

21
2ej.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS
PROFESIONALES ZARAGOZA

El contenido relativo de agua: características en

Amaranthus hypochondriacus L.

Biólogo.

Tesis Profesional Presentada por:

Miguel Angel del Rio Portilla.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

México, D. F., mayo 1988.



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 está 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.

INDICE

Abreviaturas	iii
Lista de Tablas	iv
Lista de Figuras	v
1. Resumen	1
2. Introducción.	2
3. Antecedentes.	3
3.1 El contenido relativo de agua.	3
3.2 Déficit de resaturación de agua.	5
3.3 Métodos para medir el contenido relativo de agua.	6
3.4 Relación entre el potencia de agua y el contenido relativo de agua.	7
3.5 Importancia del contenido relativo de agua.	10
3.5.1 En la estimación del punto de marchitez permanente de la planta.	10
3.5.2 Como estimador del volumen celular.	12
3.5.3 En la evaluación de plantas con resistencia a sequía.	13
3.5.4 En la determinación del módulo elástico.	13
3.6 El Amaranto y su importancia.	14
4. Objetivos.	17
5. Materiales y métodos.	18
5.1 Material biológico.	18
5.2 Medición del contenido relativo de agua.	18
5.3 Variación del contenido relativo de agua en plantas de <i>Amaranthus hypochondriacus</i> L.	21
5.4 Recuperación de las plantas y punto de marchitez permanente de la planta en <i>Amaranthus hypochondriacus</i> L.	21
5.5 Inicio de daño celular.	22
5.6 Relación peso en turgencia máxima contra peso seco.	23.

5.7 Variación del contenido relativo de agua de hojas en polietilenglicol.	23
6. Resultados y Discusión.	25
6.1 Condiciones para la medición del CRA.	25
6.1.1 Tiempo de imbibición de agua.	25
6.1.2 Efecto de la iluminación.	27
6.1.3 Influencia de la temperatura.	30
6.2 Método de extrapolación para evaluar el crecimiento celular.	32
6.3 Variación del CRA dentro de una planta de amaranto	33
6.4 Recuperación de las plantas.	38
6.5 Inicio de daño celular.	39
6.6 Relación entre peso en turgencia máxima y el peso seco.	42
6.6.1 Establecimiento de la curva patrón.	43
6.6.2 Uso de la relación P_t/P_s .	46
6.6.2.1 Determinación del punto de marchitez permanente de la planta.	46
6.6.2.2 Para estudiar los efectos del PEG como agente inductor de sequía.	47
6.7 Relación P_t/P_s en otras especies.	53
8. Conclusiones.	55
9. Referencias.	57
Apéndice 1.	61
Apéndice 2.	62

ABREVIATURAS

CRA	Contenido relativo de agua.
DRA	Déficit de resaturación de agua.
DSA	Déficit de saturación de agua.
ϵ	Módulo elástico o de elasticidad.
HR	Humedad relativa.
MPa	Megapascales.
PEG	Polietilenglicol.
Pfin	Peso final después de deshidratar el tejido.
Pi	Peso inicial.
Prs	Peso en la resaturación.
Ps	Peso seco.
Pt	Peso en turgencia máxima o en saturación.
PMP	Punto de marchitez permanente.
PMPP	Punto de marchitez permanente de la planta.
V	Volumen celular.
Ψ	Potencial de agua.
Ψ_o	Potencial osmótico.
Ψ_p	Potencial de turgencia o de presión.

LISTA DE FIGURAS

1. Diagrama potencial de agua contra el inverso del contenido relativo de agua.	9
2. Esquema de la colocación de los discos en la cámara de saturación.	21
3. Tiempo de imbibición de agua en discos y hojas de <i>A. hypochondriacus</i> L.	26
4. Efecto de la iluminación en la toma de agua.	28
5. Efecto de la temperatura en la absorción de agua.	31
6. Variación del CRA en hojas de plantas completas. Usando hojas completas en la medición.	34
7. Variación del CRA en hojas de plantas completas. Usando discos en la medición.	35
8. Cambio en el CRA de las diferentes hojas en plantas completas.	36
9. Tiempo de recuperación de plantas en sequía.	38
10. Cinética de deshidratación de discos.	40
11. Determinación de punto de inicio de daño celular.	41
12. Curva patrón Pt/Ps.	45
13. Determinación del PMPP.	47
14. Disminución del CRA en hojas previamente saturadas.	48
15. Cinética de deshidratación al aire de hojas sin saturar.	49
16. Variación del CRA de hojas puestas en PEG, cubiertas.	51
17. Variación del CRA de hojas puestas en PEG, sin cubrir.	52
18. Curva estándar Pt/Ps de cuatro especies.	53

LISTA DE TABLAS

1. Diferencias en la determinación del CRA en luz y en oscuridad. 29
2. Diferencias en la determinación del CRA usando el método de extrapolación. 34
3. Datos de la regresión obtenida en la determinación del punto de inicio de daño celular. 42
4. Variación de la pendiente de la relación P_t/P_s . 44

1. RESUMEN

El presente trabajo se planteó considerando que: 1) El contenido relativo de agua (CRA) ha sido subutilizado para explicar algunos fenómenos de adaptación a la sequía; 2) La especie *Amaranthus hypochondriacus* L. ha sido poco estudiada en estos aspectos y promete ser una opción de cultivo alternativo, por ejemplo, en áreas donde el maíz no es productivo.

Se determinó el CRA y sus variaciones en plantas de *A. hypochondriacus* L. tipo azteca de 40 a 103 días de edad, empleando hojas completas y discos de hoja. Estableciendo que a 25°C y en obscuridad, los discos y las hojas alcanzan su saturación a las 4 y 6 h respectivamente, sin que exista una influencia significativa producto del crecimiento celular. Se pueden utilizar indistintamente discos u hojas para medir el CRA en esta especie y para esta edad de las plantas.

En plantas bien regadas, el CRA de sus hojas no varía considerablemente, mientras que en plantas con menor riego, el CRA de las hojas jóvenes disminuye en menor proporción que el de las hojas viejas; esto es debido probablemente a la existencia de un sistema de protección del ápice.

Usando el CRA se determinaron los siguientes puntos: el de pérdida de turgencia celular (0.51), el de inicio de daño celular (0.42) y el de muerte de la planta (0.28).

Se sugiere el uso de una curva patrón de peso en turgencia máxima contra el peso seco para determinar el CRA en hojas con daño celular (0.42) ya que el peso en turgencia máxima no se logra en igual manera que en hojas sin daño celular. También es posible emplearlo en hojas que sobrepasen este valor.

2. INTRODUCCION.

El agua, como elemento esencial para la vida, es una de las grandes limitantes para el desarrollo de los organismos.

A lo largo del desarrollo evolutivo han surgido una gran cantidad de estrategias adaptativas para sobrevivir en abundancia o escasez de agua y esto ha traído como consecuencia que las especies regulen su metabolismo y fisiología en diferentes formas. En los vegetales, existen especies en las cuales el 90% de su peso es agua y otras que con menos del 50% de su contenido normal de agua, son capaces de sobrevivir.

Se han realizado varios estudios en plantas, relacionados con el uso de agua, el transporte de solutos, la transpiración, etc. y si se toma en cuenta que: 1) el *Amaranthus hypochondriacus* L. está adquiriendo un papel relevante en aspectos alimentarios, tanto en consumo humano como animal; 2) en nuestro país es indispensable el estudio de aspectos hídricos en las plantas potencialmente útiles para la recuperación de zonas áridas y 3) el contenido relativo de agua, como una medida del estado hídrico de las plantas, ha sido poco empleado, se consideró necesario plantear el presente trabajo, para pretender esclarecer algunos mecanismos de adaptación a ambientes secos, realizando mediciones de la cantidad de agua en plantas de esta especie.

3. ANTECEDENTES

3.1 El contenido relativo de agua.

La técnica usada con más frecuencia para medir el porcentaje de agua en una muestra consiste en determinar la diferencia entre el peso fresco y el peso seco y dividirla entre el peso seco. Este tipo de medida satisface, de alguna manera, ciertas necesidades (porcentaje de humedad en las semillas, en los forrajes, en alimentos, etc.), pero en los sistemas biológicos resulta inexacto para explicar las relaciones de agua en ellos (Barrs, 1968). Debido a que en todos los seres vivos presentan intervalos de contenido de agua en los cuales pueden sobrevivir, ha sido necesario establecer tanto el límite superior como el inferior de ese intervalo, con el objeto de conocer las variaciones que un organismo puede tener a través de su desarrollo.

Alrededor de 1928, Stocker (citado por Čalský, 1974) empezó a trabajar en el desarrollo de una técnica que permitiera determinar cuanta agua eran capaces de absorber los órganos y tejidos vegetales. Sus estudios lo llevaron a proponer la existencia de dos parámetros complementarios que caracterizan al estado hídrico: el contenido relativo de agua y el déficit de saturación de agua.

El contenido relativo de agua (CRA) es la proporción de agua que contiene un órgano o una planta completa, con respecto a una capacidad máxima de toma de agua. Se define como:

$$CRA = \frac{P_i - P_s}{P_t - P_s} \quad (1)$$

donde P_i es el peso inicial de la muestra (tallo, hoja, etc.), P_s

¹ Tanto CRA, DSA y DRA se pueden expresar en forma porcentual o en decimal, aquí se prefiere la segunda forma.

4

su peso seco y Pt es el peso alcanzado cuando se le deja embeber agua durante cierto tiempo (peso en turgencia máxima o en saturación) el cual se determina para cada especie (Čatský, 1974; Turner y Kramer, 1980). Debe aclararse que el peso en turgencia máxima alcanzado por la muestra es logrado artificialmente, ya que en condiciones naturales nunca llegaría a él, sin embargo se emplea como referencia.

Se ha tratado de correlacionar la capacidad de absorción de agua de un tejido respecto a su materia seca. Existen trabajos en los que el Pt guarda cierta relación con el Ps (Sobrado y Turner, 1983; Wilson et al., 1980; Wilson y Ludlow, 1983a y 1983b). En *Cenchrus ciliaris* el cociente obtenido al dividir Pt entre Ps, se mantiene constante tanto en plantas sometidas a sequía como en plantas con riego continuo (Wilson y Ludlow, 1983a), por lo que se puede esperar que en algunas otras especies suceda algo similar.

También se ha encontrado una relación directamente proporcional entre el grosor de las hojas y el CRA en *Mirabilis jalapa*, en *Brassica napus* y en *Impatiens parviflora* (Búrquez, 1987), lo cual permite estimar el CRA al medir el grosor de las hojas de plantas sembradas en campo. Desgraciadamente se requieren micrómetros para su medición, los cuales son muy costosos.

El déficit de saturación de agua (DSA) es la cantidad absoluta de agua que requiere una planta para llegar a su saturación máxima. Se define como:

$$DSA = \frac{Pt - Pi}{Pt - Ps}$$

(Barrs, 1968; Čatský, 1974; Turner y Kramer, 1980). Como se observa el CRA y el DSA son parámetros complementarios, por lo que

al sumar ambos valores se obtiene 1 (ó 100%). En este trabajo se empleará únicamente el CRA, ya que el DSA está unívocamente determinado por el CRA.

3.2 Déficit de resaturación de agua.

Un tejido absorbe cierta cantidad de agua al saturarse, pero si posteriormente se le somete a un periodo de sequía, podría alterarse algún factor interno y al rehidratarse no lograría asimilar la misma cantidad de agua que en la condición inicial de saturación.

Este fenómeno puede evaluarse con el parámetro denominado déficit de resaturación de agua (DRA), el cual tiene cierta similitud con el CRA y expresa la capacidad de un tejido para poder reestablecerse después de una carencia de agua (Čatský, 1974). Para la medición del DRA se emplean discos de hoja, los cuales se saturan, se deshidratan, se vuelven a saturar y por último se secan completamente, determinando en cada ocasión el peso del tejido.

La diferencia entre la capacidad inicial y la final para llegar a la saturación es evaluada por el DRA mediante la siguiente fórmula:

$$DRA = \frac{P_t - P_{rs}}{P_t - P_s}$$

siendo P_{rs} el peso alcanzado en la resaturación. Para obtener el CRA al que llegó el tejido para su subsiguiente resaturación se usa la fórmula:

$$CRA = \frac{P_{fin} - P_s}{P_t - P_s}$$

donde P_{fin} es el peso final alcanzado después de la desecación.

Al graficar CRA contra DRA se obtiene una curva en forma de "L" en donde el cambio de pendiente indica el momento en que el tejido empieza a sufrir un daño celular y por lo tanto la resaturación no se logra con la misma eficiencia que cuando los tejidos no han sido dañados por la deshidratación.

3.3 Métodos para medir el contenido relativo de agua.

Existen varias formas para cuantificar el CRA (Barrs, 1968; Čatský, 1974). Una de las más utilizadas es el emplear hojas completas, pesarlas (Pi), dejarlas embeber agua durante 24 h en un ambiente saturado, luego pesar (Pt), dejar secar y volver a pesar (Ps) (Čatský, 1974; Richter, 1978a). Debido a que este método no considera que existe un crecimiento celular durante el tiempo en el que el tejido se encuentra embebiendo agua, algunos autores (Čatský, 1974; Turner, 1981) consideran que es mejor emplear discos o segmentos de hoja, lo cual permite reducir el tiempo de toma de agua y el posible incremento en el Pt provocado por el crecimiento celular.

En este método se emplean discos y segmentos que pueden ser de diferentes diámetros o longitud según sea el caso (discos para dicotiledóneas y segmentos para monocotiledóneas y pináceas). Se les determina el Pi, se dejan embeber agua en hule espuma horadado o en líneas longitudinales (según sean discos o segmentos), por un tiempo definido, por lo regular de 3 a 4 h, posteriormente se vuelven a pesar, Pt y por último se seca el tejido, obteniendo el Ps (Čatský, 1974).

