 7$) \pm el error estándar. Se realizó un ANOVA de 1 vía con prueba de Tukey ($F_{(3,24)} = 9.76$; $P < 0.0002$). Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes.*

Los parámetros fisiológicos mostraron diferencias significativas entre los tratamientos:

Con relación a la tasa de asimilación neta (NAR), hubo diferencias significativas ($F_{(3,24)} = 12.950$; $P < 0.00003$) entre las plantas de los tratamientos de estrés hídrico con respecto al control; la producción de biomasa total por unidad de área foliar es menor (casi la mitad) en los tratamientos de $\frac{1}{2}$ de CC, $\frac{1}{4}$ de CC y sequía (siendo $\frac{1}{2}$ de CC el valor más bajo ($0.001 \pm 0.0001 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$) comparado con el valor alcanzado por las plantas del control ($0.0019 \pm 0.0004 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$) (Figura 12A).

Los valores del área foliar específica (SLA) indican cuánta superficie por gramo de hojas se genera, en estos se encontraron diferencias significativas entre las plantas de los diferentes tratamientos ($F_{(3,24)} = 4.046$; $P < 0.02$). Las plantas tratadas con $\frac{1}{2}$ y $\frac{1}{4}$ de CC presentaron los valores más altos pero sin diferencias significativas. En las plantas correspondientes al tratamiento de $\frac{1}{2}$ de CC se observó el valor más alto ($244.12 \pm 9.40 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), las hojas fueron más delgadas, presentaron una mayor área por gramo en comparación con las plantas del control cuyas hojas fueron más gruesas ($202.48 \pm 14.32 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), (ver Figura 12B).

Los valores de la proporción de área foliar (LAR) mostraron diferencias significativas entre las plantas de los diferentes tratamientos ($F_{(3,24)} = 4.159$; $P < 0.02$); las plantas tratadas con $\frac{1}{2}$ y $\frac{1}{4}$ de CC fueron las que presentaron una mayor área fotosintética por biomasa total (las plantas del tratamiento regado a $\frac{1}{2}$ de CC presentaron el valor más alto ($188.34 \pm 13.53 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$)), mientras que las plantas del tratamiento control fueron las que presentaron una menor superficie fotosintética por g de biomasa total ($162.67 \pm 14.33 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$) (Figura 12D).

No se encontraron diferencias significativas en el parámetro de proporción de biomasa foliar (LWR) entre los diferentes tratamientos de estrés hídrico y el control (Figura 12C).

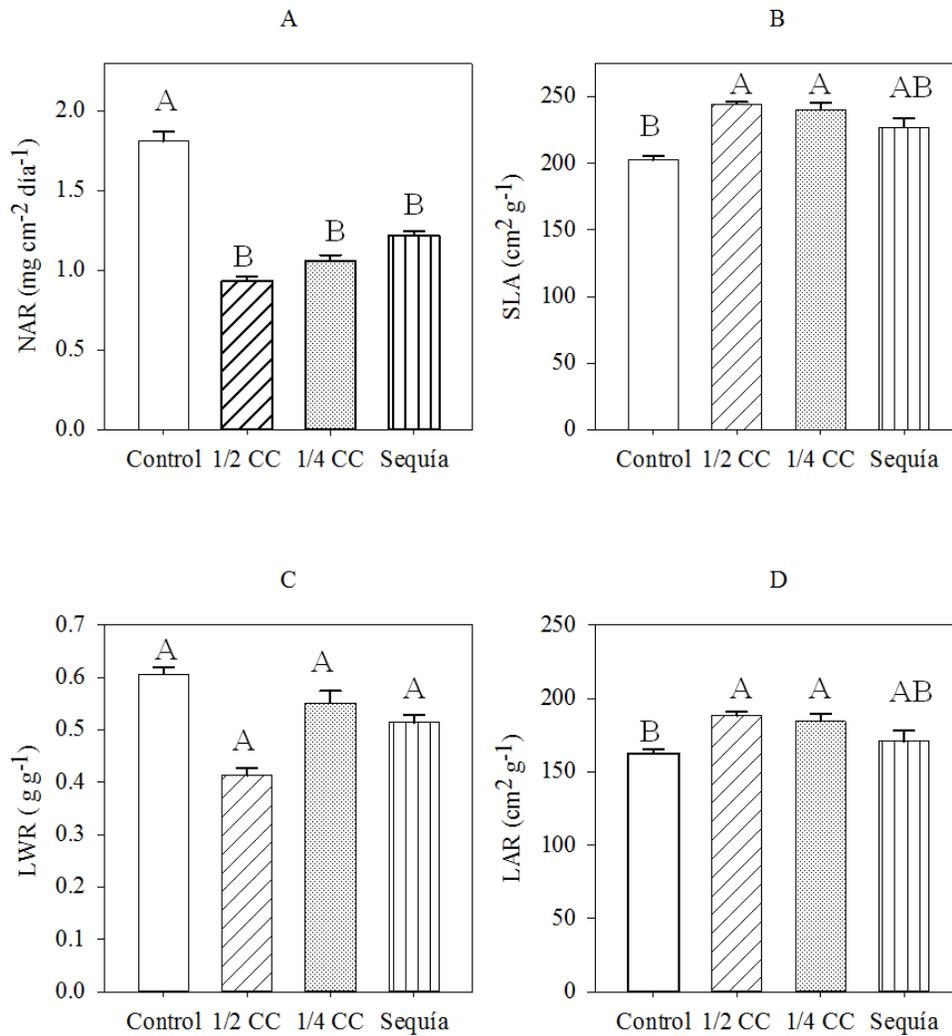


Figura 12.- Parámetros fisiológicos del análisis de crecimiento clásico. Las barras representan el promedio de 7 repeticiones ($N = 7$) \pm el error estándar. **A**; tasa de asimilación neta (NAR) ($F_{(3,24)} = 12.950$; $P < 0.00003$). **B**; área específica foliar (SLA) ($F_{(3,24)} = 4.046$; $P < 0.02$). **C**; proporción del peso foliar (LWR) $F_{(3,24)} = 1.471$; $P < 0.24$) y **D**; proporción del área foliar (LAR) ($F_{(3,24)} = 4.159$; $P < 0.01$). Se realizó un ANOVA de 1 vía con prueba de Tukey. Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes.

Análisis de fluorescencia de la clorofila *a*.

A continuación se describen los resultados obtenidos al medir la fluorescencia de la clorofila *a*, en las plantas sometidas a los diferentes tratamientos. Cabe señalar que los tiempos 1, 2 y 3, correspondientes a las mediciones realizadas, en días de vida de las plantas corresponden a 39, 44 y 50; pero para los tratamientos de control, ½ de capacidad de campo y ¼ de capacidad de campo corresponden a 24, 29 y 35 días de tratamiento respectivamente, mientras que para el tratamiento de sequía el tiempo 1, 2 y 3 corresponden a 15, 20 y 26 días de tratamiento.

En la relación de F_m/F_v (Figura 13A) se encontraron diferencias significativas en el análisis realizado para comparar los valores obtenidos entre tratamientos y el tiempo ($F_{(6, 96)} = 10.45$; $P < 0.000001$). Las plantas tratadas con ½ de CC tuvieron un valor similar a las plantas del control en el tiempo 1, y ambos tuvieron un valor por encima de 0.8, lo que indica que su sistema fotosintético funciona de manera adecuada. Las plantas del tratamiento regado a ¼ de CC presentaron un valor menor a 0.8, y las del tratamiento de sequía en el primer tiempo presentan un valor aún más bajo (0.71 ± 0.06), recordando que en esta medición las plantas de este tratamiento estaban durante un periodo de sequía. Para las siguientes mediciones, las plantas de todos los tratamientos presentaron un valor mayor a 0.8, lo que indica que hubo un ajuste que le permitió a la planta realizar una eficiente fotosíntesis, siendo las plantas tratadas con ¼ de CC en el tiempo 3 las que presentaron el valor más alto de fluorescencia (0.84 ± 0.01). También se observó que las plantas del tratamiento de sequía fueron capaces de recuperarse tras un periodo sin riego (Figura 13A).

El análisis estadístico mostró que sí hubo diferencias significativas entre los tres tiempos de medición ($F_{(2,96)} = 18.98$; $P < 0.000001$) (Figura 13B) y que por el contrario, no hay diferencias significativas entre los valores de fluorescencia de los tratamientos (Figura 13C).

