

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

27  
2º.

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA



**PRODUCCIÓN DEL GIRASOL  
(*Helianthus annuus* L.)  
EN FUNCIÓN DEL TAMAÑO DE  
LA FUENTE DE FOTOSINTATOS**

LO HUMANO  
EJF  
DE NUESTRA REFLEXION

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

**B I O L O G O**

**P R E S E N T A :**

**CÉSAR MIGUEL MEJÍA BARRADAS**

MEXICO, D. F.

1998

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

262872



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

---

*Toda nuestra ciencia,  
comparada con la realidad,  
es primitiva e infantil...  
y sin embargo es lo más preciado que tenemos.*

*Albert Einstein  
(1887-1955)*

---

# DEDICATORIA

Antes que nadie, a mi pequeño César, con todo mi amor, pues, el esfuerzo dedicado a este trabajo es por y para él, a quien le deseo no le falte nunca una luz en la oscuridad, con la cual atravesase las paredes como si fueran de papel y su vista alcance horizontes más lejanos.

Con toda justicia a Angeles, mi amada esposa, pues, con ella he compartido sueños e inquietudes. Para ella, con quien he construido nuestro proyecto de vida; con ella con quien he pasado dichas y sinsabores, a quien le he robado sus horas de sueño y he descuidado en mi locura por llegar a cumplir éste, mi objetivo personal, por la necesidad de hacerme de un método científico con el cual enfrentarme al mundo que me rodea con el afán insaciable de conocerlo, entenderlo, interpretarlo y transformarlo. No puedo otra cosa que decirle que: en esta mi visión, es éste mi tributo que le hago y le rindo; que es esto parte de mi lucha que cada día enfrente buscando la mejor respuesta a la realidad concreta e inmediata y cuyo eje donde giran mis reflexiones, convicciones, anhelos, valores y acciones es siempre: Angeles, la mujer que da estímulo a mi vivir.

A J. Cousteau y C. Sagan, los dos principales hombres que hicieron de la ciencia su modo de ver, pensar y actuar. Esos personajes que inspiraron mis pensamientos, orientando mi quehacer científico y profesional. A ellos que me incitaron a reflexionar, a dudar de modo razonado, a expandir y moldear mi capacidad de asombro. Con ellos aliné mi interpretación del mundo por medio de la racionalidad y los sentidos, logrando una congruencia de mis pensamientos y actitudes con respecto a la ciencia.

Merecidamente a mi madre, Tere, y a mi padre, César, a quienes les debo mucho de lo que soy, con su cariño y comprensión mostrados en su total apoyo y el criterio amplio hacia mis decisiones, no obstante sus consejos y orientaciones que agradezco y valoro mucho.

De modo muy especial, a mi padre, quien aunque no tuvo la suficiente instrucción escolar, siempre la valoró, y aunque no contó con la afortunada gracia de acercarse lo suficiente a la ciencia, como a él hubiera deseado, siempre fue un crítico de lo que le rodeaba y veía, con una gran capacidad de asombro e interpretación: un gran autodidacta. Es él quien sembró en mí la semilla científica, la chispa de maravillarme con todas esas cosas cotidianas y de preguntarme siempre un porqué, es él quien me introdujo a la lectura y me acercó a grandes personajes como: Darwin, Marx y Freud. Sin esto, todo lo demás se hubiera imposibilitado.

---

## RESUMEN

El presente trabajo manifiesta la importancia de los fotosintatos para el desarrollo de la planta y su rendimiento. Muchas veces, la fuente de fotosintatos es reducida por diversos factores bióticos y / o abióticos que colocan en un estado de estrés a la planta. De este modo, nace la intención de evaluar el efecto que tiene la reducción de dicha fuente en la producción de biomasa del girasol y del rendimiento de aquenios, para ello se diseñó un experimento en bloques al azar con ocho tratamientos y cuatro repeticiones. Así, a la aparición del capítulo, cada planta se dividió en tres estratos foliares (inferior, medio y superior) de tal modo que se les eliminó las hojas de uno, dos o tres estratos dando ocho combinaciones de tratamientos. Las variables estudiadas fueron: la producción de biomasa (peso seco del vástago,  $g\ m^{-2}$ ), el índice de cosecha y el rendimiento (peso del aquenio,  $g\ m^{-2}$ ), sus componentes y el contenido de aceite del aquenio (%).

Los resultados indican que la reducción de la fuente de fotosintatos y la posición de las hojas eliminadas disminuyen la biomasa y el rendimiento. La reducción en este último fue más severo conforme las hojas defoliadas se encontraban en una posición más superior y también en cuanto más fuerte es el grado de defoliación, ya sea por el número de hojas defoliadas o por el tamaño del área foliar removida. Esto significó que entre más superior se encontrara la hoja, mayor es su contribución al desarrollo y rendimiento de las estructuras reproductivas.

## SUMMARY

The present work reveal the importance of the photosynthates for the development of the plant and their yield. Many time, the source of fotosynthates is reduced for diverse factors biotics and / or abiotics that places in a state of stress to the plant. Thereby it are born the intention of evaluating the effect that has the reduction of photosynthetic source in the production of sunflower and of the yield of seed; for it design a experiment in blocks at random with eight treatments and four repetitions. So, to the apparition of the capitulum, the canopy of each plant was divided in three stratums: botton, middle and upper; of like manner that it eliminated the leaves of one, two or three stratums, giving eight combinations of treatments. The variables studied was the production of biomass (dry weight shoot,  $g\ m^{-2}$ ), the harvest index and the seed yield (dry weight seed,  $g\ m^{-2}$ ), its componets and the contened of oil of seed (%).

Results indicate that the reduction of the source of photosynthates and the position of the removed leaves decrease the biomass and the yield. The seed yield reduction was more severe when all the leaves of the upper stratum were removed. This mean that the contribution of this leaves for the seed yield is more significative.

---

# ÍNDICE

## RESUMEN

## SUMMARY

## ABREVIATURAS

## INTRODUCCIÓN .....5

## OBJETIVOS .....8

## HIPÓTESIS .....9

## ANTECEDENTES .....10

EL GIRASOL: UNA PLANTA DE GRAN INTERÉS	10
DESCRIPCIÓN TAXONÓMICA	14
CARACTERÍSTICAS BOTÁNICAS DEL GIRASOL	14
LA RELACIÓN FUENTE - DEMANDA DE FOTOSINTATOS Y EL TAMAÑO DE LA FUENTE	18

## MATERIALES Y MÉTODOS .....24

FASE DE CAMPO	24
TRATAMIENTOS (VARIABLES EXPERIMENTALES) Y DISEÑO EXPERIMENTAL	25
OTRAS VARIABLES EN ESTUDIO	34
CONDICIONES CLIMÁTICAS DEL AÑO EXPERIMENTAL	36

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....38

DEFOLIACIÓN Y TAMAÑO DE LA FUENTE	38
NÚMERO DE NUDOS	39
CRECIMIENTO DEL CAPÍTULO	42
TRANSPIRACIÓN, TEMPERATURA DE LA HOJA Y RESISTENCIA A LA DIFUSIÓN	46
ESTIMACIÓN DE LA CLOROFILA FOLIAR	53
DISTRIBUCIÓN DE LA BIOMASA (MATERIA SECA)	55
BIOMASA (ACUMULACIÓN DE MATERIA SECA TOTAL)	60
EFFECTO DE LA DEFOLIACIÓN SOBRE EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES	62

## CONCLUSIÓN .....67

## REFERENCIAS .....68

---

## ABREVIATURAS

AF	área foliar
AFR	área foliar removida
cv.	cultivar ( <u>cultivated variety</u> ): variedad agronómica u hortícola
dde	días después de la emergencia de la plántula
dds	días después de la siembra de los achenios
ddt	días después de la aplicación de los tratamientos
DSH	diferencia estadística honesta
IAF	índice de área foliar
IC	intercambio de CO <sub>2</sub>
NPK	nitrógeno, fósforo y potasio (fertilizante)
pl.	plantas (unidad de cantidad)
R	etapa de desarrollo reproductivo de la planta
RD	resistencia a la difusión de gases en la hoja
r <sup>2</sup>	coeficiente de regresión lineal
TAN	tasa de asimilación neta (ganancia neta de productos asimilados por fotosíntesis, principalmente)
TF	tasa de fotosíntesis
TH	temperatura de la hoja
TT	tasa de transpiración
V	etapa de desarrollo vegetativo de la planta
var.	variedad

---

# INTRODUCCIÓN

Por su buena resistencia a la sequía y a las bajas temperaturas, su rusticidad y a que presenta una amplia área de adaptación a las zonas templadas, pero principalmente por su alto contenido de aceite comestible obtenido de los aquenios (comúnmente mal conocidos como semillas o granos) de la planta, el girasol es extensivamente cultivado <sup>[Robles, 1980]</sup>. Por ello su propagación agrícola se ha distribuido por todo el mundo, tomando especial importancia en Rusia y Estados Unidos, países en los que se ha intensificado su explotación, contrastando con lo que ocurre en México, de donde es originaria y se ha explotado ancestralmente sin ser lo suficiente consistente y consecuente en su aprovechamiento, pues, no se ha entendido su importancia ni su manejo en el Valle de México; ha faltado cierta visión en su enajenación, ya que se ha soslayado o menospreciado su cultivo, concentrando la actividad agroeconómica, política y social en otras especies. Lo cierto es que, si en otros lugares<sup>1</sup>, con condiciones más drásticas, su cultivo ha tenido éxito, la pregunta es ¿acaso en este valle, en donde se desarrolla con bastante abundancia en forma silvestre <sup>[obs. per., Padilla, 1986 y Rzedowski y Rzedowski, 1985]</sup>, no puede tener ese o más éxito?

Una de las intenciones de trabajar con el girasol es rescatarlo y reintroducirlo en la agricultura regional con lo cual se cuente con una alternativa agrícola potencialmente productiva que: amortigüe el deterioro ecológico, incremente y diversifique los ingresos y la calidad de vida del campesino al no tener que cosechar especies vegetales con mucha oferta en el mercado o con precios controlados o de garantía y de este modo que contribuya a la estabilización de la macroeconomía, lo cual coadyuva a reducir los problemas y las presiones sociodemográficas de las comunidades agrarias <sup>[Padilla, 1986; Toledo et al, 1988; Alba y Llanos, 1989]</sup>. No obstante, el éxito del cultivo del girasol se encuentra por un lado en el mejor entendimiento biológico, ecológico y agronómico de la especie, y por otro lado en la productividad que pueda alcanzar la especie, lo cual revierte en el interés del productor agrícola. Por ello, es necesario desarrollar programas de cultivo del girasol con lo que se pueda obtener técnicas de manejo y se pueda conocer y evaluar su impacto agrícola y su producción de aquenios, aceite y biomasa. En este sentido es importante entender qué y cuál es el rendimiento del girasol, qué variables afectan y cómo éstas impactan a la producción y a la planta misma, y cómo puede incrementarse la producción sin tener que deteriorar la calidad del producto, la plantación, de los recursos naturales y el ambiente.

Para entender lo que significa la producción del girasol, como en cualquier otra planta, es necesario hablar de la biomasa que, a partir de los recursos naturales (energía lumínica, agua, bióxido de carbono y nutrientes del suelo) e insumos suministrados (abonos, fertilizantes, pesticidas, etc.), se ha obtenido y

---

<sup>1</sup> Hace más de una década el girasol en México fue un producto de gran importancia, después ésta declinó; no obstante, en estos días a nivel mundial vuelve a recobrar interés por sus características.



---

acumulado en el ente biológico, que en un continuo espaciotemporal se ha desplazado unidireccionalmente desde un propágulo (aquenio) hasta la madurez de la planta (cuando la planta muere después de formar nuevos propágulos que trasciendan a un nuevo ciclo de vida).

La producción de biomasa del girasol es la materia que conforma a la planta y se encuentra distribuida en las distintas estructuras que se han diferenciado. De esta materia producida resulta de especial interés la fracción correspondiente al aquenio, pues sirve para obtener aceite comestible, por lo que agroeconómicamente el rendimiento del cultivo es determinado ya sea para esta fracción como para su derivado. Con el rendimiento se puede establecer la importancia y el impacto económico del cultivo y de este modo se pueden determinar los planes, programas y estrategias de manejo y explotación de la especie.

La planta para poder producir la biomasa correspondiente tiene que transformar la materia prima a su alcance (recursos naturales e insumos suministrados) a través de la fotosíntesis. Los elementos resultantes del metabolismo de este proceso son los fotosintatos (biomoléculas compuestas principalmente de carbohidratos <sup>[Salisbury y Ross, 1978; Gifford y Evans, 1981; Daie, 1985; Neyra, 1985; Albersheim, et al, 1988]</sup>) que en el flujo de la savia son dirigidos desde las estructuras fuente hacia otras estructuras donde son necesitadas y demandadas, estableciendo una relación fuente - demanda que no es otra cosa que una exportación o remisión de los elementos elaborados, asociados a las hojas maduras, y una importación o recepción de los mismos que presenta las raíces, meristemos, órganos de reserva y propagación, y hojas inmaduras y seniles para almacenarlos, consumirlos o transformarlos <sup>[Fanjul, 1978]</sup>.

La acumulación de biomasa en una estructura determinada depende de la ontogenia (situación morfofisiológica o estado de madurez anatómico y funcional específico, determinado genéticamente) de los órganos tanto demandantes como de los fuente, así como de la fenología (etapa del ciclo de vida) de la planta; sin embargo, la acumulación es también influida por la competencia interna entre sus órganos en crecimiento, especialmente entre las partes vegetativas y las reproductivas <sup>[Santos, 1984; Daie, 1985]</sup>. Esta relación es interesante para la agronomía pues, el entender como se da esto y como uno puede favorecer el rendimiento con el manejo de estos factores, implica un impacto tanto económico como social que puede tener el cultivo en estudio.

En el girasol, la fuente de fotosintatos se forma y crece durante todo su ciclo fenológico; cada órgano trae consigo ya todo un programa ontogénico que abarca desde crecer hasta morir, pasando por un periodo de madurez, en el cual sus procesos funcionales se encuentran en un punto de mayor expresión para producir fotosintatos y exportarlos o remitirlos a las estructuras demandantes determinadas por la competencia, dependiendo de la etapa fenológica y el la situación ontogénica tanto de los órganos fuente como de los demandantes <sup>[Salisbury y Ross, 1978]</sup>. De este modo, en un momento determinado del

---

desarrollo de la planta, las hojas presentan diferencias ontogénicas que, en el caso del girasol, se correlacionan con la posición de la fuente, lo cual es importante para la distribución y acumulación de biomasa, así como para el rendimiento de achenios y de aceite.

Es importante también entender que en la producción de biomasa y en los rendimientos de achenios y de aceite la relación entre la fuente y la demanda de fotosintatos son importantes el tamaño y la actividad de la fuente, pues, determinan la capacidad de producción y almacenamiento de fotosintatos. En la práctica agrícola es normal el pretender aumentar el rendimiento de la producción de cierta fracción de biomasa vegetal acumulada en determinadas estructuras (el achenio en el caso del girasol), por lo que una estrategia es manipular la relación fuente - demanda. Con este fin, es común que la fuente y otras estructuras demandantes de fotosintatos (ontogénicamente no necesarias para el desarrollo de los órganos deseados) sean removidas o reducidas para direccionar el flujo de nutrientes y mantener un balance que favorezca el crecimiento en número y peso de las partes interesantes de la planta.

La reducción del tamaño de la fuente de fotosintatos y su efecto en la producción del girasol es un factor que se estudia en diversas especies como el maíz y el frijol, y debe extenderse a otros cultivos para entender mejor su manejo y planeación agrícola. Estos estudios son importantes, pues, la defoliación, como algunas otras causas de estrés, pueden darse en la realidad de modo natural o por intervención del hombre directa (cuando se quiere defoliar para conseguir un fin específico como: movilización de nutrientes dentro de la planta, forzadura de la floración, etc.) o indirectamente (al provocar la defoliación de modo colateral cuando, por ejemplo, se aplica fertilizante) y tanto intencional como sin intención alguna, con lo que se impacta negativa o positivamente, según sea el caso, al cultivo y su entorno. Y es que la defoliación ocurre principalmente ya sea por granizadas, heladas o sequías, por agentes químicos presentes en el suelo, el agua y el aire; también por la acción de insectos fitófagos o por el ganado de pastoreo; aunque es práctica normal para algunos cultivos donde se cosecha la hoja por ser la estructura de interés (tabaco, okra, enequén, etc.) o sobre la cual se ejecuta o se deriva algún otro proceso (la cría de la cochinilla en el nopal o el gusano sobre el maguey).

---

## OBJETIVOS

En base a lo expresado en las anteriores líneas, el presente trabajo evaluó la producción de biomasa y el rendimiento de achenios y de aceite de la variedad Victoria del girasol (*Helianthus annuus* L.) en función del tamaño y ontogenia de la fuente de fotosintatos presente en la planta. Para este objeto fueron planteados y realizados los siguientes **objetivos particulares**:

- 1.- Evaluar el efecto que el tipo y grado de reducción y la ontogenia de la fuente de fotosintatos ejercieron sobre condiciones y fenómenos involucrados con la actividad fotosintética: transpiración, temperatura de la hoja, resistencia a la difusión de los gases y niveles de clorofila presentes en las hojas.
- 2.- Evaluar el efecto que tuvo la reducción de la fuente de fotosintatos, dada al inicio de la floración, sobre la producción de biomasa y los rendimientos de achenios y de aceite.
- 3.- Evaluar el efecto presentado por la posición (ontogenia) de la fuente de fotosintatos reducida y remanente, experimentadas al inicio de la floración, sobre la producción de biomasa y los rendimientos de achenios y de aceite.

---

# HIPÓTESIS

En concordancia a lo anterior las **hipótesis de trabajo** que rigieron la investigación que aquí se desarrollo, son:

- 1.- Tanto el tipo y grado de la disminución como la posición de la fuente de fotosintatos alteran la tasa de fotosíntesis estimulando los procesos fisiológicos relacionados, debido a una mayor exposición de la fuente remanente en la planta y a una creciente demanda de fotosintatos por las estructuras en desarrollo, especialmente las reproductivas, que en la competencia soslayan a las senescentes que también demandan.
- 2.- La reducción de la fuente de fotosintatos del girasol disminuye la producción y distribución de biomasa, así como los rendimientos de aquenios y aceite.
- 3.- La producción de biomasa y principalmente el rendimiento de aquenios y aceite, dependen de la ontogenia y de la posición en el dosel de la hoja eliminada, esto es, que dependen en mayor grado de la actividad fotosintética de las hojas superiores del follaje en razón de una mayor fuerza de demanda ejercida sobre éstas en contraste con la ejercida sobre estratos inferiores.

# ANTECEDENTES

## El girasol: una planta de gran interés

Entre las plantas de interés comercial que son objeto de estudio se encuentra el girasol (*Helianthus annuus* L.), planta anual terófito de origen americano<sup>2</sup> (de las grandes planicies de Norteamérica, aunque algunos la sitúan en la región del Perú [Padilla, 1986; Alba y Llanos, 1989]), es una planta que se conoce desde hace muchos años en México y existen evidencias de que las poblaciones indígenas comían sus aquenios tostados [Padilla, 1986]. La planta crece con distintos hábitos dependiendo de la variedad, distribuyéndose en la actualidad por todo el mundo; es altamente producida, como se puede ver en el cuadro 1, en países tales como Rusia [Alba y Llanos, 1989] y Estados Unidos [Alba y Llanos, 1989; Davison, 1992], ya sea para ornato [Padilla, 1986; Alba y Llanos, 1989] o para obtener sus aquenios (principal actividad económica), los cuales son muy apreciados en la industria aceitera por su alto contenido (entre 25 y 48 %, según Padilla, 1986) de aceite comestible de características muy especiales<sup>3</sup>: el rico contenido de vitamina E, la composición especial de grasas —poli-insaturadas, monoinsaturadas y saturadas— [Davison, 1992; Fessenden y Fessenden, 1983], el nulo contenido de colesterol (cuadros 2 y 3) y lo inodoro e insípido, cualidades que hacen de esta especie una de las más demandadas entre las oleaginosas comerciales.

**Cuadro 1.- Composición de la producción mundial de girasol** [Alba y Llanos, 1989]

LUGAR	%
Europa	21.9
URSS	28.0
Asia	18.3
Estados Unidos	8.5
América del Sur	16.8
África	4.2

<sup>2</sup> Se sabe que su origen es americano; sin embargo no hay un consenso del lugar real donde se encontró su núcleo de evolución y de dispersión natural. No obstante se afirma que su origen se encuentra tanto en México y en California como en otras regiones de los Estados Unidos (la zona árida del medio oeste, se extiende hacia el norte hasta Canadá). Se tiene evidencia de que llegó, como planta de ornato al principio, a Europa desde México, en donde ya era conocida por las culturas mesoamericanas [Padilla, 1986]. En la actualidad se encuentra ocupando toda Norte América; lo cierto es que el girasol comprende un amplio grupo de especies de plantas silvestres y variedades seleccionadas por el hombre distribuidas de modo natural por toda América y llevadas a todo el mundo, encontrando su dispersión principalmente entre los 25° y 45° de latitud norte.

<sup>3</sup> Información basada en una etiqueta comercial de aceite (marca *Capullo*) certificado por el Canola Council, en Canadá.

**Cuadro 2.- Composición de grasas en diversos aceites vegetales**

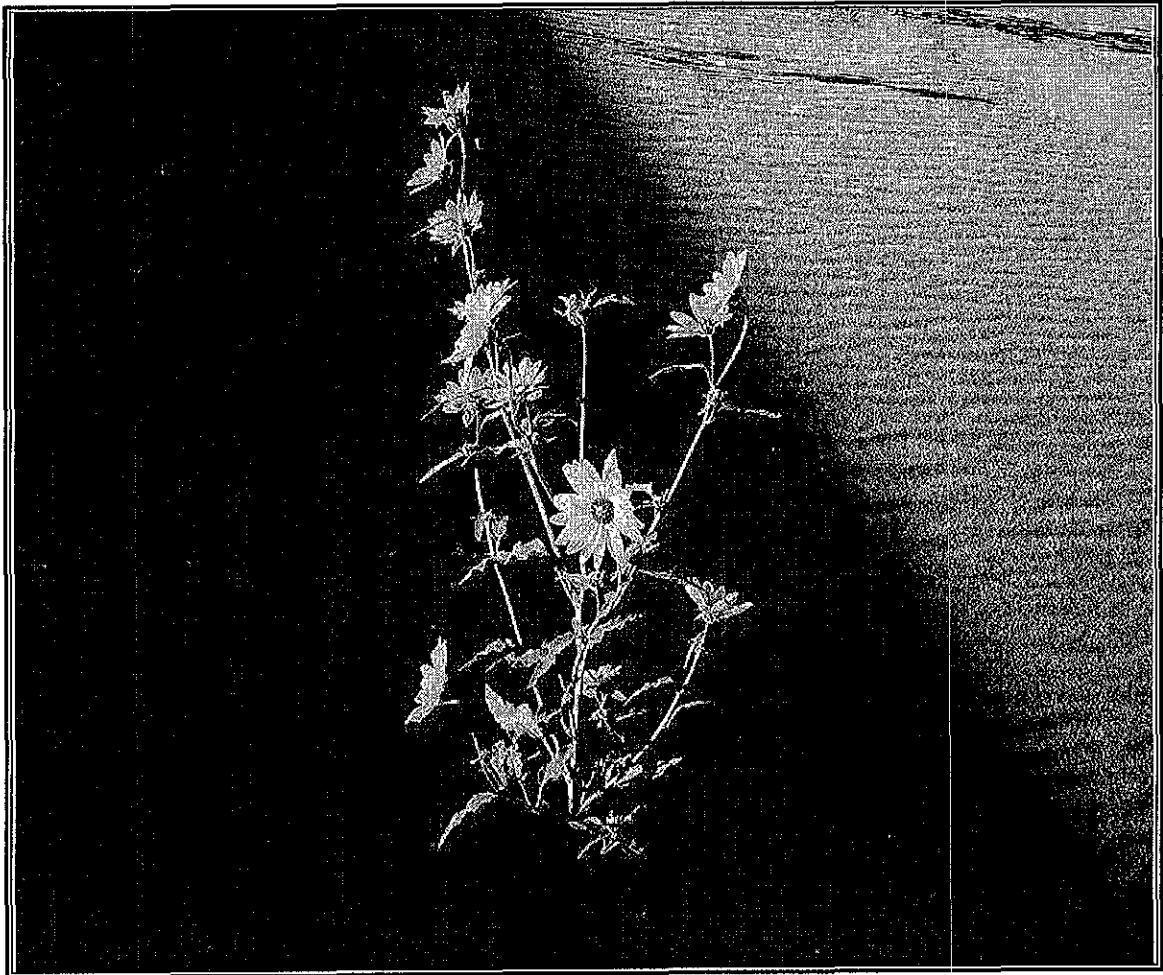
Espece	Saturados (%)	Poli-Insaturados (%)	Insaturados (%)	Colesterol (%)
Cánola	6	32	62	0
Girasol	11	69	20	0
Maíz	13	62	25	0
Oliva	14	9	77	0

Basado en una etiqueta impresa de aceite comercial (marca *Capullo*) con certificación del Canola Council, en Canadá.