3.4 Relación entre el potencial de agua y el contenido relativo de agua.

El potencial de agua (Ψ) ha sido la medida más usada para determinar el estado hídrico de una planta.

Se define al Ψ como la energía libre por mol de agua y es una medida de la energía disponible (Bidwell, 1979), siendo igual a cero para el agua pura. En cualquier sistema el Ψ se expresa como:

$$\Psi = \Psi_o + \Psi_p$$

donde Ψ_o es el potencial osmótico y Ψ_p es el potencial de presión o de turgencia. En las células, el Ψ_o siempre es negativo y el Ψ_p siempre positivo.

El Ψ se ha empleado muchas veces en la determinación del estado hídrico de diferentes órganos y tejidos vegetales, sin embargo existen tanto problemas metodológicos intrínsecos a la medición así como de aplicación (Sinclair y Ludlow, 1985) los cuales no permiten emplearlo rutinariamente. Uno de ellos ha sido que el Ψ , con excepción de su relación con la concentración de ácido abscísico, no ha podido explicar los cambios y adaptaciones que sufren los tejidos al estar en diferentes condiciones ambientales, mientras que el CRA ha mostrado ser una medida más adecuada para correlacionar la actividad metabólica, la supervivencia foliar y en la determinación del punto en que mueren las plantas. Se ha visto que pastos C_4 mueren a 0.25 ± 0.01 de CRA mientras que su Ψ varía de -7.5 a -13.0 MPa (Sinclair y Ludlow, 1985). También se ha encontrado que *Eucalyptus marginata* no es infectado por *Phytophthora cinnamomi* a 0.7 de CRA, lo que corresponde a -1.5 MPa, mientras que *P. cinnamomi* puede vivir en suelos con un Ψ de

-3.6 MPa (Tippet et al. 1987). Esto implica que puede ser más importante medir el CRA que el Ψ para entender estos fenómenos y algunos otros más.

Richter (1978b) ha correlacionado el potencial de turgencia (Ψ_p), el osmótico (Ψ_o) y el inverso del CRA haciendo un símil con la ley de Boyle de la siguiente manera:

$$P = \frac{1}{V} \text{ cte } (2)$$

si se considera que: V es el volumen celular (pudiéndose expresar como CRA) y la presión es el Ψ , se obtendrá:

$$\Psi = \frac{1}{\text{CRA}} \text{ cte}$$

Por lo que al determinar el CRA y Ψ se puede hacer una curva presión contra el inverso del volumen (fig. 1, Richter, 1978b). Analizando la gráfica se tiene que una célula completamente turgente (u hoja, es igualmente válido) con un Ψ de cero MPa, tiene un CRA^{-1} de 1. Conforme va perdiendo agua, el Ψ ($\Psi = \Psi_o + \Psi_p$) va disminuyendo de manera exponencial, en este lapso el Ψ_p es mayor de cero, por lo tanto, la célula se mantiene turgente.

En el momento en que Ψ_p es igual a cero, se pierde la turgencia, dando por consiguiente una célula flácida, y el Ψ es igual al Ψ_o , el cual mantiene una relación lineal con el CRA^{-1} en todo momento.

Si se considerara una célula sin pared celular cuya membrana pudiera expandirse hasta el infinito, la línea del Ψ_o se podría prolongar hasta el origen, esto haría que la dilución de los solutos de la célula fuera tan grande que podría considerarse el Ψ_o como cero.

²Esta ley fue establecida para gases ideales, pero su uso se ha extendido hacia soluciones (véase Richter, 1978b)

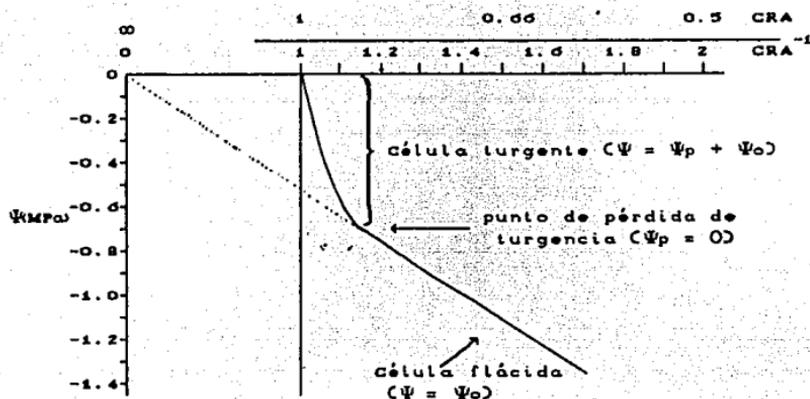


Fig. 1 Diagrama de potencial de agua-inverso del contenido relativo de agua, en *Cyclamen persicum* (Adaptado de Richter, 1978b). — Ψ Ψ_0

Por lo tanto es posible determinar el cambio en el Ψ_0 y Ψ_p conociendo el CRA y el Ψ , estableciendo el intervalo en el que el potencial de agua es lineal y el momento en que sufre el cambio provocado por el potencial de turgencia, logrando determinar así ambos parámetros.

Por otro lado, se considera que si una célula mantiene su turgencia podrá seguir creciendo (Kramer, 1974), de aquí la importancia de conocer el CRA en el que se pierde la turgencia.

También se sabe que cuando empieza a faltar agua en el suelo, las plantas aumentan el contenido de solutos en su interior (por síntesis o por transporte de iones al interior de las células), con lo que se logra un Ψ menor al del suelo y por consiguiente se absorbe agua. A este fenómeno de reducción del Ψ se le conoce como ajuste osmótico y al existir un mayor ajuste, mayor posibilidad de supervivencia tendrá una planta que se encuentre carente de agua

(Flower y Ludlow, 1986).

3.5 Importancia del contenido relativo de agua.

3.5.1 En la estimación del punto de marchitez permanente de una planta.

Se conoce como punto o porcentaje de marchitez permanente (PMP) al contenido mínimo de agua de un suelo que ya no está disponible para la planta (Kramer, 1969; Bidwell, 1979; Fitter y Hay, 1983), dicho de otra forma es el contenido de agua del suelo en el cual la presión osmótica de éste es menor (más negativa) que la del citosol celular. Para obtener el valor de este parámetro del suelo, se deja una planta sin riego, posteriormente se le coloca en un ambiente saturado de agua, si el suelo contiene agua que pueda ser absorbida por la planta, ésta se recuperará, si se seca, se considera que el suelo ha llegado al PMP. Por lo regular el PMP se expresa en potenciales de agua (Bidwell, 1979). Promediando distintos tipo de suelos y usando diferentes plantas (aunque normalmente se usa el girasol) se ha llegado a establecer que se encuentra alrededor de -15 MPa.

Este parámetro se considera como una constante de los suelos, aunque este valor cambia según la capacidad de absorber agua que tenga la planta utilizada en la medición (Bidwell, 1979; Fitter y Hay, 1983). Sin embargo existe un inconveniente en la forma de hacer la medición, ya que no se considera si la planta todavía es capaz de absorber agua y recuperarse, pues "plantas con marchitez permanente pueden recuperar la turgencia solamente cuando es agregada agua al suelo" (Kozlowki, 1972) y cuando se ha agotado el agua en los poros del suelo "no puede ser transportada más a la

hoja y la planta se marchitará permanentemente y eventualmente morirá" (Fitter y Hay, 1983).

Esto permite pensar que, aunque el contenido de agua del suelo haya alcanzado el PMP, la planta no ha llegado al contenido mínimo de agua esencial para su supervivencia. Por lo tanto debe existir un punto en el cual una planta en sequía, al ser regada de nuevo, no sea capaz de recuperar su turgencia.

Como el CRA es una medida directa (y sencilla) del estado hídrico de la planta, podría servir para determinar dicho punto, ya que éste no depende del suelo en que ésta se encuentre. Además, determinando el DRA podría evaluarse el daño que tuvo la planta durante la deshidratación y si es capaz de recuperarse o no. Desgraciadamente esta medición no ha recibido un nombre específico, sólo se ha reportado como "las plantas mueren a" cierto CRA (Sinclair y Ludlow, 1985), por lo que a continuación se denominará (análogamente al PMP) como punto de marchitez permanente de la planta (PMPP) al contenido mínimo de agua en el que una planta pueda sobrevivir y sea capaz de restablecerse al volver a regar el suelo. A diferencia del PMP del suelo este parámetro se expresará como CRA.

Una vez conociendo este valor sería posible aplicarlo en campo, para conocer el momento en que un cultivo se acerque al PMPP, así como al contenido de agua en el que la producción puede sufrir una disminución o corra el peligro de perderse por falta de agua para entonces aplicar un riego de auxilio.

3.5.2 Como estimador del volumen celular.

Existen grandes dificultades para conocer la forma en que se llevan a cabo los cambios y modificaciones a nivel celular durante las variaciones del contenido de agua. En el equipo de trabajo se ha planteado la hipótesis de que: el cambio de volumen celular está involucrado en dar o inducir la señal encargada de realizar los ajustes necesarios a nivel enzimático, que permitan a los tejidos responder adecuadamente a la falta de agua.

La primera aproximación en la demostración de esta hipótesis, es establecer una medición adecuada de los cambios del volumen celular. Se considera que es posible utilizar el CRA como una medida del volumen celular (Richter, 1978a), por lo que al determinarlo junto con diferentes parámetros (actividad enzimática, acumulación de metabolitos, transporte de electrolitos, etc.) se podría detectar si existe una correlación entre los cambios de volumen celular y cambios en los parámetros estudiados.

Se considera que el CRA puede representar los cambios de volumen celular por las siguientes razones: 1) la densidad del agua no sufre grandes cambios al incrementar la temperatura del ambiente (0.99823 g/ml a 25°C) por lo que es posible considerarla de 1 g/ml y 2) se puede suponer que al secar un tejido únicamente se pierde agua, por lo que el peso permite calcular la variación de volumen, con base en la densidad del agua. Finalmente es necesario aclarar que no se está considerando al CRA como el volumen total real de las células sino como un estimador del mismo.

3.5.3 En la evaluación de plantas con resistencia a la sequía.

En nuestro país alrededor del 40% del territorio nacional son zonas desérticas o semidesérticas (Rzedowski, 1978) y existen vastas extensiones propensas a convertirse en zonas áridas, debido a la tala inmoderada y al uso inadecuado del suelo, entre otros factores; por esto sería de gran utilidad conocer aquellas especies que pueden desarrollarse en esos ambientes, y así ayudar a recuperar esas zonas, para uso agrícola y/o reforestación.

3.5.4 En la determinación del módulo elástico.

Un parámetro que está muy relacionado con el CRA y el Ψ es el módulo elástico o de elasticidad (ϵ). El cual se define como la capacidad que tiene la pared celular de expandirse y se expresa como:

$$\epsilon = \frac{V}{dV} d\Psi$$

donde V es el volumen celular en turgencia máxima y Ψ el potencial de agua, dV representa los cambios en el volumen celular producidos por el cambio en la presión y d Ψ a los cambios en la presión (Tyerman, 1982).

El ϵ es un factor dominante en la capacidad celular de absorción de agua y conociendo su valor ayuda a predecir la respuesta de una célula vegetal a un cambio particular en el potencial de agua (Tyerman, 1982)

Una vez conociendo las características del CRA y asociándolas al Ψ será posible explicar la forma en que éstos influyen sobre el ϵ . Estos parámetros podrán ser empleados al explicar los cambios

que se dan en la pared celular y compararlos con las variaciones a nivel molecular.

3.6 El Amaranto y su importancia.

Amaranto es uno de los nombres que reciben las plantas del género *Amaranthus* L. (*Amaranthaceae*) del cual existen alrededor de 70 especies distribuidas a través de todo el mundo, de éstas 60 son originarias de América (Sauer, 1987). Todas las especies son anuales, la gran mayoría consideradas como malezas, algunas ornamentales y dos especies, *A. cruentus* L. y *A. hypochondriacus* L, son cultivadas para la obtención de semillas para consumo humano.

La palabra amaranto tiene su raíz en el griego (α , no y $\mu\alpha\rho\alpha\iota\eta\iota\sigma$, marchitar) que significa inmarcesible, que no se marchita. Probablemente se le haya dado este nombre debido a su característica de "aparentar" marchitez y recuperarse rápidamente al ser regada (entre 20 y 90 min.).

Antes de la Epoca Colonial el cultivo del amaranto (Chuahquilitl o huauhtli en náhuatl, Aguilera, 1985) tuvo una gran importancia en las culturas Mesoamericanas, llegando a ocupar el tercer lugar después del maíz y frijol entre los mexicas. Ellos lo exigían como parte del tributo a los pueblos dominados (Anónimo, 1987). Su consumo estaba relacionado con los sacrificios humanos, principalmente para el Dios Huitzilopochtli, este ritual involucraba un tipo de comunión y penitencia (Aguilera, 1985; Anónimo, 1987) por lo que los sacerdotes españoles trataron de extinguir su cultivo (Sauer, 1987; Alejandre y Gómez, 1986). Sin

conseguirlo, por lo que pudo llegar hasta nuestros días, aunque con poca producción. Se piensa también que disminuyó su cultivo debido a que no pudo competir en producción y facilidad de cosecha, con los otros cereales como el trigo (S. Miranda, 1987, comunicación personal).

En la actualidad, la semilla se emplea principalmente en la elaboración del dulce denominado "alegría" (Irving et. al, 1981; Sánchez, et al., 1985; Alejandre y Gómez, 1986) nombre por el cual se identifica también a la planta (en algunos lugares es más conocida como quelite o bleado). Debido al alto contenido proteico de las semillas y de las hojas, ha comenzado a cobrar mayor importancia para la nutrición humana y de animales domésticos.