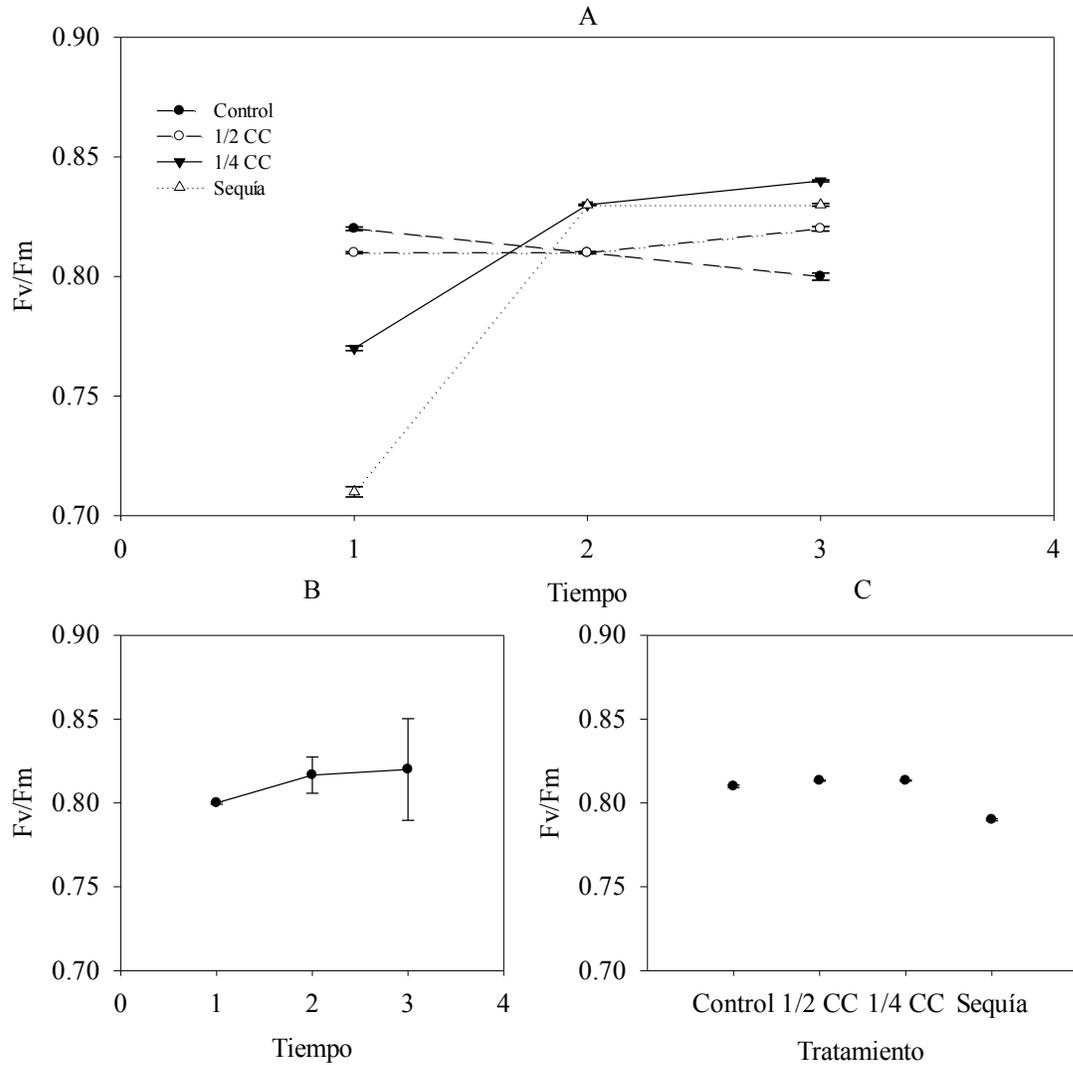


Figura 13.- Valor F_v/F_m obtenido del análisis de fluorescencia de la clorofila *a*. **A**; valor promedio de las plantas de los distintos tratamientos en los tres tiempos. ($F_{(6,96)} = 10.45$; $P < 0.000001$); **B**, valor promedio de F_v/F_m en tres tiempos de todas las plantas del experimento ($F_{(6,96)} = 18.98$; $P < 0.000001$), **C**; Valor promedio del índice F_v/F_m de las plantas por tratamiento sin diferencias significativas ($F_{(6,96)} = 1.89$; $P < 0.13$). Los datos se obtuvieron de 4 plantas con dos mediciones cada una ($N = 96$), las barras muestran el error estándar. Se realizó un ANOVA de 2 vías con prueba de Tukey.

Estrés nutricional por deficiencia de nitrógeno

Análisis de crecimiento

Los parámetros morfológicos en el experimento por deficiencia de nitrógeno mostraron diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 14).

Con respecto a los resultados de la tasa absoluta de crecimiento (AGR) se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($F_{(2, 36)} = 62.13$; $P < 0.00001$). El valor de AGR de las plantas sometidas a deficiencia fue menor en comparación con el valor obtenido de las plantas del control ($0.08 \pm 0.03 \text{ g día}^{-1}$); las plantas tratadas con $\frac{1}{4}$ de nitrógeno y sin nitrógeno (media más baja ($0.010 \pm 0.005 \text{ g día}^{-1}$)) presentaron valores de casi una cuarta parte con respecto al control (Figura 14A).

Los valores de la tasa relativa de crecimiento (RGR) mostraron diferencias significativas ($F_{(2, 36)} = 64.38$; $P < 0.00001$) entre los tres tratamientos, al igual que en la AGR, el aumento en biomasa por día fue menor en las plantas tratadas con $\frac{1}{4}$ de nitrógeno y sin nitrógeno, siendo las plantas control las que presentaron una media más alta ($0.114 \pm 0.008 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$), y las plantas sin nitrógeno presentaron la media más baja ($0.07 \pm 0.01 \text{ g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$), (ver Figura 14B).

En cuanto al coeficiente alométrico (CA) aunque todos los valores fueron menores a 1, se observaron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{(2,36)} = 8.98$; $P < 0.0001$), (Figura 14C). La media de las plantas control fue la más alta (0.16 ± 0.05), lo que indica que fueron las plantas con mayor biomasa en raíz, contrario a las plantas de los tratamientos con reducida o nula disponibilidad de nitrógeno cuyas plantas presentaron el promedio más bajo (0.01 ± 0.03).

En la distribución de biomasa a los diferentes órganos para todas las plantas tratadas, la biomasa destinada a tallo y hojas fue mayor; sin embargo, en las plantas del control las hojas tuvieron una mayor biomasa, mientras que en las plantas tratadas con $\frac{1}{4}$ de nitrógeno la cantidad de biomasa promedio destinada al tallo es ligeramente mayor a la biomasa

destinada a las hojas, y en las plantas sin nitrógeno se observó una asignación similar de biomasa tanto para hojas como para tallo (Figura 14D).

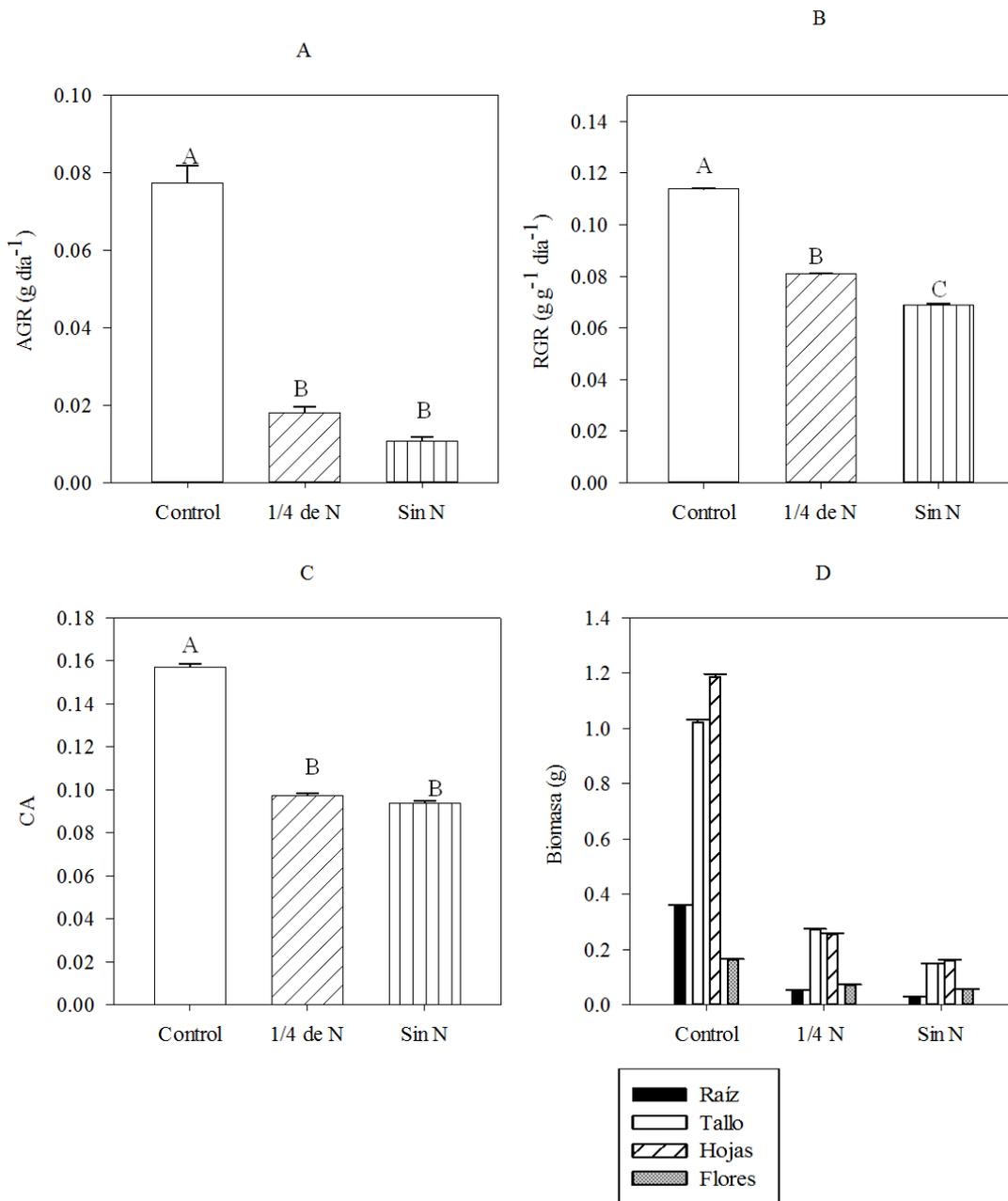


Figura 14.- Parámetros morfológicos del análisis de crecimiento clásico. Las barras representan el promedio de 12 repeticiones ($N = 12$) \pm el error estándar. **A**; tasa de crecimiento absoluto ($F_{(2,33)} = 62.13$; $P < 0.000001$). **B**; tasa relativa de crecimiento ($F_{(2,33)} = 64.38$; $P < 0.000001$). **C**; coeficiente alométrico ($F_{(2,33)} = 8.98$; $P < 0.0007$) y **D**; distribución de la biomasa en raíz, tallo, hojas y flores por tratamiento. Se realizó un ANOVA de una vía con prueba de Tukey. Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes.