**Cuadro 3.- Porciento de ácidos grasos que componen el aceite de seis cultivos vegetales de oleaginosas de importancia comercial** [Alba y Llanos, 1989]

Ácido graso	Oliva	Girasol	Cártamo	Soja	Colza	Colza cero Erúcico
Mirístico C14:0	tr. - 0.05	—	—	0.1	0.2 - 0.6	—
Palmitico C16:0	7 - 15	4 - 8	5 - 8	11.5-12	2.7 - 3	1.2
Palmitoleico C16:1	0.3 - 3.5	—	trazas	tr. - 0.4	—	—
Estearico C18:0	1.0 - 3.5	2 - 6	1 - 3	2.3 - 4.5	0.9 - 1.0	4 - 6
Oleico C18:1	69 - 85	25 - 40	12 - 16	21 - 34	11.6-13	56 - 65
Linoleico C18:2	4 - 12	50 - 70	75 - 80	49 - 59	9.8- 15.2	21 - 23
Linolénico C18:3	trazas	trazas	1 - 2	2 - 8.5	8 - 10.8	9 - 13
Araquídico C20:0	0.1 - 0.9	trazas	tr. - 0.1	7 - 10	0.8 - 1.5	tr. - 0.8
Eicosenoico C20:1	—	tr. - 0.5	—	—	11 - 12.5	tr. - 1.5
Behénico C22:0	—	—	—	—	tr. - 2	trazas
Erúcico C22:1	—	—	—	—	42.9- 57	tr. - 5

También son características importantes de la especie: la buena resistencia a la sequía (figura 1 y comparar con figura 2) y a las bajas temperaturas, la rusticidad y la amplia área de adaptación en las zonas templadas (cuadro 1), lo cual es observado en pocas variedades de otras especies de interés económico. [Padilla, 1986]



*Figura 1.-* Planta de girasol silvestre habitante del desierto, en donde la misma se ha adaptado a condiciones ambientales adversas como son las altas temperaturas e insolaciones, el estrés hídrico por agudos y prolongados déficits de humedad del suelo y la atmósfera lo cual conlleva a un aumento de la salinidad superficial del suelo como es el caso de los tipos yermosol y xerosol (caracterizados por bajo contenido de materia orgánica, poca profundidad y muy susceptibles a la erosión, entre otras cosas). Obsérvese también como la variedad presentada, al igual de las variedades silvestres que crecen en los campos del Valle de México, es poco robusta (aunque pueden medir más de 2 metros de altura), muy ramificada y con varias inflorescencias terminales, los cuales son mucho más pequeñas (2-5 cm de diámetro) y menos productivos que las variedades agrícolas.

Los usos no oleaginosos del aquenio de girasol como tal, es su aprovechamiento como alimento, principalmente para animales domésticos, aunque no se excluye de la dieta humana<sup>4</sup>, pues su presencia se hace notoria en guisos populares y étnicos e incluso es un ingrediente en preparaciones industriales (como en la elaboración de pastas y harinas); pero, tanto el aquenio como la planta entera son ingredientes en la formulación de alimentos balanceados.

---

<sup>4</sup> A través de INTERNET se pueden conseguir recetas diversas en las que se encuentran algunas para la elaboración de pan a base de aquenios de girasol.



Figura 2.- Campo experimental de girasol var. Victoria, en Chapingo, Méx. Esta planta se encuentra en desarrollo floral y todavía le falta mucho por crecer (foto J. A. Escalante E.).

El girasol, por otra parte, reviste cierto foco de atención, ya que es una especie con ciertas características biológicas y comerciales que lo hacen ideal tanto para su estudio como para su explotación. Así, se tiene también, que en otros proyectos canalizan a la especie en áreas de las nuevas tecnologías encaminadas a encontrar nuevas fuentes energéticas alternas<sup>5</sup> [Matsumoto et al, 1996]. Es también utilizada como una planta indicadora [Anderson y Brewer, 1992] de ciertos fenómenos ambientales (condiciones hídricas del suelo y la contaminación atmosférica), pero, un importante punto de atención se muestra en el hecho de ser muy resistente a condiciones ambientales extremas como la tolerancia al frío (en ciertos países europeos y asiáticos, como en Rusia, se cultiva intensivamente soportando muy bajas temperaturas) y a otras variables fisicoquímicas del suelo, pues se adapta muy bien a suelos salinos y arcillosos; además, es común verlo de forma silvestre y ruderal en los llanos que conformaron el Lago de Texcoco y a los lados de muchas carreteras y lotes baldíos del Valle de México [Rzedowski y Rzedowski, 1985; Padilla, 1986; obs. pers.], y de tal modo es su crecimiento, su dispersión y su adaptabilidad que incluso muchos de los agricultores de la región la consideran como una plaga o una mala hierba, pues, conforma una parte importante de la maleza [Padilla, 1986].

El girasol abunda como maleza y se le encuentra particularmente en los Estados de Zacatecas, Durango, Coahuila, Jalisco, Nuevo León y San Luis Potosí [Padilla, 1986]. Esto tiene suma importancia desde el punto de vista de

<sup>5</sup> Las alternativas energéticas hacen referencia principalmente a la utilización de biomasa para generar calor por combustión o algún proceso bioquímico.



---

mejoramiento genético en el país, ya que posibilita la recolección de germoplasma como fuente de resistencia a plagas y enfermedades y otros factores adversos [Padilla, 1986].

El girasol es propenso a padecer o portar diferentes agentes etiológicos, donde destacan: las afecciones causadas por hongos<sup>6</sup>, algunos virus [Dale y Behncken, 1981] y la acción de ciertos lepidópteros [Barker, 1993], los cuales no resultan importantes ya que su incidencia resulta en la etapa terminal sin afectar el rendimiento. Para este cultivo, las aves son otro problema cuando la plantación es pequeña [J. A. Escalante, com. pers. y obs. pers.], como en el caso de parcelas experimentales, ya que devoran los aquenios que se encuentran expuestos<sup>7</sup>.

## Descripción taxonómica

Aunque no la más actual, la clasificación botánica [Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985; Padilla, 1986; Alba y Llanos, 1989; Cano y Marroquín, 1994] para el girasol es la siguiente:

División	Antophyta (Tracheophyta)
Subdivisión	Pteropsida
Clase	Angiosperma (magnoliopsida)
Subclase	Dicotiledonea
Orden	Asterales (Synandrales)
Familia	Compositaceae
Subfamilia	Tubiflorae
Tribu	Heliantheae
Género	<i>Helianthus</i>
Especie	<i>Helianthus annuus</i> L.

Lineo asignó el nombre científico a esta especie, por lo cual se agrega su inicial a la nomenclatura de la especie. Con el nombre hizo notar la semejanza de la inflorescencia con el sol (*Helianthus*: de las palabras griegas helios, sol, y anthus, flor) a la vez de que se trata de una planta de tipo anual (*annuus*). [Alba y Llanos, 1989]

De acuerdo con estudios taxonómicos se ha llegado a la conclusión de que existen alrededor de 67 especies silvestres de este género, la mayor parte son perennes y cerca de 17 de ellas pueden ser cultivadas principalmente con propósitos de ornato. Se cree que *H. annuus* procede de la hibridación de *H. debilis* x *H. lenticularis*, originándose de ahí la variedad botánica *Macrocarpus*, y de esta se han formado las variedades e híbridos comerciales. [Padilla, 1986]

## Características botánicas del girasol

---

<sup>6</sup> Autor anónimo. 1992. SCLEROTINIA y PHOMOPSIS - TWO DEVASTATING SUNFLOWER PATHOG. Reporte no. ARS9319.

<sup>7</sup> Resulta conveniente cubrir las inflorescencias con bolsas o cosechar los capítulos en la madurez fisiológica y posteriormente dejar secar al sol para evitar la depredación de aquenios durante su desarrollo

---

El girasol cultivado es una especie anual rústica, cuyas plantas son generalmente altas (los tallos alcanzan por lo general una altura de 1 a 3 m al final del ciclo, aunque plantas de girasol gigante pueden alcanzar hasta 5 m), erectas y con capítulos que contienen aquenios oleaginosos. Su sistema radical es poco profundo pero bien desarrollado, de tipo pivotante que llega a crecer hasta 3 m de profundidad; sin embargo, decrece rápidamente en diámetro desde la superficie del suelo. El crecimiento de la raíz es generalmente prolífico, aunque la mayor ramificación se produce cercana a la superficie [Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985; Padilla, 1986; Alba y Llanos, 1989]

El tallo adulto es robusto, circular en sección, de 3 a 6 cm de diámetro (llega hasta 10 cm ocasionalmente); posee hirsuto (vellosidad áspera) y bordes ligeramente longitudinales; el córtex (parte externa del tallo constituida por un tejido de consistencia fuerte) está relleno de una médula que desaparece posteriormente con la edad, por lo que el tallo presenta una forma hueca o esponjosa después de la maduración [Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985; Padilla, 1986; Alba y Llanos, 1989]

Las ramas, cuando las hay, son frecuentemente cortas, con una disposición helicoidal. Las hojas son alternas, ocasionalmente opuestas en la base del tallo, grandes, ovaladas, cordiformes, sostenidas por peciolo largos y fuertes, y son de color verde oscuro, aunque pueden tener algunos tonos que abarcan desde los azulosos hasta los rojizos [Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985; Padilla, 1986; Alba y Llanos, 1989]

El tallo principal y sus ramificaciones portan un capítulo o cabezuela (inflorescencia) de 10 a 30 cm de diámetro, dependiendo de la variedad, estación del año, fertilidad del suelo, etc. [Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985; Padilla, 1986; Alba y Llanos, 1989]

Las flores son de dos tipos: 1) las periféricas (de la hilera exterior), estériles, son liguladas, brillantemente coloreadas; y 2) los flósculos, fértiles, de color café o púrpura del disco. Puede haber de 1000 a 4000 florecillas individuales en un arreglo espiral que se origina en el centro del capítulo y que maduran progresivamente de la parte exterior hacia el centro del mismo. La floración en la mayoría de los híbridos es notablemente uniforme [Sánchez, 1980; Padilla, 1986; Alba y Llanos, 1989]

El girasol es una planta mayoritariamente alógama y de polinización principalmente entomófila, siendo las abejas el principal promotor del intercrucamiento. El capítulo es heliotrópico y lo es hasta que la mayoría de las flores están polinizadas, momento cuando permanece frecuentemente hacia el oriente; a este movimiento (relacionado con el nivel y distribución de auxinas en las partes vegetativas de crecimiento activo) se debe el nombre genérico o trivial. Probablemente las temperaturas máximas diarias a las que las florecillas están expuestas son controladas por la oscilación del capítulo en floración, lo

El aquenio<sup>8</sup> varía en color de negro a café y pueden ser de color uniforme hasta con rayas o incluso con motas. Parece existir una relación entre lo obscuro de la cáscara y el alto contenido de aceite. Generalmente es comprimido, aplanado, oblongo, con la punta truncada y la base obtusa. La longitud fluctúa entre 10 y 25 mm y puede tener de 7.5 a 15 mm de ancho con 3 a 7.5 mm de espesor. El peso de 1000 aquenios puede variar desde 50 hasta 150 g [Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 1985; Padilla, 1986; Alba y Llanos, 1989]

El desarrollo del girasol se puede dividir en 5 etapas fáciles de reconocer:

- 1.- Primeras hojas verdaderas.
- 2.- Emergencia de botones florales.
- 3.- Inicio de antesis.
- 4.- Antesis final.
- 5.- Madurez fisiológica.

No obstante, existen algunos intentos de sistematizar el desarrollo de esta especie. Para el estudio del desarrollo fenológico del girasol algunos autores [Schneiter y Miller, 1981] han implementado un sistema de diferenciación en etapas o estados de crecimiento, dependiendo del periodo de desarrollo estructural en el que la planta se encuentre, tomando como base las siguientes etapas:

1.- Germinativa (G): se basa en la germinación, emergencia y desarrollo de los cotiledones.

2.- Vegetativa (V): empieza desde que aparecen las primeras hojas verdaderas (de 3 o más centímetros de largo), subdividiéndose en otras subetapas en correspondencia y en la medida del número de hojas presentes durante el crecimiento vegetativo (V1 corresponde a una hoja verdadera, V2 a dos hojas, V3 a tres hojas, y así sucesivamente)

3.- Reproductiva (R): empieza cuando, de modo perceptible, se forma la yema floral en el ápice de la planta y se puede subdividir en nueve subetapas:

R1, la inflorescencia es rodeada por brácteas inmaduras visibles en disposición de estrella.

R2, el internudo directamente abajo de la base de la inflorescencia se alarga 0.5 a 2.0 cm arriba, lo más próximo a la unión foliar del tallo.

R3, el internudo continua alargándose, elevando la cabeza de la inflorescencia por más de 2 cm arriba de las hojas de alrededor.

---

<sup>8</sup> Los semillas o granos de girasol, tal y como se les conoce en el dominio popular, no son otra cosa que el fruto de la especie, el cual es del tipo aquenio, como se le conoce técnicamente.

---

R4, la inflorescencia empieza a abrir y las pequeñas flores radiales son visibles.

R5, empieza la antesis; las flores radiales maduras están completamente extendidas y todas las flores del disco son visibles. Este estadio puede subdividirse aún mas, dependiendo del porcentaje del área (y no el diámetro o radio) de la cabeza que esta en antesis (un 50 % de antesis corresponde al subestadio R5.5).

R6 la antesis está completa y las flores radiales han perdido su turgidez, pudiendo o no marchitarse y abscizarse inmediatamente.

R7, el reverso de la inflorescencia ha empezado a tornarse amarillo, lo cual podría empezar en el centro de la cabeza del receptáculo o en la periferia adyacente a las brácteas.

R8, el reverso de la cabeza es amarillo, con o sin manchas cafés, pero las brácteas permanecen verdes.

R9, madurez fisiológica, en donde las brácteas se amarillean y llegan a ser cafés junto con una gran proporción del reverso.

Esto resulta importante, pues esta sistemática permite ubicar la ontogenia y la fenología, es decir, ciertas etapas de la vida de la planta y con ellas ciertos fenómenos precisos los cuales resultan en una concatenación de eventos singulares, los cuales, si son interrumpidos en cierto nivel, todo el proceso se ve modificado, encontrándose finalmente una variedad de expresiones.

Se considera que en una de las etapas de crecimiento, en la cual el rendimiento resulta sumamente sensible al efecto fuente - demanda, provocada por una defoliación inducida mecánicamente, es la R1 [Schneider y Miller, 1981], es decir cuando la yema del capítulo o inflorescencia es visible a simple vista; pues éste sería el comienzo del desarrollo floral y una posterior formación de aquenios —ambas etapas muy dependientes de los carbohidratos fotosintetizados por las hojas y otras estructuras—. Es aquí donde una investigación en este giro debe realizarse para obtener información valiosas de una defoliación diferencial.

Los aquenios contienen entre 25 y 48 % de aceite alcanzando hasta un 65 % en condiciones controladas. La composición del mismo se detalla en los cuadros 2 y 3; sin embargo, varía según las condiciones ambientales en las que se realice el cultivo: en regiones de clima templado contiene de 55 a 60 % de ácido oleico y en condiciones cálidas puede aumentar a 65 % y contener un 20 % de ácido linoleico. El contenido proteico del aquenio es de 15 a 20 % de su peso [Padilla, 1986].

El girasol crece bien entre 20 y 30 °C y pruebas en ambiente controlado indican que la óptima es de 27 a 28 °C. La temperatura influye en el contenido y la calidad de aceite. En Australia, se demostró que existe una fuerte correlación

---

entre el contenido de aceite y el promedio de temperaturas mínimas diarias durante el periodo de la floración a la cosecha. El contenido de ácido linoleico se incrementó de 49 a 74 % conforme decrecía la temperatura durante el crecimiento del cultivo [Padilla, 1986].

## **La relación fuente - demanda de fotosintatos y el tamaño de la fuente**

La planta, extendiendo sus raíces dentro del suelo y sus hojas dentro de la atmósfera y la luz solar, es un complejo de órganos especializados. Para funcionar apropiadamente, una transferencia balanceada e integrada de minerales toman lugar dentro de esta compleja estructura. Alguna de los materiales absorbidos por las raíces deben ser movidos a las hojas para la asimilación. Se ha considerado el movimiento del agua y de las sales minerales dentro del xilema en esta dirección, pero los minerales podrían ser redistribuidos desde las hojas por el floema. Como la fotosíntesis procede, sus productos y otros productos metabólicos deben moverse fuera de las hojas a otras partes de la planta. Las raíces, los tallos y las hojas requieren estos materiales; y las flores y frutos en desarrollo los metabolizarán o almacenarán. Ciertas hormonas son sintetizadas solamente en partes específicas de la planta y entonces son movidos a otras partes. [Salisbury y Ross, 1978]

Los productos del metabolismo (metabolitos) o de la asimilación (asimilatos) en las hojas, que incluyen los productos de la fotosíntesis (fotosintatos), son necesarios para el crecimiento de las partes de la planta que no pueden fotosintetizar y aún para algunas que presentan bajos niveles de fotosíntesis, tales como tallos y frutos [Salisbury y Ross, 1978; Gardner et al, 1985]. Estos materiales se mueven a través de la corteza en el floema.

Los modelos de distribución son influidos por los patrones del tejido vascular de la planta [Salisbury y Ross, 1978]. Un órgano demandante normalmente importa los fotosintatos (productos del proceso de la fotosíntesis que se componen fundamentalmente de azúcares) de una hoja cercana a través de la nervadura del floema que comúnmente los une; sin embargo, a veces, algunos órganos importantes son soslayados por tales conductos, por lo que entonces tendrá que importar solamente de hojas distantes. Como esta anomalía en la distribución de fotosintatos existen otras descritas en otros trabajos, pero en general, es de esperarse que las hojas más bajas exporten a las raíces y las más superiores a las puntas de los tallos y hojas jóvenes.

Los fotosintatos producidos por las hojas son repartidos en todas las estructuras de la planta, para lo cual hay un patrón bien definido según sea el estadio ontogénico. Así, se encontró que, mientras la planta de jitomate [Salisbury y Ross, 1978] no alcanzó la etapa reproductiva, alrededor de la mitad de los materiales exportados fueron a parar a las raíces, una tercera parte a los tallos y el remanente a las hojas jóvenes en desarrollo (las hojas maduras son autosuficientes y no necesitan importar material, por lo tanto no afectan los

---

patrones de distribución). Sin embargo, cuando la planta entra en la fase de desarrollo reproductivo, como en el trigo [Salisbury y Ross, 1978], los modelos de distribución se reordenan, reorientando la conducción del material hacia las estructuras reproductoras para sustentarlas, las cuales compiten con la demanda de las estructuras vegetativas no fotosintéticamente activas.

Esta reorientación tiene un carácter ontogénico dependiendo de la etapa fenológica de la planta y toma un papel ecoevolutivo de importancia que logra constituirse en una estrategia prioritaria para asegurar la descendencia, por lo que la demanda de dichas estructuras es tan grande que, en el trigo [Salisbury y Ross, 1978], cuando el grano está en desarrollo, los materiales pueden ser movilizados virtualmente desde todas las partes de la planta, inclusive de las raíces [Braun - Blanquet, 1979; Krebs, 1985].

La relación fuente - demanda es claramente sostenida en la luz y en la obscuridad, y las grandes cantidades de fotosintatos son típicamente traslocados de las hojas maduras durante el día cuando ellos son producidos [Salisbury y Ross, 1978].

La mayor exportación de materiales provenientes de las hojas maduras ocurre durante el día, cuando la fotosíntesis es más activa. Sin embargo, no todos los fotosintatos son exportados a la vez que son producidos; cantidades considerables son almacenadas temporalmente dentro de los cloroplastos en la forma de granos de almidón, y ya por la noche, estos son descompuestos en azúcares solubles para ser exportados a través del sistema del floema [Salisbury y Ross, 1978].

Los movimientos de los florígenos (biomoléculas relacionadas con el proceso de la floración), como pudiera ocurrir con otros fotosintatos y demás metabolitos, solamente se dan a través de la unión del tejido vivo entre las partes de un injerto y probablemente solo a través del floema, porque frecuentemente se mueven con la corriente de asimilatos, de tal modo que si la movilización de estos últimos dentro del órgano receptor es promovido, también los movimientos de los florígenos lo son. Por otra parte, las hormonas de la misma especie son exportadas de hojas extremadamente jóvenes que podrían ser importadores de asimilatos, de este modo el florígeno podría moverse por otros mecanismos tan bien como en la corriente de asimilatos [Salisbury y Ross, 1978].

Los metabolitos y asimilatos se encuentran limitados por la producción de fotosintatos, ya que son las biomoléculas base para los procesos anabólicos de la planta. La producción de fotosintatos es limitada a su vez por el tamaño de la fuente de fotosintatos, pues ella determina la capacidad y el potencial de fotosíntesis.

El tamaño de la fuente de fotosintatos (biomoléculas que se componen esencialmente de carbohidratos) está representada básicamente por el área

foliar, ya que la hoja es considerada el principal órgano fotosintético o productora de fotosintatos, los cuales son demandados por toda la planta, especialmente para el crecimiento de frutos y semillas (el aquenio, en el caso del girasol). Así, la evolución ha dotado a estos órganos de estructuras que resisten cambios ambientales y maximizan la absorción de radiación solar y de CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis. Es por eso que poseen: una superficie grande con una cubierta protectora y en muchos casos con vellosidades, una densidad alta de estomas por unidad de área, una gran superficie interna, espacios de aire intercomunicados y abundantes cloroplastos en cada célula [Hodgkinson, 1974; Salisbury y Ross, 1978; Gardner et al, 1985; Padilla, 1986; Myneni et al, 1986]

La producción de fotosintatos depende de varios factores, especialmente de la radiación solar interceptada; ello es determinado por la cantidad de superficie del tejido clorofílico (parénquima) expuesto a la energía lumínica que se encuentra en tallos y especialmente en las hojas donde se presenta la mayor actividad fotosintética; de este modo, el tamaño de la fuente (área foliar) puede ser un factor que limite la producción de biomasa y el rendimiento de aquenios [Escalante y Escalante, 1994]

Así también, la actividad de la hoja, como una fuente o como un demandante de fotosintatos, depende de su etapa ontogénica. Por lo general, cuando este órgano alcanza de 1/3 a 1/2 de su área empieza a ser exportador de los sintetatos que por sí mismos produce como excedente de sus propios requerimientos [McWilliam et al, 1974; Hodgkinson, 1974; Salisbury y Ross, 1978; Myneni et al, 1986]

Se han realizado diversos estudios para determinar el efecto del tamaño de la fuente sobre la producción de las plantas. Esto, por lo general, consiste en la eliminación manual de hojas, proceso en algunas ocasiones es conocido y reportado como remoción foliar, otras simplemente como defoliación.