El amaranto junto con el trigo sarraceno, *Fagopyrum esculentum* (Polygonaceae), originario de Asia y la quinúa o quinoa, *Chenopodium quinoa* (Chenopodiaceae) originaria del Perú, constituyen el grupo de los pseudocereales por sus características bromatológicas como son: alto contenido de proteínas asimilables, ricas en lisina y metionina, así como "un alto valor químico (sic), mayor que el maíz, el frijol, el trigo y la leche" (Alejandre y Gómez, 1986).

Por otra parte, todos los amarantos, al igual que el maíz, son plantas que utilizan la ruta fotosintética C₃ y como consecuencia tienen una alta eficiencia en el uso de agua, 300 y 370 g de agua transpirada por gramo de materia seca producida respectivamente, mientras que el trigo y la cebada, que son plantas C₄, tienen un mayor consumo de agua por gramo de materia seca producida (540 y 520 respectivamente) (Larcher, 1975, citado por Fitter y Hay, 1983).

4. OBJETIVOS.

En el equipo de trabajo encabezado por el Dr. E. Murillo, se utiliza el *Amaranthus hypochondriacus* L. como modelo para estudiar algunos mecanismos bioquímicos de adaptación a la sequía en plantas. En este modelo se ha considerado a los cambios en el volumen celular (CRA) como los responsables en la inducción de alguna señal. para que se realicen los ajustes necesarios para resistir la sequía.

Por lo cual ha sido relevante conocer algunos aspectos fisiológicos de esta especie, relacionados con el CRA como son: 1) las condiciones mas adecuadas para medir el CRA en *A. hypochondriacus* L. 2) la constancia del CRA en todas las hojas de plantas, en diferentes estatus hidricos 3) la forma en que cambia el CRA en plantas que se están recuperando de un período sin riego 4) el momento en que los tejidos de *A. hypochondriacus* L. sufren un daño inducido por la falta de agua 5) las posibles alteraciones del CRA provocadas por este daño y 6) el CRA al que mueren las plantas de *A. hypochondriacus* L.

Al hacer pruebas preliminares se encontró que el Pt tenía una relación lineal con respecto al Ps. Por lo tanto otros aspectos fisiológicos importantes de conocer fueron: a) el cambio en relación a la edad de las plantas en la capacidad máxima de absorción de agua, b) la posibilidad de emplear, como un estandar, esta relación en otras mediciones c) verificar si esta relación Pt/Ps es igual en otras especies.

Por otro lado, como en el laboratorio se emplean soluciones

de Polietilenglicol (PEG) como agente deshidratante, fue necesario determinar si esto podría tener efectos independientes de la falta de agua en sí, sino debidos a la presencia del PEG.

Todo lo anterior condujo a plantear los siguientes objetivos:

1.- Determinar las condiciones óptimas (cluz temperatura y tiempo de imbibición) para medir el contenido relativo de agua en *Amaranthus hypochondriacus* L.

2.- Medir el CRA de cada una de las hojas de plantas en diferentes regimenes de humedad.

3.- Determinar las variaciones del contenido relativo de agua durante la recuperación de las plantas sometidas a sequía.

4.- Calcular el contenido relativo de agua en el punto de inicio de daño celular, empleando el déficit de resaturación de agua.

5.- Evaluar la variación del contenido relativo de agua al existir daño celular.

6.- Determinar el contenido relativo de agua en el punto de marchitez permanente de la planta de esta especie.

7.- Comparar los cambios en las pendientes de la relación peso en turgencia máxima contra peso seco en diferentes edades de las plantas.

8.- Analizar las posibilidades de uso de una curva patrón P_t/P_s en esta especie.

9.- Medir la variación del contenido relativo de agua en hojas deshidratadas en soluciones de polietilenglicol.

10.- Comparar la relación peso en turgencia máxima contra peso seco del amaranto con otras especies y su posible relación con la eficiencia en el uso de agua.

5. MATERIALES Y METODOS.

Todos los estudios se realizaron en el Departamento de Bioquímica Vegetal de la Facultad de Química, UNAM. México, D.F. De febrero de 1987 a enero de 1988.

5.1 Material biológico.

Se trabajó con plantas de *Amaranthus hypochondriacus* L. tipo Azteca (Espitia, 1987) de 40 a 103 días de edad. Las semillas provienen de Tulyehualco, D.F.

Antes de germinar, las semillas fueron desinfectadas para eliminar posibles organismos patógenos. Inicialmente se enjuagaron con etanol al 70% durante 5 minutos, con hipoclorito de sodio comercial (Cloralex) al 20 % por 10 minutos y finalmente se enjuagaron de 3 a 5 veces con agua destilada y desionizada.

Las semillas germinaron en macetas de 1 y 2 L de capacidad, utilizando dos sustratos: perlita (Agrolita) y una mezcla de tierra-perlita (1:1 v/v), fueron regadas diariamente con una solución nutritiva (apéndice 1) y cultivadas bajo condiciones de invernadero.

Se emplearon también, plantas de 45 días de edad de *Zea mays* L. híbrido H-30, *Amaranthus caudatus* L. y *Triticum aestivum* L. var. Salamanca, crecidas en perlita, regadas con la misma solución nutritiva que el *A. hypochondriacus* y mantenidas bajo condiciones de invernadero.

5.2 Medición del contenido relativo de agua.

Para elegir las mejores condiciones de medición del CRA en

discos y hojas, se variaron los parámetros tiempo de absorción de agua, iluminación y temperatura.

En la determinación del periodo de absorción de agua las muestras se tomaron y se pesaron a diferentes intervalos de tiempo, manteniendo constante la iluminación y la temperatura (en obscuridad a 25°C).

Las pruebas de iluminación, se hicieron con y sin luz. La luz proporcionada fue artificial (focos fluorescentes de luz blanca fría de 39 W, Phillips). Las muestras se pesaron a intervalos de tiempo de 1, 2, 3, 4 y 24 h.

También se realizaron mediciones a dos temperaturas (4 y 25°C en obscuridad) ya que existen estudios en los que se menciona que la temperatura tiene efecto en la toma de agua (Čatský, 1974). Las muestras se pesaron a las 1, 2, 4, 6, 26 y 28 h.

En cada uno de los experimentos se graficó el incremento del peso fresco contra el peso inicial de la muestra con el propósito de determinar el cambio en la tasa de toma de agua de las muestras. Las fluctuaciones que presentaron las mediciones de los diferentes ensayos, fueron los indicadores que permitieron elegir los parámetros más adecuados para realizar la medición del CRA.

Una vez establecidas las mejores condiciones, se midió el CRA tanto en hojas y como en secciones circulares de hoja (discos).

En hojas completas: se cortaron por la base del peciolo con un bisturí, se pesaron (P_i); se sumergió el peciolo en agua destilada y desionizada (en una cámara de saturación); se cubrieron con una bolsa de polietileno y se dejaron en una incubadora a $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$ y obscuridad durante 24 h. Posteriormente se sacaron las hojas eliminando el exceso de agua con papel

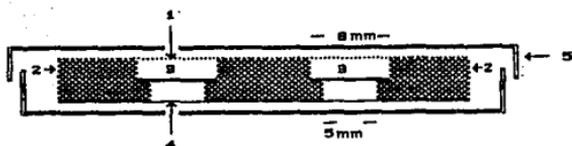


Fig. 2. Esquema de la posición de los discos y segmentos durante la toma de agua en cámaras hechas para dicho fin. 1) hoja de polietileno. 2) hule espuma. 3) tejido. 4) papel filtro. 5) caja de Petri. (Tomado de Čatský, 1974).

absorbente, se pesaron determinando así el peso en turgencia máxima (Pt). Se pusieron en una estufa con vacío a 80°C y 381 mm de mercurio durante una hora (este lapso es suficiente para que las muestras lleguen a peso constante). Se dejaron enfriar a temperatura ambiente y se volvieron a pesar (Ps). Con estos datos se procedió a calcular el CRA de la muestra.

En discos: se cortaron los discos con un horador de 8 mm de diámetro, se pesaron (Pi) (4 discos por muestra, excepto para obtener la relación Pt/Ps donde el número varió de 1 a 16) y se colocaron en hule espuma con orificios de 8 mm de diámetro, saturado con agua destilada y desionizada, se cubrieron con una hoja de polietileno, dentro de una caja de Petri (fig. 2). Se dejaron durante 4 h para que alcanzaran la saturación dentro de la cámara. Después se sacaron las muestras, eliminando el exceso de agua con un papel absorbente y se pesaron (Pt). Los discos se secaron de la misma forma que las hojas, se pesaron (Ps) y con los valores obtenidos se calculó el CRA correspondiente.

5.3 Variación del CRA en plantas de *Amaranthus hypochondriacus* L.

Para medir la variación de CRA en las plantas (*A. hypochondriacus* L.), se emplearon plantas entre 60 y 80 días de edad, unas bien regadas y otras en sequía. Se midió el CRA que tenía cada una de sus hojas, considerando la posición de cada una.

El CRA se midió en unas plantas usando sólo discos, en otras sólo con hojas y otras alternando discos y hojas. Esto sirvió también para establecer las diferencias por comparación, entre la medición con discos y con hojas. Los datos se graficaron considerando la ubicación de las hojas en forma ascendente con lo que se pudo determinar la variación del CRA en la planta completa. En algunos casos se tomaron incluso las hojas más pequeñas para medir su CRA.

5.4 Recuperación de las plantas y punto de marchitez permanente de la planta en *Amaranthus hypochondriacus* L.

En la obtención de éstos parámetros se utilizaron plantas en la misma maceta y con falta de agua. Se mantuvieron sin riego durante 2 días y posteriormente se regaron con agua destilada (500 mL/L de sustrato). Cada 10 minutos, durante 50 minutos, se tomaron tres hojas de una planta diferente, con el objeto de determinar su CRA. Los valores fueron promediados y graficados.

Para obtener el PMPP se dejaron 12 plantas sin riego en perlita, ya que con esta se tiene una mayor cantidad de agua

disponible que cualquier suelo; hasta que mostraron una marchitez severa, las plantas estaban completamente dobladas y las hojas también se habían enrollado hacia el haz longitudinalmente. Se regaron con agua destilada, se tomaron dos hojas para medir el CRA, se cubrieron con una bolsa de polietileno y se dejaron bajo condiciones de invernadero. Se observaron las plantas que fueron capaces de recuperarse y las que no. De esta forma se correlacionó la recuperación de la planta con el CRA promedio obtenido.

5.5 Inicio de daño celular.

Para medir este parámetro se usaron plantas bien regadas de las cuales se cortaron cuatro discos por cada hoja, éstos se colocaron en las cámaras de saturación 4 h, se pesaron (Pt), en grupos de 4 y se desecaron sobre un papel filtro, dentro de cajas de Petri de la siguiente manera: se colocaron equidistantemente cuatro cajas dentro de un recipiente de plástico, con un foco de 60 W a unos 20 cm de altura con relación al centro. La temperatura alcanzada en la parte central fluctuó entre 30 y 37°C.

Posteriormente se sacaron los discos de las cajas a diferentes tiempos (1, 5, 10, 20, 30, 40, 50 y 60 minutos) y se pesaron (Pfin). Después se colocaron nuevamente en las cámaras de saturación durante 4h. Se retiraron de la cámara, eliminando el agua en exceso, se pesaron (Prs), se secaron completamente y se volvieron a pesar (Ps). Se calculó el CRA y el DRA correspondiente.

Con los valores obtenidos se graficó CRA contra DRA, obteniéndose dos poblaciones de datos totalmente diferenciadas, a cada una de éstas se les hizo un análisis de regresión lineal con

lo que se obtuvieron dos rectas. Al igualar las ecuaciones de cada una, se pudo calcular el punto de intersección y de cambio en la pendiente, el cual indicó el punto de inicio de daño celular.

5.6 Relación peso en turgencia máxima contra peso seco.

La relación peso en turgencia máxima contra peso seco se encontró graficando los valores obtenidos de P_t contra P_s de plantas de 43, 60, 73, 74, 80, 87, 94 y 103 días de edad. Se obtuvo la pendiente, la ordenada al origen y el coeficiente de correlación de cada grupo de edad.

Por medio de la prueba t de Student se compararon las pendientes y las ordenadas al origen (a 95% de confianza, Remington y Schork, 1974), obtenidas en cada caso con el fin de establecer si existía alguna diferencia significativa entre ellas.

Debido a que no hubo diferencias significativas en las pendientes de las plantas de 43 a 94 días (tabla 4), se unieron los valores de éstos para formar una sola gráfica. Con lo que se obtuvo la ecuación que describe la cantidad de agua absorbida por hoja o discos en *A. hypochondriacus* L (ecuación 1).

También se estableció la relación P_t/P_s en *Zea mays* L., *Triticum aestivum* L. y de *A. cruentus* L. Para esto se emplearon plantas de 45 días y las condiciones de saturación fueron las mismas que para *A. hypochondriacus* L.

5.7 Variación del CRA de hojas en polietilenglicol al 2%.

Se colocaron hojas de *A. hypochondriacus* L. en soluciones de PEG 8000, para medir las variaciones que pudiera provocar en el

CRA de éstas a lo largo del tiempo. Para esto se idearon dos formas de hacerlo.

En la primera se cortaron cinco hojas y se colocaron en la cámara de saturación durante 24 h. Posteriormente se sumergió el peciolo en una solución de PEG al 2.5% dejándose en iluminación (bajo las mismas condiciones que los experimentos de toma de agua), se pesaron (a 1, 2, 4 y 6 h), se secaron completamente y se volvieron a pesar. Con lo que se pudo establecer la variación del CRA.