En el análisis de parámetros fisiológicos se encontraron diferencias significativas entre tratamientos.

La tasa de producción de biomasa por unidad de área foliar o tasa de asimilación neta (NAR) disminuyó proporcionalmente al aumento de la severidad del estrés con respecto al valor que presentaron las plantas control (Figura 15A). Las plantas del control presentaron la media más alta ($0.0014 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1} \pm 0.0003 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$), lo que sugiere que la disminución de nitrógeno afectó el incremento en biomasa y el aprovechamiento de los recursos, aún cuando las plantas tuvieron una suficiente superficie fotosintética, afectado principalmente a las plantas sin nitrógeno, las cuales presentaron la media más baja ($0.0009 \pm 0.0005 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$).

Se encontraron diferencias significativas ($F_{(2,36)} = 6.05$; $P < 0.01$) en el peso de las hojas respecto al peso total de la planta (proporción del peso foliar LWR), este fue mayor para las plantas de los tratamientos de $\frac{1}{4}$ de nitrógeno y sin nitrógeno, siendo las últimas mencionadas las que presentaron la media más alta ($0.96 \pm 0.21 \text{ g g}^{-1}$). Las plantas del control tuvieron la menor biomasa destinada a las hojas presentando la media más baja ($0.73 \pm 0.03 \text{ g g}^{-1}$) (Figura 15C).

Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en los parámetros de proporción de área foliar (LAR) y área foliar específica SLA (Figuras 15B y D).

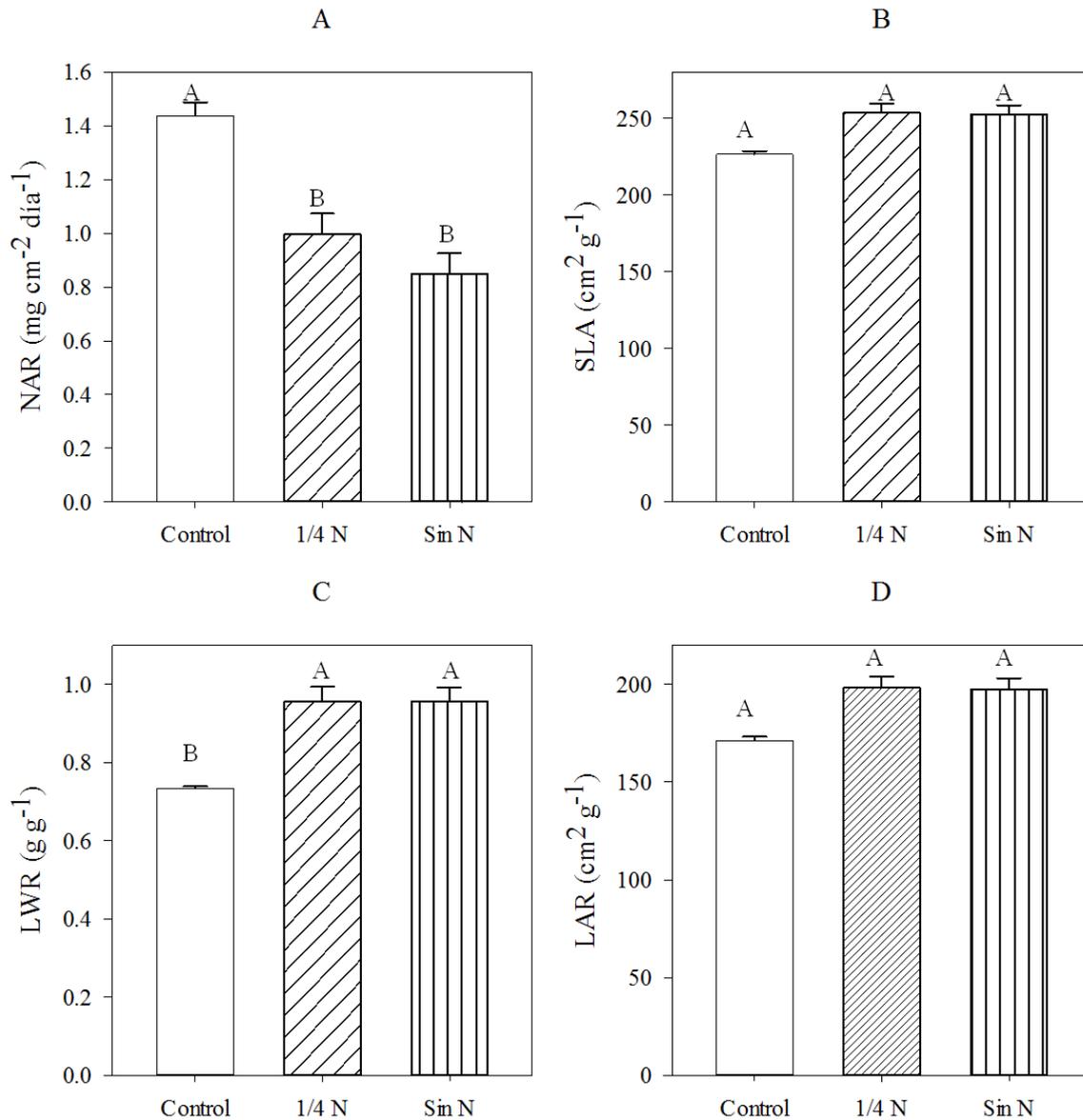


Figura 15.- Parámetros fisiológicos del análisis de crecimiento clásico. Las barras representan el promedio de 12 repeticiones ($N = 12$) \pm el error estándar. Las barras muestran el error estándar. **A**; tasa de asimilación neta ($F_{(2,33)} = 6.53$; $P < 0.004$). **B**; área específica foliar ($F_{(2,33)} = 3.37$; $P < 0.04$). **C**; proporción del peso foliar ($F_{(2,33)} = 6.04$; $P < 0.05$) y **D**; proporción del área foliar ($F_{(2,33)} = 3.37$; $P < 0.04$). Se realizó un ANOVA de una vía con prueba de Tukey. Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes.

Análisis de fluorescencia

Se encontraron diferencias significativas entre los tiempos ($F_{(4, 120)} = 4.23$; $P < 0.003$). El tiempo tres fue cuando se presentó la media más alta en todos los tratamientos (0.8002 ± 0.01), y en la primera medición se presentó la media más baja (0.774 ± 0.027) (ver Figura 16B). En el análisis comparativo entre tratamientos y tiempo-tratamiento no se encontraron diferencias significativas (Figuras 16A y C).

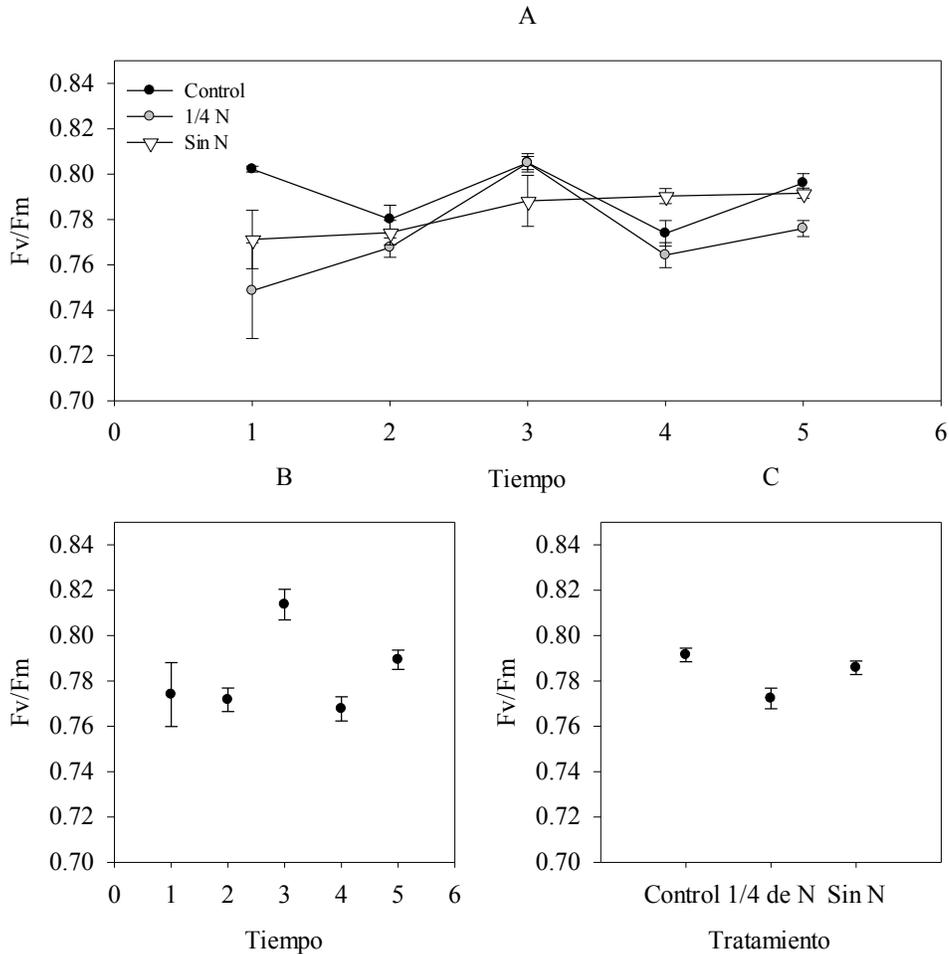


Figura 16.- Análisis de fluorescencia, las barras muestran el error estándar. Se realizó un ANOVA de 2 vías con prueba de Tukey donde se encontraron diferencias significativas. **A;** valor promedio de las plantas de los distintos tratamientos en los cinco tiempos. ($F_{(8,120)} = 1.47$; $P < 0.17$); **B;** valor promedio de F_v/F_m en cinco tiempos de todas las plantas del experimento ($F_{(8,120)} = 4.23$; $P < 0.003$), **C;** Valor promedio del índice F_v/F_m de las plantas por tratamiento ($F_{(8,120)} = 4.37$; $P < 0.014$). Los datos se obtuvieron de 4 plantas con dos mediciones cada una ($N = 120$).