Se tiene así, que en el caso del frijol, la remoción total de la lámina foliar de la planta en floración redujo el rendimiento en un 95%, lo cual sugiere que los restantes fotosintatos necesarios para el crecimiento de las semillas provienen de peciolo, tallos y pericarpio [Escalante y Escalante, 1994]

En la actualidad se han realizado ya algunos estudios al respecto, pues este tema reviste cierta importancia en el conocimiento básico de la fisiología vegetal [Olasantan, 1988; Mostafavi y Cross, 1990; Escalante y Escalante, 1994] aplicada y básica (para entender los mecanismos y fundamentos de la distribución de carbohidratos y otras biomoléculas [Salisbury y Ross, 1978; Gifford y Evans, 1981; Daie, 1985; Albersheim et al, 1988]); así también para un mejor manejo de diversos cultivos de importancia económica como: los cereales (especialmente el maíz [Salisbury y Ross, 1978; Mostafavi y Cross, 1990; Prioul y Schwebel - D., 1992; y Piper y Weiss, 1993]), las leguminosas (como el frijol [Fanjul, 1978; Tanaka y Fujita, 1979; Caemmerer y Farquhar, 1984; Santos, 1984; Escalante y Escalante, 1994; Escalante et al, 1995a y 1995b], haba [McEwen, 1972], lenteja [Pandey, 1983], alfalfa [Denison et al, 1992] y el trébol [Ryle y Powell, 1992]) y otras hortalizas (como el pepino [Ramirez et al, 1988]) y plantas oleaginosas y productoras de grano y hoja, entre otras, debido a diversas

---

razones inherentes principalmente a la actividad económica ligada a dichas explotaciones vegetales.

Se hace de especial interés el estudio del efecto de la defoliación sobre el crecimiento y el rendimiento de las plantas para elaborar modelos del daño por estrés tanto abiótico (granizo, clima, productos químicos, etc.) como biótico (plagas, rumiantes, etc.) y para modelos de importancia económica y agronómica (rendimiento de hortalizas, manejo de frutales, cosecha de hojas nuevas: hortalizas, okra, tabaco, maguey; etc.) [Olasantan, 1988; Mostafavi y Cross, 1990; Piper y Weiss, 1993].

Por la defoliación son afectados los ritmos y patrones de crecimiento, desarrollo y establecimiento de la planta [Rice et al, 1995], algunas otras estructuras son alteradas, como la flor, el fruto y la raíz [Piper y Weiss, 1993]. La defoliación afecta directamente el tamaño de la fuente, pero además, la edad de la misma influye mucho sobre la exportación de fotosintatos. Así, las hojas viejas reducen su actividad y las hojas que han terminado su crecimiento juegan un papel preponderante en la producción de materia seca de la planta [Salisbury y Ross, 1978].

La importancia de la variación del tamaño de la fuente puede verse también en las prácticas agrícolas de manejo de cultivo. En la actualidad se han desarrollado algunas investigaciones y técnicas tendientes a obtener fruta fuera de temporada —técnicas conocidas como forzadura— en ciruela, manzana, durazno, piña, mango y cítricos, entre otros [Becerril y Rodríguez, 1989; y Becerra, 1989]. Estas técnicas involucran algunos aspectos de defoliación, principalmente del tipo química, (aunque cabrían algunas técnicas tanto físicas como las que utilizan la acción de organismos) que afectan la fisiología del frutal con el fin de inducir la floración temprana, esto es, al despertar a la planta del letargo invernal o estival. Para ello, las sustancias que se utilizan son de lo más variado [Cuellar et al, 1988-1989; Martínez y Almaguer, 1988-1989; Ortega et al, 1988-1989; Delgado y Cruz, 1988-1989].

También la defoliación es practicada para obtener una mayor movilización de  $\text{Ca}^+$  y otros elementos poco móviles, hacia las hojas jóvenes superiores [J. A. Escalante, com. pers.] y suele tener importancia en los programas de manejo de suelos para el pastoreo, los cuales soportan solamente hasta ciertos niveles de capacidad de carga para su correcta recuperación [Richards et al, 1988].

En la investigación agrícola es normal obtener nuevos conocimientos sobre cultivos específicos a través de los experimentos de campo y los modelos de rendimiento y del crecimiento del cultivo [Piper y Weiss, 1993], los cuales tienen una estrecha relación entre si. Los primeros son necesarios para validar a los segundos, mientras que los últimos proveen de datos de rendimiento para muchas estaciones y locaciones que no puedan ser fácilmente dadas por los experimentos de campo. Esta relación fue una promesa en muchos trabajos incipientes, sobre el modelado de cultivos, pero solamente se ha venido a cumplir con modelos validados bien documentados.



---

Extendiendo este modelo para predecir los rendimientos periódicos después de la defoliación causada por estrés, ya sea abiótico o biótico, pueden expandirse los escenarios de rendimiento, los cuales pueden ser investigados por agrónomos, entomólogos, biólogos, etc. [Piper y Weiss, 1993]

A modo de entender y contextualizar el proceso y la dinámica de elaboración de los fotosintatos, su mecanismo y los factores que lo afectan, los cuales se implican de algún modo con la defoliación o el estrés causado por la reducción del área foliar de la planta, es decir la fuente de fotosintatos, se describen en lo siguiente algunos puntos y conceptos que para el efecto resultan interesantes. El índice de área foliar (IAF) es un concepto apropiado para medir el tamaño de la fuente, ya que representa el área foliar por unidad de suelo y sirve como un indicador de la superficie disponible para la absorción de la luz [Salisbury y Ross, 1978; Gardner et al, 1985; Padilla, 1986]

En cuanto a la actividad de la fuente, la tasa de fotosíntesis (TF) define la velocidad del proceso en un momento y en una hoja dada y se mide mediante la tasa de intercambio de CO<sub>2</sub>. Varía ampliamente entre y dentro de especies y a menudo se relaciona con el medio de adaptación de éstas. La fotosíntesis depende del IAF, de la estructura del dosel y de la TF por unidad de área foliar [Salisbury y Ross, 1978; y Gardner et al, 1985]

En el girasol [Hodgkinson, 1974; Salisbury y Ross, 1978; Padilla, 1986; Myneni et al, 1986; Ryle y Powell, 1992] se encontró que en condiciones normales de iluminación y temperatura el CO<sub>2</sub> es el principal factor limitante del proceso de fotosíntesis y que bajo estas circunstancias las TF's variaron con la edad y posición de las hojas en el tallo principal, incrementándose a un máximo poco antes de completar éstas su expansión, para luego declinar. Otra característica importante es que el intercambio de CO<sub>2</sub> (IC) en el perfil del follaje, se incrementó progresivamente desde el estrato inferior, culminando en altas TF's en las hojas más altas [Padilla, 1986]

En cultivos como soya [Padilla, 1986] y cacahuete [Boote et al, 1980; Jones et al, 1982; Padilla, 1986; Rice et al, 1995] existe una correlación negativa entre el IC y el área foliar (AF) y tal situación puede ser una de las causas de que no se presente una relación consistente entre el IC y el rendimiento. Sin embargo, se afirma que no es posible establecer una conclusión final acerca de la correlación existente entre el rendimiento económico y la fotosíntesis, ya que son necesarios sistemas más uniformes para medir las variables fotosintéticas. Así también, se apunta que en las plantas completas, la ausencia de correlación entre las tasas de fotosíntesis y el rendimiento económico, podría ser resultado de la distribución química del carbono entre sacarosa y almidón [Salisbury y Ross, 1978; Gifford y Evans, 1981; Dale, 1985; Padilla, 1986; Albersheim et al, 1988]

Se ha estudiado el efecto del 40 % de reducción en la intensidad lumínica en dos etapas fenológicas del girasol Var. IS-7001 [Cardinali y Orioli, 1987]. Los resultados muestran que la disminución de la intensidad lumínica durante la primera etapa,

---

El girasol es una especie  $C_3$ <sup>9</sup>, con altas tasas de fotosíntesis, similar a las observadas en plantas  $C_4$ . La eficiencia en el transporte de electrones en los cloroplastos, la baja resistencia estomática y la alta especificidad en la actividad de la enzima RUBPasa han sido citados como los factores que contribuyen a esta alta actividad fotosintética. [Lloyd y Canvin, 1977; y Delaney y Walker, 1978]

Debido a su actividad fotosintética debiera esperarse una alta productividad de biomasa en el girasol; pero, en la práctica no resulta así, con lo que no se obtiene una alta eficiencia. Además, la planta, en condiciones normales, no se encuentra produciendo a su máxima capacidad anabólica, ya que el tamaño de la fuente sobrepasa los requerimientos para sustentarla, por lo tanto, el esfuerzo adicional solamente se dispone en condiciones de estrés. Se afirma también que las hojas operan normalmente a tasas de fotosíntesis inferiores a las que son capaces, debido a una acumulación de azúcares en ellas [Padilla, 1986].

Según Caemmerer y Farquhar (1984) la tasa de asimilación neta (TAN) es la ganancia neta de productos asimilados, en su mayor parte fotosintatos, por unidad de área foliar y de tiempo. Incluye, además, la ganancia en minerales, que es pequeña, ya que éstos constituyen sólo 5 % o menos del peso total. Este cálculo de la TAN no cuantifica las pérdidas de  $CO_2$  por respiración. El mismo autor ha indicado que los valores más altos de la TAN, son el resultado de una combinación de alta insolación, alta temperatura y días largos, y que la TAN no es constante porque muestra una tendencia descendente con la edad de la planta. La precocidad tiende a aumentar por condiciones adversas del ambiente y esto ocasiona que la ganancia de materia seca por unidad de superficie de hoja, decrezca con la formación de las nuevas hojas, debido al auto-sombreado.

También se afirma que el girasol tiene una alta TAN [Warren - W., 1996], con valores de 10 a 18 g de materia seca  $m^{-2}$  de área foliar  $día^{-1}$ , y que bajo condiciones óptimas esta tasa llega a ser de 28 g  $m^{-2}$   $día^{-1}$ . Se ha calculado que esta alta TAN requirió de fotosíntesis máximas de entre 50 y 65 mg  $dm^{-2}$   $h^{-1}$  de  $CO_2$  en las hojas activas.

En el frijol se encontró que una defoliación parcial ocasionó un incremento en las TAN [Caemmerer y Farquhar, 1984], a varias concentraciones de  $CO_2$  interno. Un cambio de alta a baja intensidad en el régimen de luz o el enriquecimiento del  $CO_2$  en la atmósfera, provocaron un decremento en la TAN y en el crecimiento. Se concluyó que la defoliación parcial, los cambios en el régimen de luz y las atmósferas ricas en  $CO_2$ , causan cambios paralelos en la actividad de la RUBPasa y en la capacidad de regeneración de esta enzima; mientras que periodos cortos de estrés por escasez de agua, sólo causan una declinación inicial en la capacidad de regeneración de la RUBPasa.

---

<sup>9</sup>  $C_3$ ,  $C_4$  y CAM son grupos de plantas que se caracteriza por su estrategia y capacidad de aprovechar la energía lumínica, lo cual se diferencia en la relación entre la densidad de flujo de fotones y la tasa fotosintética [Krebs, 1985].

# MATERIALES Y MÉTODOS

## Fase de campo.

El experimento se realizó en Chapingo, Méx. (19° 29' de latitud Norte, 98° 54' de longitud Oeste y 2240 msnm de altitud) y en un clima C(w<sub>0</sub>)(w)b(i')g (templado, el más seco de los subhúmedos, con lluvias en verano y poca oscilación térmica anual) [García, 1973].

El **girasol** (*Helianthus annuus* L.) var. **Victoria**, obtenido a partir de las selecciones del germoplasma del propio Colegio de Postgraduados, fue sembrado el 1 de mayo de 1995 (ciclo primavera-verano del 95), bajo condiciones de campo y con riego, en un suelo del tipo vertisol, el cual se fertilizó con 100 - 100 - 00 NPK aplicados antes de la siembra.

La siembra fue a una densidad de 50 mil plantas por hectárea (5 pl. m<sup>-2</sup>), en surcos de 75 cm de separación. Se mantuvo control estricto sobre la maleza y plagas. Contra la depredación avícola se cubrieron los capítulos en antesis.

## Tratamientos (variables experimentales) y diseño experimental.

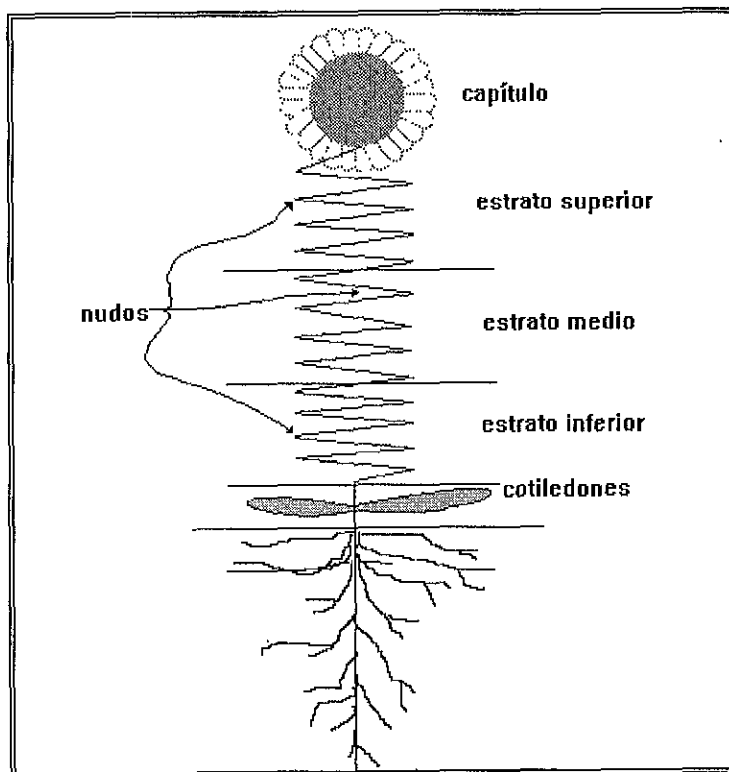


Figura 3.- Distribución de un girasol dividido en tres estratos de nudos correspondientes a las hojas, las cuales son defoliadas de acuerdo a los tratamientos aplicados.

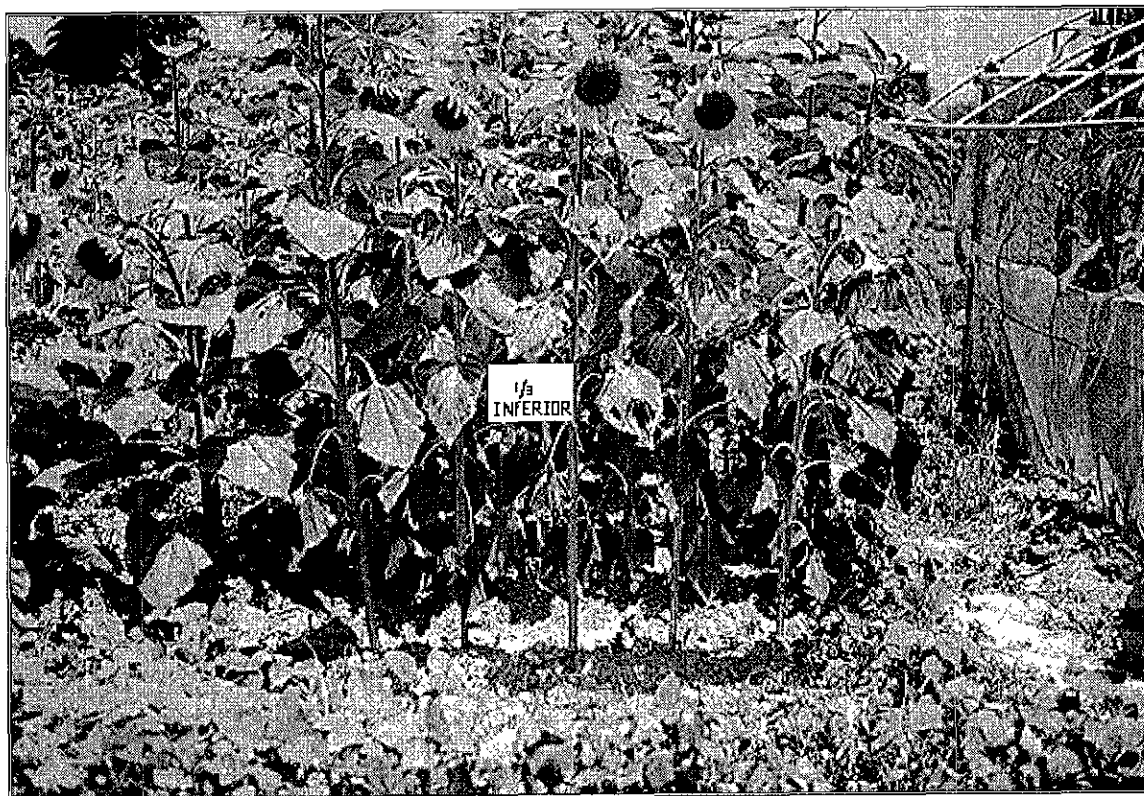
Este experimento consistió en eliminar las hojas (de más de 3 cm de longitud) al inicio del desarrollo del capítulo floral, es decir, cuando el estado de crecimiento o desarrollo de la planta correspondió al estadio R<sub>1</sub> [Schneider y Miller, 1981], aproximadamente un mes después del clareo. Se consideró el inicio de la aplicación de los tratamientos correspondientes cuando el 50% de las plantas alcanzaron este estado de desarrollo —59 días después de la siembra (dds), 52 días después de la emergencia de las plántulas (dde)— [Escalante et al, 1995a y 1995b].

Los tratamientos

---

consistieron (figura 3) en la eliminación de hojas del o de los siguientes tercios:

- Tratamiento I: Tercio inferior (figura 4).
- Tratamiento II: Tercio medio (figura 5).
- Tratamiento III: Tercio superior (figura 6).
- Tratamiento IV: Tercios inferior, medio y superior (eliminación total, figura 7).
- Tratamiento V: Tercios inferior y medio (figura 8).
- Tratamiento VI: Tercios inferior y superior (figura 9).
- Tratamiento VII: Tercios medio y superior (figura 10).
- Tratamiento VIII: Sin eliminación foliar (testigo, figura 11).



*Figura 4.- Parcela de girasoles A1, 80 días después de la siembra y 21 días después de la aplicación del tratamiento I, es decir, eliminación del tercio foliar inferior al inicio de la floración, etapa R1, 52 días después de la siembra (foto: J. A. Escalante).*



Figura 5.- Parcela A2, tratamiento II, a 80 días después de la siembra (foto: J. A. Escalante).



Figura 6.- Parcela A3, tratamiento III, a 80 dds (foto: JA Escalante).



Figura 7.- Parcela A4 tratamiento IV, a 80 dds (foto: JA Escalante).



Figura 8.- Parcela A5, tratamiento V, a 80 dds (foto: J. A. Escalante).





Figura 9.- Parcela A6, tratamiento VI a 80 dds (Foto: J. A. Escalante).



Figura 10.- Parcela A7, tratamiento VII, a 80 dds (foto: J. A. Escalante).



*Figura 11.- Parcela A8, tratamiento VIII (testigo), a 80 dds (foto: J. A. Escalante).*

La distribución de los tratamientos en el campo se realizó bajo el diseño de bloque al azar con cuatro repeticiones (figura 12).

El experimento constó de 32 parcelas rectangulares dispuestas en una matriz de 8 por 4, cuyas dimensiones fueron de 3 m por 2.25 m cada una.

D1	D2	D3	D4	D5	D6	D7	D
III	II	IV	V	VI	VII	VIII	8I
C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8
VI	I	VII	III	IV	VIII	V	II
B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8
III	IV	VI	VII	VIII	V	II	I
A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII

Figura 12.- Disposición del campo experimental, su división en parcelas (letras y números arábigos) y la distribución de tratamientos (números romanos) aplicados. Cada parcela mide 3 m x 2.25 m.

## Otras variables en estudio

Durante el crecimiento del cultivo se determinaron las variables que pudieron tener injerencia sobre los resultados del experimento o que a su vez pudieron ser afectadas por los distintos tratamientos de defoliación; estas fueron las siguientes:

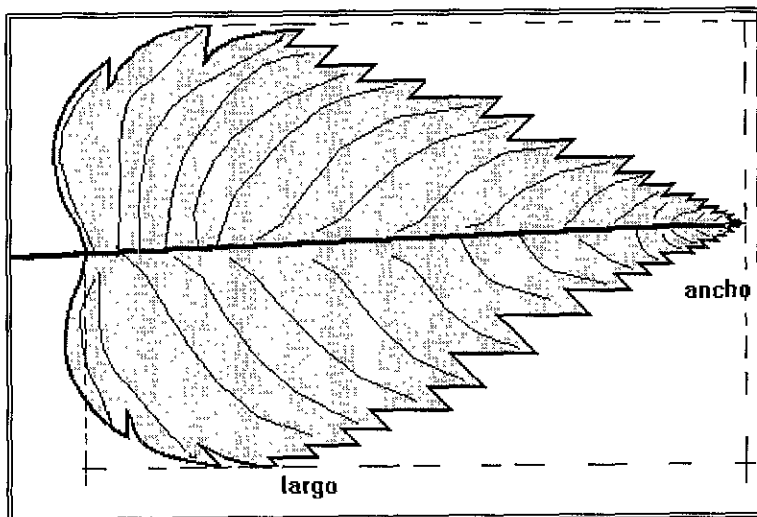


Figura 13.- Hoja de girasol: largo y ancho para el cálculo del área foliar.

- Área foliar: en las hojas eliminadas y separadas de los peciolo se midió el largo y ancho (figura 13) para determinar el área foliar mediante la ecuación:

$$AF = L \times A \times K$$

donde AF = área foliar, L = largo de la hoja, A = ancho de la hoja, K = factor de ajuste para la hoja de girasol determinada experimentalmente en 0.7 [Rawson, et al, 1980].

- Con el fin de poder determinar las etapas de crecimiento y aplicar el tratamiento en el momento que se requirió y con lo cual se desarrolló,

correlacionó y planeó algunas otras actividades (como lo fue la cosecha) fue necesario dar seguimiento periódico al crecimiento y desarrollo de la planta del siguiente modo [Schneider y Miller, 1981]: a) las etapas de crecimiento vegetativo se determinaron semanalmente, conforme al número de nudos que presentaron hojas mayores a 4 cm; b) en su momento, las etapas de crecimiento reproductivo se determinaron cada cuatro días observando la configuración y midiendo los diámetros de las inflorescencias o capítulos.

- Área de los capítulos o receptáculos: en base a la fórmula de cálculo para un círculo ( $\pi r^2$ ) tomando el promedio entre los radios mayor y menor de la inflorescencia (ya que no forman un círculo perfecto).
- Transpiración, temperatura de la hoja y resistencia a la difusión de gases: se determinaron estos parámetros en dos fechas (80 y 87 días después de la siembra) con un porómetro portátil, "Steady state porometer Model LI-1600 Licor, Inc.". El registro de los datos se realizó *in situ*, a partir de una hoja horizontal entera e iluminada directa y plenamente por el sol del medio día. Al igual que en el inciso anterior la hoja fue seleccionada según la posición más inmediata al estrato eliminado (una del estrato superior cuando fueron eliminados ya sea el inferior, el medio, o el inferior y el medio; e inferior en todos lo demás tipos de defoliación). Sólo se tomó una lectura en cada hoja seleccionada y una hoja por cada una de las tres plantas de cada tratamiento.
- Clorofila: Se estimó, por medio de la coloración de la hoja, la concentración de clorofila con el "Clorophyll meter SPAD 502 Minolta". La concentración media fue determinada a partir de tres mediciones: cerca del peciolo, en el centro, y en el ápice, que se tomaron en una sola hoja en tres plantas de cada tratamiento, procurando tomarlas del mismo nivel. En el tratamiento testigo se seleccionaron dos hojas de diferentes niveles (posiciones 8 y 29, enumeradas de abajo hacia arriba). Para los demás tratamientos se tomaron las hojas dispuestas inmediatamente cercanas al estrato defoliado.

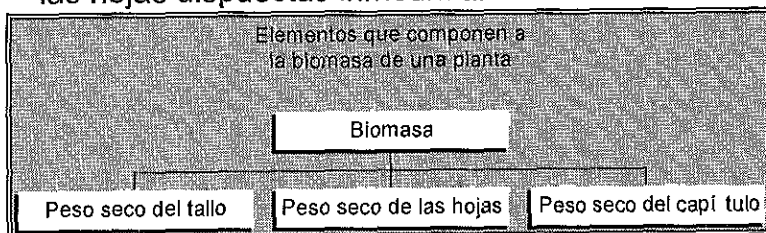


Figura 14.- La biomasa de una planta está compuesta por varios elementos en los que son distribuidos los fotosintatos, los cuales limitan el desarrollo de los distintos órganos.