La segunda consistió en regar ocho plantas una o dos horas antes de cortar todas las hojas, sin considerar las tres primeras hojas del ápice (ya que son demasiado pequeñas para manipularlas). A la hoja superior y a la hoja inferior se les determinó el CRA inicial. Las restantes fueron pesadas y se colocaron en una solución de PEG 6000 al 2.5 %. Las hojas se dividieron en dos grupos, uno de ellos se cubrió con una bolsa de polietileno y el otro no se cubrió. Las condiciones experimentales fueron las mismas que para los experimentos de imbibición con iluminación. Se pesaron (a 1, 2, 4 y 5h). Como algunas hojas llegaron a mantener un peso mas o menos estable a las 5 h, se decidió secarlas todas a este tiempo y se determinó la variación del CRA que tuvieron.

Por otra parte se cortaron hojas, se pesaron y se desecaron al aire, unas se cubrieron con la bolsa de polietileno y otras no manteniendo las mismas condiciones ya señaladas, fueron pesadas a las 1, 2, 4 y 5 h determinando el CRA en cada punto. Esto se tomó como el control para observar las variaciones inducidas por el PEG durante la deshidratación.

6. RESULTADOS Y DISCUSION.

6.1 Condiciones para la medición del CRA.

Primeramente se requirió definir las condiciones de incubación adecuadas para poder tener medidas del CRA confiables y reproducibles. Las condiciones que se estudiaron fueron los factores tiempo de imbibición, luz y temperatura de incubación de las muestras, ya que existen estudios que indican que estos factores pueden influir en la obtención del Pt.

6.1.1 Tiempo de imbibición óptimo para determinar el Peso en turgencia máxima.

Al estudiar el proceso de absorción de agua en las hojas se observó que en las tres primeras horas la mayoría de las muestras ya habían absorbido más del 80% del agua necesaria para lograr su Pt. Posteriormente llegando a una estabilización a las cuatro horas (Fig. 3).

Ahora bien, como se puede apreciar, en algunas hojas el incremento en peso se estabilizó después de la cuarta hora (Fig. 3d, mientras que otras, continuaron absorbiendo agua por un tiempo mayor (Fig. 3c). Esto depende en parte de la edad del tejido, ya que un tejido "viejo" tenderá a absorber agua por menos tiempo debido a que tiene más lignificada su pared celular que uno joven, el cual también puede crecer por división celular, incrementando la posibilidad de absorber agua. Las plantas a y d tenían 40 días mientras que la b y c 80 días de edad.

Considerando que algunas hojas tardan más en saturarse y

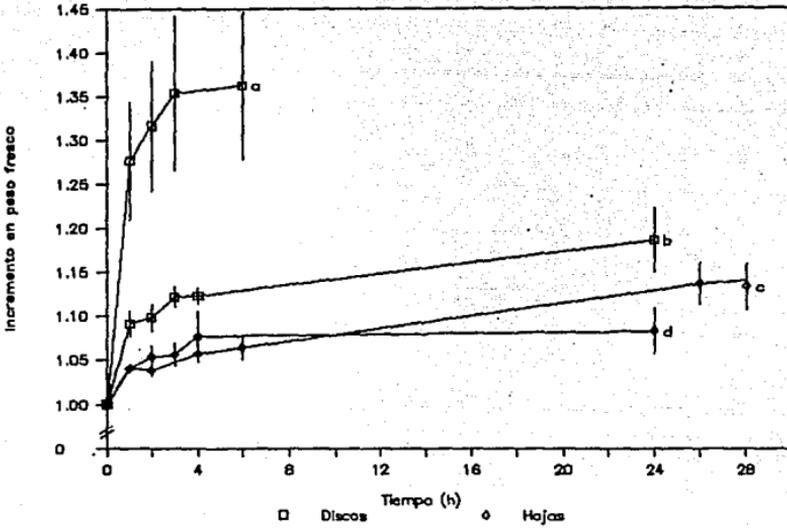


Fig. 3. Tiempo de imbibición de agua en discos y hojas de *A. hypochondriacus* L. Los experimentos se realizaron a 25 °C y obscuridad. Cada línea corresponde a una planta diferente; a es el promedio de 12 muestras con 2 discos cada una, b el promedio de 4 muestras con 4 discos cada una, c y d son el promedio de 4 hojas. El CRA promedio obtenido fue a) 0.73 ± 0.04 , b) 0.83 ± 0.05 , c) 0.88 ± 0.01 y d) 0.91 ± 0.02 .

debido a que la mayoría de los autores utilizan este tiempo, se decidió que el tiempo de imbibición fuera de 24 h.

En el caso de los discos el comportamiento fue similar (fig. 3) alcanzando la saturación aproximadamente a las cuatro horas, por lo cual se eligió este tiempo como suficiente para que las muestras llegaran a su turgencia máxima.

Ahora bien, Weatherly (1963, citado por Bidwell, 1979)

encontró que cuando a una hoja se le tiene con un suministro constante de agua y se le suspende su transpiración, se produce una disminución rápida de la absorción de agua en los primeros minutos y posteriormente se estabiliza la tasa de toma de agua. Con este experimento explicó que inicialmente el transporte de agua en la hoja, es a través del apoplasto y posteriormente se debe al equilibrio que se da entre éste y la vacuola.

En relación con lo anterior, los resultados obtenidos sugieren que la absorción inicial de agua se debió principalmente, a la diferencia de potenciales de agua del exterior y del apoplasto de la hoja y la toma subsiguiente por el equilibrio de potenciales del apoplasto y la vacuola, con lo que se logró que las células llegaran a su turgencia máxima.

6.1.2 Efecto de la iluminación en la cinética de imbibición.

El efecto de la iluminación durante la imbibición se estudió tanto en hojas como en discos.

Al comparar la forma de absorción de agua entre los discos iluminados y los puestos en obscuridad, no se observaron diferencias en las primeras cuatro horas, mientras que a tiempos mayores, estas diferencias se hicieron patentes (Fig. 4).

Las hojas mostraron diferencias en la cantidad de agua absorbida a partir de la segunda hora, entre la condición de obscuridad y de iluminación. Sin embargo, la cinética de la absorción de agua fue semejante (Fig. 4).

Lo anterior indica que la velocidad de toma de agua no

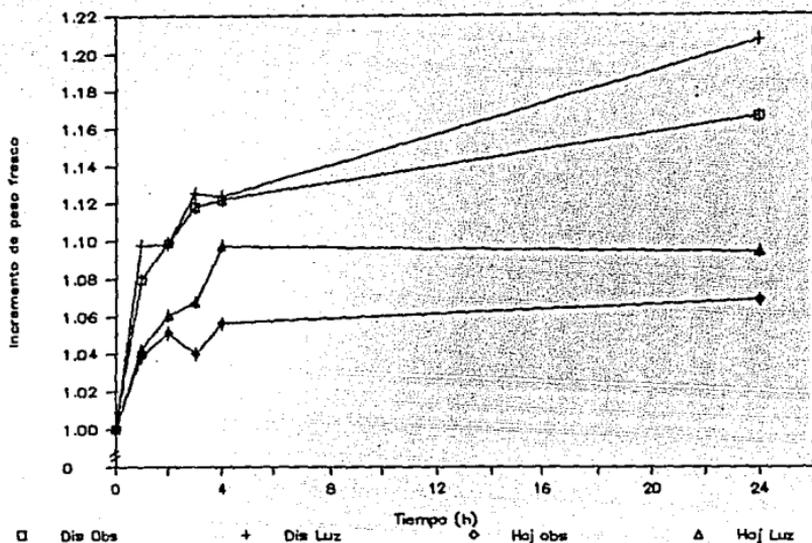


Fig. 4 Efecto de la iluminación en la toma de agua de discos y hojas. Los experimentos se realizaron a 25°C. Cada línea corresponde al promedio de 3 muestras. Los CRA alcanzados se muestran en la tabla 1.

depende directamente de la luz, aunque provocó un aumento de peso en las hojas a partir de la segunda hora y en los discos a partir de las 24 h. Esto se debió seguramente a que el tejido pudo fotosintetizar, ocasionando un aumento en los fotosintatos y por lo tanto un incremento tanto en el peso en turgencia máxima como en el peso seco. Además, posiblemente esté ocurriendo un crecimiento celular lo que, a su vez, ocasiona una mayor capacidad de toma de agua (Čatský, 1974).

En lo que respecta al CRA, se observó que en discos, tanto en luz como en obscuridad, no hubo diferencia estadísticamente

Tabla 1. Diferencias entre la determinación del CRA tanto en discos como en hojas puestas en luz y oscuridad, de *A. hypochondriacus* L.

	Oscuridad		Luz	
4 h				
Discos	0.8747	0.0032	0.8706	0.0176
Hojas	0.9359	0.0085	0.8961	0.0343*
24 h				
Discos	0.8527	0.0204	0.8706	0.0088*
Hojas	0.9251	0.0148	0.8962	0.0174*

* Diferentes estadísticamente con el 95% de confianza, mediante prueba t de Student.

significativa a las cuatro horas pero sí, a las 24 h (Tabla 1). Esto indica que, durante el tiempo de imbibición elegido para el estudio (4h), los discos pueden incubarse tanto en luz como en oscuridad sin que se altere su Pt. En cambio en las hojas se observan diferencias significativas desde las cuatro horas de imbibición.

Es importante señalar que se presentaron dos problemas de tipo metodológico en la medición del CRA con luz. Primero: debido a que la luz debe atravesar la caja de Petri o el polietileno de las cámaras de saturación, la cantidad que incide en las hojas es variable; segundo: dentro de las cámaras se genera un efecto invernadero que aumenta la temperatura interna, esto produce una mayor transpiración y por lo tanto condensación de agua en la superficie de las hojas y del polietileno, lo cual dificulta la eliminación del agua en exceso y aumenta la probabilidad de que algunas cavidades aéreas del tejido se llenen de agua.

Lo anterior podría generar diferencias en los pesos de

turgencia máxima y por consiguiente en el CRA de las distintas hojas con lo que no se evaluaría correctamente.

Considerando esto, se decidió que el proceso de imbibición tanto para discos como para hojas se realizara en obscuridad.

La posible pérdida de peso seco del tejido incubado en obscuridad, debido a la respiración, puede considerarse despreciable. Ya que como *A. hypochondriacus* L. es una planta C₄, posee la enzima fosfoenol piruvato carboxilasa, la cual se encarga de fijar el CO₂ en el ciclo C₄ y no requiere luz para estar activa, y puede entonces refijar parte del CO₂ producido durante la respiración (R. Rodríguez, 1988, comunicación personal).

6.1.3 Influencia de la Temperatura en la cinética de imbibición.

En la literatura se ha señalado que la temperatura influye en la cantidad de agua absorbida para lograr el Pt, siendo mayor a temperaturas superiores. Por esto se consideró hacer solamente los ensayos con 4° y 25 °C para detectar diferencias en la cinética de imbibición entre estas temperaturas.

Como se puede observar (fig. 5) la temperatura, al igual que la iluminación, tiene un efecto sobre la cantidad de agua absorbida y no sobre la velocidad de absorción de agua. Esto indica que en *A. hypochondriacus*, si existen diferencias en la medición del CRA a estas temperaturas, ya que el Pt alcanzado fue mayor a 25 °C que a 4°. Esta diferencia se explica, según Čatský, (1974) porque a mayor temperatura existe un mayor crecimiento y división celular, dando como consecuencia una mayor toma de agua y por consiguiente un mayor Pt.

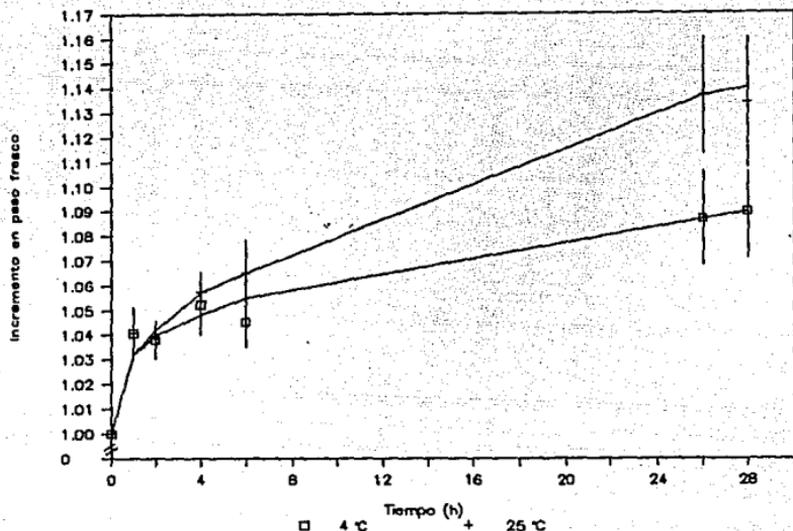


Fig. 5 Efecto de dos temperaturas en la absorción de agua en hojas de *A. hypochondriacus* L. Ambos experimentos se realizaron en obscuridad. El CRA obtenido fue de 0.91 a 4° y 0.88 a 25°C.

Čatský (1974) recomienda el empleo de temperaturas bajas durante la imbibición para evitar el crecimiento celular. Sin embargo, existen ciertos inconvenientes: las plantas se encuentran creciendo a temperaturas entre 20 y 25 °C, si las hojas y/o los discos se someten bruscamente a 4°C se provoca un cambio en la humedad relativa (HR) en el interior de la hoja. Ahora bien si se considera que a 25°C los espacios aéreos de las hojas tienen una cantidad de vapor de agua cercana a la saturación (Devlin, 1970) y si las hojas o los discos son puestos inmediatamente a 4°C, seguramente esa cantidad de agua será mayor a la requerida para

lograr el 100% de HR a 4 °C, provocando una condensación del vapor de agua dentro de los espacios aéreos de las hojas, lo que produciría un aumento en el Pt. Este aumento no se daría si las plantas crecieran a 4°C y se saturaran a esa misma temperatura.