Experimento con suelo natural pobre en nutrientes

Los resultados del análisis de suelo mostraron que es moderadamente ácido y presenta deficiencia de fósforo y nitrógeno (Tabla 2).

Tabla 2.- Resultados del análisis de suelo

Muestra	pH agua 1:2.5	C.E. 1:2.5 μS/cm	P disp mg/kg Bray	% C total	% N total	Cationes intercambiables cmol/kg			
						Ca	Mg	Na	K
Promedio	6.03	0.09	3.82	1.20	0.10	14.66	5.27	0.13	0.6
Valor en NOM-021	5.1 - 6.5	<1	<15	*	0.05 - 0.1	>10	>3	*	>0.6
Categoría en NOM-021	Moderadamente ácido	Efectos despreciables de salinidad	Bajo	*	Bajo	Alta	Alta	*	Alta

* No encontrado (SEMARNAT, Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000 que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos, estudio, muestreo y análisis, 2002). pH agua 1:2.5; se refiere a 1 porción de suelo por cada 2.5 porciones de agua, C.E; se refiere a conductividad eléctrica de 1 porción de suelo por cada 2.5 porciones de agua, P disp.; se refiere a los miligramos de fósforo disponible por kilogramo de suelo.

Análisis de crecimiento

El análisis estadístico de los valores de crecimiento de carácter morfológico mostraron diferencias significativas entre los tratamientos.

Los valores de la tasa absoluta de crecimiento (AGR) para la deficiencia de nutrientes en suelo natural mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{(2,30)} = 21.45$; $P < 0.00001$), (Figura 17A). En las plantas tratadas con suelo estéril y no estéril la AGR fue menor que la de las plantas del control ($0.08 \text{ g día}^{-1} \pm 0.02 \text{ g día}^{-1}$), en el tratamiento de suelo no esterilizado la tasa de crecimiento absoluta fue de casi una cuarta parte ($0.013 \text{ g día}^{-1} \pm 0.006 \text{ g día}^{-1}$) y de casi la mitad en las plantas del tratamiento de suelo esterilizado comparado con el valor obtenido para las plantas del control.

Los valores de la tasa relativa de crecimiento (RGR) mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{(2,30)} = 45.46$; $P < 0.00001$), el aumento en biomasa por día fue menor en las plantas del tratamiento de suelo no esterilizado ($0.013 \text{ g g}^{-1}\text{día}^{-1} \pm 0.006 \text{ g g}^{-1}\text{día}^{-1}$), y aunque las plantas del tratamiento del suelo esterilizado tuvieron una tasa más alta que las del suelo no esterilizado, no alcanzaron el promedio más alto que fue el de las plantas control ($0.08 \text{ g g}^{-1}\text{día}^{-1} \pm 0.02 \text{ g g}^{-1}\text{día}^{-1}$) (Figura 17B).

En la Figura 17C se puede observar que el valor del coeficiente alométrico para todos los tratamientos, incluyendo al control, fue similar y estuvo por debajo de 1, lo que indica que la biomasa aérea fue mayor que la biomasa de raíz, sin embargo no se encontraron diferencias significativas.

De la asignación de biomasa a los diferentes órganos, se puede decir que en todas las plantas de todos los tratamientos la biomasa destinada a tallo y hojas fue mayor, las hojas de las plantas control tuvieron una mayor biomasa, por otra parte, en las plantas del tratamiento de suelo deficiente en nutrimentos esterilizado se registró el promedio del peso de las hojas ligeramente superior al del tallo, mientras que en las plantas del tratamiento de suelo no esterilizado la cantidad de biomasa promedio destinada al tallo es por poco mayor a la biomasa destinada a las hojas (Figura 17D).

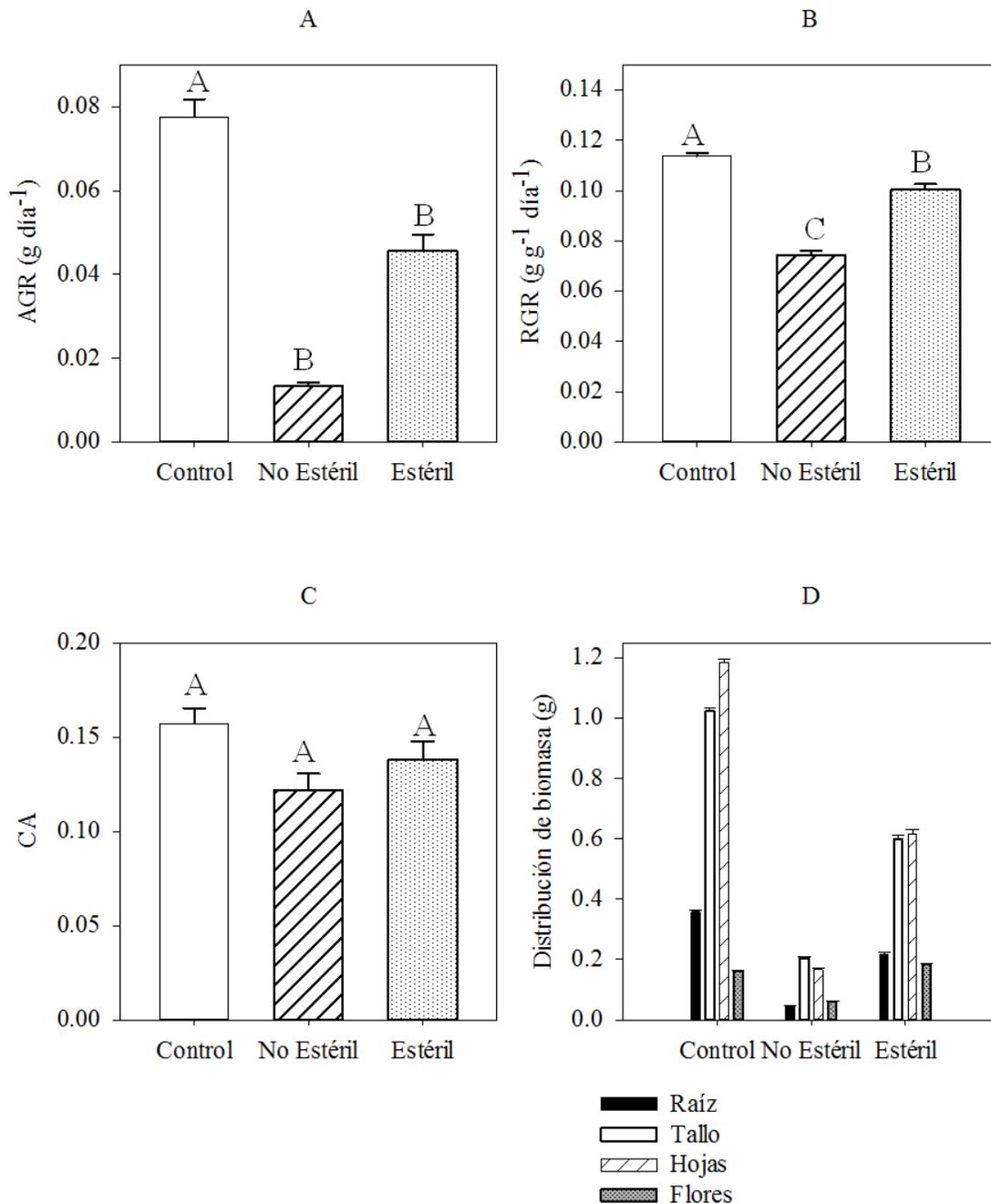


Figura 17.- Parámetros morfológicos del análisis de crecimiento clásico. Las barras representan el promedio de 10 repeticiones ($N = 10$) \pm el error estándar. Las barras muestran el error estándar. **A**; tasa de crecimiento absoluto ($F_{(2,29)} = 21.49$; $P < 0.000001$). **B**; tasa relativa de crecimiento ($F_{(2,29)} = 45.45$; $P < 0.000001$). **C**; coeficiente alométrico ($F_{(2,29)} = 1.34$; $P < 0.27$) y **D**; distribución de biomasa en raíz, tallo, hojas y flores por tratamiento. Se realizó un ANOVA de una vía con prueba de Tukey. Los grupos con letras diferentes son estadísticamente diferentes.

En el análisis de crecimiento de carácter fisiológico se encontraron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos.

En los valores de la tasa de asimilación neta (NAR) se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{(2, 30)} = 9.16$; $P < 0.001$), siendo las plantas del control las que presentaron la mayor producción de biomasa por unidad de superficie fotosintética (0.0014 ± 0.0003), un patrón similar lo presentaron las plantas del tratamiento de suelo esterilizado. En el caso del tratamiento de suelo no esterilizado, se observó que la NAR se ve afectada pues presentó la media más baja ($0.0009 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1} \pm 0.0002$), (Figura 18A).

Los valores de proporción del área foliar (LWR) mostraron diferencias significativas entre los tres tratamientos ($F_{(2,30)} = 4.52$; $P < 0.01$) (Ver Figura 18B). La biomasa destinada a hojas fue mayor para las plantas tratadas con suelo no esterilizado, éstas tuvieron un mayor promedio ($0.95 \text{ g g}^{-1} \pm 0.20 \text{ g g}^{-1}$), le siguieron las plantas del tratamiento de suelo esterilizado, y el valor más bajo de LWR lo presentaron las plantas del tratamiento control ($0.73 \text{ g g}^{-1} \pm 0.03 \text{ g g}^{-1}$).