- Biomasa de los tallos y peciolos, de las hojas tanto remanentes como eliminadas, de los receptáculos y total (figura 14), y rendimiento: al momento de la cosecha (una vez alcanzado el estado R9),

fueron colectadas las plantas de la parcela útil y se separaron en tallos (incluyendo peciolos), láminas foliares, capítulos (estos posteriormente se dividieron en receptáculos y achenios) y se llevaron a una estufa por un mínimo de 72 h a 80 °C para determinar el peso seco, lo cual sirvió como parámetro de biomasa para cada tratamiento. Con la relación entre el peso seco promedio de achenios totales producidos por planta y la biomasa total por planta se determinó el rendimiento.

- Peso de 100 achenios y su número promedio por planta en cada tratamiento como medidas de comparación.

- Contenido de aceite del aquenio: una muestra de aquenios fue molida y dilacerada, la pasta resultante se prensó y se obtuvo el aceite que, una vez filtrado, se depuró. Por último, se cuantificó el peso y volumen, y se determinó mediante la técnica de resonancia magnética nuclear [Robertson y Morrison, 1979]
- A las variables se les realizó un análisis de varianza bajo el modelo estadístico de bloques al azar [Márquez, 1988], a las que resultan ser significativas se les aplicó la prueba de comparación de medias de Tukey.

## Condiciones climáticas del año experimental

A continuación se presentan se muestran los promedios semanales basados en los registros diarios del comportamiento de la temperatura promedio máxima, media y mínima al abrigo, la evaporación total del tanque tipo "A" de lámina y la radiación solar global promedio, presentadas durante todo el año de 1995. Los datos fueron tomados de la estación meteorológica del Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas, en Montecillos, Edo. de Méx. (19° 29' N, 98° 54' W y 2250 msnm).

En la figura 15 es presentado el comportamiento promedio semanal de la temperatura centígrada ambiental. La línea superior con rombos representa la temperatura máxima, la línea media con triángulos muestra la temperatura media, mientras que la temperatura mínima es representada por la línea inferior con cuadros.

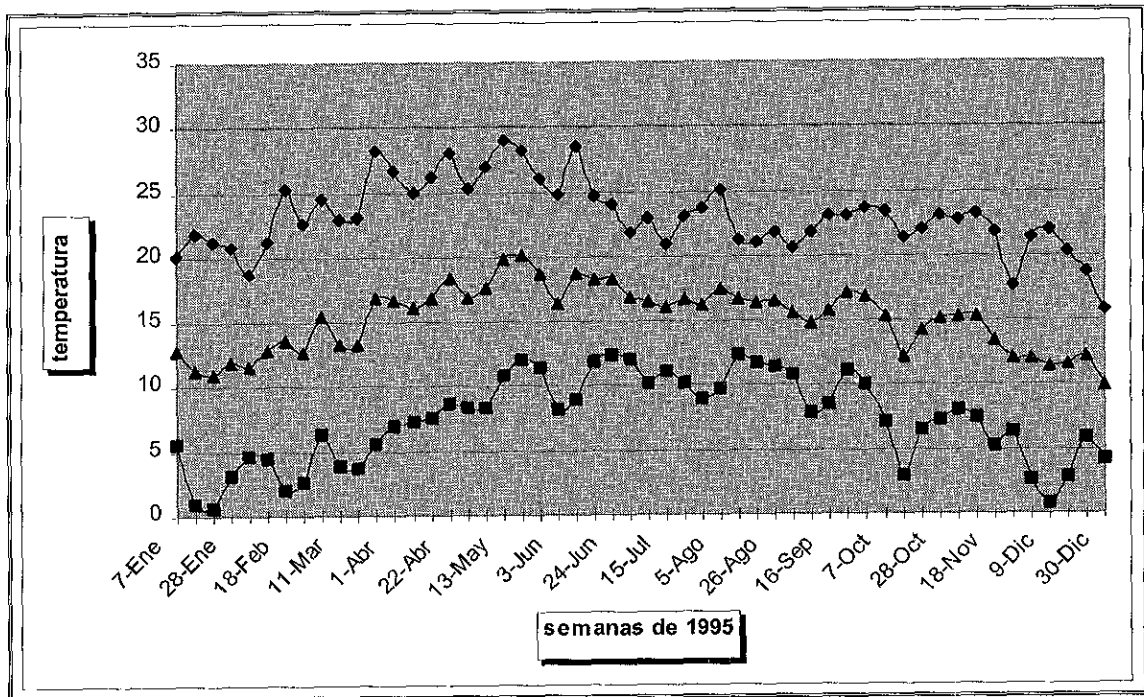


Figura 15.- Comportamiento promedio semanal de la temperatura (°C) ambiental del año de 1995. Datos obtenidos de los registros diarios de la estación meteorológica del Colegio de Postgraduados, en Montecillos, Edo. de Méx.

En la figura 16 se muestra el comportamiento semanal promedio de la evaporación (mm) diaria total para el año de 1995.

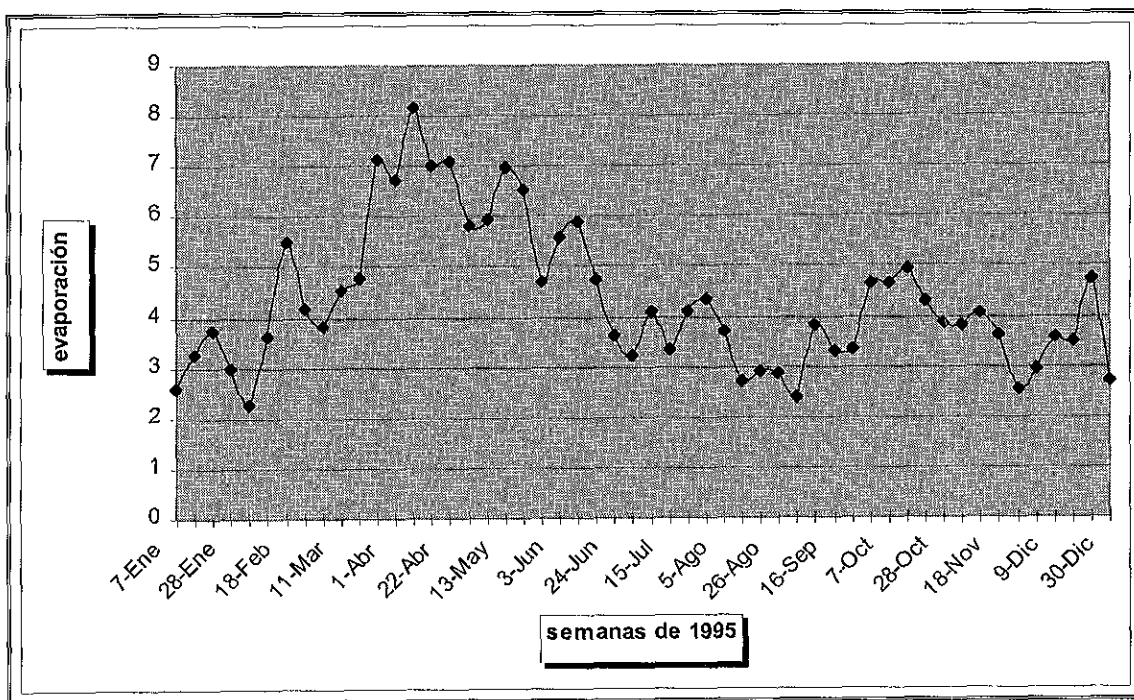


Figura 16.- Comportamiento semanal promedio de la evaporación (mm) diaria total para el año de 1995.

En la figura 17 se presenta el comportamiento promedio semanal de la radiación solar global diaria ( $\text{cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) registrado durante el año de 1995.

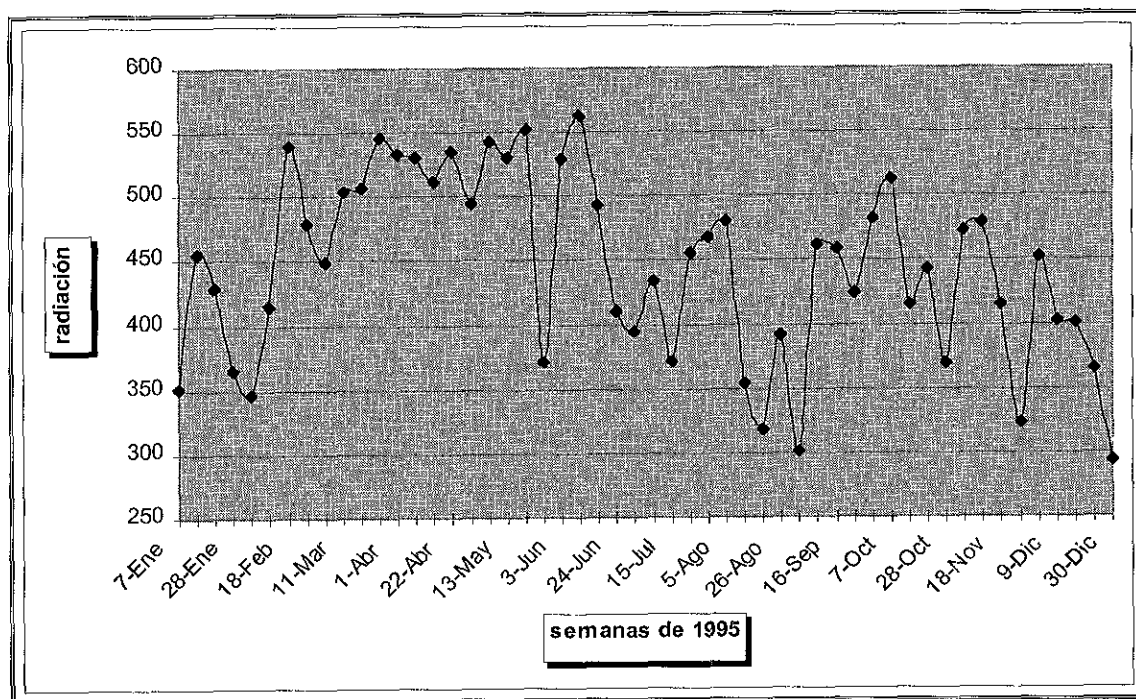


Figura 17.- Comportamiento promedio semanal de la radiación solar global diaria ( $\text{cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) del año de 1995.

# RESULTADOS Y DISCUSIÓN

## Defoliación y tamaño de la fuente

En la figura 18 se puede observar el área foliar removida (AFR) por tratamiento. I, II y III representan la eliminación del estrato inferior, medio y superior, respectivamente; IV, eliminación del estrato total; V, eliminación del estrato inferior y medio; VI, estratos inferior y superior; VII, estratos medio y superior; y VIII, sin eliminación (testigo). Así, se distingue el tratamiento VIII (testigo sin AFR) del tratamiento IV donde la remoción fue total (5109.5 cm<sup>2</sup>).

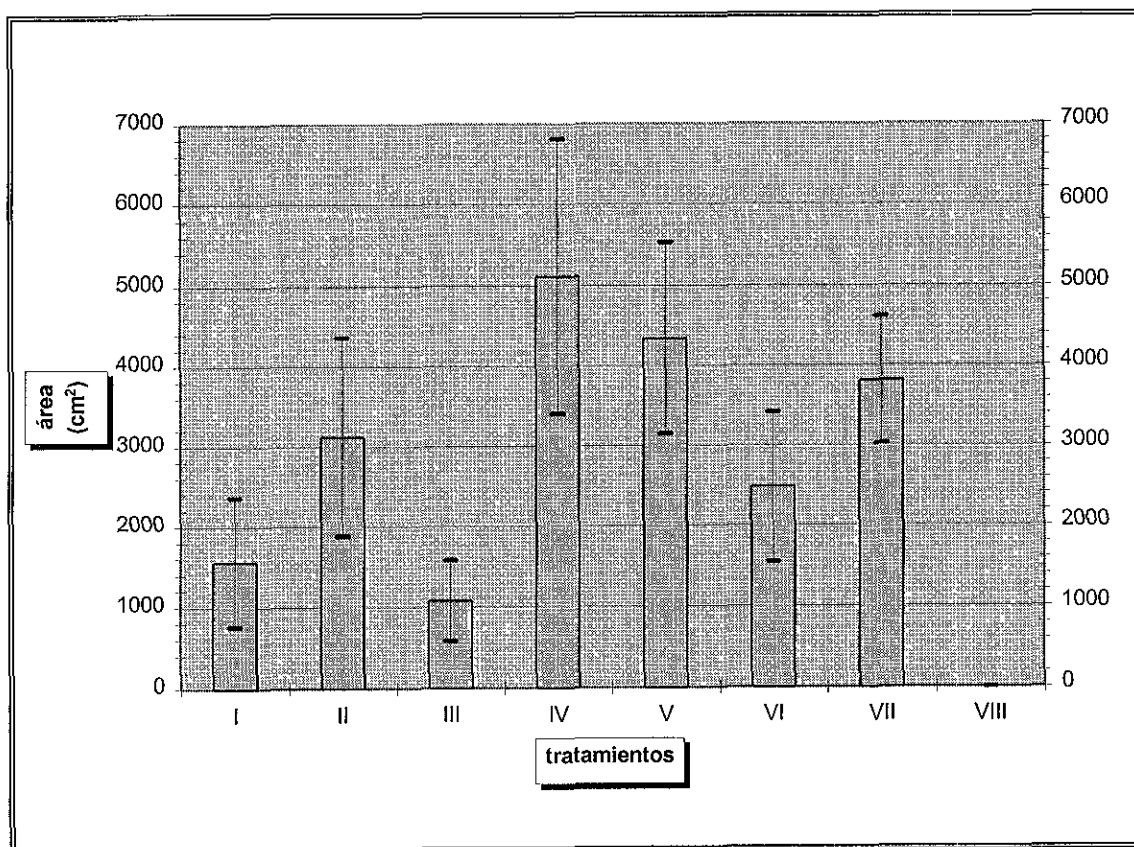


Figura 18.- Área foliar removida (cm<sup>2</sup>) promedio por cada tratamiento (representadas por las barras) y sus respectivos rangos de desviación típica (líneas).

La remoción de 1/3 de las hojas en los tratamientos I (estrato inferior), II (medio) y III (superior) condujo a que el AFR no fuera la misma, esto se debe a que las hojas en los distintos niveles no son del mismo tamaño. La importancia del AFR es resaltar, que a pesar de tomar estratos iguales, en cuanto al número de hojas, el tamaño real de la fuente debe tenerse en consideración, pues los resultados pudieron estar afectados no sólo por la ontogenia, la capacidad y eficiencia fotosintética de la hoja y por el grado de la remoción foliar, sino también por la magnitud concreta de la disminución de la fuente fotosintéticamente activa. No obstante, que el número de láminas foliares se



---

dividió en estratos iguales, ello no implicó que tengan entre sí la misma equivalencia en eficiencia y capacidad fotosintética y distributiva del producto a toda la planta de igual modo y ni siquiera que la fuente remanente de los tratamientos pudieran comportarse de igual modo entre sí, como respuesta a los distintos niveles de estrés defoliativo y al programa ontogénico propio de la hoja, así como a las nuevas condiciones del entorno (especialmente las lumínicas, térmicas y de transpiración).

Cierto es que las hojas remanentes tienden a modificar su comportamiento y capacidad fotosintética <sup>[English et al, 1979]</sup>; así, se pudo esperar que a mayor AFR, mayor efecto encontrado en los procesos fotosintéticos y en la producción de biomasa, como se verá más adelante, pues aumentó la carga de trabajo a la fuente remanente. El tamaño del AFR en la variedad Peredovik <sup>[Padilla, 1989]</sup>, posterior a los 60 días después de la siembra (dds), afectó el estado de la hoja remanente, pues demasiada defoliación ocasionó la muerte del tejido laminar o la senescencia, principalmente del estrato inferior, lo cual aunque no fue medido en la variedad Victoria, también se observó; así se advierte que la fuente y su capacidad fotosintética disminuye.

## Número de nudos

El desarrollo de los nudos, como manifestación del crecimiento de las plantas de girasol, es mostrado en la figura 19, a partir de los 29 días después de haber emergido (dde) o 36 días después de la siembra (dds), cuando medían unos 30 cm de altura). La figura presentada es simplificada y por lo tanto sólo muestra los tratamientos VII (eliminación del estrato medio y superior, que resulta con diferencia significativa), III y VI (eliminación del estrato superior y de los estratos inferior y superior, que marcan los límites del rango en donde se encuentran todos los demás tratamientos), y el tratamiento VIII (sin defoliación) para comparar. Al rededor de los 50 dde (57 dds) la tasa de desarrollo pierde la uniformidad entre tratamientos y la linealidad del crecimiento; ese momento coincide con el inicio de la floración y la aplicación de los tratamientos (52 dde y 59 dds). Probablemente, lo anterior, se deba al efecto particular de la defoliación recibida, pero también, a un retardo en la actividad vegetativa a causa de que se disparan los procesos de diferenciación y desarrollo reproductivo. Quizás, ésto, se relacione al papel que desempeñan los fotosintatos y su redistribución para conformar la biomasa de acuerdo a su ontogenia y fenología <sup>[McWilliam et al, 1974; Salisbury y Ross, 1978; Caemmerer y Farquhar, 1984; Gardner et al, 1985]</sup>.

A pesar de la disminución del crecimiento, el desarrollo vegetativo y la expansión foliar continúan hasta la madurez de la planta (etapa R9); tal vez porque la demanda de fotosintatos aumenta con la formación y el desarrollo de las estructuras reproductoras, las cuales están en creciente competencia con las vegetativas <sup>[Salisbury y Ross, 1978; Santos, 1984; Dale, 1985]</sup>; así, ecológicamente o evolutivamente el girasol, como otras especies, se ha encontrado en la

necesidad de capacitarse, manteniendo su expansión y crecimiento del parénquima que sustente el equilibrio fuente - demanda [Padilla, 1986]

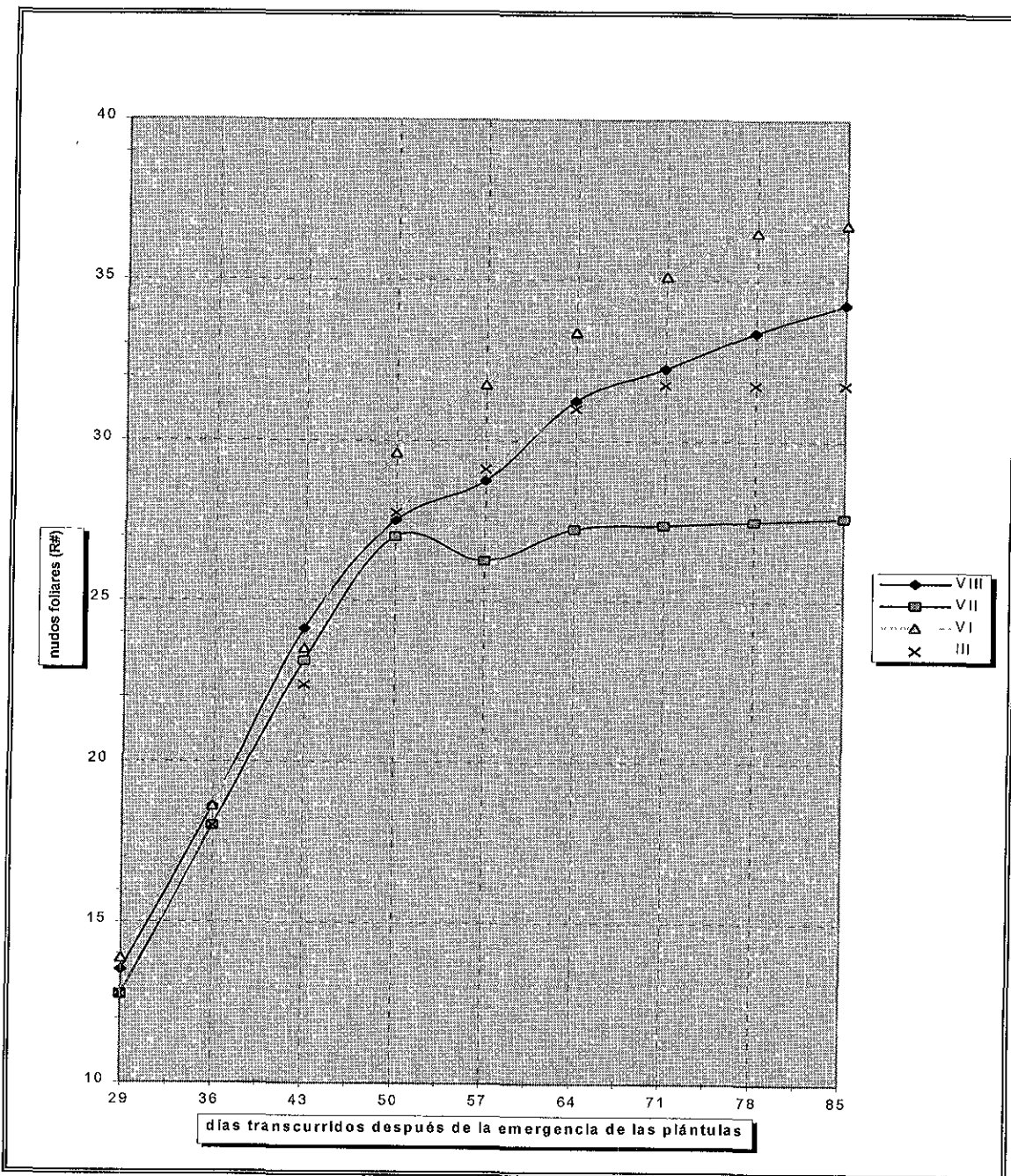


Figura 19.- Desarrollo de los nudos foliares promedio, de los diferentes tratamientos, a lo largo del tiempo.

Después de aplicados los tratamientos, existe en la misma figura una etapa de decaimiento alrededor de los 57 dde seguido de una etapa de recuperación del desarrollo vegetativo, lo cual Padilla (1986) también observa en el girasol var. Peredovik, señalando: "de momento la planta aprovecha los elementos presentes, como reserva, en tallos y raíces", limitando las tasas de expansión y de desarrollo y los niveles del metabolismo energético y de la homeóstasis. Tal

de menor área. Así, la eliminación del tercio medio y superior (VII) y tercio superior (III) ocasionó reducciones en el área del capítulo de 56 % y 37 % respectivamente. Esto demuestra la importante contribución de las hojas de los estratos medio y superior para el crecimiento del capítulo.

La figura 23 muestra como con el transcurso del tiempo el capítulo va alcanzando las distintas etapas de desarrollo reproductivo. El lapso del tiempo graficado abarca desde la aplicación de los tratamientos (51 dde y 58 dds) hasta que la planta alcanzó la madurez (R9) y se efectuó la cosecha [Schneiter y Miller, 1981]. VIII, tratamiento sin defoliar; IV, tratamiento con defoliación total. No existe significancia alguna para los tratamientos salvo para el tratamiento V el cual muestra un bajo nivel de respuesta.