Otro inconveniente que se presenta es la evaporación de agua provocada por las diferencias entre la temperatura de incubación y la temperatura ambiente a la que se pesa la muestra, produciéndose una disminución en el Pt. Esta pérdida se puede dar tanto si la muestra se incubaba a 25°C como a 4°C, pero la diferencia entre la temperatura de imbibición y la ambiental es menor incubando a 25° que a 4 °C.

Por todo lo anterior se decidió hacer las mediciones a 25°C tanto en discos como en hojas.

6.2 Método de extrapolación para evaluar el crecimiento celular.

Este método fue diseñado para evaluar el aumento de peso que sufren los discos después de cierto tiempo de incubación debido a que las células han crecido y tienen mayor capacidad de tomar agua. Este crecimiento es una función lineal del tiempo (Čatský, 1974). La evaluación se lleva a cabo realizando dos mediciones del peso (normalmente a las 3 y 6 h de saturación) y el CRA se obtiene por medio de la siguiente fórmula:

$$CRA = \frac{P_1 - P_6}{2P_3 - P_3 - P_6}$$

siendo P_3 y P_6 el peso alcanzado a las tres y seis horas respectivamente.

Tabla 2. Diferencias entre la determinación del CRA usando el método de extrapolación en *A. hypochondriacus* L.

Tiempo	CRA ¹	CRA ²
3	0.8646 ± 0.0257	
4	0.8678 ± 0.0390	
6		0.8627 ± 0.0137

1 Obtenidos con la fórmula $CRA = (P_i - P_s) / (P_t - P_s)$
 2 Usando la fórmula $CRA = (P_i - P_s) / (2P_s - P_d - P_s)$

Se compararon los valores de CRA obtenidos con el método que considera el crecimiento celular y el que no lo toma en cuenta.

Al realizar este experimento se obtuvieron los resultados mostrados en la tabla 2, donde se puede observar que no existen diferencias significativas entre ambos métodos (otros datos que apoyan esto se aprecian gráficamente en la Fig. 3). Esto indica que el crecimiento celular en los discos de *A. hypochondriacus* L. en las condiciones empleadas es muy pequeño, pudiéndose despreciar y por lo tanto emplearse sólo un tiempo para obtener el Pt.

6.3 Variación del CRA dentro de una planta de *A. hypochondriacus* L.

Inicialmente se tenía la idea que una planta podía mantener el mismo CRA a lo largo de ella. Para corroborarlo se determinaron los CRA en cada una de las hojas. Se emplearon tanto hojas completas como discos. En unas plantas la determinación se hizo sólo con hojas (fig. 6) o con discos (fig. 7) y otras alternando discos y hojas (fig. 8).

Se pudo observar que mientras al CRA promedio no disminuyera de 0.85, el CRA se conservaba a lo largo de la planta con una

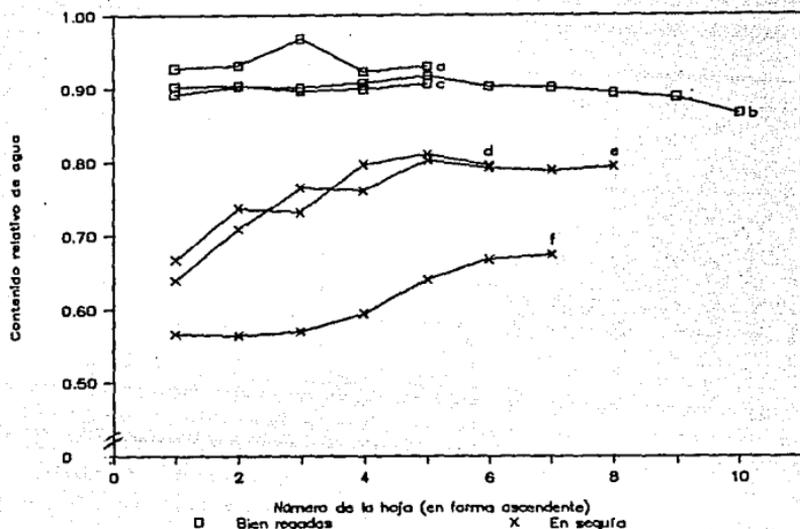


Fig. 6 Variación del CRA en hojas de plantas completas de *A. hypochondriacus* de 60 a 80 días. En la medición se emplearon hojas completas. Cada línea corresponde a una planta. En las plantas a, c, e y f se excluyeron las hojas más pequeñas.

diferencia poco notoria (Fig. 6 a, b, c y 7 a). y en el momento en que se baja de este límite, las hojas viejas comienzan a perder agua, en tanto que las jóvenes la retienen por mayor tiempo (fig. 6d, e, f, 7 b, c, y 8). Esto difiere de Čatský (1965, citado por Čatský, 1974) quien encontró que mientras más cercana del ápice estuviera una hoja menor CRA tendría. De igual manera Munns y colaboradores (citado por Barlow, et al. 1980), encontraron que en plantas de trigo bien regadas existía un menor contenido de agua (expresado como porcentaje de peso seco) en el ápice que en las

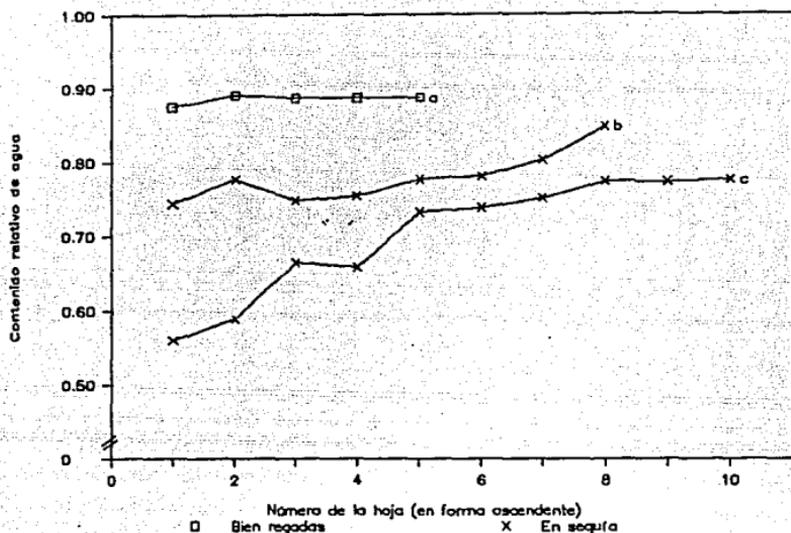


Fig. 7 Variación del CRA en hojas de plantas completas de *A. hypochondriacus* de 60 a 80 días. En la medición se emplearon discos. Cada línea corresponde a una planta. Se excluyeron las hojas más pequeñas.

hojas 4 y 7. Sin embargo, al igual que en este estudio, al dejar secar las plantas observaron que la pérdida de agua era diferencial, en las hojas viejas fue mayor, disminuyendo hacia el ápice. Barlow y colaboradores (1980) explicaron lo anterior señalando que el ápice es un órgano de transpiración lenta, por lo que el contenido de agua cambia poco durante la sequía, además de que se produce una acumulación de solutos en él.

Los valores de CRA observados en las plantas en sequía permiten sugerir que *A. hypochondriacus* L. presenta un mecanismo de protección de la zona apical, lo que le podría estar dando su

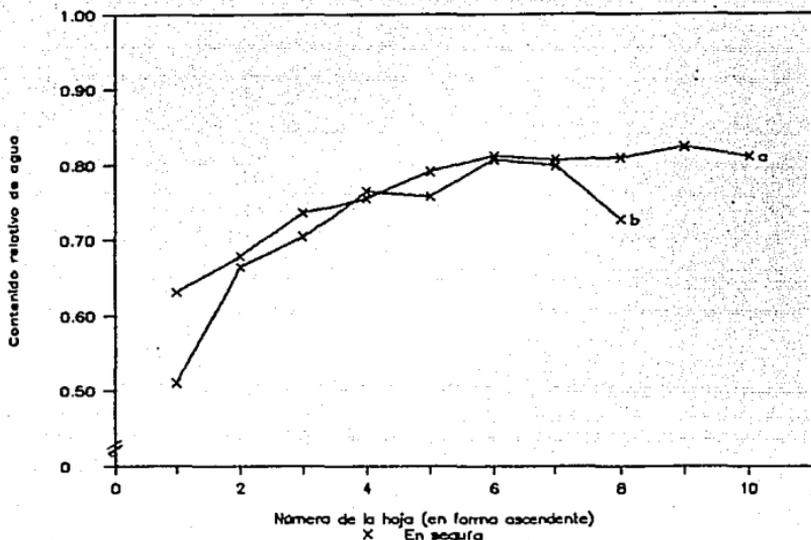


Fig. 8 Cambio en el CRA de las diferentes hojas en plantas completas, alternando el uso de discos (números nones) y hojas (números pares) en *A. hypochondriacus*.

tolerancia a la falta de agua, ya que permitiría que esta zona permanezca sin daño a costa de sacrificar la de tejido más viejo. Así, la zona apical tiene un crecimiento más activo que el resto de la planta antes de la floración (en esta edad las plantas presentan un crecimiento monopódico).

Esta tendencia hace suponer que cuando las plantas sufren un déficit de agua existe un transporte de metabolitos hacia la zona apical; lo que está siendo estudiado por el equipo de trabajo en el que se desarrollo esta investigación.

En los tres casos en los que la medición del CRA pudo realizarse en la hoja más cercana al ápice (Fig. 6 b y d y Fig.

8b) se pudo observar que es menor que en las hojas mas desarrolladas, aunque la tendencia permitiría esperar lo contrario. Esto posiblemente se deba a que como son tejidos que se encuentran en crecimiento activo, pueden absorber proporcionalmente una cantidad mayor de agua que las hojas maduras. Además debido a que no se consideran necesarias en los mecanismos de regulación de agua en las plantas, pues no sintetizan metabolitos ni transpiran, no es de importancia medir su CRA.

Una de las características mas notorias de los amarantos cuando pierden agua, es que su tallo se dobla considerablemente, dejando el ápice apuntando hacia el piso. Cuando las plantas son grandes (de 60 a 90 días) la parte inferior permanece erguida mientras que el ápice se dobla. En cambio en las plantas jóvenes (40 a 60 días) la zona erguida es menos distinguible ya que es casi toda la planta la que se dobla.

Esto podría estar determinado, principalmente, por dos causas: la disminución de la turgencia y la lignificación del tallo. Además este fenómeno podría ser un mecanismo de protección para evitar la transpiración de las hojas, que aumenta con la incidencia de la luz solar. Con esto disminuiría el área expuesta a la radiación y al mismo tiempo protegería al ápice, siendo un componente del fenómeno anteriormente descrito (mayor CRA hacia la zona apical) o posiblemente sea simple y sencillamente el resultado mecánico del fenómeno de marchitez.

Por otra parte a diferencia de lo observado por Čatsky (1974) no se encontraron diferencias entre la determinación con hoja y con discos (fig. 8).

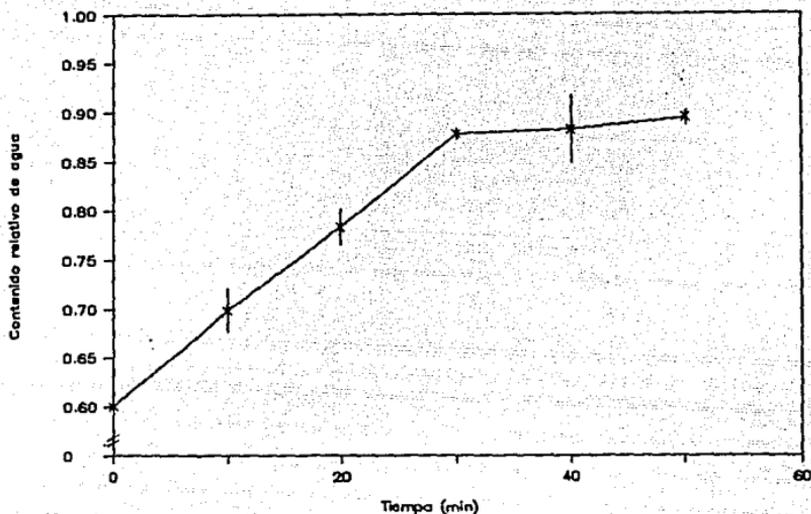


Fig. 9 Tiempo de recuperación de plantas de *A. hypochondriacus* L. en sequía, sembradas en perlita, usando el CRA como medida de su recuperación. Cada punto es el promedio de tres hojas de una planta distinta.

6.4 Recuperación de las plantas.

En observaciones preliminares se había visto que plantas marchitas, al ser regadas de nuevo tardaban en recuperarse entre 20 y 90 minutos, dependiendo del sustrato en el que se encontraran, siendo entre 20-45 minutos en perlita y 60-90 minutos, en tierra-perlita (1:1).

Al medir la variación del CRA durante la recuperación de plantas marchitas sembradas en perlita, se observó que a los 30 minutos las plantas habían recuperado su CRA normal y su apariencia también indicó la recuperación (fig. 9). Este

restablecimiento presentó una forma lineal hasta un CRA de 0.88, en donde se estabilizó. Como se explicó anteriormente, este valor puede considerarse como el CRA normal para plantas bien regadas.

Es importante señalar que la recuperación de una planta en campo depende del grado de daño en su sistema radical durante la sequía y de la disponibilidad de agua que ofrezca el suelo, ya que un suelo arcilloso va a tener menor disponibilidad de agua que un suelo arenoso.