En los valores de SLA y LAR no se encontraron diferencias significativas (figura 18B y D).

Con respecto a la proporción de peso foliar (LWR), el esfuerzo de destinar biomasa a hojas es mayor para las plantas de los tratamientos de suelo no esterilizado, le siguen las plantas del tratamiento de suelo esterilizado y el valor más bajo de LWR lo presentaron los individuos del tratamiento control (ver Figura 18C).

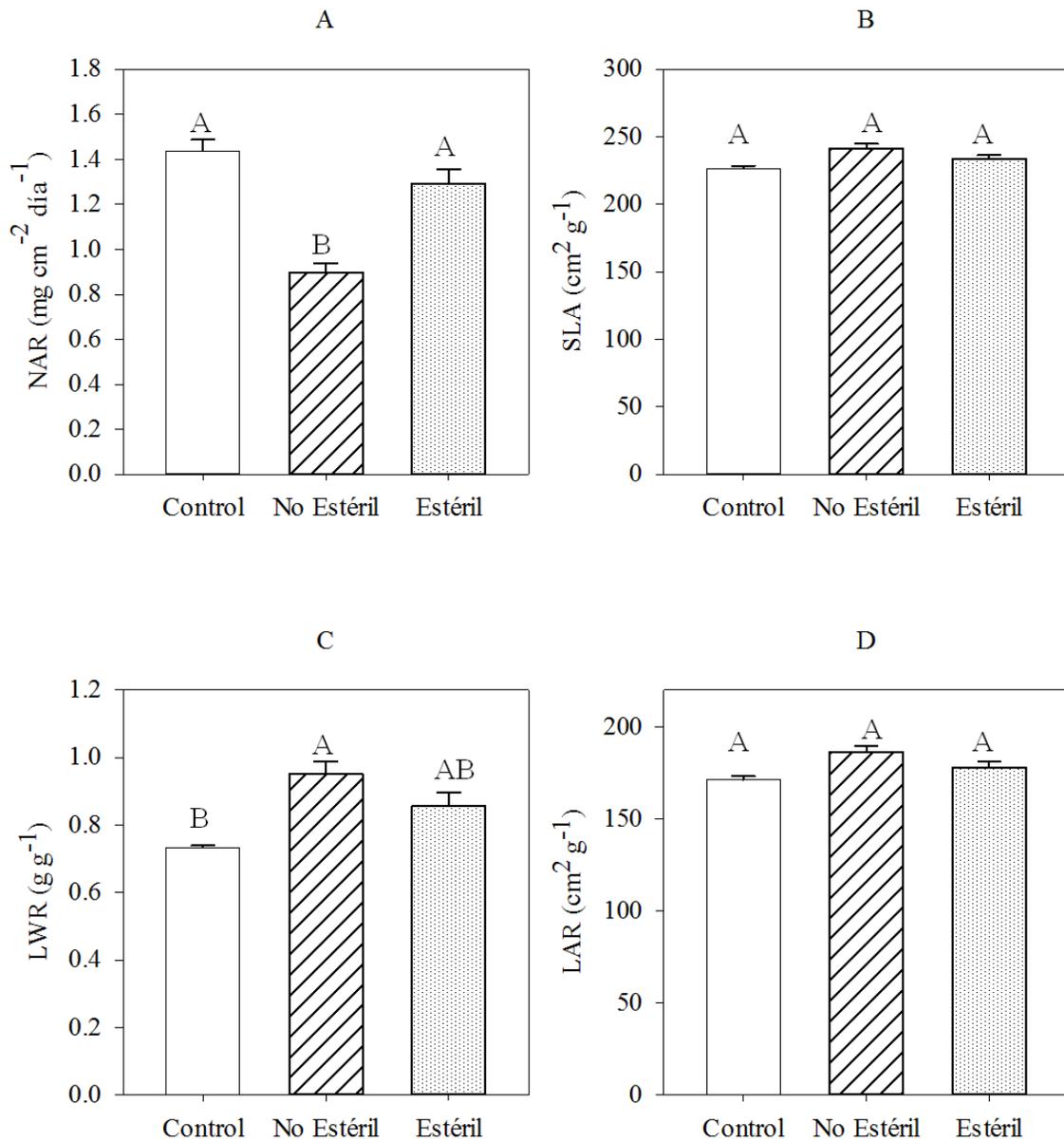


Figura 18.- Parámetros fisiológicos del análisis de crecimiento clásico. Los datos son el promedio de 10 repeticiones ($N = 10$). Las barras muestran el error estándar. **A;** tasa de asimilación neta ($F_{(2,29)} = 9.16$; $P < 0.00082$). **B;** área específica foliar ($F_{(2,29)} = 2.95$; $P < 0.12$). **C;** proporción del peso foliar ($F_{(2,29)} = 4.52$; $P < 0.01$) y **D;** proporción del área foliar ($F_{(2,29)} = 2.19$; $P < 0.01$).

Análisis de fluorescencia

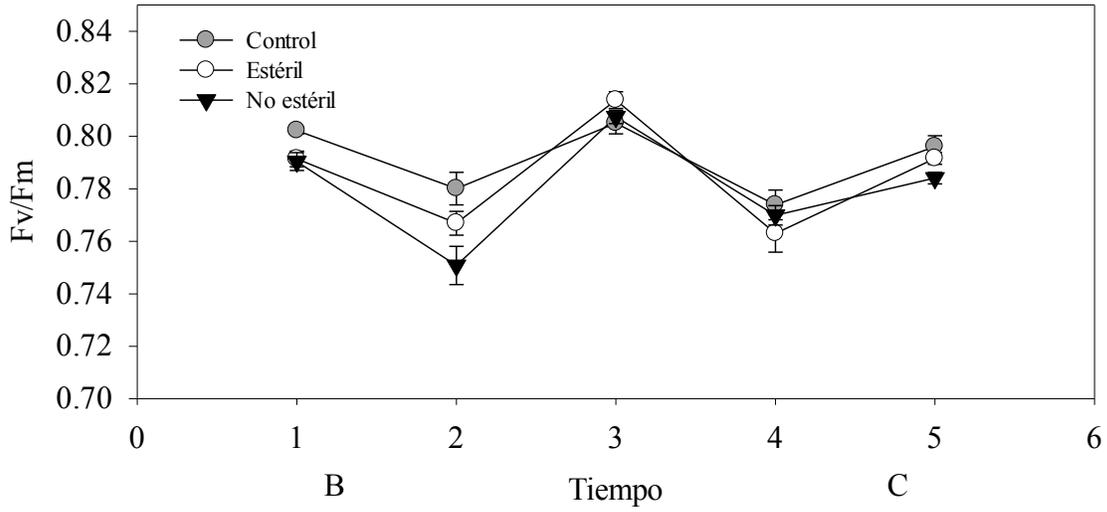
La fluorescencia de la clorofila *a* mostró diferencias significativas entre tratamientos, tiempo de medición y tratamiento-tiempo.

El análisis de la interacción tratamiento-tiempo mostró diferencias significativas ($F_{(2,30)} = 1.1$; $P < 0.1$), siendo las plantas del tratamiento con suelo esterilizado durante el tiempo 3, las que presentaron la media más alta en el grupo (0.81 ± 0.01) y la media más baja la presentaron las plantas del tratamiento de suelo no esterilizado en el tiempo 1 (0.79 ± 0.0) (Figura 19A).

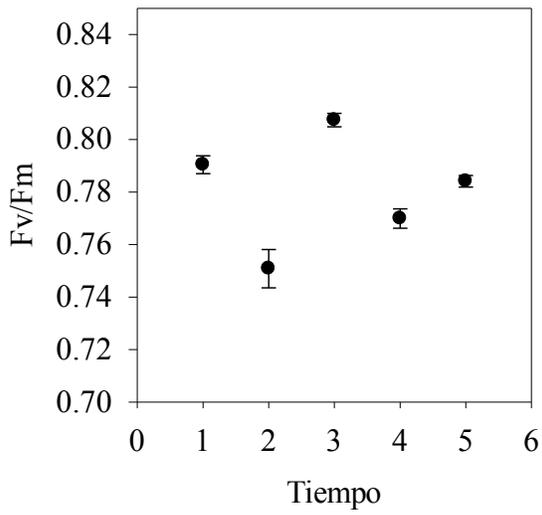
Hubo diferencias significativas entre los tiempos de medición ($F_{(2,30)} = 22.4$; $P < 0.00001$), las plantas en el tiempo 3 presentaron la media más alta (0.809 ± 0.004), y en el tiempo 2 presentaron la media más baja (0.77 ± 0.01) (Figura 19B).

Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{(2,30)} = 2.9$; $P < 0.05$) (Figura 19C), el control fue el tratamiento que siempre presentó la media más alta (0.80 ± 0.01), el tratamiento de suelo no esterilizado presentó la media más baja (0.78 ± 0.02).