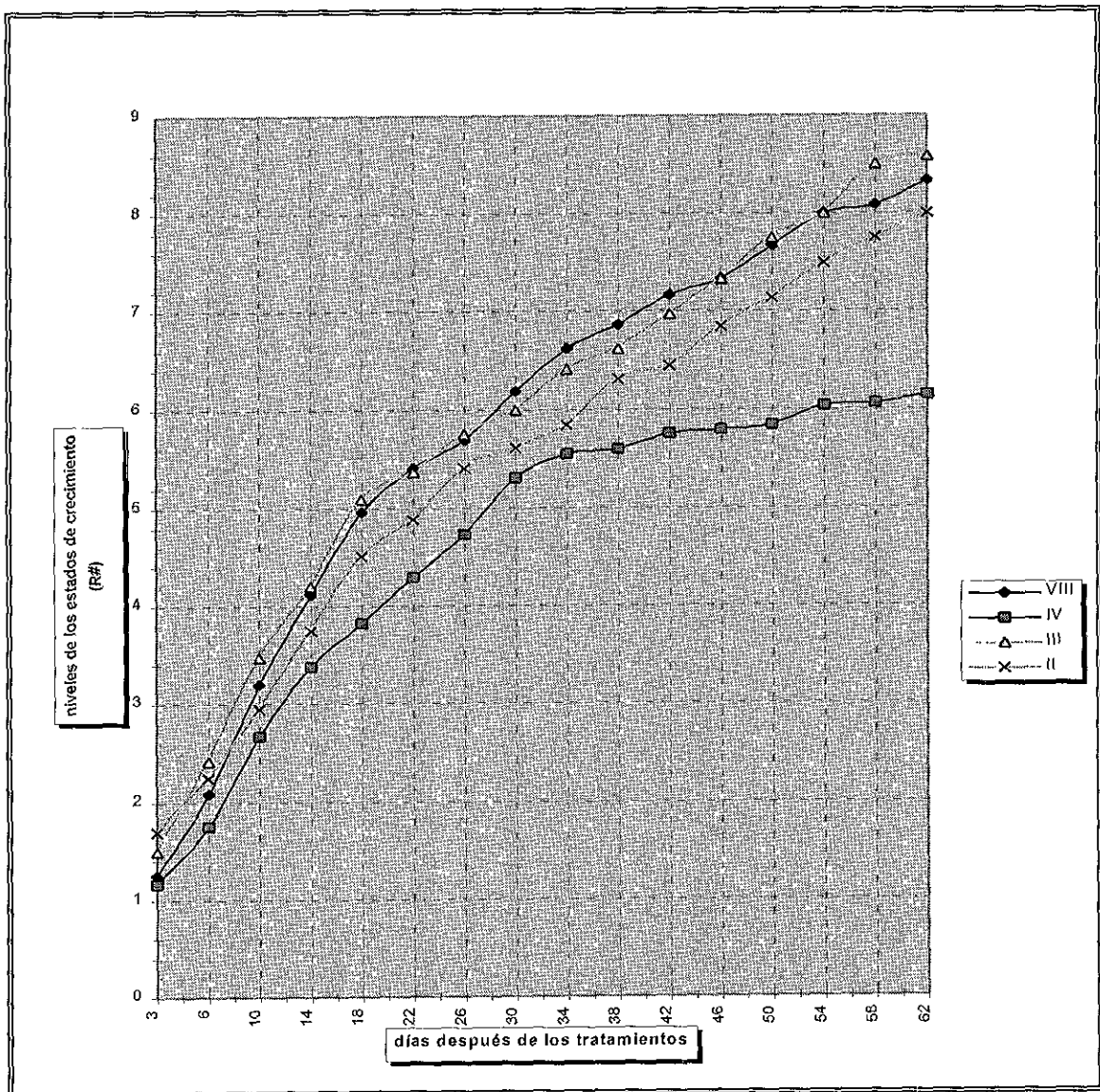


Figura 23.- Desarrollo reproductivo (etapas) del girasol en función del tiempo después de la aplicación de los tratamientos.

Así también, se puede destacar que la eliminación total de las hojas frena el desarrollo del capítulo a un grado tal que las fuentes derivadas de otras estructuras no pueden cubrir tal déficit, el capítulo detiene el desarrollo y la planta muere.

## Transpiración, temperatura de la hoja y resistencia a la difusión

### Transpiración

La tasa de transpiración (TT) de las hojas remanentes fue utilizada aquí como una medida de la actividad metabólica de la planta y fue determinada en dos fechas, 80 y 87 dds [Salisbury y Ross, 1978].

En la figura 24 los datos observados fueron tomados el día 22 de julio de 1995, es decir a los 80 dds. En la figura no se grafica el tratamiento IV, pues las plantas no presentaban láminas foliares en las que pudieran medirse este y otros parámetros relacionados.

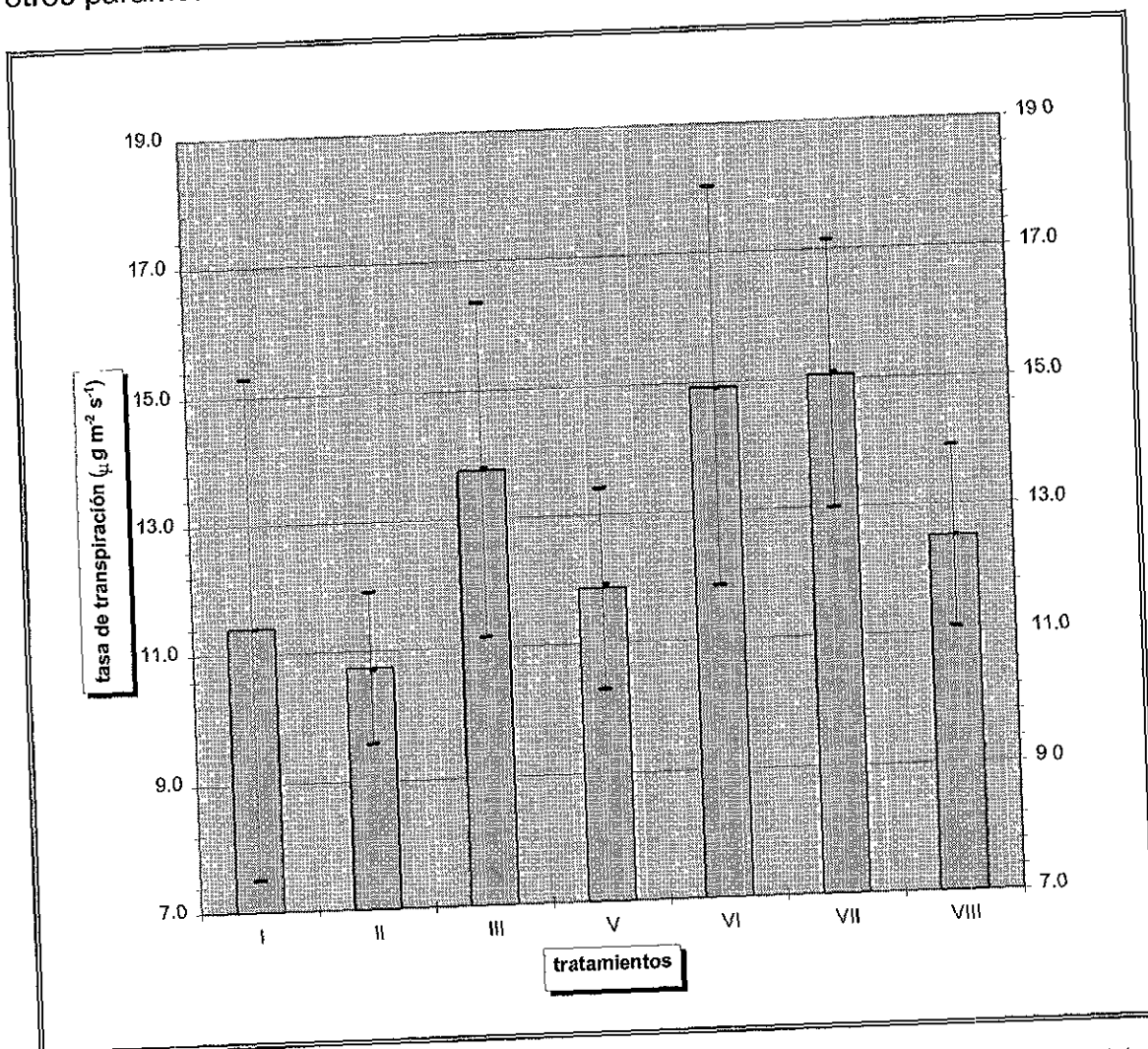


Figura 24.- Transpiración ( $\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) promedio (barras) de cada tratamiento y sus desviación típica (líneas verticales).

---

El fenómeno anterior se puede deber al incremento de los requerimientos fotosintéticos de la planta en la medida que se desarrolla la fase reproductiva, que incluso los estratos más senescentes se encontraron en la necesidad de incrementar sus esfuerzos para producir fotosintatos, muy probablemente para el consumo propio, aunque no se descarta que pudieran haber sido importados; esto es, porque el incremento de la TT cuando se eliminaron los estratos inferior (I), medio (II) e inferior y medio (V) no resultó tan importante como lo obtenido cuando se eliminó el estrato superior en los demás tratamientos (III, VI y VII), lo que mostró que el trabajo fotosintético para sustentar los procesos metabólicos de la planta, especialmente del desarrollo reproductivo, recayó principalmente en las láminas foliares más superiores.

Con todo lo anterior se denota que la capacidad fotosintética de las hojas, en condiciones normales, nunca se encuentra al 100 %, pues, los estratos inferiores son subutilizados y no trabajan a su máxima capacidad tal como lo mencionan Salisbury y Ross (1978) y Padilla (1986).

Por otra parte, contrastando, en ambas figuras (24 y 25), la transpiración de la hoja en los distintos tratamientos, se pudo observar aunque distinto en magnitudes un comportamiento similar. Así, en los tres primeros tratamientos, a medida que la defoliación fue más severa, las hojas remanentes presentaron mayor actividad, la cual se manifestó en una mayor TT. La importancia de las láminas superiores es cada vez más significativa a medida que pasa el tiempo y se van desarrollando los órganos reproductivos; no obstante, para la var. Peredovik <sup>[Padilla, 1986]</sup> no se reportó significancia entre los distintos tipos y grados de defoliación, lo cual posiblemente se debió a la respuesta de la variedad empleada y al diseño estadístico y su sensibilidad, por lo que se descarta contradicción alguna.

### **Temperatura de la hoja (°C).**

La temperatura es la medida promedio de la energía cinética molecular contenida en los cuerpos (la energía a su vez se manifiesta como trabajo y calor). En la hoja existe una relación temperatura - transpiración, de tal manera que la transpiración es el mecanismo de liberación de energía en forma de calor de la hoja producida por el trabajo metabólico y por la conversión de la irradiación solar <sup>[Salisbury y Ross, 1978]</sup>.

En este ensayo, la transpiración en función de la temperatura de la hoja (TH) fue evaluada en dos fechas. Las figuras 26 y 27 muestran el comportamiento de esta relación de parámetros que se presentaron en campo a los 80 y 87 dds. No se obtuvieron datos para el tratamiento IV, por lo que no aparece graficado. Los puntos dispersos corresponden a los valores de campo para cada tratamiento y la recta es la regresión lineal por mínimos cuadrados de los mismos datos, los coeficientes de regresión se muestran más adelante.

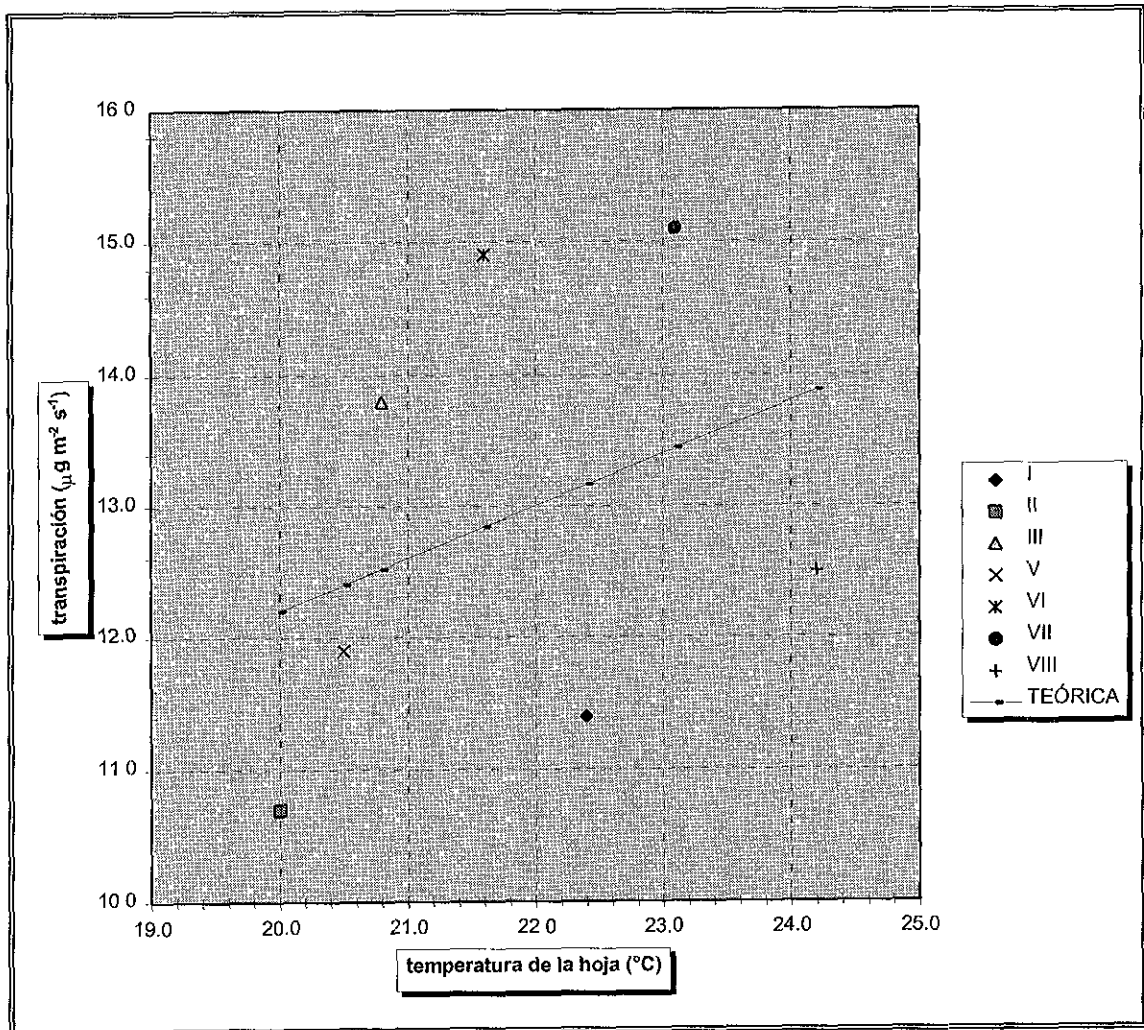


Figura 26.- Transpiración, dada en  $\mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en función de la temperatura de la hoja, dada en  $^{\circ}\text{C}$ .

En ambas etapas de estudio, la TH en el testigo fue de  $24.2^{\circ}\text{C}$  y  $26.9^{\circ}\text{C}$  a los 80 y 87 dds, respectivamente. Aunque con datos bastante dispersos, se observa que la TH y la transpiración están relacionadas. Es difícil evaluar que sucede, pero, parece que la transpiración tiene efecto refrigerante en las hojas, de tal manera que al elevarse la transpiración la TH desciende, lo cual resulta más claro en la figura 27 (la pendiente en la figura 26 puede deberse a la dispersión de los datos). No obstante, la transpiración se comporta un tanto independiente a la TH, ya que no hay suficiente correlación ( $r \neq 1$ ), esto se da en la medida que se desarrollan las estructuras reproductivas y la planta en general, con lo cual parece que la planta se somete a un esfuerzo cada vez mayor para compensar el área transpirativa eliminada (figuras 24, 25, 26 y 27).

Así, se tiene que la respuesta observada de la transpiración se debe de un 9 a un 10 % a la influencia de la TH ( $r^2_{80\text{dds}}$  y  $r^2_{87\text{dds}} \cong 0.1$ ), el resto de la respuesta se debió posiblemente a la influencia de otros parámetros como la defoliación, el tamaño del área de cada lámina remanente y la resistencia a la difusión de gases en la última capa tisular de la hoja.

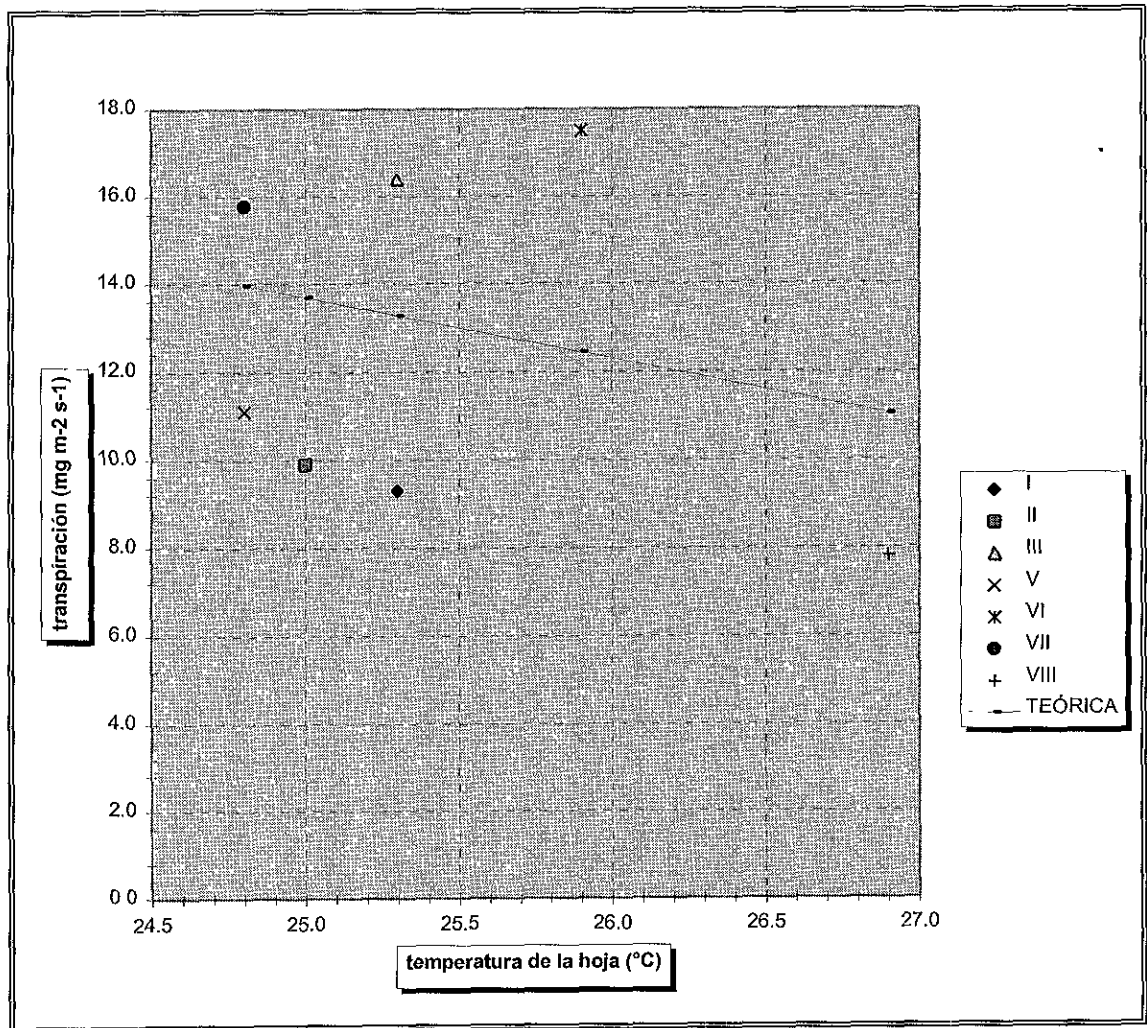


Figura 27.- La transpiración ( $\mu\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y la temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) de la hoja son graficadas en una segunda fecha (90 dde, 97 dds) de muestreo. Son mostrados como puntos dispersos los valores recogidos en el campo para cada lote, mientras que la línea es el modelo determinado por regresión lineal a partir de los mismos datos.

En cuanto a la defoliación, en ambas figuras se puede observar que los puntos que se encuentran debajo de la línea son todos los que conservan el estrato superior (I, II, V, VIII) y por el contrario los que se encuentran por arriba son las plantas que no conservan dicho estrato (III, VI y VII). De este modo los puntos parecen agruparse en dos fenómenos los cuales se comportan de modo más lineal. Así, la temperatura no parece afectar la transpiración si se encuentra presente el estrato superior, las variaciones existentes pueden deberse más al tamaño del área de transpiración remanente.

### Resistencia a la difusión ( $\text{s cm}^{-1}$ )

La resistencia a la difusión (RD) es una medida de la oposición que presenta la última capa de la hoja a la transferencia de gases o líquidos [Salisbury y Ross, 1992]. Por ello se encuentra relacionada de algún modo con la transpiración.

En las figuras 28 y 29 se muestra el comportamiento de la transpiración en función de la resistencia a la difusión de los gases a los 80 y a los 87 dds, respectivamente. Los puntos dispersos representan los valores promedios obtenidos en campo para cada lote en particular; la línea recta muestra el comportamiento modelo o teórico determinado por regresión lineal a partir de los mismos datos de campo.

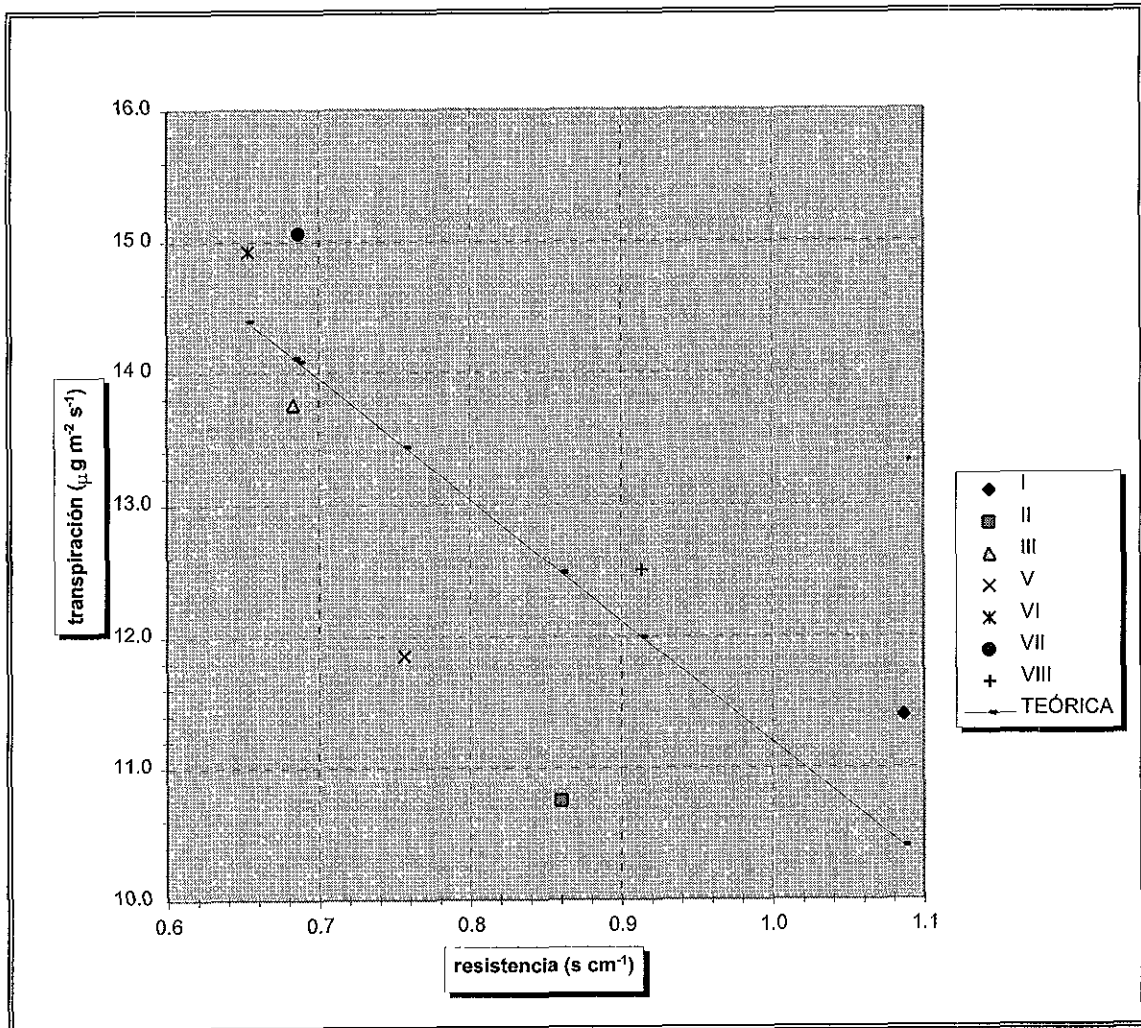


Figura 28.- La transpiración ( $\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en función de la resistencia a la difusión de los gases ( $\text{s cm}^{-1}$ ).