6.5 Inicio de daño celular.

Una forma de saber el momento en que un tejido pierde la posibilidad de volver a rehidratarse a su mayor capacidad, es calculando el déficit de resaturación de agua (DRA) (Čatský, 1974).

Para esto se dejaron secar a diferentes tiempos, discos previamente saturados y se rehidrataron determinando el CRA y el DRA alcanzado.

Se obtuvo la cinética de deshidratación (fig. 10) en la que se observa una disminución muy drástica del CRA en los primeros 10 minutos, después la tasa de deshidratación disminuyó apreciablemente, llegando a ser lineal a partir de los 25 minutos.

A los valores comprendidos en el intervalo de 25 a 60 minutos se les hizo un análisis de regresión lineal, con el que se obtuvo la siguiente ecuación:

$$CRA = -0.00365 t + 0.6112$$

con $n = 20$ y $r = 0.9705$. El punto donde se pierde la tendencia lineal de la curva (fig. 10) es alrededor de 0.51 de CRA, el cual probablemente corresponda al punto de pérdida de turgencia del

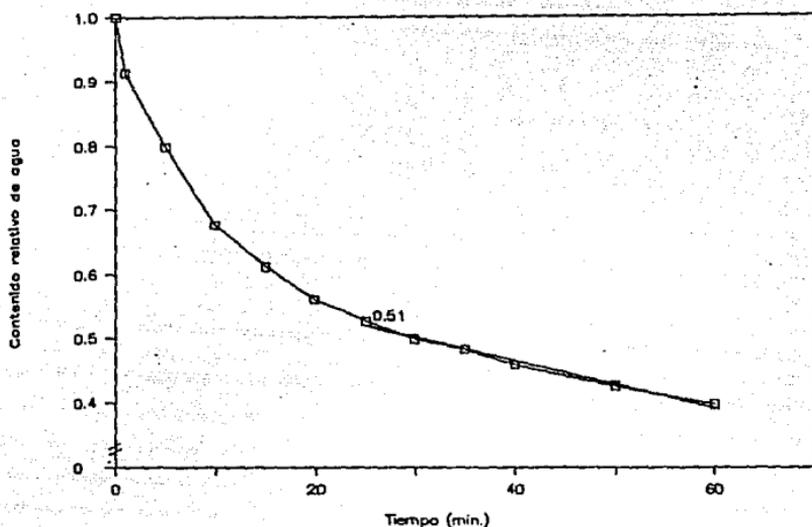


Fig. 10 Cinética de deshidratación de discos de *A. hypochondriacus* L. Los discos fueron saturados, puestos a secar y rehidratados, calculando los CRA correspondientes. Cada punto es el promedio de dos determinaciones con 4 discos cada una.

tejido. Esta deducción se realizó con base a los resultados obtenidos por Richter (1979b) y Flower y Ludlow (1986), quienes haciendo estudios de la cinética de deshidratación, midiendo tanto Ψ como CRA, demostraron que ambos disminuían en forma semejante y que en el momento en que las curvas adquieren una tendencia lineal, el tejido ha perdido turgencia. Debido a que no se contó con el aparato apropiado para medir el Ψ (psicrómetros o bomba de presión), no se pudieron correlacionar los valores de CRA con el Ψ al cual los tejidos de esta especie pierden su turgencia.

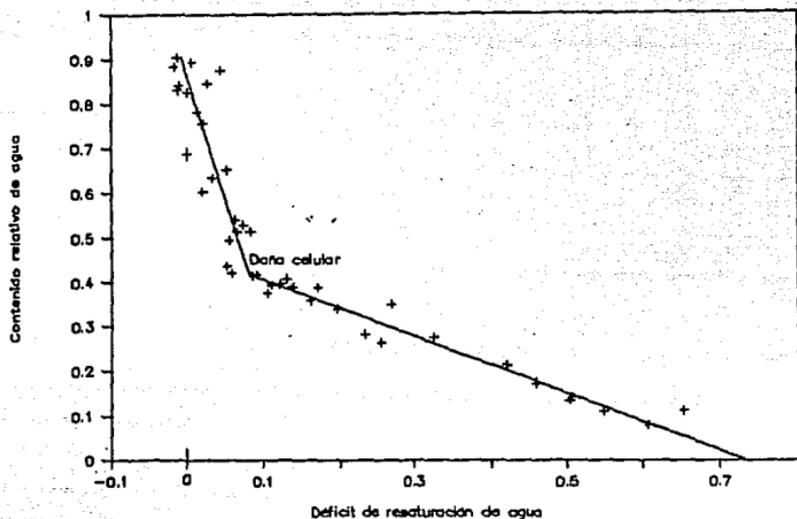


Fig. 11 Determinación del punto de inicio de daño celular en *A. hypochondriacus* L, empleando el déficit de resaturación de agua. Cada punto corresponde a la medición de cuatro discos de hoja. La intersección de las rectas indica el punto de inicio de daño celular.

Para la determinación del punto de inicio de daño celular se graficaron los datos de DRA contra CRA obteniéndose dos grupos completamente diferentes (fig. 11) y con poca dispersión (tabla 3). Al trazar las rectas calculadas mediante el análisis de regresión lineal, se intersecaron en 0.42 de CRA y 0.08 de DRA, lo que indica que en este valor las células del amaranto comienzan a tener daño celular y que a valores menores de CRA el daño es mayor.

En la determinación del punto de inicio de daño celular deben

Tabla 3. Datos de la regresión obtenida en la determinación del punto de inicio de daño celular en *A. hypochondriacus*.

CRA	m	b	r
0.9 - 0.4	-0.1857	0.1606	0.8513
0.4 - 0.0	-1.5473	0.7328	0.9762
Intersección de ambas rectas 0.4202 CRA			

usarse discos de hoja debido a que, al emplear hojas completas, ocurre un daño diferencial del tejido. Este comienza al secarse la parte distal de la hoja hasta llegar a la parte proximal, a diferencia de lo que ocurre en discos en donde el daño es homogéneo.

Por otra parte se ha definido que el punto de inicio de daño celular para la mayoría de las especies, se encuentra entre 0.05 y 0.15 de DRA y que puede usarse el 0.1 como valor fijo para considerar el CRA al que se produce el daño celular (Čatský, 1974). El valor obtenido en este estudio se encontró dentro de este rango.

6.6 Relación entre el Peso en turgencia máxima y el Peso seco.

La relación P_t y P_s se ha manifestado como una medida de la influencia que puede tener la acumulación de osmolitos en el ajuste osmótico (Wilson y Ludlow, 1983a; Flower y Ludlow, 1986), mediante el cociente entre estos dos parámetros. En plantas sembradas en campo no se han encontrado diferencias en este cociente (Wilson y Ludlow, 1983a) sólo en aquellos casos en los que se ha añadido fertilizante en gran proporción (Wilson y Ludlow, 1983b). En el presente trabajo se ha considerado que el

aporte de la síntesis de metabolitos durante el ajuste osmótico es de poca importancia para detectar un incremento en el Ps, por lo que se pudo establecer una relación directamente proporcional entre Pt y Ps.

6.6.1 Establecimiento de la curva patrón, para peso en turgencia máxima y peso seco.

Como anteriormente se definió a un CRA menor de 0.42 ya existe un impedimento para que el tejido llegue a restablecerse después de un déficit de agua. Existe la posibilidad de que los CRA obtenidos por debajo de este valor no sean correctos ya que el Pt alcanzado por el tejido dañado, es menor que el que lograría si no tuviera daño (fig. 11). Por consiguiente para conocer los valores de Pt del tejido si no tuviera daño sería necesario emplear una curva patrón entre Pt y Ps.

(Se graficó Pt y no Pt-Ps debido a que con un rearrreglo matemático [apéndice 2] la pendiente obtenida en la relación (Pt-Ps)/Ps para determinar exclusivamente el agua absorbida por cada gramo de peso seco se obtiene:

$$m_1 - 1 = m_2$$

siendo m_1 la pendiente de la relación Pt/Ps y m_2 de la (Pt-Ps)/Ps sin que la ordenada al origen se vea afectada, además de que al calcular en algún momento el Ps o Pt se tendría que volver a sumar el Ps, por lo que se dejó como Pt/Ps).

Para el establecimiento de la curva patrón se consideró que podrían existir diferencias entre las distintas etapas de crecimiento de las plantas. Por lo cual se compararon plantas de edades distintas entre 43 y 103 días de edad. Se utilizó la prueba

Tabla 4. Variación de la pendiente de la relación P_t/P_s en plantas de *A. hypochondriacus* L. a diferentes edades de las plantas.

Edad (días)	Pendiente	Ordenada al Origen	Coef. Corr.
43	7.3195	-0.00056	0.9953
60	7.2451	-0.00316	0.9942
73	7.3346	-0.00260	0.9883
74	7.5961	0.00276	0.9974
80	8.8558	0.01223	0.9909
87	7.1148	0.03880	0.9887
94	7.3560	0.03720	0.9936
103	5.7393*	0.03720	0.9962

* Estadísticamente diferente con un nivel de confianza de 95% usando la prueba *t* de Student.

de *t* de Student para definir si había o no diferencias entre las pendientes obtenidas en cada caso (tabla 4).

Se encontró que con el 95% de confianza no hubo diferencias entre las pendientes en el intervalo de 43 a 94 días de edad, sin embargo a los 103 días sí hubo diferencia estadística, debido probablemente a que las plantas se encontraban floreciendo, lo que pudo provocar un cambio fisiológico en las hojas y disminuir su capacidad de absorción de agua.

Al juntar los datos para establecer una sola relación P_t/P_s (de 43 a 94 días) se obtuvo la siguiente ecuación correspondiente a la fig. 12:

$$P_t = 7.3501 P_s \quad (1)$$

$$r = 0.9930 \quad n = 196$$

Quedando así establecido que es posible determinar el CRA de hojas o de discos considerando únicamente su peso inicial y su

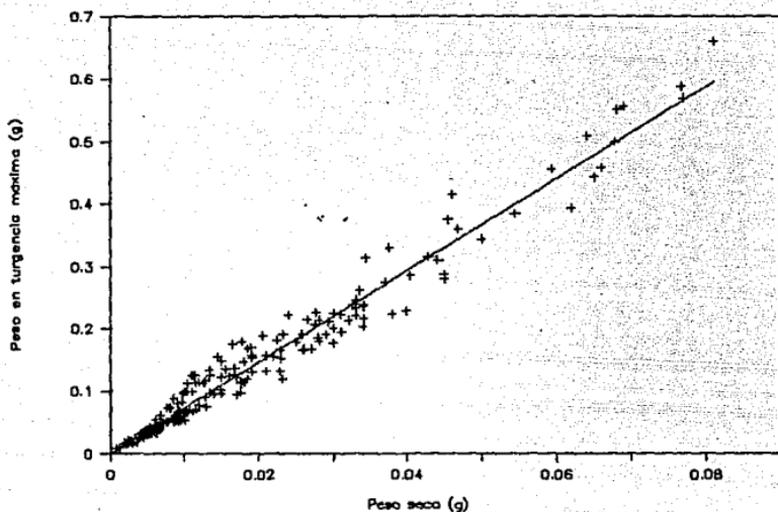


Fig. 12 Curva patrón de peso en turgencia máxima y peso seco, de *A. hypochondriacus* L. Se utilizaron tanto discos como hojas en su realización.

peso seco. Esta ecuación puede aplicarse para estimar el Pt tanto en hojas con o sin daño celular en el intervalo de 0 a 0.08 g de peso seco.

Debe tenerse cuidado al utilizar esta relación ya que hay factores que la afectan, tales como fertilizantes en altas concentraciones (Wilson y Ludlow, 1983b) o el estado fenológico de la planta.

6.6.2 Usos de la relación Pt/Ps.

6.6.2.1 Determinación del punto de marchitez permanente de la planta.

Una planta de *A. hypochondriacus* L. que se encuentre en un CRA por debajo de 0.42 podrá recuperarse, siempre y cuando las células que permanezcan vivas sean capaces de restablecer el daño causado por la sequía. De aquí que se haya supuesto que el PMPP se encontraba por debajo del punto de inicio de daño celular. Para determinar el PMPP se midió el CRA de plantas que se encontraban en sequía severa, evaluando aquellas que eran capaces de recuperarse al ser regadas.

Para esto se usaron dos hojas por planta midiendo el CRA de cada una de las hojas y se observó si la planta era o no capaz de recuperarse.

A cada valor experimental de CRA se le correlacionó uno calculado usando la ecuación 1 para estimar el Pt correspondiente. Los datos de CRA obtenidos se graficaron separando las plantas recuperadas de las no recuperadas formando dos grupos. Los resultados de CRA se ordenaron de menor a mayor considerando el CRA obtenido experimentalmente (fig. 13).