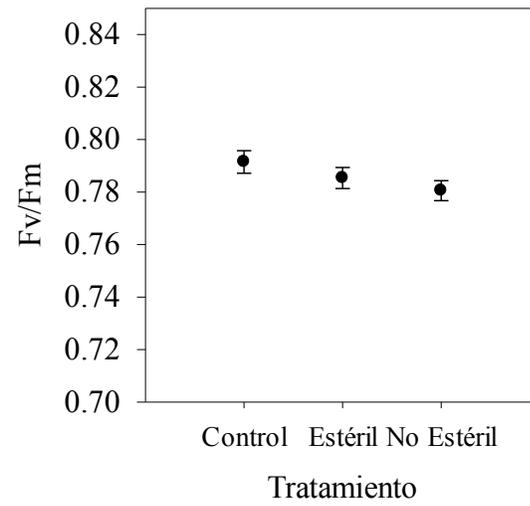
A



B



C



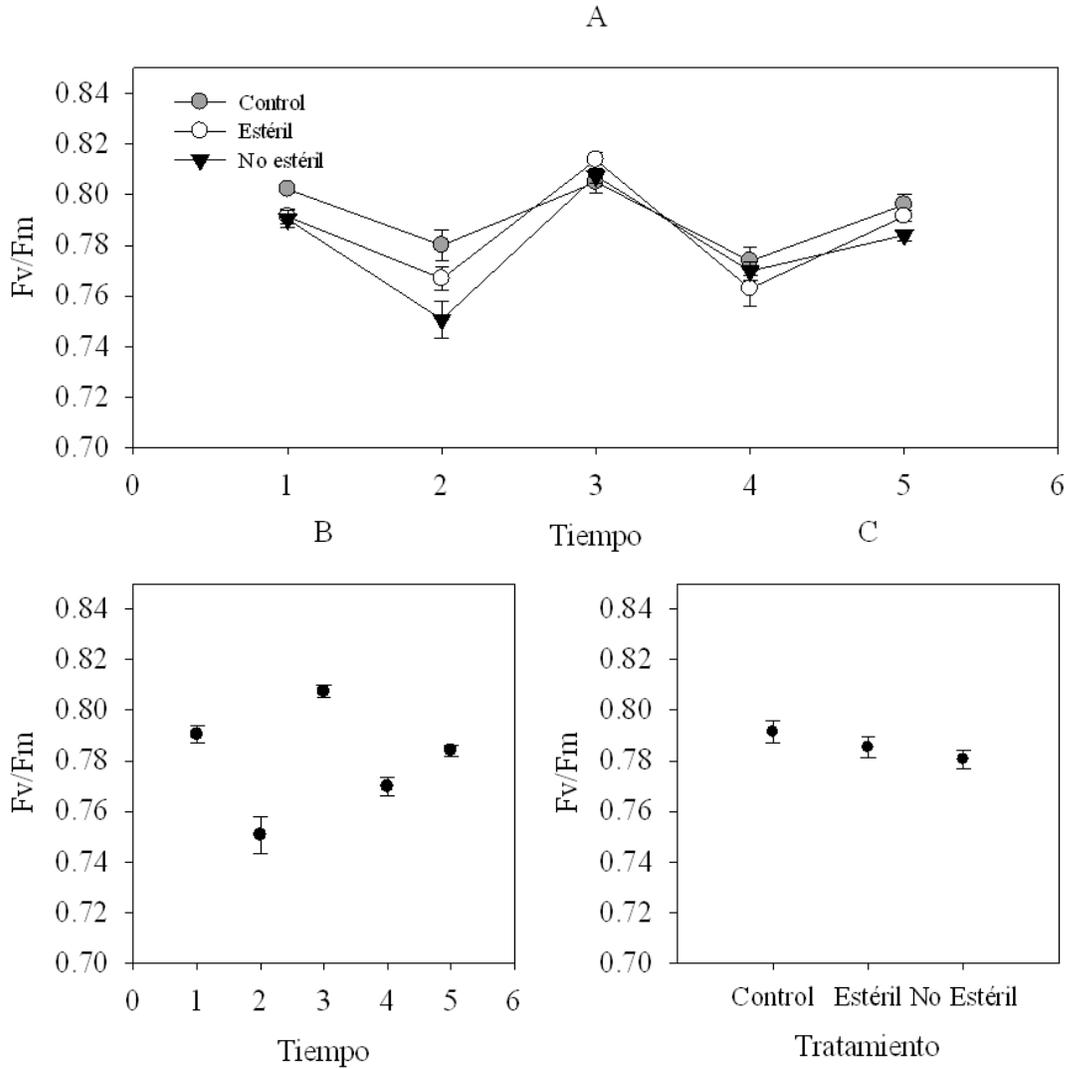


Figura 19.- Valor F_v/F_m obtenido del análisis de fluorescencia de la clorofila *a*. **A**; valor promedio de las plantas de los distintos tratamientos en los tres tiempos ($F_{(8,125)} = 1.1$; $P < 0.3$); **B**, valor promedio de F_v/F_m en cinco tiempos de todas las plantas del experimento ($F_{(4,125)} = 22.4$; $P < 0.000001$), **C**; Valor promedio del índice F_v/F_m de las plantas por tratamiento ($F_{(2,125)} = 2.9$; $P < 0.5$). Los datos se obtuvieron de 4 plantas con dos mediciones cada una ($N = 140$). Se realizó un ANOVA de 2 vías con prueba de Tukey.

DISCUSIÓN

Se presenta a continuación la discusión del análisis de los resultados obtenidos, se ha dividido en dos secciones, la primera de ellas se compone del análisis de crecimiento de los tres experimentos llevados a cabo, y en la segunda sección se discuten los resultados del análisis de fluorescencia de la clorofila *a* durante el ciclo de vida de la planta y con los mismos tratamientos.

Crecimiento Relativo de *Fagopyrum esculentum*

Con respecto al efecto de estrés hídrico sobre el crecimiento relativo de *Fagopyrum*, uno de los resultados más importantes de esta prueba fue que se observó un 100% de sobrevivencia de las plantas, incluso después de un período de 15 días de sequía. Contrario a lo que Delperée, *et al.* (2003) reportaron en su estudio en el que mencionan que en el trigo sarraceno después de 27 días de suspensión del riego tuvieron un 100 % de mortalidad, cabe señalar que el estrés, los autores, lo impusieron en una fase de crecimiento vegetativo temprano; cotiledones desarrollados. La mortalidad de las plantas de *F. esculentum*, se ha sugerido que se presenta con mayor frecuencia cuando el estrés hídrico se aplica en una etapa reproductiva temprana (Cawoy, *et al.*, 2006). En nuestro experimento, los tratamientos de $\frac{1}{2}$ y $\frac{1}{4}$ de capacidad de campo se iniciaron cuando las primeras dos hojas verdaderas estaban completamente desarrolladas (crecimiento vegetativo) y la suspensión total de riego en el ensayo de sequía se inició en una etapa reproductiva avanzada (primordios de flor claramente notorios). Estos tiempos de imposición del estrés pudieron haber favorecido la sobrevivencia de los individuos del presente estudio. Se observó también que el crecimiento vegetativo de las plantas sometidas a estrés severo (sequía) tras un riego de recuperación, se recobra hasta alcanzar un crecimiento similar a las plantas que crecieron bajo un régimen de $\frac{1}{2}$ de CC (Figura 11).

Sin embargo, es importante mencionar que aunque en este trabajo, el crecimiento vegetativo de las plantas sometidas a sequía se recuperó, Slawinska y Obendorf (2001) reportan que la fertilidad del trigo sarraceno se afecta durante un estrés hídrico (tres días de suspensión de riego en la primera semana de floración), de tal manera que se produce el mismo número de flores pero disminuye el número de semillas formadas.

En este trabajo no se evaluó el número de semillas formadas, no obstante, cabe señalar que la biomasa de flores en las plantas sometidas a un estrés a largo plazo (15 días de sequía y permanencia de una CC a $\frac{1}{2}$ y $\frac{1}{4}$ hasta el final del experimento) disminuyó drásticamente (Biomasa de inflorescencias; control $1.43\text{g} \pm 0.019$, $\frac{1}{2}$ CC $0.71\text{g} \pm 0.005\text{g}$, $\frac{1}{4}$ CC $0.37\text{g} \pm 0.008\text{g}$ y sequía $0.79\text{g} \pm 0.010\text{g}$. Ver Figura 11).

Con respecto a los parámetros de crecimiento evaluados, se observó que las hojas de las plantas sometidas a los tratamientos de deficiencia hídrica presentaron una mayor área foliar específica (SLA) y un aumento en la proporción de área foliar (LAR) con respecto a las plantas del control (Figura 12). Este aumento en SLA y LAR sugiere que las hojas de las plantas estresadas adquirieron menos biomasa pero se expanden más para ganar área fotosintética. Sin embargo, el total de área foliar por planta disminuyó sobretodo en el tratamiento de $\frac{1}{4}$ CC. Este resultado concuerda con lo que Delperée, *et al.* (2003) reportaron en su trabajo, en el que privaron a *F. esculentum* de riego hasta el final de su experimento (27 días), en él, afirman que el área fotosintética por planta disminuye por efecto del estrés hídrico, lo cual era de esperarse al tomar en cuenta que las hojas son el órgano por el que las plantas pierden mayor cantidad de agua. Así las plantas sometidas a sequía en nuestro experimento, después de un riego de recuperación tuvieron los recursos necesarios para aumentar su área fotosintética y biomasa en hojas.

Si bien Campbell (1997) reporta que *F. esculentum* crece en suelos pobres en nutrientes, no se encontraron en la literatura estudios realizados con esta especie en donde se evalúe el umbral de tolerancia o las respuestas que el trigo sarraceno pudiera presentar a la deficiencia de nutrientes. No obstante, se sabe que el suministro de urea no afecta el crecimiento del trigo sarraceno y que por el contrario, el uso de nitrato de amonio si aumenta el rendimiento de las cosechas (Ganyushina, 1972; Ganyushina y Lazarchik 1972).