Se observa que la RD y la transpiración mostraron una relación negativa. Así, a juzgar por las ecuaciones empíricas determinadas:

$$TT_{80\text{dds}} = 20.4 - 9.2 \times RD_{80\text{dds}} \text{ y } TT_{87\text{dds}} = 21.3 - 6.61 \times RD_{87\text{dds}},$$

para las observaciones realizadas a los 80 dds por cada segundo que aumentó la RD la TT se redujo en  $9.2 \text{ g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$  y a los 87 dds la razón cambió a  $6.6 \text{ g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Esto significó que con el paso del tiempo la transpiración resulta menos afectada por la RD aunque esta tiende a ser mayor.



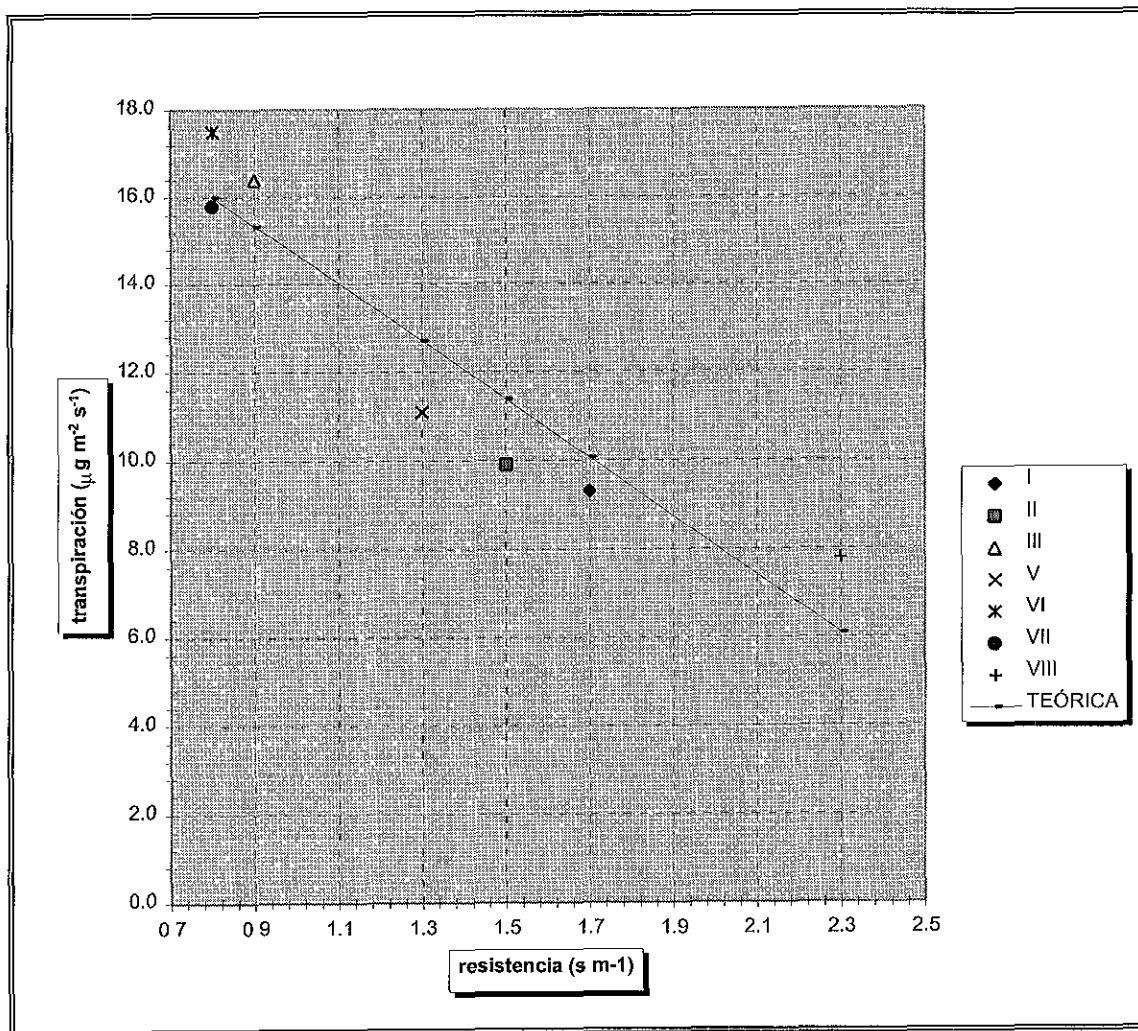


Figura 29.- La transpiración ( $\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en función de la resistencia a la difusión de los gases ( $\text{s cm}^{-1}$ ).

Lo anterior indica, que los tratamientos de defoliación que afectaron la transpiración necesariamente afectan la RD, ya que, en base a los índices de correlación ( $r^2$ ) derivados de la regresión lineal [Márquez, 1988], se encontró que la respuesta de la transpiración se debe en un 59 a un 86 % a la influencia directa de la RD y ésta a su vez recibió la influencia del tipo y grado de defoliación sufrida por la planta: entre más superior estuviera el nivel o entre mayor fuera el grado de defoliación la resistencia resultante en las hojas remanentes disminuyó en mayor grado, lo cual indicó una mayor actividad en la fuente funcional de fotosintatos. No obstante, no se descarta que por algún mecanismo la defoliación afectara directamente a la transpiración de un 4 a un 31 %, que es la magnitud el componente restante que no es explicado por la TH ni por la RD, aunque habría que revisar algún otro factor que no haya sido considerado y que fuera importante para la expresión de ese componente restante. Así, el papel ontogénico del estrato superior en esta fase fenológica (al inicio del desarrollo floral y etapas sucesivas) mostró una gran importancia para sustentar los procesos metabólicos de la planta en comparación con los demás estratos.

## Estimación de la clorofila foliar

Mediante el medidor de clorofila Minolta se estimó, a los 87 días después de la siembra, el efecto de la defoliación sobre el contenido de clorofila de las hojas. En el testigo (sin defoliación) esta determinación se realizó en las hojas 8 y 29 (contabilizadas a partir de los cotiledones).

En la figura 30, se muestran, expresados en  $\text{mg cm}^{-2}$ , los niveles de clorofila encontrados en los diferentes tratamientos y que fueron tomados en distintas hojas en cuanto su posición. Las columnas denotan la magnitud del promedio encontrado por tratamiento y las líneas acotadas muestran la desviación, los rótulos de las columnas mencionan el tratamiento y la posición de la hoja muestreada.

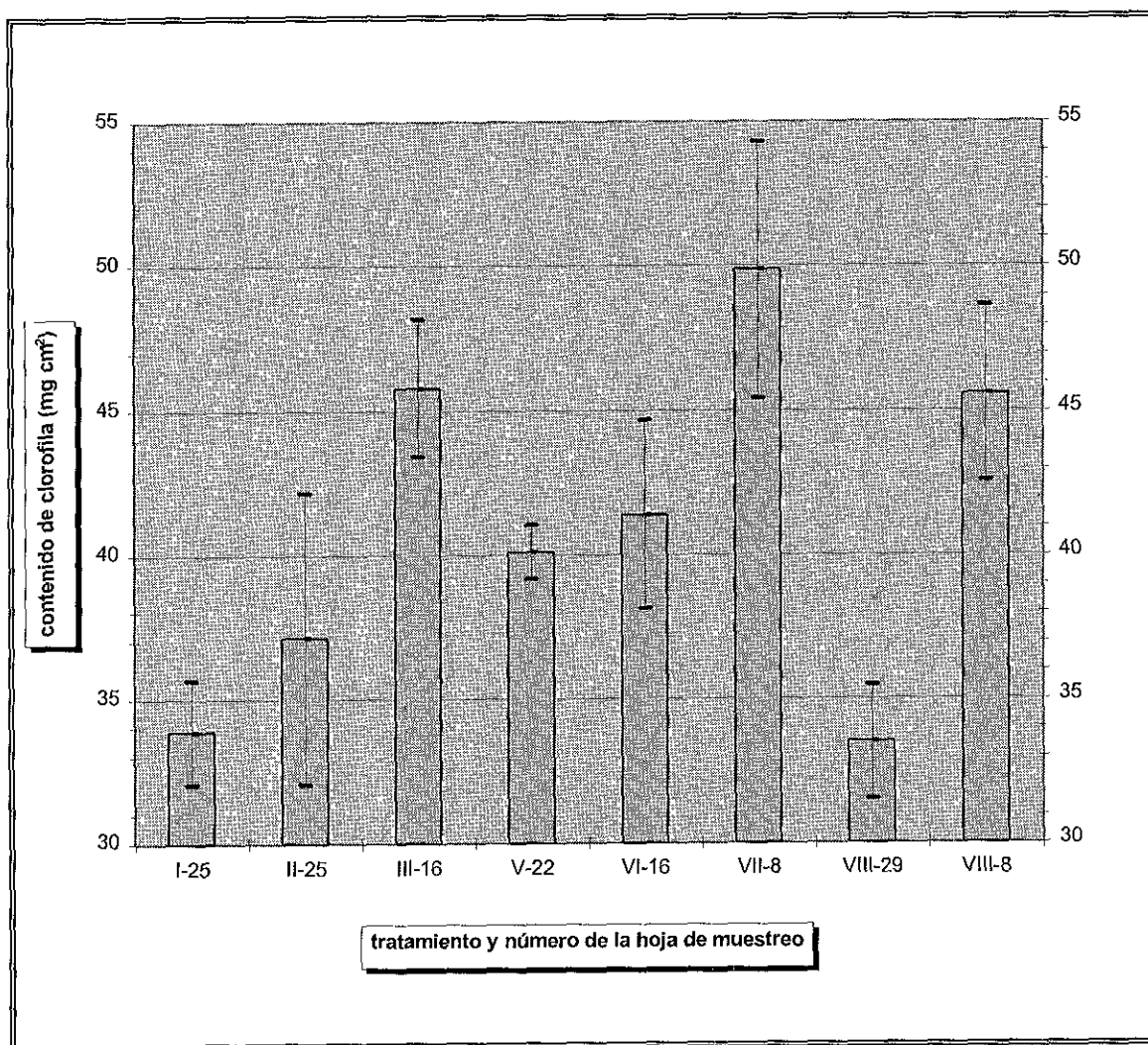


Figura 30.- Niveles de clorofila ( $\text{mg cm}^{-2}$ ) encontradas en distintas hojas.

Los niveles de clorofila se determinaron a partir de las hojas situadas en una posición inmediata al estrato defoliado con el fin de visualizar el comportamiento de una hoja similar y de ontogenia parecida; así, los valores en los tratamientos

---

I y II son tomados de la hoja número 25, contada desde abajo; los tratamientos III y VI reflejan el valor que se encuentra en la hoja 16 del estrato medio; el tratamiento V corresponde a la hoja 22; en el VII se tomó la lectura en la hoja 8.

En la misma figura, las últimas 2 columnas pertenecen al tratamiento VIII, la primera, de izquierda a derecha, es tomada de la hoja 29 y la segunda de la hoja 8. Se observa que, en plantas sin defoliación, la hoja más baja (8) mostró un mayor contenido de clorofila que la hoja 29, lo que probablemente se debe a que las hojas más bajas han concluido su crecimiento y la acumulación de nitrógeno es mayor [Escalante - E., 1992]. Esto también se observó en las hojas remanentes de la posición 8 en el tratamiento VII y de la 16 en los tratamientos III y VI. En general, independientemente del tratamiento, se observó que el contenido de clorofila en las hojas, para esta etapa, resultó más bajo entre más alto fue su posición en el dosel (figura 30).

Por otro lado también pudiera pensarse que esta diferencia se deba al efecto de dosel que ejercen las hojas superiores sobre las hojas inferiores [English et al, 1972; Padilla, 1986], ya que al impedir el paso de la luz solar las hojas incrementan la clorofila para poder captar lo más posible ese recurso [Myneni et al, 1986], sin embargo, existen relaciones más sutiles que indican que las discrepancias no se debe a tal efecto, y es que al eliminar hojas de doseles superiores, las inmediatamente inferiores quedan expuestas a la luz, sin que en este sentido se disminuyan los valores de modo importante, como se esperaría, y por lo contrario, se mantienen más altas que el testigo, tal vez debido a lo niveles ya presentes de nitrógeno que fomentan la coloración verde [Escalante - E., 1992], a la presencia definida de cloroplastos o a la madurez de la hoja.

En este sentido pese que la presencia de clorofila está en función de varios factores posibles, son notorias ciertas diferencias que podrían deberse a la defoliación, pues, en las hojas remanentes se observa que entre mayor sea el grado de defoliación o entre más superior sea el estrato defoliado, mayor es el contenido de clorofila en un mismo nivel. Esto resulta bastante claro si se observa el caso del tratamiento I y II, donde fueron eliminados el estrato inferior y medio, respectivamente; el resultado fue un incremento en el contenido de clorofila para la misma hoja (25) conforme fue más superior la defoliación. En otro caso, si se compara con la hoja 8 del tratamiento testigo (sin defoliar), la eliminación de los dos estratos superiores también incrementó la concentración de clorofila en la hoja 8 del tratamiento VII. De igual modo, resulta que tan sólo la defoliación del estrato superior (tratamiento III) incrementa más la presencia de la clorofila en la hoja 16 que cuando se eliminan los dos estratos más inferiores (tratamiento V).

El incremento de el contenido de la clorofila con respecto al grado de defoliación y al nivel del estrato eliminado mostró que la defoliación por si misma impacta y estresa a la planta y en sí a su metabolismo. De este modo, tanto la eliminación de los estratos más superiores como la eliminación de mayor extensión de fuente de fotosintatos aumentó la carga de trabajo en la

fuente remanente, lo cual se pudo ver en el incremento de los niveles de clorofila así como en la elevación de la tasa de transpiración como ya se vio en los apartados anteriores.

## Distribución de la biomasa (materia seca)

La biomasa total (expresada como materia o base seca) no es otra cosa que la materia producida principalmente por fotosíntesis y bioacumulada por la planta en sus distintas estructuras (figura 14, en el apartado de materiales y métodos) con un comportamiento que depende del órgano que se trate, la ontogenia, y el tipo y grado de estrés al que se enfrente la planta; de este modo se procede a continuación a analizar cada componente de la biomasa aérea de la planta en función del tamaño de la fuente de fotosintatos.

Así, para el girasol se encontraron diferentes distribuciones entre las distintas estructuras en lo referido a la concentración o bioacumulación relativa de materia seca; aunque también se encontraron ciertas similitudes entre las diversas estructuras en el comportamiento de la acumulación con respecto a la influencia que tiene la defoliación sobre la producción de materia seca.

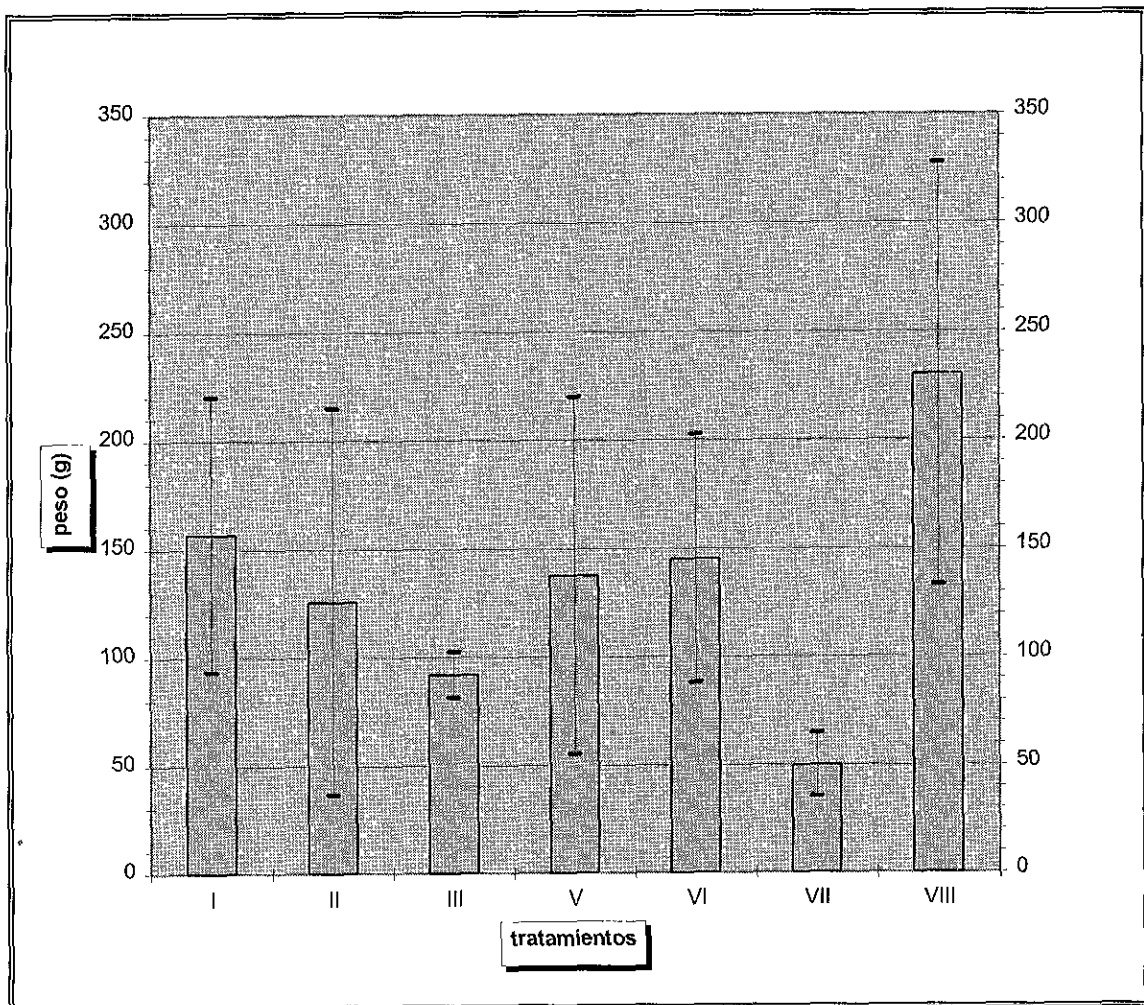


Figura 31.- Promedios del pesos seco de la materia alcanzada, por los tallos y peciolas, por tratamiento (barras), y sus respectivas desviaciones (líneas acotadas).

---

## **Materia seca del tallo y los peciolos**

En la figura 31 se muestran los promedios (barras) y sus respectivas desviaciones (líneas acotadas) del peso seco alcanzado por la materia compuesta por los tallos y los peciolos, por tratamiento. En la figura se puede observar que la remoción foliar redujo la acumulación de materia seca en el tallo. Dicha reducción fue más drástica cuando se eliminó el estrato medio junto con el superior (tratamiento VII). La acumulación de materia seca en el testigo (sin defoliación) fue de 200 g por planta; mientras que la del tratamiento VII fue de 64 g por planta. Esto parece indicar que dicha reducción en el peso seco del tallo por efecto de la defoliación, puede deberse a una mayor traslocación de materia seca para satisfacer la demanda de fotosintatos impuesta por los aquenios en crecimiento. Tendencias similares han sido reportadas por Steer y Hocking (1984) y por Padilla (1986) en girasol bajo condiciones de estrés por nutrimentos.

## **Materia seca en las hojas remanentes después de la defoliación**

En la figura 32 se observa el efecto sobre la materia seca de las hojas remanentes en la planta causado por los distintos tipos de defoliación aplicados. Las barras indican la magnitud promedio y las líneas acotadas muestran las respectivas desviaciones.

En todos los casos, a excepción del tratamiento I (eliminación del tercio inferior) que mostró 98 g por planta, la materia seca acumulada en las hojas remanentes en la planta después de la defoliación fue inferior al tratamiento VIII (testigo) que mostró 63.4 g por planta (figura 32). Esto sugiere, por una parte, que las hojas del estrato medio y superior (tratamientos II, III, V y VI) fueron lo suficiente activas para compensar la producción de fotosintatos y elementos constitutivos de la masa perdidos por la eliminación de las hojas inferiores lo cual se reflejó en un leve caída en el peso seco y por el contrario la pérdida de los estratos medio y superior (tratamiento VII) delegaron el trabajo en las hojas más inferiores o más senescentes que no pudieron soportar la carga provocando más drásticamente el abatimiento del peso seco. Mucho de este efecto se debe al tipo de defoliación, pero también de la ontogenia de la hoja, pues cada hoja, el número de hojas su tamaño y sus funciones están determinadas genéticamente, de tal modo que los estratos inferiores normalmente no crecen lo correspondiente a hojas superiores y se encuentran senescentes cuando las más superiores son todavía inmaduras; por ello mismo, es probable que a esto se deba que el tratamiento III no presentara una mayor disminución del peso seco, pues las hojas del estrato medio crecieron todavía más (ya que alcanzaron tallas grandes: alrededor de 30 x 30 cm. Otra evidencia de esto, como se trata más adelante, es el rendimiento de aquenios similar entre este tratamiento y el testigo.

Por otra parte la eliminación de tan solo el estrato inferior provocó un aumento de la masa seca lo cual puede interpretarse como una estimulación en el

crecimiento de las hojas en desarrollo al tener un excedente de nutrientes y menor presión por hojas senescentes y con problemas de salud.

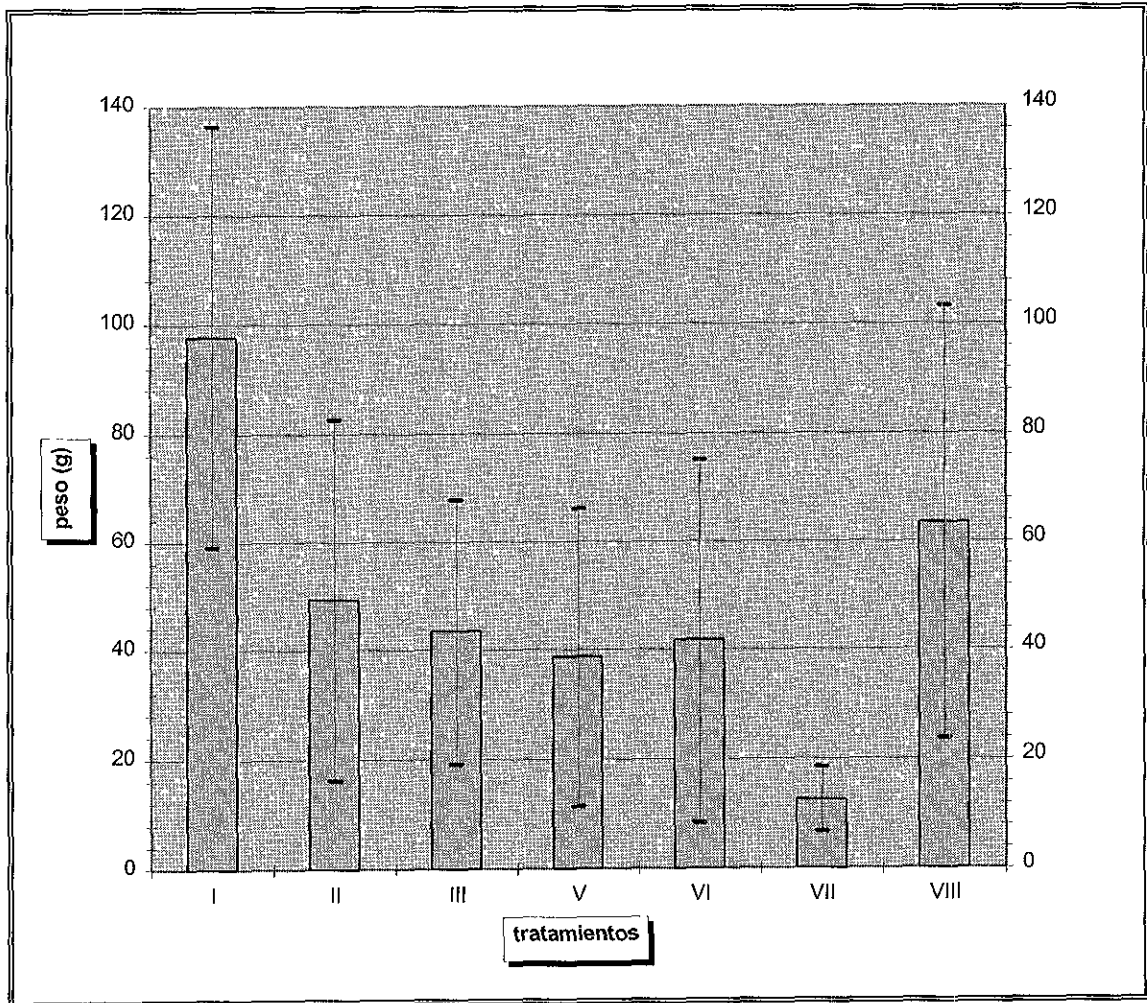


Figura 32.- Efecto sobre la materia seca de las hojas remanentes en la planta causado por los distintos tipos de defoliación. Las barras indican la magnitud promedio y las líneas acotadas muestran las respectivas desviaciones.