Aunque los valores calculados de CRA permiten separar claramente la población estudiada en dos grupos (las que se recuperaron y las que no) cuyo límite es 0.28 de CRA, los datos experimentales no permiten hacer esta diferencia. En este caso la población puede dividirse en tres grupos, el primero, cuyos valores de CRA son menores a 0.28, correspondientes a plantas que no se recuperaron; el segundo grupo de 0.28 a 0.37 que comprende

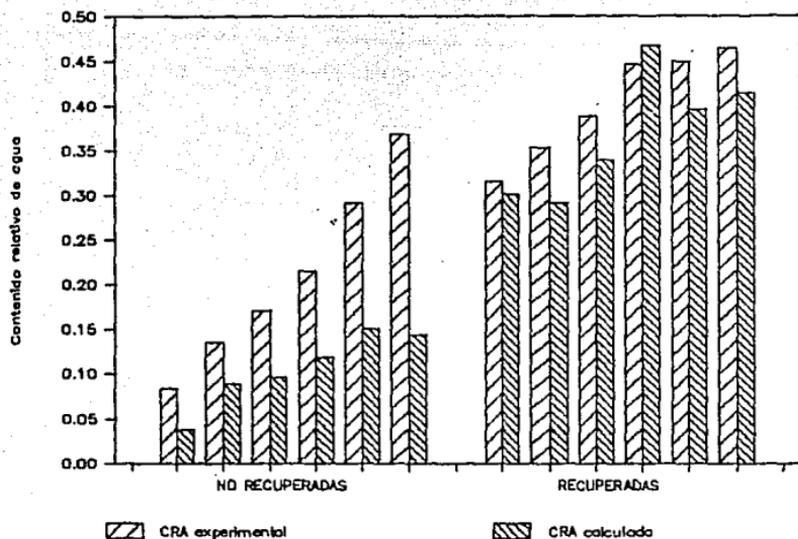


Fig. 13. Determinación del punto de marchitez permanente de la planta en *A. hypochondriacus* L. Los datos se acomodaron en orden creciente considerando los valores experimentales. Los CRA calculados se obtuvieron evaluando el Pt con la ecuación 1.

tanto plantas recuperadas como no recuperadas y el tercero de 0.37 en adelante, correspondiente a plantas que se recuperaron.

De lo anterior se desprende que es más conveniente emplear la curva patrón para estimar el CRA, en plantas bajo condiciones de sequía severa, puesto que así no se sobrevalúa.

6.6.2.2 Para estudiar los efectos del PEG como agente inductor de sequía.

Se hicieron pruebas con PEG para determinar la cinética de

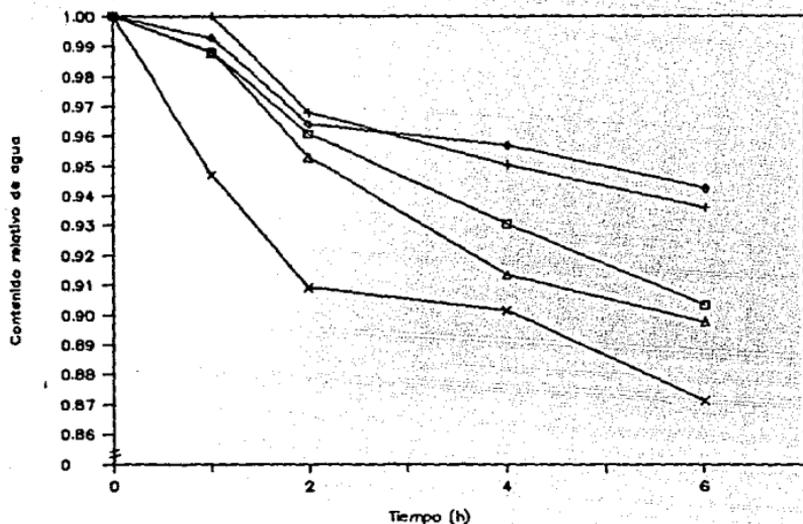


Fig. 14 Disminución del CRA de hojas de *A. hypochondriacus* L. previamente saturadas (24h en agua y obscuridad) y puestas en una solución de PEG 6000 al 2.5% (~-5MPa) a deshidratarse. Cada símbolo corresponde a una hoja diferente.

pérdida de agua en hojas de *A. hypochondriacus* L. Inicialmente las hojas se saturaron durante 24 horas y se pusieron en PEG al 2.5% (~ -5 MPa) se observó una ligera disminución del CRA de 1 a 0.87 (fig. 14).

La cinética de pérdida de agua con este tratamiento permitiría realizar estudios metabólicos con CRA mayores de 0.9 y en un tiempo menor de seis horas. Sin embargo se consideró que este tipo de estudio no era conveniente puesto que las hojas ya tenían 24 h de haber sido separadas de la planta, lo cual podría inducir un comportamiento no natural.

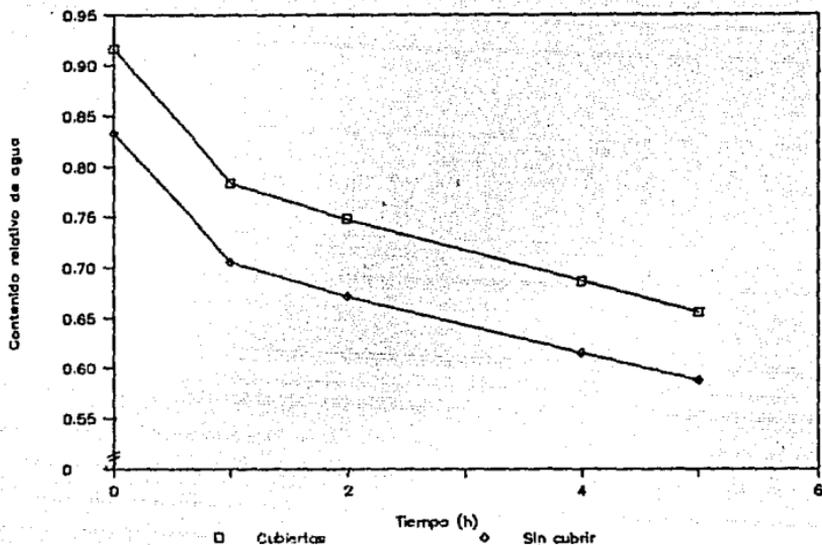


Fig. 15. Cinética de deshidratación de hojas de *A. hypochondriacus* L. puestas a secar al aire, puestas a secarse en las mismas condiciones que las hojas dejadas en PEG.

Para evitar lo anteriormente señalado se decidió usar hojas directamente cortadas de la planta y puestas a deshidratar en PEG al 2.5%. Esto presentó un problema, ya que se desconocía el Pt de cada hoja, por lo que se usaron dos formas para calcular el Pt y por lo tanto el CRA.

La primera consistió en calcular el Pt usando la ecuación 1. Y la segunda, en base a la siguiente fórmula:

$$Pt = \frac{Pt - Ps}{CRA_i} + Ps$$

donde Pt corresponde al peso en turgencia máxima de la hoja en estudio y CRA_i al promedio de la medición de dos hojas de la misma

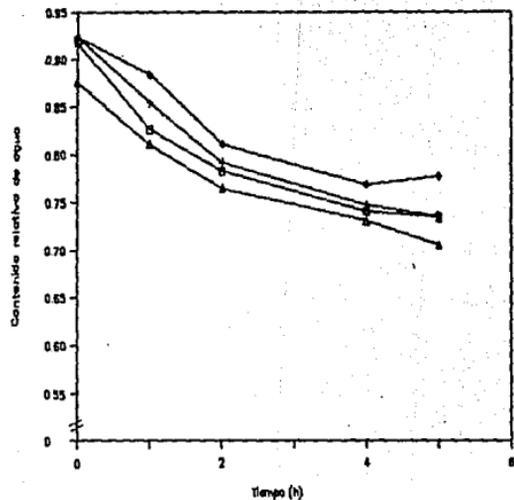
planta. Esto es posible realizarlo ya que como se demostró previamente (fig. 6 a, b, c y 7 a) en plantas con riego adecuado, no hay diferencias notorias en los valores de CRA entre las hojas.

Ahora bien, para comparar la forma de deshidratación de las hojas en soluciones de PEG, se dejaron secar hojas al aire, unas se cubrieron y otras no. La cinética de deshidratación de las hojas fue similar cuando se secaron al aire (fig. 15) que cuando se dejaron en PEG (figs. 16 y 17), lo que permite pensar que el PEG no provoca alteraciones en la deshidratación que puedan ser distinguibles con este método.

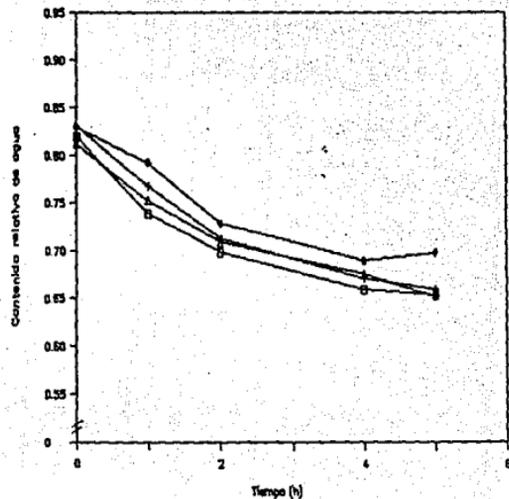
Como se puede observar (figs. 16 y 17), en la mayoría de los casos existe una diferencia entre los CRA obtenidos por ambos métodos. Sin embargo se observa que casi todas las hojas siguen la misma forma de pérdida de agua, lo que indica que es posible emplear ambos métodos para medir la variación del CRA.

Las diferencias que se encontraron entre el CRA en las hojas en PEG cubiertas (fig. 16) y sin cubrir (fig. 17), se debe a que las hojas dentro de la bolsa de polietileno saturaron con cierta rapidez el ambiente que las rodeaba. Considerando observaciones hechas en el laboratorio existe la posibilidad de que en esas hojas se dé un ajuste osmótico a un CRA de 0.75 a 0.70. Esto mismo pudo haber sucedido con las hojas que no se cubrieron pero a un CRA menor (0.60). Mas aún, hubo algunas en las que no se presentó un ajuste osmótico, esto se aprecia porque el CRA no tiende a estabilizarse sino que continúa descendiendo.

Este comportamiento está acorde con lo descrito por Flower y Ludlow (1986), quienes observaron que en plantas con una velocidad menor en la pérdida de agua, existía un mayor ajuste osmótico.

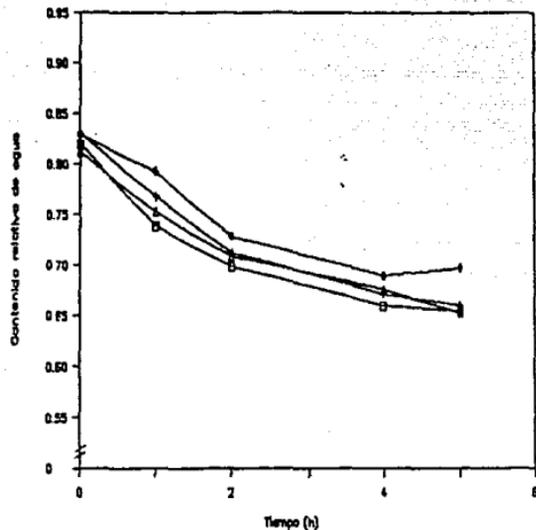
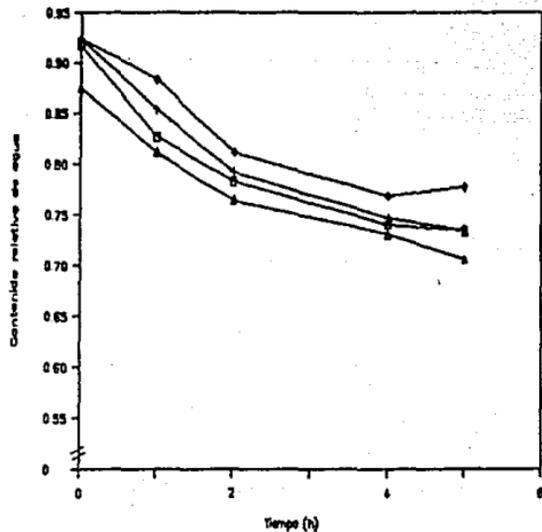


A) $Pt = (P_i - P_s) / (CRA + P_s)$



B) $Pt = 7.35 P_s$

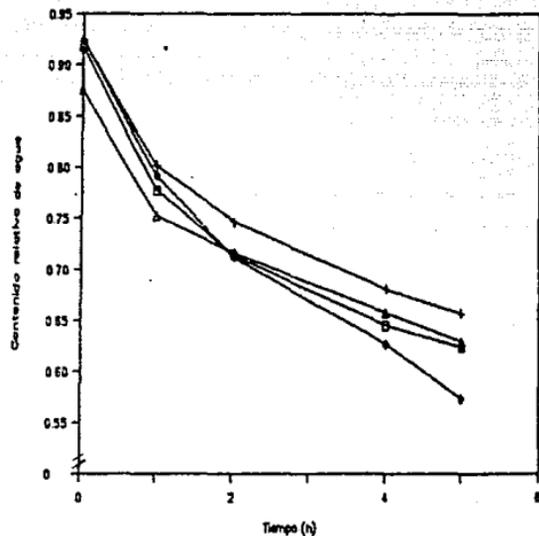
Fig. 16 Variación del CRA de hojas de *A. hypochondriacus* L. puestas en PEG al 2.5% y cubiertas con una bolsa de polietileno. El CRA fue calculado a partir de dos formas distintas de estimar el Pt. Cada línea corresponde a una planta diferente y es el promedio de dos mediciones.



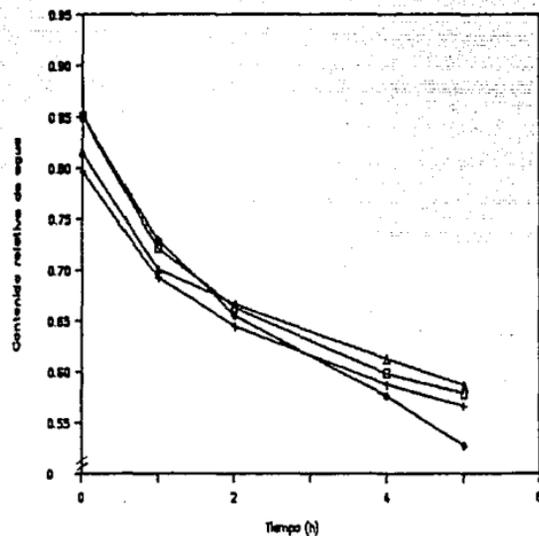
AD $Pt = (P_i - P_s) / (CRA + P_s)$

BD $Pt = 7.35 P_s$

Fig. 16 Variación del CRA de hojas de *A. hypochondriacus* L. puestas en PEG al 2.5% y cubiertas con una bolsa de polietileno. El CRA fue calculado a partir de dos formas distintas de estimar el Pt. Cada línea corresponde a una planta diferente y es el promedio de dos mediciones.