La falta de información en este tema sobre una especie importante de cultivo agrícola como lo es *F. esculentum* es lo que hace a este estudio tan importante, pues aporta información sobre las respuestas del trigo sarraceno a bajos y nulos niveles de nitrógeno. En relación con el crecimiento de las plantas con deficiencia de N, el resultado más relevante fue la sobrevivencia de las plantas que crecieron sin este elemento. Aunque se presentó esta

respuesta, es necesario resaltar que la asignación de biomasa, así como las tasas de crecimiento absolutas y relativas (AGR y RGR respectivamente) fueron de aproximadamente el 25% con respecto a las plantas del tratamiento control (Figura 14).

Referente a la disminución de la tasa de crecimiento, Sanclemente y Peña (2008) encontraron que en *Ludwigia decurrens* (Onagraceae), las bajas concentraciones de nitrógeno disminuyen la tasa de crecimiento, al igual que lo reportan Broadley, *et al.* (2000) para *Lactuca sativa* (lechuga, Asteraceae), y la proporción del peso foliar (LWR). En el presente experimento con *F. esculentum*, se observó un aumento de LWR de 23% lo que indica que se destina una mayor cantidad de biomasa a los órganos fotosintéticos.

Por otra parte, se observó en *F. esculentum* una disminución en la biomasa radical en las plantas de los tratamientos con deficiencia de N; este resultado es contradictorio con lo reportado en otros trabajos con distintas especies. Por ejemplo, North, *et al.*, (2009) observaron que la respuesta morfológica de *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) en un ambiente con reducida disponibilidad de N fue generar la misma cantidad de biomasa en raíz, pero con numerosas raíces secundarias y más largas. Doncheva, *et al.*, (2001) encontraron que en plantas de *Capsicum annuum* (Solanaceae) con deficiencia de nitrógeno la respuesta fue un aumento en la asignación de biomasa a la raíz. Una posible respuesta a este comportamiento inesperado que se observó en las plantas de trigo sarraceno del presente trabajo, al no aumentar la biomasa del órgano encargado de la absorción de nutrientes (raíz), es que puede existir una remobilización del nitrógeno almacenado en los cotiledones al interior de la planta para ser usado en otros órganos, por ejemplo las hojas (Broadley, *et al.*, 2000).

Efecto del estrés hídrico y nutricional en el análisis de Fluorescencia de la clorofila *a*

Como se mencionó en la sección de la introducción, los factores de estrés pueden afectar la eficiencia del proceso fotosintético, alterando la capacidad de una planta de producir los carbohidratos necesarios para su crecimiento y desarrollo. Las reacciones en cascada de la fotosíntesis inician con un paso clave; la distribución y disipación de la energía lumínica,

por lo que un aumento en una de las vías resulta en un decremento de la otra. Así, la fluorescencia de la clorofila *a* es una herramienta que permite conocer cuánta energía no es utilizada en las reacciones fotosintéticas, y permite estimar si existe energía que se disipa en el proceso. La proporción entre el coeficiente de fluorescencia variable y la fluorescencia máxima (F_v/F_m) de una planta sana, en condiciones ambientales estables, es de aproximadamente 0.83, por tanto, un valor menor de este parámetro es una prueba de que existe una falla en la absorción de energía por parte de los fotosistemas, principalmente el fotosistema II.

En el presente estudio se observó que al trigo sarraceno tanto el estrés hídrico severo (sequía) (Figura 13), como el crecer en un suelo natural pobre en nutrientes (Figura 19) modifica la fluorescencia de la clorofila *a*, disminuyendo la eficiencia del fotosistema II. En cambio, en el análisis de los resultados concernientes a la medición y evaluación de este parámetro, en cada uno de los experimentos realizados, se mostró que mantener el sustrato incluso a $\frac{1}{4}$ de CC, así como limitar a las plantas de nitrógeno y fósforo no modifica la eficiencia fotosintética del PSII de los individuos. No obstante este resultado y dada la disminución del crecimiento de los individuos, se puede sugerir que exista un ajuste o alteración en el metabolismo de las plantas, el cual se refleja en una disminución del crecimiento y que no necesariamente esté relacionado con el funcionamiento del PSII (que es el funcionamiento evaluado con el parámetro F_v/F_m). El proceso de la fotosíntesis involucra varios componentes que pueden ser dañados a causa del estrés dentro del cloroplasto como lo son; el PSII, el PSI, las plastoquinonas, citocromos, ATP sintasa, sin dejar de mencionar los sustratos y enzimas que participan no solo en el transporte de electrones, sino también en el ciclo de Calvin y Benson así como las rutas metabólicas de síntesis de otros componentes estructurales.

Cada uno de estos componentes puede afectarse por el estrés, asimismo cada uno de ellos son elementales para el crecimiento de las plantas y por ser reacciones en cadena o cascada, la falla, deficiencia o desnaturalización de alguna de estos componentes afectaría al final de la cadena la fijación de carbono en el ciclo de Calvin-Benson.

Por ejemplo, Campos, *et al.*, 2014 encontraron que en *Capsicum annum* (chile piquín) cuando es expuesto a estrés hídrico, el valor ideal de la relación Fv/Fm (0.83) puede verse afectado por daños en la plastoquinona (PQ), y dado que ésta es una molécula aceptora de electrones del PSII, la fluorescencia máxima puede aumentar como lo hizo probablemente *F. esculentum* cuando fue expuesto a sequía en nuestro experimento.

En los resultados observados en las plantas sometidas a déficit hídrico, y en los que no se observó una disminución del valor de Fv/Fm, pudo deberse al aumento de contenido de clorofila debido al estrés, pues Delperée, *et al.*, (2003) encontraron que al someter a *F. esculentum* a estrés hídrico aumenta el contenido de clorofila, con base en este fundamento, es posible sugerir que al haber más moléculas de clorofilas captadoras de luz, la cantidad de energía disipada disminuye y el valor de fluorescencia máxima no incrementa y por tanto el parámetro Fv/Fm no se afecta.

Por otra parte, también es necesario tomar en cuenta el cierre estomático, por ejemplo, en otras especies sometidas a estrés hídrico como papa y tomate (Havaux, 1992) o como el chile piquín (Campos, *et al.*, 2014), los autores afirman que el cierre de los estomas es una de las principales razones del crecimiento raquítrico de las plantas.

En las plantas de *F. esculentum* que crecieron con reducida y total deficiencia de nitrógeno, no se observó una disminución del parámetro evaluado Fv/Fm. En un estudio realizado con plantas de *L. decurrens* crecidas a bajas concentraciones de N tampoco se observó una reducción significativa del parámetro Fv/Fm (Sanclemente y Peña, 2008), y la misma respuesta se presentó en el experimento con lechugas con reducida disponibilidad de N que presentaron Broadley, *et al.* (2000), estos autores mencionan que la disminución en el crecimiento de las plantas no se debe a daños en el aparato fotosintético, o a la falta de enzimas fotosintéticas, sino que se atribuye a la baja conductancia estomática que reduce la asimilación de carbono.

Con respecto a las fluctuaciones en la relación Fv/Fm que se encontraron en los distintos tiempos de medición y que no pudieran estar directamente asociados al estrés aplicado, no es posible atribuir esta respuesta a las condiciones naturales de luz en los invernaderos,

pues Gaberščik, *et al.* (2002) observaron que no se producen cambios en la relación Fv/Fm cuando *F. esculentum* es expuesto a distintas condiciones de luz (alta, mediana y baja irradiación) incluso durante 4 semanas, además explican que una baja eficiencia fotosintética en etapas tempranas de desarrollo se asocia a la baja concentración de enzimas y proteínas que participan en la fotosíntesis. Sobre esta información se sugiere además para las etapas de desarrollo posteriores, que como la luz no afecta el parámetro Fv/Fm y las plantas crecieron bajo las mismas condiciones ambientales, tal vez estos patrones de comportamiento se deban a variaciones en la temperatura ambiental.

Con los resultados obtenidos del presente trabajo, fue posible observar el comportamiento de *Fagopyrum esculentum* Moench ante condiciones severas de estrés y su respuesta en términos generales fue de supervivencia. Como fue establecido en el planteamiento del experimento, las condiciones estresantes modifican el crecimiento del trigo sarraceno y la reducción del crecimiento se intensifica cuando la severidad del estrés aumenta; esto como ya se mencionó, es debido a la baja incorporación de CO₂ por el cierre estomático tanto en estrés hídrico como en ausencia de nutrientes, además, *F. esculentum* disminuye el peso de sus hojas pero distribuye la biomasa de éstas lo más posible para ganar mayor área fotosintética. En los casos donde la eficiencia de la fotosíntesis no se ve afectada en el parámetro evaluado de Fv/Fm, se puede sugerir que el contenido de clorofila pudiera ser alto y aumentar así la concentración de los aceptores de electrones, lo que ayudaría a un uso eficiente de la energía y por el contrario, se podría atribuir un aumento de la fluorescencia de la clorofila al daño de estos complejos cosechadores de luz o una falta de enzimas y proteínas, a un aumento de temperatura en las hojas debido al cierre estomático.

Si bien como se mostró en este trabajo, *F. esculentum* es capaz de sobrevivir sin ninguna adición de nitrógeno y soporta 15 días de suspensión de riego, hay dos puntos de suma importancia que se deben tomar en cuenta: 1) Se ha reportado que el estrés hídrico afecta la capacidad reproductiva de esta especie, lo que no sería benéfico si el objetivo es obtener al final del ciclo de vida grandes cosechas de semillas. 2) Antes de proponer con seguridad esta especie para el campo mexicano, se deben realizar estudios sobre el comportamiento en campo del trigo sarraceno, pues al adaptarse tan bien a ambientes estresantes podría fácilmente desplazar las especies nativas. Si bien el presente estudio es pionero en la

evaluación de las respuestas de *F. esculentum* a umbrales de tolerancia a deficiencia de nutrimentos, es en estos últimos puntos donde puede focalizarse un nuevo campo de estudio y donde se abre un campo a la investigación, pues algunos estudios que ayudarían a comprender de manera más amplia estas respuestas observadas en el trigo sarraceno como lo son: el efecto de la temperatura en el crecimiento y actividad fotosintética, las respuestas de los diferentes tipos de estrés en distintas etapas de desarrollo, probar los umbrales de deficiencia de otros elementos esenciales, el comportamiento de *F. esculentum* en interacción con especies nativas mexicanas, el crecimiento y producción en un campo agrícola, y un sinfín de probables estudios que ofrezcan información para conocer las respuestas de ésta y otras especies de cultivo agrícola que procuren el campo mexicano.