### Materia seca del receptáculo

En la figura 33 se muestra el efecto que sobre el peso seco promedio de los capítulos sin semilla y sin elementos florales accesorios a la cosecha tuvo la defoliación. Las barras corresponden a los promedios mientras que las líneas corresponden a los rangos de las desviaciones. En la figura se observa que, como en el caso de las hojas remanentes la defoliación del estrato inferior (tratamiento I), y ligeramente las hojas del estrato medio (tratamiento II), impulsó un poco la acumulación de materia seca en el receptáculo, probablemente por la liberación de los flujos de nutrientes hacia hojas senescentes, dependiendo de la ontogenia y el momento fenológico en que ocurrió la defoliación. Se observa también que solamente la eliminación del tercio superior de las hojas (tratamiento III) y la del tercio inferior y superior

(tratamiento VI) ocasionaron reducciones en el peso seco del receptáculo a la cosecha. En el testigo (sin defoliación) el peso seco del receptáculo fue de 39.2 g; mientras que en los tratamientos referidos este fue menor en 37 % y 29 %, respectivamente. Esto sugiere la importancia como fuente de fotosintatos de las hojas de los estratos medio y superior para el crecimiento del receptáculo.

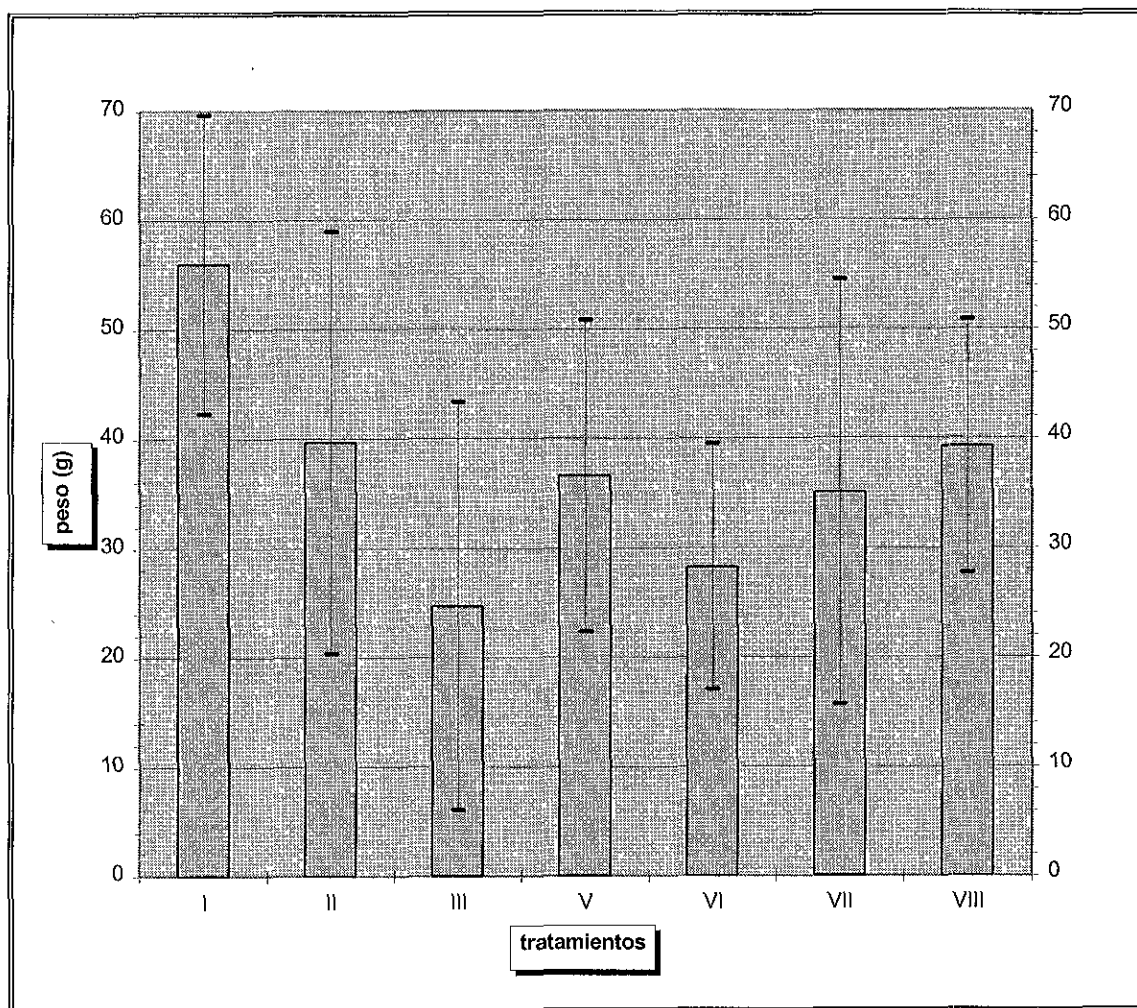


Figura 33.- Peso seco promedio de los capítulos sin aquenios y sin elementos florales accesorios a la cosecha. Las barras corresponden a los promedios mientras que las líneas corresponden a los rangos de las desviaciones.

### Materia seca de las hojas eliminadas

En las figuras 34 y 35 son mostrados los pesos secos promedio (barras) con sus correspondientes desviaciones típicas (líneas acotadas) para las láminas foliaras y para los peciolo, respectivamente. En ellas se puede ver que el comportamiento del peso seco es similar y proporcional entre las dos estructuras.

producción de biomasa se encontró en el testigo (sin defoliación: VIII) y en las plantas en que solamente se eliminó el estrato inferior (I) con 411 y 439 g pl<sup>-1</sup>, respectivamente. La más baja producción de biomasa se encontró con la eliminación del tercio superior (III) y el estrato medio y superior (VII) con 216 y 219 g pl<sup>-1</sup>, respectivamente (figura 22). Esto sugiere, por un lado, que durante la etapa reproductiva del girasol, la actividad fotosintética de las hojas superiores del girasol es determinante para incrementar la producción de biomasa hasta un 48 %, y por otro lado, la planta es capaz de recibir y soportar el estrés defoliativo en una mínima expresión dependiendo de la ontogenia del estrato foliar, lo cual resulta benéfico cuando se trata del estrato más inferior y senescente.

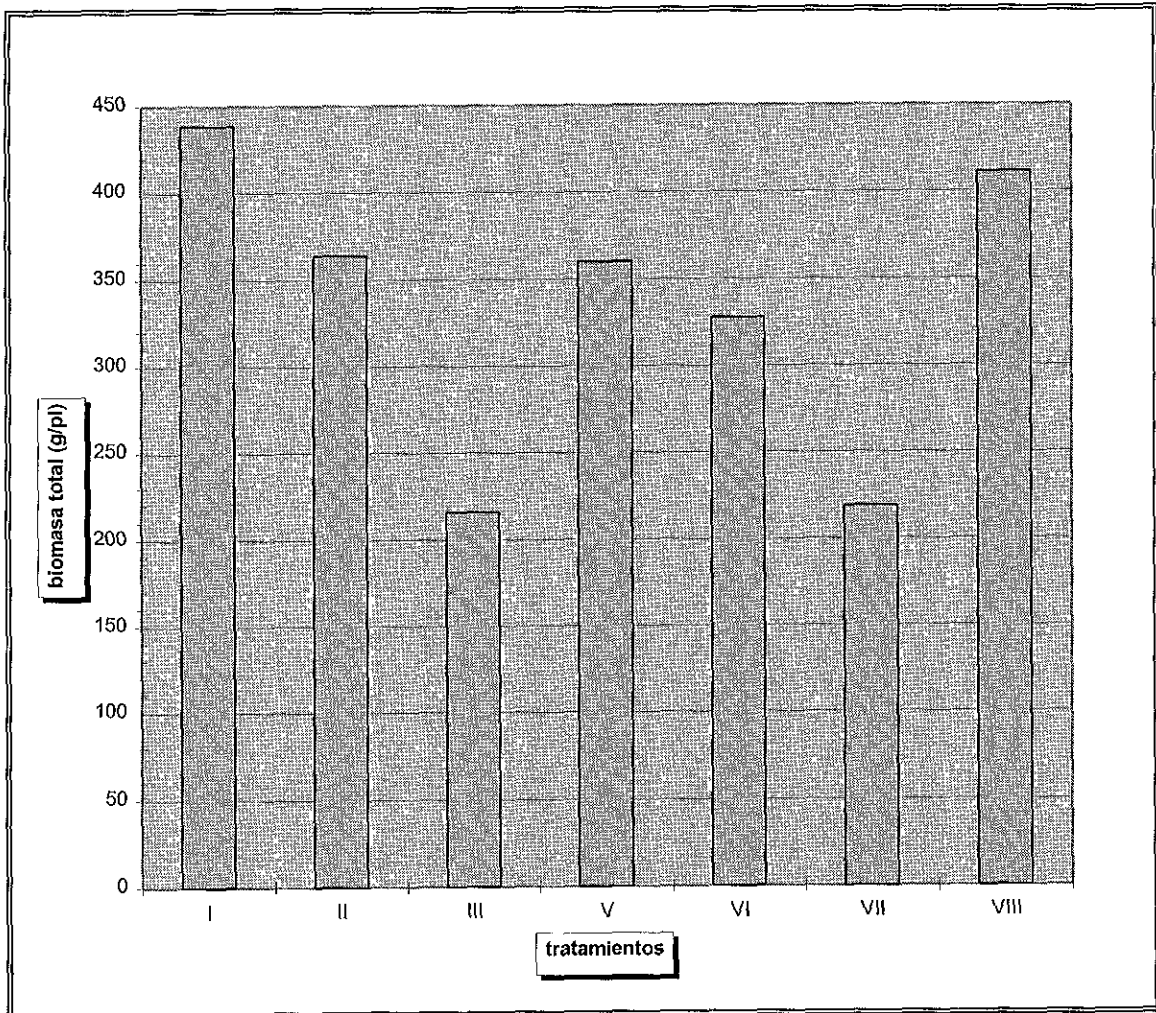


Figura 36.- Biomasa (g / planta) total promedio producida por cada tratamiento.

La eliminación de los estratos medio (II), superior y medio (V), inferior y superior (VI) redujeron de manera similar la producción de biomasa en 15 % con relación al testigo. La eliminación del estrato superior (III) y del estrato medio y superior fueron los que más afectaron la producción de biomasa abatiéndola hasta un 52 % con respecto al testigo.



Como se puede ver en lo referente a la biomasa, sólo los tratamientos VII y III presentan una diferencia significativa en relación al testigo (VIII); entre ellos no existe significancia estadística, lo cual indica el papel preponderante del estrato superior en el desarrollo general de la planta a partir de la etapa R1.

Los resultados del tratamiento con remoción total de las hojas (IV) no se tomaron en cuenta para el análisis de varianza, pues, fueron evidentemente diferentes (no fue soportado el estrés defoliativo) y podrían crear tendencia o ruido en el análisis.

De estos resultados se puede deducir que las hojas más superiores, a partir del inicio de la floración, son las más activas como fuente de fotosintatos y tienen mucho que ver con el sostén y desarrollo de la planta, proporcionando la materia destinada a la formación de nuevas estructuras. Quizás, por otro lado, las hojas inferiores tengan la función de abastecer con fotosintatos a la raíz para sus procesos de índole metabólico y energético, tales como la respiración [Salisbury y Ross, 1978].

## Efecto de la defoliación sobre el rendimiento y sus componentes

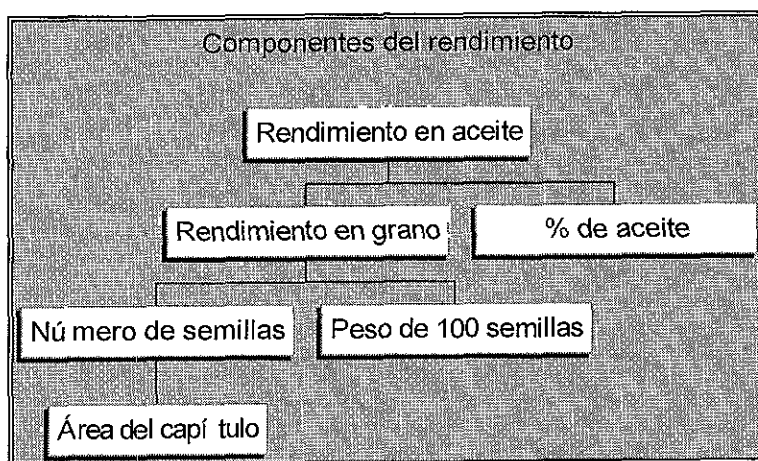


Figura 37.- Componentes del rendimiento en el girasol. El rendimiento se encuentra expresado en la relación productiva de aceite por el cultivo.

El rendimiento es un parámetro agronómico de importancia capital para los productores del campo; sin embargo, también puede ser considerado, junto al índice de biomasa, como un indicador de la capacidad fijadora de las plantas, de su contenido energético y de la productividad de un ecosistema, lo cual es de mucho interés para un ecólogo [Krebs, 1985].

Para entender un poco mejor lo anterior, se esquematiza en la figura 37 los componentes del rendimiento. Estos constan de la totalidad de las partes de una planta en un determinado momento, como lo es la madurez fisiológica; para determinarlo se toma el peso seco del material producido.

En el cuadro 4, se observa que, a excepción del tratamiento donde se elimina el estrato inferior (I), los tratamientos de defoliación ocasionaron un rendimiento de semillas más bajo, debido a reducciones en sus componentes tales como el número de semillas por planta y el peso de cien semillas, principalmente.

Así, el rendimiento más alto se encontró en el tratamiento donde se eliminó el estrato inferior (I) con 67.2 g pl<sup>-1</sup> que superó a los 62.5 g pl<sup>-1</sup> obtenidos en el testigo (sin defoliación: VIII). El rendimiento más bajo se encontró en los tratamientos donde se eliminó el estrato superior: 21.2, 36.2 y 41.2 g pl<sup>-1</sup> para los tratamientos III, VII y VI, respectivamente, lo que demuestra la importancia de la actividad de las hojas superiores para el llenado del grano.

**Cuadro 4.- Rendimiento (g pl<sup>-1</sup>) y sus componentes en función del tamaño de la fuente de fotosintatos. Chapingo, Méx. 1995.**

Tratamiento	Rend. (g pl <sup>-1</sup> )	NA pl <sup>-1</sup>	PCA (g)	Área del capítulo (cm <sup>2</sup> )
	67.2 <sub>a</sub>	1098 <sub>a</sub>	6.1 <sub>a</sub>	339 <sub>a</sub>
VIII	62.5 <sub>ab</sub>	1026 <sub>ab</sub>	6.2 <sub>a</sub>	357 <sub>a</sub>
V	58.0 <sub>abc</sub>	1132 <sub>a</sub>	5.2 <sub>ab</sub>	284 <sub>a</sub>
II	52.2 <sub>abc</sub>	1100 <sub>a</sub>	4.7 <sub>ab</sub>	340 <sub>a</sub>
VI	41.2 <sub>bcd</sub>	733 <sub>ab</sub>	5.6 <sub>ab</sub>	349 <sub>a</sub>
VII	36.2 <sub>cd</sub>	911 <sub>ab</sub>	4.3 <sub>b</sub>	185 <sub>ab</sub>
III	21.2 <sub>d</sub>	456 <sub>b</sub>	4.6 <sub>ab</sub>	326 <sub>a</sub>
DSH $\alpha=0.06$	25.5	615.4	1.8	190

Rend. = peso de semilla (g pl<sup>-1</sup>); NA = número de achenios pl<sup>-1</sup>; PCA = peso seco de cien achenios (g). Cada media con letras iguales son estadísticamente iguales.

El número de achenios por planta varió de 456 a 1098 y el peso de cien achenios de 1.8 a 6.2 g. Los valores más altos correspondieron al testigo (VIII) y al tratamiento en el que solamente se eliminó las hojas del estrato inferior (I), lo cual se expresó como un ligero aumento en estos parámetros con respecto al testigo; en cambio, los más bajos fueron aquellos donde se eliminaron las hojas superiores (tratamientos III y VII). Tendencias similares se observaron para el área del capítulo (cuadro 4).

La defoliación total en las plantas ocasionó que el capítulo no se desarrollara y en consecuencia no hubiera producción de semilla. Estas plantas "murieron" en diferentes momentos dependiendo de la resistencia<sup>10</sup> de cada planta en particular: la primera muerte ocurrió una semana después de la aplicación de los tratamientos y las últimas se dieron dos semanas antes que las plantas del testigo llegaran al fin de su ciclo fenológico.

Para todos estos resultados en general, Padilla (1988) encontró resultados similares en la variedad Peredovik. Así, él mismo comenta que, la respuesta agronómica del girasol a varios grados de defoliación, aplicados en nueve

<sup>10</sup> La resistencia comentada se refiere a la permanencia de la vitalidad de la planta que se ve modificada por distintos factores que tienen que ver con las cualidades de la planta en particular y a los microambientes a los cuales se enfrentan. La robustez y a la acumulación de asimilatos, así como los mecanismos de defensa a enfermedades son factores preponderantes en la resistencia potencial de la planta. Las plantas que por la defoliación vieron afectada la resistencia sufrieron el embate de enfermedades de origen micótico como fue: Sclerotinia, que causó la muerte a solamente aquellas que pasaron por una defoliación total.

---

etapas fenológicas, desde los 27 hasta los 102 dds, mostró que los niveles de defoliación arriba de 50 % a través de todas las etapas de desarrollo, redujeron significativamente el rendimiento de grano.

Estos resultados sugieren que la actividad de las hojas superiores es responsable del llenado de grano en un 92 %, las del estrato medio en un 65 % y las inferiores en un 57 %. Estos datos se presentan en la ausencia de los estratos complementarios (tratamientos V, VI y VII) y exigen del estrato remanente que se esfuerce a su máximo potencial.

A su vez, esto indica que las hojas normalmente no trabajan a su capacidad límite, operando (en una amplia gama de especies) normalmente a tasas de fotosíntesis inferiores, debido a una acumulación de azúcares en ellas [Neals y Incoll, 1968]. En caso de elaborar productos en una alta capacidad, ellos son empleados en otras rutas metabólicas o almacenados en algunas otras estructuras, ya que su producción no es distribuida eficientemente por toda la planta, debido a la competencia y prioridades de los distintos órganos [English et al, 1979].

Estos resultados obtenidos permiten suponer que las defoliaciones parciales, ya sean por insectos, enfermedades o algún otro factor o elemento tanto natural como artificial (con fines agronómicos), son tolerables, y benéficos si se trata de las hojas inferiores, hasta un 33 % siempre y cuando no se involucre la pérdida del estrato superior en la etapa R1 ni se presenten efectos secundarios (v. g.: toxicidad, bloqueo de haces vasculares). Así, puede ser recomendable la eliminación del estrato inferior (33 %) para obtener un mayor rendimiento de en grano y aceite, puesto que, de este modo se le da mayor movilidad a los fotosintatos y otros iones poco móviles (como el  $Ca^{2+}$ ) a las zonas superiores de la planta [J. A. Escalante, com. pers.; y Espinosa et al, 1995].

Estos resultados confirman lo expuesto en otros trabajos [Ramírez et al, 1988; Mostafavi y Cross, 1990], con respecto a la gran importancia que tienen las hojas superiores en el girasol [McWilliam et al, 1974; Rodríguez, 1974; English et al, 1979], el frijol [Escalante y Escalante, 1994; Escalante et al, 1995a; Escalante et al, 1995b], el jitomate [Salisbury y Ross, 1978], la okra [Olasantan, 1988], alfalfa [Hodgkinson, 1974; Denison et al, 1992], lenteja [Pandey, 1983], trébol [Ryle y Powell, 1992; Marriott y Haystead, 1992; Kang et al, 1995], cacahuete [Jones et al, 1982; Rice et al, 1995], entre otras, como fuente de productos fotosintetizados para la formación y llenado del grano y estructuras.

### **Rendimiento en aceite y el contenido de aceite**

El contenido de aceite es el producto final y la principal utilidad del aquenio del girasol, por lo que su cultivo generalmente esta destinado a este fin. Por tanto es un componente más, si no es que el principal, del rendimiento expresado anteriormente (figura 37).

La defoliación en la variedad Victoria del presente trabajo, presentó un efecto particular sobre la acumulación total en el rendimiento de aquenios, en el contenido de aceite y su rendimiento por planta; este comportamiento se puede observar en el cuadro 5.

**Cuadro 5.- Rendimiento en aceite ( $g\ p^{-1}$ ), contenido de aceite (%) y rendimiento de aquenios ( $g\ p^{-1}$ ) en función del tamaño de la fuente de fotosintatos, Chapingo, Méx., 1995.**

Tratamiento	Rendimiento en aceite ( $g\ p^{-1}$ )	Contenido de aceite en aquenios (%)	Rendimiento de aquenios ( $g\ p^{-1}$ )
I	28.6 <sub>a</sub>	42.7 <sub>a</sub>	67.2 <sub>a</sub>
VIII	26.6 <sub>ab</sub>	42.5 <sub>a</sub>	62.5 <sub>ab</sub>
V	25.4 <sub>ab</sub>	44.0 <sub>a</sub>	58.0 <sub>abc</sub>
II	22.3 <sub>abc</sub>	43.2 <sub>a</sub>	52.2 <sub>abc</sub>
VI	17.2 <sub>bcd</sub>	41.5 <sub>a</sub>	41.2 <sub>bcd</sub>
VII	15.3 <sub>cd</sub>	42.2 <sub>a</sub>	36.2 <sub>cd</sub>
III	8.8 <sub>e</sub>	41.7 <sub>a</sub>	21.2 <sub>d</sub>
DSH $\alpha=5\%$	9.8	3.4	25.5

Cada valor muestra como subíndice una letra que indica que tratamientos son iguales y cuales son diferentes en cada parámetro según la DSH.

Como se puede ver, el contenido de aceite en el aquenio no varió de modo significativo (con un intervalo de confianza del 95 %); esto es debido probablemente a que, al igual que la cantidad de hojas y en otros parámetros morfológicos, el contenido de aceite en los aquenios es determinado genéticamente y por las presiones ambientales, por lo que obedece a mecanismos metabólicos y ontogénicos bien establecidos e invariables que delimitan las necesidades de supervivencia del propágulo, por lo cual, normalmente es un valor específico para las especies e incluso para las variedades o subespecies [Salisbury y Ross, 1978 y Krebs, 1985]. Esto así, que no solo para la variedad Victoria se encontró constancia en el contenido de aceite en el aquenio, pues, para la var. Peredovik [Padilla, 1986], todos los tratamientos defoliativos no provocaron alteración significativa en los contenidos de aceite excepto para el caso de la eliminación total (una reducción del 40 % del contenido de aceite); esto es congruente con lo encontrado por Schneiter y sus colaboradores (1987); sin embargo, discrepa con lo encontrado por Johnson (1972) y Pantil y Goswami (1979). Pese a que el contenido de aceite en el aquenio en promedio es más o menos constante para las variedades de girasol, se puede encontrar cierto grado de variación dentro de un mismo capítulo y es que el contenido de aceite varía con la ontogenia del aquenio en la planta y con su disposición en el capítulo como lo han indicado Gofner y sus colaboradores (1988). No obstante lo obtenido, el contenido específico de aceite, el comportamiento de este mismo parámetro y además de los otros dos parámetros anexos en el cuadro 5, el comportamiento se manifiesta, como en el caso de variables ya discutidas anteriormente, en un ligero estímulo en el

---

tratamiento I, y se encuentran disminuciones cada vez mayores conforme se hace más severa la defoliación y entre más superior sea la fuente defoliada.