A) $P_t = (P_i - P_s) / (CRA + P_s)$



B) $P_t = 7.35 P_s$

Fig. 17 Variación del CRA de hojas de *A. hypochondriacus* L. puestas en PEG al 2.5% y sin cubrir. El CRA fue calculado a partir de dos formas distintas de estimar el P_t . Cada línea corresponde a una planta diferente y es el promedio de dos mediciones.

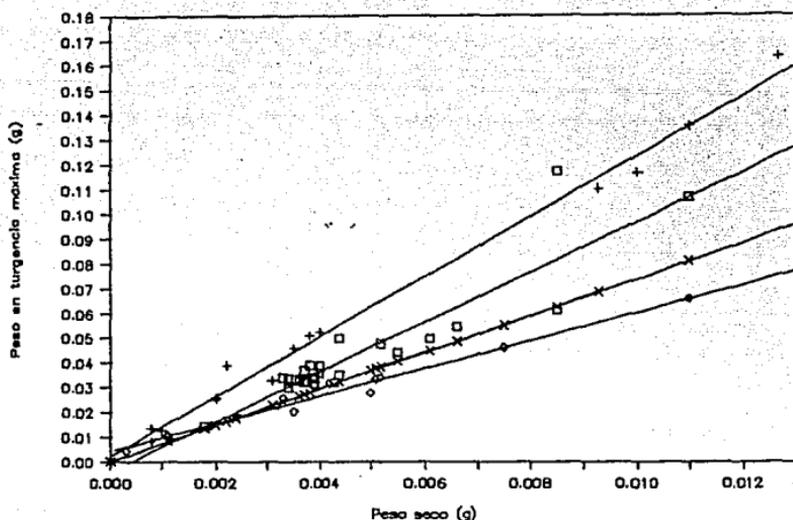


Fig. 18 Curva estándar de peso en turgencia máxima y peso seco, de \square *A. caudatus* L, \times *A. hypochondriacus* L, $+$ *Zea mays* L. y \diamond *Triticum aestivum* L.

También se observó que a pesar de que las hojas se encontraban en una solución con el mismo potencial de agua, no llegaron al mismo CRA, existiendo la posibilidad de que no hayan logrado el mismo Ψ .

6.7 Relación Pt/Ps en otras especies vegetales.

Se compararon las relaciones Pt/Ps de *A. caudatus*, *A. hypochondriacus* L, *Triticum aestivum* L y *Zea mays* L. con el propósito de saber si eran semejantes entre ellas o si estaban relacionadas con la eficiencia en el uso de agua de cada una.

Se observó que existieron diferencias entre las cuatro

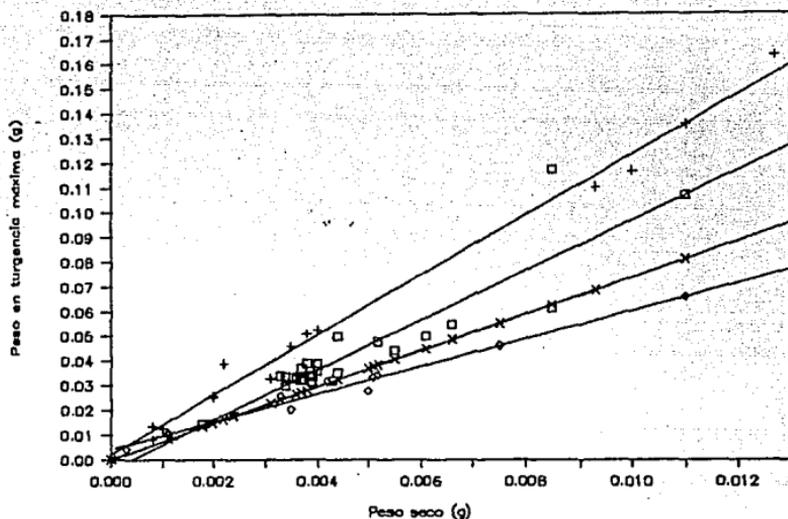


Fig. 18 Curva estándar de peso en turgencia máxima y peso seco, de □ *A. caudatus* L, X *A. hypochondriacus* L, + *Zea mays* L. y ◊ *Triticum aestivum* L.

También se observó que a pesar de que las hojas se encontraban en una solución con el mismo potencial de agua, no llegaron al mismo CRA, existiendo la posibilidad de que no hayan logrado el mismo Ψ .

6.7 Relación Pt/Ps en otras especies vegetales.

Se compararon las relaciones Pt/Ps de *A. caudatus*, *A. hypochondriacus* L, *Triticum aestivum* L y *Zea mays* L. con el propósito de saber si eran semejantes entre ellas o si estaban relacionadas con la eficiencia en el uso de agua de cada una.

Se observó que existieron diferencias entre las cuatro

especies (Fig. 18). Estas diferencias en la capacidad de toma de agua representada por la pendiente de la relación P_t/P_s , no pudieron asociarse directamente con la eficiencia en el uso de agua.

Con lo anterior se demostró que la cantidad de agua absorbida por gramo de peso seco no es constante para todas las especies. Aunque una especie pueda presentar una capacidad de toma de agua característica, como se ha demostrado anteriormente, existe la posibilidad de que este valor cambie según el estado fenológico de la planta.

Dicho de otra forma, la absorción máxima de agua depende de la especie y de su estado de desarrollo y debido a que no es constante, debe hacerse una curva patrón para cada uno de ellos, si se desea hacer una estimación del P_t cuando exista daño celular.

7. Conclusiones.

1. - Para plantas de *A. hypochondriacus* L. de 40 a 90 días de edad, el peso en turgencia máxima se alcanza a 4 h para discos y 6 h para hoja completa, a 25 °C y en obscuridad.

2. - En las condiciones experimentales establecidas, el crecimiento celular durante la saturación puede ser despreciado en la medición del contenido relativo de agua para esta especie.

3. - Al igual que otras especies, *A. hypochondriacus* L. tiende a proteger la zona apical (y meristemática) de la falta de agua.

4. - Mientras el sistema radical de plantas *A. hypochondriacus* L. no tenga daños severos y no disminuya el contenido relativo de agua de 0.28, se recuperarán de un estado de sequía.

5. - La pérdida de turgencia de los tejidos foliares de esta especie se encuentra alrededor de 0.51 de contenido relativo de agua.

6. - Se definió el punto de inicio de daño celular en 0.42 de contenido relativo de agua.

7. - El contenido relativo de agua no puede ser medido eficientemente cuando existe daño celular.

8. - Es posible usar la curva patrón peso en turgencia máxima contra peso seco para conocer los valores del contenido relativo

de agua que se encuentren por debajo del punto de inicio de daño celular.

9. - Se sugiere que se hagan estudios en campo para determinar si el punto de inicio de daño celular corresponde al contenido relativo de agua en el que un cultivo pueda disminuir su producción o perderse.

10. - La cinética de deshidratación de hojas con polietilenglicol es similar a la que presentan las hojas deshidratadas rápidamente al aire.

B. REFERENCIAS.

- Aguilera, C. 1985. Flora y fauna mexicana. Ed. Everest mexicana, S. A. Colección raíces mexicanas. México. p 132-134.
- Alejandre, G.; Gómez, F. 1986 El cultivo del amaranto en México. Universidad Autónoma Chapingo. México. p. 45-100.
- Anónimo. 1987. El amaranto. Perspectivas para un cultivo olvidado. Ed. Vicaña. México, D.F. p.p. 87.
- Barlow, E. W. R.; R. E. Munns; C. J. Brady. 1980. Drought responses of apical meristems. In: N. C. Turner; P.J. Kramer (eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress. John Wiley Sons. Inc. 191-205.
- Barrs, H. D. 1968. Determination of water deficits in plant tissues. In Kozlowki, T. T. (ed.) Deficits and plant grow. Vol. 1. Academic Press. New York pp. 235-368.
- Bidwell, R.G.S. 1979. Fisiología vegetal. AGT Editor S.A. México, p 63-69.
- Búrquez, A. 1987. Leaf thickness and water deficit in plants: A tool for field studies. J. Exp. Bot. 38 (1985): 109-114.
- Čatský, J. 1974. Water saturation deficit (Relative water content). In Slavík, B. (ed.) Methods of studying plant water. Academia Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prague Ecological Studies. vol. 9 p 136-156.
- Devlin, R. M. 1970. Fisiología vegetal. Ed. Omega S. A. Barcelona, España. p. 14
- Espitia, R.E. 1987. Caracterización y evaluación preliminar de germoplasma de *Amaranthus* spp. Memorias del Coloquio Nacional del

Amaranto. Querétaro, Qro. p. 113-126.

Fitter, A. H.; R. K. M. Hay. 1983. Environmental physiology of plants. Academic Press. New York. p 130-160.

Flower, D. J.; M. M. Ludlow. 1986. Contribution of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water-stressed pigeon pea (*Cajanus cajan* (L.) millsp.) leaves. Plant, Cell and Environ. 9 (1): 33-40.

Irving, D. W.; A. A. Betschart; R. M. Saunders. 1981. Morphological studies in *Amaranthus caudatus*. J. Food Sci. 46: 1170-1174.

Kramer, P. J. 1969. Plant soil water relationships: A modern Synthesis. McGraw Hill. New York. p. 59-60.

_____. 1974 Relaciones hídricas de suelo y plantas. Una síntesis moderna. EDUTEX S.A. México, D.F. p 6.

Kozlowski, T. T. 1972. Shrinking and swelling of plant tissues. In: Kozlowski, T. T. (ed.). Water deficits and plant growth. Academic Press. New York. p. 31-32.

Remington, I. 1974. Estadística biométrica y sanitaria. Prentice-Hall. España. p. 231-253

Richter, H. 1978a. Water relations of single drying leaves: evaluation with a dewpoint hygrometer. J. Exp. Bot. 29(108):277-280.

_____. 1978b. A diagram for the description of water relations in plant cells and organs. J. Exp. Bot. 29(112): 1197-1203.

Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. LIMUSA. México. p. 40.

Sánchez, A.; M.V. Domingo; S. Haya; C. Saldaña. 1985.

Amaranth flour blends and fractions for baking applications. J. Food Sci. 50:789-794.

Sauer, J. D. 1967. The grain amaranths and their relatives: A revised taxonomic and geographic survey. Ann. Missouri Bot. Gard. 54(4): 103-137.

Sinclair, T. R.; M. M. Ludlow. 1985. Who taught plants thermodynamics? The unfulfilled potential of plant water potential. Aus. J. Plant Physiol. 12(2):213-217.

Sobrado, M. A.; N. C. Turner. 1983. Influence of water deficits on the water relations characteristics and productivity of wild and cultivated sunflowers. Aus. J. Plant Physiol. 10 (2): 195-203.

Tippet, J. T.; D. S. Crombie; T. C. Hill. 1987. Effect of phloem water relations on the growth of *Phytophthora cinnamomi* in *Eucalyptus marginata*. Phytopathology 77 (2): 246-250.

Turner, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. Plant and Soil 58: 339-366.

_____ ; P. J. Kramer Ceds.). 1980. Adaptation of plants to water and high temperature stress. John Wiley Sons. New York, p 4-5.

Tyerman, S.D. 1982. Water relations of seagrasses. Stationary volumetric modulus and osmotic pressure of the leaf cells of *Halophila ovalis*, *Zostera capricorni*, and *Posidonia australis*. Plant Physiol. 89: 957-965.

Wilson, J. R.; M. M. Ludlow. 1983a. Time trends for change in osmotic adjustment and water relations of leaves of *Cenchrus ciliaris* during and after water stress. Aust. J. Plant Physiol. 10

(1): 15-24.

_____ : _____. 1983b. Time trends of solute accumulation and the influence of potassium fertilizer on osmotic adjustment of water-stressed leaves of tree tropical grasses. Aust. J. Plant Physiol. 10 (6): 523- 537.

_____ : _____ ; M. S. Fisher; E. D. Schulze. 1980. Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. Aus. J. Plant Physiol. 7 (2): 207-20.

APENDICE 1

La solución nutritiva usada en el desarrollo de las plantas de *A. hypochondriacus* L. tipo azteca, fue la siguiente:

Compuesto	Concentración (MD
KNO_3	0.005
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0.005
MgSO_4	0.002
KH_2PO_4	0.001
	(ppm)
$\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0.500
H_3BO_3	0.400
ZnCl_2	0.070
$\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0.011
$\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0.010
$\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	2.420
Na_4EDTA	2.610

APENDICE 2

Demostración de $m_1 - 1 = m_2$

Se sabe que:

$$m = \frac{y_1 - y_2}{x_1 - x_2} \quad (1)$$

siendo

$$y = Pt - Ps \quad (2)$$

y

$$x = Ps \quad (3)$$

entonces al sustituir 2 y 3 en 1 se tiene:

$$m_2 = \frac{(Pt_1 - Ps_1) - (Pt_2 - Ps_2)}{Ps_1 - Ps_2}$$

reagrupando términos

$$m_2 = \frac{Pt_1 - Pt_2 - (Ps_1 - Ps_2)}{Ps_1 - Ps_2}$$

$$m_2 = \frac{Pt_1 - Pt_2}{Ps_1 - Ps_2} - 1$$

y como

$$m_1 = \frac{Pt_1 - Pt_2}{Ps_1 - Ps_2}$$

Se tiene entonces que:

$$m_2 = m_1 - 1$$