CONCLUSIONES

Con base en los experimentos realizados, es posible afirmar que *Fagopyrum esculentum* Moench sobrevive a condiciones adversas como es la reducida disponibilidad de agua y las bajas concentraciones de nutrientes, asimismo los tratamientos más severos disminuyen en mayor medida el crecimiento de las plantas de trigo sarraceno.

Las plantas sometidas a sequía tras un riego de recuperación son capaces de recuperar su crecimiento y actividad fotosintética, como si hubiesen mantenido la humedad de $\frac{1}{2}$ de capacidad de campo en el sustrato.

El funcionamiento del aparato fotosintético sólo se vio afectado por la sequía severa.

Las plantas crecen, sobreviven y florecen aunque con un crecimiento raquítico sin algún suministro de nitrógeno.

BIBLIOGRAFÍA

1. Assef, P. J., Salamanca, P. E., & González, T. C. (2007). Efecto del nitrógeno y la irradiación en la eficiencia fotosintética del Anamú *Petiveria alliacea* (Phytolaccaeae). *Academia Colombiana de Ciencias*, 118(31), 49-55.
2. Avedaño, A., Molina, G., Trejo, L., López, C., & Cadena, I. (2008). Respuesta a altos niveles de estrés hídrico en maíz. *Agronomía Mesoamericana*, 19(1), 27-37.
3. Broadley, M. R., Escobar-Gutiérrez, A. J., Burns, A., & Burns, I. G. (2000). What are the effects of nitrogen deficiency on growth components of lettuce? *New Phytologist*, 147, 519-526.
4. Buchanan, B., Gruissem, W., & Jones, R. L. (2000). *Biochemistry and Molecular Biology of Plants* (2 ed.). Rockville, Estados Unidos: American Society of Plant Biology.
5. Campbell, C. G. (1997). *Buckwheat. Fagopyrum esculentum Moench. Promoting the conservation and use underutilized neglected crops*. Italia: 19. Institute of Plants genetics and Crop Plant Reserch, Gatersleben/International Plant Genetic Resources Intitute.
6. Campos, H., Trejo, C., Peña-Valdivia, C. B., García-Nava, R., Conde -Martínez, V., & Cruz-Ortega, R. (2014). Stomatal and non-stomatal limitaciones of bell pepper (*Capsicum annuum* L.= plants under water stress and re-watering: Delayed restoration of photosynthesis during recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 98, 56-64.
7. Cawoy, V., Ledent, J.-F., Kinet, J.-M., & Jacquemart, A.-L. (2009). Floral Biology of Common Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *The European Journal of Plant Science and Biotechnology*, 3(Número especial 1), 1-9.

8. Cawoy, V., Luttsa, S., & Kineta, J. (2006). Osmotic stress at seedling stage impairs reproductive development in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Physiologia Plantarum*, 128, 689-700.
9. Chinnusamy, V., Schumaker, K., & Zhu, J.-K. (2004). Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signalling in plants. *Journal of Experimental Botany*, 395(55), 225-236.
10. Delpérée, C., Kinet, J. M., & Lutts, S. (2003). Low irradiance modifies the effect of water stress on survival and growth-related parameters during the early developmental stages of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Physiologia Plantarum*, 119, 211-220.
11. Doncheva, S., Vassileva, V., & Ignatov, G. P. (2001). Influence of nitrogen deficiency on photosynthesis and chloroplast ultrastructure of pepper plants. *Agricultural and food Science in Finland*, 10, 59-64.
12. Epstein, E., & Bloom, A. J. (2005). *Mineral Nutrition of Plants: principles and Perspectives*. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
13. Gaberščik, A., Vončina, M., Trošt, T., Germ, M., & Björn, L. O. (2002). Growth and production of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) treated with reduced, ambient, and enhanced UV-B radiation. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 66, 30-36.
14. Ganyushina, E. V. (1972). Effect of urea on crop and biochemical processes of buckwheat. *Vestnik Moakovskogo Univeraiteta, Biologiya I Pochvovedenie*, 27, 102-105.
15. Ganyushina, E. V., & Lazarichk, V. M. (1972). Effect of ammonium nitrate on yield and quality of buckwheat. *Vestnik Moakovskogo Univeraiteta, Biologiya I Pochvovedenie*, 27, 95.

16. González, M., Perales, V. H., & Salcedo, A. M. (2008). La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de las plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica*, 27(4), 119-129.
17. Havaux, M. (1992). Stress Tolerance of Photosystem II in vivo: Antagonistic Effects of Water, Heat and Photoinhibition Stresses. *Plant Physiology*, 100, 424-432.
18. Hickey, M., & King, C. (2005). *the Cambridge Illustrated Glossary of Botanical Terms*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge, University Press.
19. Hoare, R. (1996-2012). *WordClimate*. Recuerado el 2012 25-Mayo de <http://www.worldclimate.com/>
20. Hunt, R., Causton, D. R., Shipley, B., & Askew, A. P. (2002). A Modern Tool for Classical Plant Growth Analysis. *Annals of Botany*, 90(4), 485-488.
21. Jones, H., Stoll, M., Santos, T., de Sousa, C., Chaves, M., & Grant, O. (2002). Use of infrared thermography for monitoring stomatal closure in the field: application to grapevine. *Journal of Experimental Botany*, 378(53), 2249-2260.
22. Krause, G. H., & Weiss, E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of plant physiology and plant molecular biology*, 42, 313-149.
23. Lambers, H., Stuart, C., & Pons, T. (1998). *Plant physiological ecology*. Estados Unidos: Springer- Verlag.
24. López, R., Arteaga, R., Vázquez, P., López, C., & Sánchez, C. (2009). Índicje de estrés hídrico como un indicador del momento de riego en cultivos agrícolas. *Agricultura Técnica en México* , 35(1), 97-111.

25. Márquez G., J., Collazo-Ortega, M., Martínez Gordillo, M., Orozco-Segovia, A., & Vázquez-Santana, S. (2013). *Biología de angiospermas* (1 ed.). Distrito Federal, México: UNAM, Facultad de Ciencias: Coordinación de la Investigación científica.
26. Marschner, H. (1986). *Mineral Nutrition of Higher Plants* (2 ed.). Inglaterra: Academic Press Limited.
27. Martínez, R. A. (2013). Efecto del aluminio en el crecimiento relativo, tasa fotosintética, y asociación con cristales de oxalato durante durante el ciclo de vida de *Fagopyrum esculentum* Moench (Poligonaceae). Ciudad de México.
28. Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(34), 659-668.
29. North, K. A., Ehltling, B., Koprivova, A., Rennenber, H., & Kopriva, S. (2009). Natural variation in *Arabidopsis* adaptation to growth at low nitrogen conditios. *Plant Phhysiology and Biochemistry*, 47, 912-918.
30. PROTA. (n.d.). *Africa Plant Resources of Tropical*. Retrieved 2013 йил 23- Noviembre from <http://www.prota4u.info/>
31. Reiss, C. (1994). *Experiments in Plant Physiology*. Estados Unidos: Prentice Hall.
32. Sanclemente, M. A., & Peña, E. J. (2008). Crecimiento y eficiencia fotosintética de *Ludwigia decurrens* Walter (Onagraceae) bajo diferentes concentraciones de Nitrógeno. *Acta Biológica Colombiana*, 13(1), 175-186.
33. SEMARNAT. (2002 31-Diciembre). Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000 que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos, estudio, muestreo y análisis. México.
34. SEMARNAT. (2012). Recuerado el 2013 28-06 de: http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe_04/03_suelos/index_suelos.html

35. Shen, R., & Ma, F. J. (2001). Distribution and mobility of aluminium in an Al-accumulating plant, *Fagopyrum esculentum* Moench. *Journal of Experimental Botany*, 361(52), 1683-1687.
36. Shen, R., Ma, F., Jian, & Kyo, M. (2002). Compartmentation of aluminium in leaves of an Al-accumulator, *Fagopyrum esculentum* Moench. *Planta*, 215, 394-398.
37. Slawinska, J., & Obendorf, R. L. (2001). Buckwheat seed set in planta and during in vitro inflorescence culture: Evaluation of temperature and water deficit stress. *Seed Science Research*, 11, 223-233.
38. Strasser, R. J., Srivastava, A., & Tsimilli-Michael, M. (2000). The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic sample. In M. Yunus, U. Pathre, & P. Mohanty, *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation* (pp. 443-480). Inllaterra: Taylor and Francis.
39. Taiz, L., & Zeiger, E. (2010). *Plant physiology* (5 ed.). Estados Unidos: Sinauer Associates, Inc.
40. Thahir, I., & Farooq, S. (1988). Review article on buckwheat. *Fagopyrum*, 8, 33-53.
41. Valiente, Ó. M. (2001). Sequía: definiciones, tipologías y métodos de cuantificación. *Investigaciones Geográficas*, 26, 59-80.
42. Voet, D., & Voet, J. (2006). *Bioquímica* (3 ed.). Argentina: Panamericana.
43. Watanabe, M. (1998). Catechins as Antioxidants from Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) Groats. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 46, 839-845.
44. WRB., I. G. (2007). Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. (103), *Primera actualización*. Italia: FAO.