Para el caso del contenido de aceite por planta, representado por el rendimiento de aceite en el cuadro 5, se encontró variación significativa y un comportamiento del siguiente modo: la eliminación de solamente el estrato inferior (I) provocó un aumento del contenido de aceite con respecto al testigo (sin defoliar, VIII), todos los demás tratamientos fueron inferiores; entre más superior fue el estrato defoliado mayor fue la disminución del rendimiento de aceite, así los tratamientos donde se eliminaron los estratos superiores (III, VII y VI) presentaron los valores más bajos. Dicha variación pudo deberse a la correlación aparente que tiene con el contenido de achenios por planta, parámetro que sí presentó variación significativa como un efecto de la disminución de la fuente, de este modo el cuadro vislumbra más o menos un comportamiento correlacionado en el cual, entre más achenios la planta produjo más rendimiento de aceite se obtuvo. La variación de la cantidad de achenios pudo deberse a la falta de un adecuado balance y flujo en la dirección correcta de fotosintatos para la maduración de los capítulos y sus correspondientes propágulos.

---

## CONCLUSIONES

Con base en los resultados obtenidos y bajo las condiciones en que esta investigación fue realizada, se llegó a la conclusión de que la defoliación, es decir, la disminución de la fuente de fotosintatos, ocurrida en la etapa de desarrollo R1 del girasol, afectó de modo peculiar algunas características fisiológicas del crecimiento de la planta, la producción de biomasa, el llenado del grano y el rendimiento de aceite; esto es dependiendo de la posición vertical de la fuente y el grado de la eliminación. El efecto de la defoliación sobre los distintos parámetros estudiados en este trabajo llevó a calificar que, efectivamente, la magnitud de la reducción del rendimiento y sus componentes en el girasol de la variedad Victoria depende de la reducción de la fuente de fotosintatos, pero no solamente de ello, sino que también depende de la ontogenia de la hoja eliminada. Así se puede ver que la producción del girasol está en función del tamaño de la fuente de fotosintatos y el estado ontogénico de la misma, que está fuertemente ligado a la posición de la lámina foliar en el tallo; la producción y el rendimiento se encuentran así también en función del momento fenológico del desarrollo de la fuente y de las estructuras destino, especialmente, cuando estas últimas son estructuras reproductivas en desarrollo que ejercen una fuerte demanda de fotosintatos cambiando los patrones de distribución y dirección de los mismos.

Los efectos particulares de la defoliación encontrados en este estudio y que llevaron a la anterior conclusión fueron:

- La aplicación de los tratamientos defoliativos, a partir de la etapa señalada, no presentó un efecto consistentemente cuantitativo en el desarrollo vegetativo; pero, si fue notoria una baja en el nivel de la calidad de vida y en el estado nutritivo general de la planta. Sin embargo, el efecto si resultó consistente a nivel de desarrollo reproductivo. La relación de la fuente con este proceso se da en la cercanía de las hojas con las estructuras demandantes en desarrollo, tales como la cabezuela, las florecillas y los aquenios. Así, las hojas más distantes de la inflorescencia, es decir las más inferiores, tienen una menor influencia sobre el desarrollo de las estructuras reproductivas, de igual modo entre menor sea la defoliación menor será el efecto observado. La defoliación fue causante en cierto grado de los efectos anteriores pero también lo fue de ciertos factores que se presentaron en la hoja, principalmente: la madurez, la actividad metabólica, la resistencia al flujo de gases, el tamaño real de la fuente removida y remanente, la eficiencia fotosintética en relación con su capacidad de transformar la luz en fotosintatos, la participación con otros órganos, la humedad relativa y la temperatura. Todos estos factores también influyeron en la expresión final del estado de desarrollo vegetativo y reproductivo.
- El modo que la defoliación afectó las expresiones de la actividad de la planta dependiendo del grado y la posición de las hojas tanto defoliadas y como remanentes. Las alteraciones fisiológicas consistieron en un incremento en la actividad fotosintética, en la actividad transpirativa y en el contenido de

---

clorofila. Estos incrementos dependieron en mucho de la madurez de la fuente y en su capacidad límite; así las hojas superiores presentaron la considerable capacidad para sustentar a la planta sin que se viera un aumento notable en el esfuerzo productivo; mientras que en las inferiores el esfuerzo se vio desbordado hasta su límite, situado más allá de lo que en condiciones normales llegarían a aportar, por lo tanto, a la planta sólo le quedó conformarse con un desarrollo raquítico, observado en determinadas estructuras o en la calidad de vida general. El principal elemento, donde se visualizó el efecto de la defoliación, fue la transpiración, que se incrementó en las hojas remanentes en la medida que aumentó el tamaño del estrés defoliativo y en la que fueron eliminadas hojas cada vez más superiores. La transpiración fue además afectada por la resistencia que presenta la hoja a la difusión de gases.

- La defoliación total no es soportada por la planta (muriendo en cuestión de días o semanas, acosada por las enfermedades causadas principalmente por hongos), ya que su desarrollo está a expensas de las reservas nutricionales guardadas en algunas otras estructuras y el deficiente tejido parenquimatoso de los tallos.
- La planta soporta muy bien la defoliación del tercio inferior en la etapa R1, con lo cual se obtiene un incremento positivo en el rendimiento agronómico y en el biológico, ya que la planta es estimulada en distintas variables como: la producción de biomasa distribuida en las distintas estructuras, en el número de semillas y en su peso, así como en el contenido de aceite.
- La defoliación del estrato superior ejerce un efecto significativo en todas estas variables, decrementándolas con respecto al testigo, pues, es la fuente más importante para las estructuras reproductivas; así, su falta redundaba en una menor producción de biomasa y en un menor rendimiento de aquenios y en un menor rendimiento de aceite. Esto se da porque es la fuente más cercana y la más joven, con lo que se constituye en la más grande al final del desarrollo, también en la más activa y eficiente transformadora de energía radiante en energía bioquímica; además, es la fuente principal para sostener a toda la planta con un moderado auxilio de las hojas medias y una pequeña aportación de las más inferiores desde el momento de la R1.
- El contenido de aceite es un valor específico de la especie y aún de la variedad y determinado genéticamente por lo que no fue afectado por ningún tipo de defoliación, a no ser por la total que la planta no soportó (ya sea por deficiencia nutricional, homeostática, alopatía, inmunológica o fisiológica) y por lo tanto no hubo producción de aceite.

Con lo obtenido en el presente trabajo se desprende la necesidad de realizar ensayos más finos y específicos.

---

## REFERENCIAS

- Alba Ordóñez, A. y Llanos Company, M. 1989. EL CULTIVO DEL GIRASOL. Ediciones Mudi - Prensa. Madrid, España. Pp. 16 y 156.
- Albersheim, P.; Darvill, A. G.; Davis, K. R.; Doares, S. H.; Gollin, D. J.; O'Neill, R.; Toubart, P. R.; y York, W. S. 1988. OLIGOSACHARINS: REGULATORY MOLECULES IN PLANTS. HortScience, Vol. 23 (3): 520.
- Anderson - M., D.; y Brewer, G. J. 1992. SENSITIVITY OF 2, 4 - D IN SUNFLOWER AS INDICATOR OF TOLERANCE TO THE SUNFLOWER MIDGE (DIPTERA: CECIDOMYIIDAE). J. - Econ - Entomol. 85 (1): 299 - 303.
- Barker, John F. 1993. DEVELOPMENT IN LABORATORY REARED BANDED SUNFLOWER MOTHS COCH WALSINGHAM (LEPIDOPTERA: COCHYLIDAE) IN RELATION TO TEMPERAT. USDA AGRICULTURAL RESEARCH SERVICE.
- Becerra Rodríguez, Salvador. 1989. FACTORES INVOLUCRADOS EN LA FLORACIÓN DE CÍTRICOS Y SU UTILIZACIÓN PARA LA PRODUCCIÓN FORZADA. En: Memorias del Simposium: Producción Forzada en Frutales. Centro de Fruticultura. Colegio de Postgraduados. Pp. 32-36.
- Becerril - R., A. E. y Rodríguez - A., J. 1989. PRODUCCIÓN FORZADA EN FRUTALES DE CLIMA TEMPLADO. En: Memorias del Simposium: Producción Forzada en Frutales. Centro de Fruticultura. Colegio de Postgraduados. Pp. 9-12.
- Boote, K. J.; Jones, L. W.; Smerage, G. H.; Barfield, C. S.; y Berger, R. D. 1980. PHOTOSYNTHESIS OF PEANUT CANOPIES AS AFFECTED BY LEAFSPOT y ARTIFICIAL DEFOLIATION. Agron. J. 72:247-252.
- Braun - Blanquet, J. 1979. FITOSOCIOLOGÍA. BASES PARA EL ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES VEGETALES. H. Blume Ediciones. Madrid. España.
- Caemmerer, S. V.; y Farquhar, G. D. 1984. EFFECTS OF PARTIAL DEFOLIATION, CHANGES OF IRRADIANCE DURING GROWTH, SHORT-TERM WATER STRESS y GROWTH AT ENHANCED P(CO<sub>2</sub>) ON THE PHOTOSYNTHETIC CAPACITY OF LEAVES OF *Phaseolus vulgaris* L. Planta. 160:320-329.
- Cano y Cano, G.; y Marroquin de la Fuente, J. S. 1994. TAXONOMIA DE PLANTAS SUPERIORES. Ed. Trillas. Pp. 47, 48, 145-148, 168-169 y 305-307.
- Cardinali, F. J.; y Orioli, G. A. 1987. EFECTO DE LAS VARIACIONES DE LA INTENSIDAD LUMÍNICA SOBRE EL RENDIMIENTO DE PLANTAS DE



- 
- GIRASOL. En: Reunión Técnica del Girasol. Asociación Argentina del Girasol (ed.). Buenos Aires, Argentina. 5:29-34.
- Cuellar Torreblanca, R.; Almaguer Vargas, G. y Corrales García, J. J. E. 1988-1989. EFECTO DE LAS APLICACIONES EN PRECOSECHA PARA ACELERAR MADURACIÓN EN TANGERINA *Citrus reticulata* Blanco, variedad Dancy. Chapingo. Años XIII - XIV (62-63): 78-81.
- Daie, J. 1985. CARBOHYDRATE PARTITIONING Y METABOLISM IN CROPS. Hort. Rev. 7:69-109.
- Dale, J. L. y Behncken, G. M. 1981. SUNFLOWER RINGSPOT 'ILAVIRUS' Proc. th Int. Congress Virol. P. 236.
- Davison, Cecil. 1992. THE U. S. SUNFLOWER INDUSTRY. USDA Economic Reserch Service. Evs - Reports Research. 19 Feb. Report Number AER.663.
- Delaney, M. E.; y Walker, D. A. 1978. COMPARISON OF THE KINETIC PROPERTIES OF RIBULOSA BISPHOSPHATE CARBOXYLASE IN CHLOROPLAST EXTRACTS OF SPINACH, SUNFLOWER y FOUR OTHER REDUCTIVE PENTOSE PHOSPHATE PATHWAY SPECIES. Biochem. J. 171:477-482.
- Delgado Blancas, M. Y. y Cruz Hernández, P. 1988-1989. EFECTOS DE LA CITROLINA MÁS DINITRO SOBRE EL ADELANTO DE FLORACIÓN DE CIRUELO JAPONÉS *Prunus saliciana* L. cv. Methley EN TETELA, DE OCAMPO, PUEBLA. Chapingo. Años XIII-XIV (62-63): 34-38.
- Denison, -R. F.; Hunt, -S.; y Layzell, D. B. 1992. NITROGENASE ACTIVITY, NODULO RESPIRATION, y O<sub>2</sub> PERMEABILITY FOLLOWING DETTOPING OF ALFALFA y BIRDSFOOT TREFOIL. Plant - Physiol. V.98 (3): 894-900.
- English, S. D.; McWilliam, J. R.; Smith, R. C. G.; y Davidson, J. L. 1979. PHOTOSYNTHESIS y PARTITIONING OF DRY MATTER IN SUNFLOWER. Aust. J. Plant Physiol. 6: 149-164.
- Escalante - Estrada, J. Alberto. 1992. INTERACCIONES ENTRE EL NITRÓGENO Y LA DENSIDAD DE SIEMBRA EN EL CULTIVO DE GIRASOL (*Helianthus annuus* L.) BAJO SUMINISTRO LIMITADO DE AGUA. Tesis de Dr. Agronomía. Esc. Tec. Sup. de Ing. Agron. U. de Córdoba, España. Pp: 15-230.
- Escalante E., J. A. y Escalante E., L. E. 1994. RELACIONES FUENTE - DEMANDA EN FRIJOL: EFECTO DE LA REMOCIÓN FOLIAR SOBRE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO. En: Memorias del 15º Congreso de Fitotécnia en Monterrey.
-

- 
- Escalante Estrada, J. Alberto; Martínez V., E.; Rodríguez G., M. T.; y Kohashi S., J. 1995a. RELACIONES FUENTE - DEMANDA EN FRIJOL. I. EFECTO DE LA REMOCIÓN FOLIAR SOBRE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO. *Revista Fitotécnica Mexicana*. 18(1): 54-60.
- Escalante Estrada, J. Alberto; Martínez V., E.; Rodríguez G., M. T.; y Kohashi S., J. 1995b. RELACIONES FUENTE - DEMANDA EN FRIJOL. II. EFECTO DE LA REMOCIÓN DE FLORES SOBRE EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES. *Revista Fitotécnica Mexicana*. 18(1): 61-68.
- Espinosa C., Alejandro; González H., V. A.; y Pérez P, Jorge. 1995. DESESPIGAMIENTO EN CRUZAS SIMPLES DE MAÍZ Y SU EFECTO EN LA PRODUCCIÓN DE SEMILLAS. *Revista Fitotécnica Mexicana*. 18(1): 25-34.
- Fanjul P., L. 1978. ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO DE UNA VARIEDAD DE *Phaseolus vulgaris* L., DE HÁBITO DE CRECIMIENTO INDETERMINADO Y ENSAYO PRELIMINAR DE LAS RELACIONES ENTRE LA FUENTE Y LA DEMANDA DE FOTOSINTATOS. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. Pp. 5-156.
- Fessenden, R. J. y Fessenden, J. S. 1983. QUÍMICA ORGÁNICA. Grupo Editorial Iberoamericana. México. Pp. 896-895.
- García, Enriqueta. 1973. MODIFICACIONES AL SISTEMA DE CLASIFICACIÓN CLIMÁTICA DE KÖPEN: PARA ADAPTARLO A LAS CONDICIONES DE LA REPÚBLICA MEXICANA. UNAM. México. P. 243.
- Gardner, F. P.; Pearce, R. B., y Mitchell, R. L. 1985. PHYSIOLOGY OF CROP PLANTS. Iowa State University Press. Ames, Iowa. P. 327.
- Gifford, R. M.; y Evans, L. T. 1981. PHOTOSYNTHESIS, CARBON PARTITIONING, y YIELD. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:485-509.
- Goffner, D.; Cazalis, R.; Percie, C.; Calmés, J.; y Cavalie, G. 1988. 14C-PHOTOASSIMILATE PARTITIONING IN DEVELOPING SUNFLOWER SEEDS. *J. Exp. Bot.* 39:1411-1420.
- Hodgkinson, K. C. 1974. INFLUENCE OF PATIAL DEFOLIATION ON PHOTOSYNTHESIS, PHOTORESPIRATION Y TRANSPIRATION BY LEAVES OF DIFFERENTS AGES. *Aust. J. Plant physiol.* 1:561-578.
- Johnson, J. R. 1972. EFFECTS OF ARTIFICIAL DEFOLIATION ON SUNFLOWER YIELD y OTHER CHARACTERISTICS. *Agron. J.* 64:688-689.
- Jones, L. W.; Barfield, C. S.; Boote, K. J.; Smerage, G. H.; y Mangold, J. 1982. PHOTOSYNTHETIC RECOVERY OF PEANUTS TO DEFOLIATION AT VARIOUS GROWTH STAGES. *Crop. Sci.* 22:741-746.
-

- 
- Kang, J. H.; Brink, G. E.; y Rowe, D. E. 1995. SEEDLING WHITE CLOVER RESPONSE TO DEFOLIATION. *Crop Sci.* 35, 1406-1410.
- Krebs, C. J. 1985. ECOLOGÍA: ESTUDIO DE LA DISTRIBUCIÓN Y LA ABUNDANCIA. 2ª Edic. Harla. México. Pp. 50-753.
- Lloyd, N. D. H.; y Canvin, D. T. 1977. PHOTOSYNTHESIS Y PHOTORESPIRATION IN SUNFLOWER SELECTION. *Can. J. Bot.* 55:3006-3012.
- Madrid C., M. 1988. DEFOLIACIÓN EN FRIJOL (*Phaseolus vulgaris* L.) DE HÁBITO INDETERMINADO: SU EFECTO EN EL RENDIMIENTO DE SEMILLA, SUS COMPONENTES Y EN LA RELACIÓN FUENTE DEMANDA. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. Pp. 5-117.
- Márquez, María José. 1988. PROBABILIDAD Y ESTADÍSTICA: PARA CIENCIAS QUÍMICO - BIOLÓGICAS. UNAM - ENEP Zaragoza. México. 657 páginas.
- Marriott, - C. A.; y Haystead, - A. 1992. THE EFFECT OF LENIENT DEFOLIATION ON THE NITROGEN ECONOMY OF WHITE CLOVER: THE CONTRIBUTION OF MINERAL NITROGEN TO PLANT NITROGEN ACCUMULATION DURING REGROWTH. *Annals of botany.* 69 (5): 429-435.
- Martínez Bravo, A. y Almaguer V., G. 1988-1989. EFECTO DE DEFOLIANTES EN LA PRODUCCIÓN TEMPRANA DE CIRUELA MEXICANA *Spondias purpurea* L., EN SAN BERNARDO, ACATLÁN PUE. Chapingo. Años XIII-XIV (62-63): 44-47.
- Matsumoto, Yasuhiro; Urbano, José A.; y Asomoza, René. 1996. FUENTES ALTERNAS DE ENERGÍA EN MÉXICO. *Avance y Perspectiva.* 15: 3-12.
- McEwen, J. 1972. EFFECTS OF DEFOLIATING DIFFERENT ZONES ON THE PLANTS IN FIELD-BEANS (*Vicia faba* L.). *J. Agric. Sci.* 78: 487-490.
- McWilliam, J. R.; English, S. D.; y McDouglas, G. N. 1974. INFLUENCE DE L'AGE ET DE LA POSITION DE LA FEUILLE SUR LA PHOTOSYNTHESE ET L'APPORT DES ASSIMILES PENDANT LE DEVELOPPEMENT DE LA SEMENCE CHEZ LE TOURNESOL. *Résumés des Communications.* Bucharest, Roumanie. Pp. 24-25.
- Mostafavi, M. R.; y Cross, H. Z. 1990. EFFECTS ON GRAIN FILLING OF R-nj COLOR SELECTED MAIZE STRAINS. *Crop Science.* 30: 358-362.
- Myneni, R. B.; Asrar, G.; Wall, G. W.; Kanemasu, E. T.; y Impens, I. 1986. CANOPY ARCHITECTURE, IRRADIANCE DISTRIBUTION ON LEAF SURFACES y CONSEQUENT PHOTOSYNTHETIC EFFICIENCIES IN
-

---

RHIZOME CHARACTERISTICS y ESTABLISHMENT PERFORMANCE. *Crop Sci.* 35: 1291-1299.

Richards, J. H.; Muller, R. J.; y Mott, J. J. 1988. TILLERING IN TUSSOCK GRASSES IN RELATION TO DEFOLIATION y APICAL BUD REMOVAL. *Ann. Bot.* 62: 173-179.

Robertson, J. A.; y Morrison, W: H. 1979. ANALYSIS OF OIL CONTENT IN SUNFLOWER SEED BY WIDE-LINE NMR. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 56: 961-1064.

Robles S., R. 1980. PRODUCCIÓN DE OLEAGINOSAS Y TEXTILES. Ed. Limusa, Méx. Pp. 675.

Rodríguez, A. S. 1974. INFLUENCE DE LA DÉFOLIATION ARTIFICIALE SUR LES ÉLÉMENTS DU RANDEMENT CHEZ LE TOURNESOL. SIXIÈME CONFERENCE INTERNATIONALE SUR LE TOURNESOL. RÉSUMÉS DES COMMUNICATIONS. Bucharest, Roumanie. Pp. 26.

Ryle, - G. J. A.; y Powell, - C. E. 1992. THE INFLUENCE OF ELEVATED CO<sub>2</sub> y TEMPERATURE ON BIOMASS PRODUCTION OF CONTINUOUSLY DEFOLIATED WHITE CLOVER. *Plant - Cell - Environ.* 15 (5): 593-599.

Rzedowski, Jerzy y Rzedowski, Graciela C. de. 1985. FLORA FANEROGÁMICA DEL VALLE DE MÉXICO. Vol. II. DICOTILEDONEAE (EUPHORBIACEAE - COMPOSITAE. Instituto de Ecología. México. 430-546.

Salisbury, F. B. y Ross, C. W. 1978. PLANT PHYSIOLOGY. 2da Edición. Wadsworth Publishing Company, Inc. California. Pp. 9-109, 325-402.

Salisbury, F. B.; y Ross, C. W. 1992. FISIOLÓGÍA VEGETAL. Editorial Iberoamérica. Pp. 10-500.

Sánchez Sánchez, Óscar. 1980. LA FLORA DEL VALLE DE MÉXICO. Editorial Herrero. México. Pp. 390-395.

Santos, V. C. 1984. EFECTO DE CORTES DE EJOTE Y REMOCIÓN DE FLORES DE FRIJOL (*Phaseolus vulgaris* L.) EJOTERO DE HÁBITO DETERMINADO. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo Méx. Pp. 5-78.

Schneiter, A. A.; Jones, J. M.; y Hammond, J. J. 1987. SIMULATED HAIL RESEARCH IN SUNFLOWER: DEFOLIATION. *Agron. J.* 79: 431-434.

Schneiter, A. A.; y Miller, J. F. 1981. DESCRIPTION OF SUNFLOWER GROWTH STAGES. *Crop Science.* 21: 901-903.

- 
- Steer, B. T.; y Hocking, P. J. 1984. NITROGEN NUTRITION OF SUNFLOWER (*Helianthus annuus* L.): ACQUISITION y PARTITIONING OF DRY MATTER y NITROGEN BY VEGETATIVE ORGANS y THEIR RELATIONSHIP TO SEED YIELD. *Field Crops Res.* 9:237-251.
- Tanaka, A.; y Fujita, K. 1979. GROWTH PHOTOSYNTHESIS y YIELD COMPONENTS IN RELATION TO GRAIN YIELD FIELD BEAN. *J. Agric.* 59: 145-238.
- Toledo, V. M.; Carabias, J.; Mapes, C. y Toledo, C. 1988. CRÍTICA DE LA ECOLOGÍA POLÍTICA. *Ciencias.* Pp. 10-15.
- Wareing, P. F.; Khalifa, M. M.; y Treharne, K. J. 1968. RATE-LIMITING PROCESSES IN PHOTOSYNTHESIS AT SATURATING LIGHT INTENSITIES. *Nature* 220: 453-457.
- Wareing, P. F.; y Patrick, J. 1975. SOURCE-SINK RELATIONS y PARTITIONING OF ASSIMILATES IN THE PLANTS. En: *Photosynthesis y productivity in differents enviroments.* J. P. Cooper, (ed.). *Inter. Bio. Prog.* Vol. 3. Cambridge University Press. Pp. 481-499.
- Warren - Wilson, J. 1966. HIGH NET ASSIMILATION RATES OF SUNFLOWER PLANTS IN AN ARID CLIMATE. *Ann. Bot.* 30:745-751.